

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

**ANÁLISE TAFONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA E PALEOAMBIENTAL  
DOS INVERTEBRADOS MARINHOS DA REGIÃO DE TIBAGI-PR  
(DEVONIANO INFERIOR E MÉDIO DA BACIA DO PARANÁ)**

RODRIGO SCALISE HORODYNSKI

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

PORTE ALEGRE – 2014

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

**ANÁLISE TAFONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA E PALEOAMBIENTAL  
DOS INVERTEBRADOS MARINHOS DA REGIÃO DE TIBAGI-PR  
(DEVONIANO INFERIOR E MÉDIO DA BACIA DO PARANÁ)**

**RODRIGO SCALISE HORODYSKI**

**ORIENTADOR: Dr. ROBERTO IANNUZZI**

**BANCA EXAMINADORA: Dr. ANTÔNIO CARLOS SEQUEIRA FERNANDES**

**Dr<sup>a</sup>. RENATA GUIMARÃES NETTO**

**Dr. RENATO PIRANI GHILARDI**

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

**PORTO ALEGRE - 2014**

## CIP - Catalogação na Publicação

Horodyski, Rodrigo Scalise  
Análise Tafonômica, Bioestratigráfica e  
Paleoambiental dos invertebrados marinhos da região  
de Tibagi-PR (Devoniano Inferior e Médio da Bacia do  
Paraná) / Rodrigo Scalise Horodyski. -- 2014.  
204 f.

Orientador: Roberto Iannuzzi.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio  
Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de  
Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,  
2014.

1. Tafonomia. 2. Invertebrados marinhos. 3.  
Bioestratigrafia. 4. Devoniano. 5. Bacia do Paraná.  
I. Iannuzzi, Roberto, orient. II. Título.

*à minha família...*

## **AGRADECIMENTOS**

O autor do presente trabalho gostaria de externar os mais sinceros agradecimentos às instituições e pessoas que cooperaram de alguma forma com esta tese:

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa concedida durante todos os meses de minha dedicação exclusiva deste trabalho.

Ao Departamento de Geociências da Universidade Estadual de Ponta Grossa, pela colaboração e acesso ao Laboratório de Paleontologia e Estratigrafia.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), e a todos os professores dos quais tive o prazer de ser aluno e absorver todos os ensinamentos durante o curso de doutorado.

Ao Prof. Dr. Roberto Iannuzzi, meu orientador da UFRGS, gratidão pela oportunidade oferecida, pela contribuição ao meu crescimento profissional, amizade, confiança, dedicação e ensinamentos.

Ao Prof. Dr. Elvio Pinto Bosetti, da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), pela amizade, contribuição ao meu crescimento profissional, pelos exaustivos trabalhos de campo, orientações, e dedicação nos anos de trabalho em conjunto. Muito obrigado!

Ao Prof Dr. Michael Holz, da Universidade Federal da Bahia, pela amizade, trabalhos de campo, informações e discussões necessárias relacionadas principalmente à estratigrafia.

Ao Prof Dr. Yngve Grahn, da Universidade Estadual do Rio de Janeiro e Petrobrás, pela amizade, trabalhos de campo, informações e discussões necessárias relacionadas à estratigrafia e bioestratigrafia do Devoniano.

Ao Prof. Msc. William Mikio Kurita Matsumura, da UFRGS e do Grupo Palaios (UEPG-CNPq), pela amizade, trabalhos de campo, discussões e dedicação nos anos de trabalho em conjunto.

Ao Prof Dr. Sérgio Bergamaschi, da Universidade Estadual do Rio de Janeiro, pelos trabalhos de campo, na qual pacientemente me levou a todos os limites estratigráficos possíveis, informações e discussões importantes relacionadas à estratigrafia do Devoniano.

Ao Prof. Dr. Sandro Marcelo Scheffler, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, pela amizade, trabalhos de campo, discussões e informações fornecidas, relacionadas, em especial, aos equinodermos.

Ao Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi, da Universidade Estadual Paulista (Bauru), pela amizade, discussões e informações fornecidas relacionadas, em especial, à tafonomia dos artrópodes.

À Profa. Dr<sup>a</sup>. Renata Guimarães Netto, da Universidade do Vale do Rio dos Sinos, pela amizade, trabalhos de campo, discussões e informações fornecidas relacionadas, em especial, à icnologia.

Ao Prof. Dr. Francisco Tognoli, da Universidade do Vale do Rio dos Sinos, pelos trabalhos de campo, discussões (inclusas no exame de qualificação) e informações fornecidas relacionadas, em especial, à estratigrafia.

Aos Professores membros da "Subcommission on Devonian Stratigraphy" (SDS da International Commission on Stratigraphy), Dr. Peter Isaacson (Moscow, Idaho), Dr. Eberhard Schindler (Frankfurt, Alemanha) e Dr.

Carlton E. Brett (Universidade de Cincinnati, Estados Unidos), pelas incansáveis dezenas de trocas de e-mails relacionadas às importantes discussões sobre o Evento Global de Extinção Kačák, ocorrido durante o Devoniano Médio.

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Jacalyn M. Wittmer (Universidade de Cincinnati) e Msc. Jeanninny Carla Comniskey (Universidade de São Paulo), pelas informações sobre os tentaculítóideos.

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup> Paula Mendlowics Mauller, da Universidade Estadual do Rio de Janeiro, pelos trabalhos de campo, informações e discussões importantes relacionadas à bioestratigrafia do Devoniano.

Ao Prof. Dr. Matts Ericksson, da Universidade de Lund (Suécia), pelas discussões sobre os escolecodontes.

Ao biólogo Daniel Sedorko do Programa de Pós-Graduação em Geografia (UEPG) e Grupo Palaios UEPG\ CNPq, pela amizade, informações, discussões e intensivos trabalhos de campo.

Ao Dr. Fernando Erthal, pelas discussões de tafonomia e traduções de textos.

A todos os membros do Grupo Palaios – Paleontologia Estratigráfica da Universidade Estadual de Ponta Grossa/CNPq, e demais pessoas que por lá passaram, pelos trabalhos de campo e discussões. Obrigado!

À minha família externo um agradecimento especial, onde, sem a amizade, compreensão, confiança e, principalmente, pelo carinho, este trabalho não seria concluído. Obrigado, Amo Vocês!

*"O mar é tudo. Ele cobre sete décimos do globo terrestre. Seu sopro é puro e saudável. É um deserto imenso, onde o homem jamais está sozinho, pois sente a vida se movimentando por todos os lados."*

Júlio Verne, Vinte Mil Léguas Submarinas, 1870

## RESUMO

Os estratos do Devoniano da Bacia do Paraná são reconhecidos no registro estratigráfico como uma unidade de ampla escala e se caracterizam por condições marinhas representadas por sucessões sedimentares que definem ciclos transgressivo-regressivos ligados a oscilações do nível relativo do mar. Essa sucessão, com idade Lochkoviana a Frasniana, é representada pelo Grupo Campos Gerais que engloba as Formações Furnas, Ponta Grossa e São Domingos. A fauna fóssil encontrada é representante do contexto endêmico paleobiogeográfico Gondwânico, conhecido como Domínio Malvinocáfrico. Este trabalho teve como objetivo, estudar em detalhe a gênese das associações fósseis por meio de sua distribuição bioestratigráfica em quatro seções estratigráficas de superfície, a fim de se estabelecer e reconhecer uma correlação entre as assinaturas tafonômicas e as condições dos ambientes responsáveis pela sua gênese. Os resultados obtidos mostraram uma amplitude e as zonas de maior e menor abundância da fauna, tendo sido muito marcante, em termos de perda de diversidade, os limites Emsiano Inferior\ Emsiano Superior e Eifeliano Superior\ Givetiano Inferior. Apesar disso, é impossível afirmar que houve uma extinção no final do Neoemsiano, por não existirem, ainda, provas contundentes para isso. O que foi de fato registrado é a ocorrência de um evento de extinção de maior magnitude na passagem Eifeliana\ Givetiana, atribuível ao Evento Global de Extinção Kačák. Os estudos tafonômicos dos fósseis ocorrentes em todas as seções estratigráficas (do Praguiano superior ao Givetiano Inferior), puderam evidenciar sete tafofácies abrangendo ambientes que vão do *shoreface* ao *offshore*, quais sejam: (i) *shoreface* médio, dominado por turbulência; (ii) *shoreface* médio a distal, turbulentos e influenciados por tempestades; (iii) *shoreface* médio a distal, dominado por tempestades; (iv) *shoreface* distal, influenciado por tempestades; (v) *offshore* transicional, influenciado por tempestades; (vi) lamas de *offshore* estagnadas, influenciadas por tempestades; (vii) *offshore*, dominado por tempestades. A partir deste estudo foi possível reconhecer os padrões de autoctonia e aloctonia e algumas ocorrências *in situ* dos fósseis registrados nas

tafofácies diagnosticadas. Os dados aqui evidenciados mostraram que a ação de ondas normais, correntes e de ondas causadas por tempestade foi responsável pela geração de grande parte do registro fóssil. Além disso, ficou claro que os eventos de tempestades foram muito ativos e determinantes para os modos tafonômicos de preservação, durante o Eo-mesodevoniano. O reconhecimento da amplitude de habitação, hábitos ecológicos e das assinaturas tafonômicas dos *taxa* ocorrentes, forneceram informações importantes para a geração de dados que permitiram reconstruções paleoambientais e paleoecológicas por meio de critérios de estudo de tafofácies.

## ABSTRACT

The stratigraphic interval studied herein corresponds to the second sequence order, named the “Paraná Supersequence,” ranging from the latest Silurian? to Devonian. It is a succession lithostratigraphically divided into three formations: Furnas, Ponta Grossa and São Domingos. Is here addressed the endemic invertebrate Malvinokaffric fauna, which inhabited the cold epeiric seas from Paraná Basin during Devonian. In this study it is shown the bioestratigraphic distribution of fossils in four stratigraphic sections (Latest Pragian to Early Givetian) and how their distribution may have been controlled by preferential taphofacies preservation. The biostratigraphic record show that most of the fauna is concentrated to the Ponta Grossa Formation (Latest Pragian to early Emsian). Nevertheless, it is impossible to say that there was an extinction at the end Late Emsian, because, there is no overwhelming evidence for this. However, it is recorded here is the occurrence of an extinction event of greater magnitude in the Eifelian\ Givetian passage attributable to Global Extinction Kačák Event. Is here approached how different energy levels of storm and normal waves controlled the generation of the recognized taphofacies, in all sections analysed. From this study, it was possible to recognize the authochtony and allochtony patterns, as well as some *in situ* fossil occurrences. The results obtained in all sections analyzed evidenced seven taphofacies, namely: (i) middle shoreface turbulence-dominated, (ii) turbulent mid shoreface storm-influenced, (iii) middle to lower shoreface storm-dominated, (iv) lower shoreface storm-influenced, (v) transitional offshore storm-influenced, (vi) mud-stagnated storm influenced, (vii) offshore storm-dominated. Data here analyzed show that the fair-weather waves, currents and storm waves were responsible for most taphonomic features observed. Furthermore, it is clear that storm events were very active and responsible for the taphonomic modes of preservation during Lower and Middle Devonian. Taphofacies analysis offer criteria for recognizing habitat range, ecological preferences and taphonomic signatures in every occurring taxonomic group, making possible to build important paleoenvironmental and paleoecological reconstruction.

## Lista de Figuras

- Figura 1:** (A) Mapa de localização da área de estudo na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná; (B) Mapa de localização dos afloramentos estudados nos arredores da cidade de Tibagi (Paraná). A = Seção Tibagi-Telêmaco Borba; B = Tibagi-Alto do Amparo; C = Tibagi-Ventania; D = Seção Barreiro; E = Seção tipo de Oliveira (1912).....18
- Figura 2:** (A) Mapa de localização da Bacia do Paraná na América do Sul e faixa de afloramentos da margem leste da bacia, onde destaca-se as exposições do intervalo Eo-Paleozóico a Jurássico; (B) intervalo estratigráfico de interesse, situado na Superseqüência Paraná – note retângulo pontilhado (modificado de Milani *et al.*, 1997).....22
- Figura 3:** Arcabouço cronoestratigráfico da sucessão devoniana na margem leste da Bacia do Paraná (Grahn *et al.*, 2013). Sequências (A-F) de acordo com Bergamaschi (1999). Outras legendas: A = Zoneamento de miosporos para a Europa Ocidental após Streel *et al.*, (1987) e Steemans (1989). B = Zoneamento de miosporos para o Gondwana Ocidental (Norte do Brasil), após Melo & Loboziak (2003). Mb Tib. = Membro Tibagi da Formação São Domingos. \*\* = Biozona informal. \*\*\* = Zona *Angochitinapra edensibaculata*..27
- Figura 4:** Esquema da tafonomia e suas subdivisões com os eventos responsáveis pela origem das associações fósseis (retirado de Holz & Simões, 2002).....33
- Figura 5:** Tafofácies esperadas em mares epeíricos durante o Paleozóico, refletindo as condições de preservação nos diferentes ambientes na bacia. As condições ambientais estão representadas por três parâmetros, i.e taxa de sedimentação, turbulência e oxigenação (adaptado de Speyer & Brett, 1988).38

## **Lista de Tabelas**

<b>Tabela 1:</b> Resumo das assinaturas tafonômicas a serem consideradas em estudo de Tafofácies. Para o significado das assinaturas foram utilizados os trabalhos de Speyer & Brett (1988), Holz & Simões (2002) e atualizações elaboradas por Erthal (2012).....	35
--	----

## SUMÁRIO

RESUMO .....	1
ABSTRACT .....	3
LISTA DE FIGURAS .....	4
LISTA DE TABELAS .....	5
SOBRE A ESTRUTURA DA TESE .....	10

### **Parte I**

1. INTRODUÇÃO .....	11
2. JUSTIFICATIVA .....	13
3. OBJETIVOS .....	15
4. MATERIAL E MÉTODOS .....	16
4.1. Área de estudo .....	16
4.2. Metodologia .....	19
5. CONTEXTO GEOLÓGICO .....	21
5.1. Bacia do Paraná .....	21
5.2. A sucessão Devoniana da sub-Bacia de Apucarana - Bacia do Paraná .....	23
5.2.1. Formação Furnas .....	25
5.2.2. Formação Ponta Grossa .....	28
5.2.3. O Membro Tibagi da Formação São Domingos .....	28
5.2.4. Formação São Domingos .....	29
5.3. A passagem Eifeliana\ Givetiana .....	29
5.3.1. O Evento Kačák .....	30

6. SOBRE A TAFONOMIA .....	32
6.1. Alguns exemplos sobre estudos tafonômicos do Devoniano (com ênfase na Bacia do Paraná) .....	40
7. ANÁLISE INTEGRATIVA DOS DADOS .....	47
8. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	50
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	53

## Parte II

Capítulo 1 - "Remarks on sequence stratigraphy and taphonomy of the Malvinokaffric shelly fauna during the Kačák Event in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin), Brazil". Rodrigo Scalise HORODYSKI, Michael HOLZ, Yngve GRAHN & Elvio Pinto BOSETTI. *International Journal of earth sciences*. DOI 10.1007/s00531-013-0954-9, 2013.

Capítulo 2 - "Marine invertebrate taphofacies controlled by storm and wave base level (Devonian of the Apucarana Sub-basin, Paraná Basin, Brazil)". Rodrigo Scalise HORODYSKI, Elvio Pinto BOSETTI, Sandro Marcelo SCHEFFLER, Renato Pirani GHILARDI, Roberto IANNUZZI. *PALAIOS*, artigo submetido.

Capítulo 3 - Characteristics of Lower-Middle Devonian storm deposits of southern Gondwana (Paraná state, Brazil). Rodrigo Scalise HORODYSKI, Elvio Pinto BOSETTI, William Mikio Kurita MATSUMURA, Roberto IANNUZZI. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology*, artigo submetido.

**Parte III**

A) Anexo das cartas de submissão dos artigos.

## **Sobre a estrutura da Tese**

Esta tese de doutorado está estruturada em torno de artigos publicados ou submetidos em periódicos científicos. Consequentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

- a) **Parte I:** Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa do Doutorado, consiste na revisão bibliográfica referente ao escopo principal desta tese, apresentando as informações sobre o Devoniano da Bacia do Paraná, tais como, a estratigrafia e tafonomia do intervalo estudado, além dos métodos e objetivos principais empregados para o desenvolvimento do trabalho.
- b) **Parte II:** Artigos publicados em periódicos ou submetidos a periódicos internacionais com corpo editorial, escritos pelo autor durante o desenvolvimento de seu Doutorado.
- c) **Parte III:** Anexos compreendendo as cartas de submissão dos artigos nos quais o pós-graduando é autor.

## 1. Introdução

Os estratos do Devoniano do estado do Paraná são reconhecidos no registro estratigráfico da Bacia do Paraná como uma unidade de ampla escala (Supersequência Paraná de Milani *et al.*, 2007) e se caracterizam por condições marinhas representadas por sucessões sedimentares que definem ciclos transgressivo-regressivos ligados a oscilações do nível relativo do mar. Essa sucessão, que se estende do Lochkoviano ao Frasniano, é representada pelo Grupo Campos Gerais que engloba as Formações Furnas, Ponta Grossa e São Domingos (incluso o Membro Tibagi), conforme a recente proposta de Grahn *et al.*, (2013).

No final do século XIX e início do século XX, houve uma intensa fase marcada pelos trabalhos pioneiros descritivos e classificatórios sobre o Devoniano da Bacia do Paraná que refletiu as tendências da História Natural da época. Posteriormente, entre as décadas de 1940 e 1970, uma segunda fase de estudos foi promovida. Neste novo ciclo buscou-se por respostas e questionamentos de caráter interpretativo, onde foram abordados temas e proposições de modelos envolvendo a autoctonia ou aloctonia dos fósseis, seu aparente endemismo e suas relações com outras bacias sedimentares contemporâneas. Nesta época, os estudos também avançaram na área de Sedimentologia e Estratigrafia, e a paleogeografia do período começou então a ser desvendada. No atual estágio do conhecimento sobre o Devoniano sul brasileiro, observa-se uma tendência à reavaliação dos conceitos clássicos, bem como a reinvestigação dos jazigos fossilíferos sob a perspectiva da tafonomia e da estratigrafia de sequências.

Além de trabalhos já consagrados na literatura, tanto na paleontologia (Clarke, 1913; Kozlowski, 1913; Boucot & Gill, 1956; Melo, 1985) como na estratigrafia (Oliveira, 1912; Maack, 1946; Petri, 1948; Lange & Petri, 1967, Schneider *et al.*, 1974, dentre outros), ou mesmo aqueles realizados sob novas perspectivas em relação aos anteriores (Quadros, 1987; Bosetti, 1989; Ciguel, 1989; Rodrigues *et al.*, 1989; Bolzon *et al.*, 1994; Fernandes, 1996; Mussa *et al.*, 1996; dentre outros), ferramentas de trabalho mais modernas vem sendo aplicadas nos estratos devonianos, reinterpretando os sistemas deposicionais e a relação da fauna vinculada aos mesmos. Trabalhos de cunho tafonômico (e.g. Simões *et al.*, 2002; Simões *et al.*, 2003; Rodrigues *et al.*, 2001; Rodrigues, 2002; Rodrigues *et al.*, 2003; Ghilardi, 2004; Zabini, 2007; Zabini *et al.*, 2010; Ghilardi, 2004; Bosetti, 2004; Horodyski, 2010; Bosetti

(*et al.*, 2011, dentre outros) ou que se utilizam da estratigrafia de sequências como ferramenta (Assine, 1996; Assine, 2001; Bergamaschi, 1999; Bergamaschi & Pereira, 2001), trouxeram novas interpretações tanto para o controle estrutural no empilhamento estratigráfico dos sítios, como para os sistemas deposicionais associados à paleofauna encontrada. As mais recentes interpretações das superfícies estratigráficas têm demonstrado que a distribuição vertical e horizontal dos bioclastos ocorrentes nas camadas devonianas, assim como sua composição taxonômica aparente, foi fortemente controlada pela história deposicional vigente à época.

A fauna fóssil encontrada nesta sucessão é composta por braquiópodes, trilobites, equinodermos, anelídeos, moluscos bivalves, gastrópodes, ostracodes e tentaculítóideos, além de ocorrem fragmentos de plantas e traços fósseis associados. Esta se caracteriza pelo predomínio dos braquiópodes e, paleobiogeograficamente, é incluída no Domínio Malvinocáfrico (Richtter, 1941; Melo, 1985), uma província que teria florescido essencialmente no Hemisfério Sul, desenvolvendo-se na América do Sul, Antártica e África do Sul durante o Eodevoniano, e que desapareceu da Bacia do Paraná no Devoniano Médio (e.g. Eogivetiano; Horodyski, 2010; Bosetti *et al.*, 2010; Bosetti *et al.*, 2011; Horodyski *et al.*, 2013).

A fauna Malvinocáfrica, assim denominada, viveu sob condições ambientais drásticas, principalmente, devido à grande e rápida inundação marinha ocorrida na passagem Eifeliano/ Givetiano, que modificou os fatores ecológicos vigentes à época (incluindo oxigenação, temperatura e produção primária), resultando na formação de uma fauna relictual. Horodyski (2010) e Bosetti *et al.*, (2011) reconheceram que a ocorrência dos fenótipos subnormais de tamanho, no início do Givetiano (logo após a inundação), não seria resultado de simples vieses tafonômicos, mas uma real resposta adaptativa às condições de estresse, assinalando uma síndrome pós-evento de modificação ambiental. Desta forma, para confirmar esta história evolutiva da fauna, estudos tafonômicos e estratigráficos de alta resolução no Devoniano Inferior e Médio, com ênfase, nas camadas referentes à passagem Eifeliana/ Givetiana, fazem-se necessário. Com este intuito, a presente tese foi concebida e realizada.

## 2. Justificativa

Os estratos do Devoniano da Bacia do Paraná apresentam-se atualmente com razoável quantidade de estudos sob o âmbito da tafonomia e paleontologia estratigráfica. Apesar dos novos achados inusitados de fósseis na Formação São Domingos, representados por fenótipos subnormais de tamanho que caracterizariam uma fauna remanescente da crise biótica registrada na passagem Neoeifeiliano/Eogivetiano (Horodyski 2010; Bosetti et al., 2010; Bosetti et al., 2011; Horodyski et al., 2013), as faunas do intervalo Eifeliano/ Givetiano carecem ainda de melhor detalhamento (tafonômico e estratigráfico), devido a novas áreas fossilíferas ocorrentes em camadas estratigráficas pré e pós evento KAČÁK já diagnosticadas Bosetti et al., (2011) e Horodyski et al., (2013). Neste sentido, é necessário um maior refinamento do grau de conhecimento dos aspectos estratigráficos, tafonômicos e paleoecológicos deste intervalo, tendo como base, tanto a aquisição e análise de novos dados, como a reinterpretação dos dados já existentes, provenientes de seções de superfície. Um trabalho de detalhe poderá contribuir na melhoria do conhecimento acerca da distribuição espacial (estratigráfica e geográfica) e do inter-relacionamento entre as associações de tafofácies e os tratos de sistemas, aprimorando, através da aplicação dos métodos de análise estratigráfica e tafonômica, a correlação bioestratigráfica e interpretações paleoecológicas das seções de estudo.

Um dos aspectos mais importantes que serão abordados neste trabalho foi o de tentar elucidar a "real" amplitude estratigráfica dos *taxa* ocorrentes no Devoniano da Bacia do Paraná. Uma ampla revisão bibliográfica e intensivos trabalhos de campo de serviram como base para essas investigações. Com exceção de Clarke (1913), Richter (1941) e Melo (1985), nenhum outro trabalho foi desenvolvido com o intuito de se ocupar do controle da variação vertical da paleobiodiversidade do Eo/Meso-devoniano. Estudos mais acurados, abordando-se os grupos recentemente mais estudados, com certeza auxiliarão no estabelecimento da amplitude bioestratigráfica dos *taxa* da Província Malvinocáfrica durante o Neo-praguiano ao Eogivetiano (principalmente, nas seqüências B, C, D e E de Grahn et al., 2013). Notou-se ainda, a partir das inúmeras coletas realizadas, que a precariedade do registro

fóssil associada à má preservação de certos grupos de organismos pode resultar num controle sistemático errôneo dos elementos da fauna em questão.

Por fim, cabe salientar que House (1989, 1996, 2002) ao destacar os eventos de extinções assinalados em diferentes intervalos cronoestratigráficos ao redor do mundo durante o Devoniano, salientou que estes eventos estão normalmente relacionados aos ciclos transgressivo-regressivos de variação do nível eustático, os quais interfeririam de modo significativo nos fatores ambientais vigentes à época. Desta forma, uma análise detalhada da variação na paleobiodiversidade, realizada com o auxílio de um arcabouço fornecido pela estratigrafia de sequências, de datações relativas e da análise de tafofácies possibilitará, possivelmente, a identificação de outros eventos de extinções ou desaparecimento, de menor magnitude, relacionados a determinados grupos para a sucessão devoniana da Bacia do Paraná, além de auxiliar, como já foi dito, no estabelecimento das reais amplitudes estratigráficas dos *taxa*.

### 3. Objetivos

O presente projeto de tese teve como seguintes objetivos:

**1º.** Aplicar métodos de análise tafonômica, como o de classes tafonômicas e graus de aloctonia e autoctonia, em associações de invertebrados marinhos encontradas em afloramentos selecionados do intervalo Devoniano;

**2º.** Interpretar os ambientes dos afloramentos estudados do Devoniano paranaense, com base em análises tafonômicas e de tafofácies e na aplicação de métodos de coleta sistemáticos;

**3º.** Buscar o empilhamento e posicionamento dos afloramentos estudados no arcabouço estratigráfico de sequências sedimentares já estabelecido por Bergamaschi (1999), Bergamaschi & Pereira, (2001) e Grahn *et al.*, (2013);

**4º.** Aliar os dados tafonômicos aos fornecidos pelo arcabouço estabelecido a partir do uso da Estratigrafia de Sequências (por Bergamaschi, 1999; Bergamaschi e Pereira, 2001; Grahn *et al.*, 2013), com o objetivo de vincular os taxa ocorrentes aos tratos de sistemas;

**5º.** Observar a paleobiodiversidade e amplitude estratigráfica da fauna Malvinocáfrica no intervalo de estudo, através de trabalhos de campo e revisão bibliográfica, a fim de diagnosticar os possíveis níveis e causas dos desaparecimentos (extinção *versus* viés tafonômico) de determinados grupos;

**6º.** Diagnosticar, interpretar e explicar o Evento Global de Extinção Kačák, ocorrente no Devoniano médio da Bacia do Paraná, com base na estratigrafia local, tafonomia e bioestratigrafia.

Deste modo, espera-se para o intervalo estudado: (a) estabelecer um modelo tafonômico-estratigráfico que explique as associações existentes e a distribuição estratigráfica dos fósseis de invertebrados marinhos, (b) confirmar e interpretar os eventos de extinção, com especial ênfase no Evento Kačák, e (c) estabelecer a reconstrução paleoecológica dessas comunidades e seus habitats.

## 4. Material &Métodos

### 4.1. Área de Estudo

As áreas foram escolhidas nos arredores da cidade de Tibagi devido à maior concentração de afloramentos que representam os estratos referentes ao Devoniano.

É importante destacar que as interpretações das seções estratigráficas de superfícies levantadas, listadas a seguir, contaram com o apoio dos estratígrafos vinculados ao Projeto intitulado “O Devoniano do Estado do Paraná revisitado: uma ação integrativa de áreas e ferramentas de trabalho” [Edital MCT/CNPq nº 032/2010 - Fortalecimento da Paleontologia Nacional - CNPq – 401796/2010-8], no qual o presente autor desta tese foi membro participante.

As áreas utilizadas no presente estudo são abaixo listadas e comentadas, e se encontram situadas no mapa da Figura 1.

#### A. Seção colunar Tibagi - Telêmaco Borba (Bergamaschi, 1999) (PR-340. Tibagi):

- Área já explorada sob o ponto de vista paleontológico (e.g. Ghilardi, 2004; Zabini, 2010; Zabini *et al.* 2012; Bosetti *et al.* 2011). Os afloramentos prospectados são correlatos ao intervalo Neopraguiano/ EoGivetiano (Formações Ponta Grossa [Seq. B] e São Domingos[Seq. C, D e E]).

#### B. Seção colunar Tibagi - Alto do Amparo (Bosetti & Horodyski, 2008) (BR-153. Tibagi):

- A área foi parcialmente descrita em detalhe por Bosetti & Horodyski (2008) e Horodyski (2010). Os afloramentos prospectados são correlatos ao intervalo Neopraguiano/ EoGivetiano (Formações Ponta Grossa [Seq. B] e São Domingos [Seq. C, D e E]).

**C. Seção colunar Tibagi - Ventania (BR – 153. Tibagi - Ventania):**

- Ampla área de afloramentos significativos, dado o estado de conservação e extensão lateral dos mesmos. Os afloramentos prospectados são correlatos ao intervalo Neopraguiano/ EoGivetiano (Formações Ponta Grossa [Seq. B] e São Domingos [Seq. C, D e E]).

**D. Seção colunar Serra do Barreiro (Petri, 1948; Melo, 1985; Horodyski, 2010; Bosetti et al., 2011; Bairro São Domingos - Tibagi):**

- A área possui notória importância pelo fato de ser detentora de registro da grande crise biótica (Evento Kačák), ocorrida na passagem Eifeliana/ Givetiana (importante *datum* para correlação) e apresentar extensas áreas de afloramentos. Esta área está muito bem definida sob o ponto de vista de análise tafonômica, paleontológica e estratigráfica (Horodyski, 2010; Bosetti et al., 2011; Horodyski et al., 2013).

**E. Área tipo de Euzébio de Oliveira (1912) (BR-153, Tibagi):**

- Área inicialmente estudada por Euzébio de Oliveira (1912) e não mais desde aquela época. A área apresenta todos os contatos litoestratigráficos descritos originalmente para o Devoniano paranaense (Oliveira, 1912) e, portanto, o resgate de sua situação geográfica bem como sua prospecção, utilizando-se para isso de novas ferramentas de trabalho, foi fundamental. Esta área foi levantada sob o ponto de vista estratigráfico (Grahn et al., 2013) e paleontológico, através de coletas de alta resolução tafonômica.

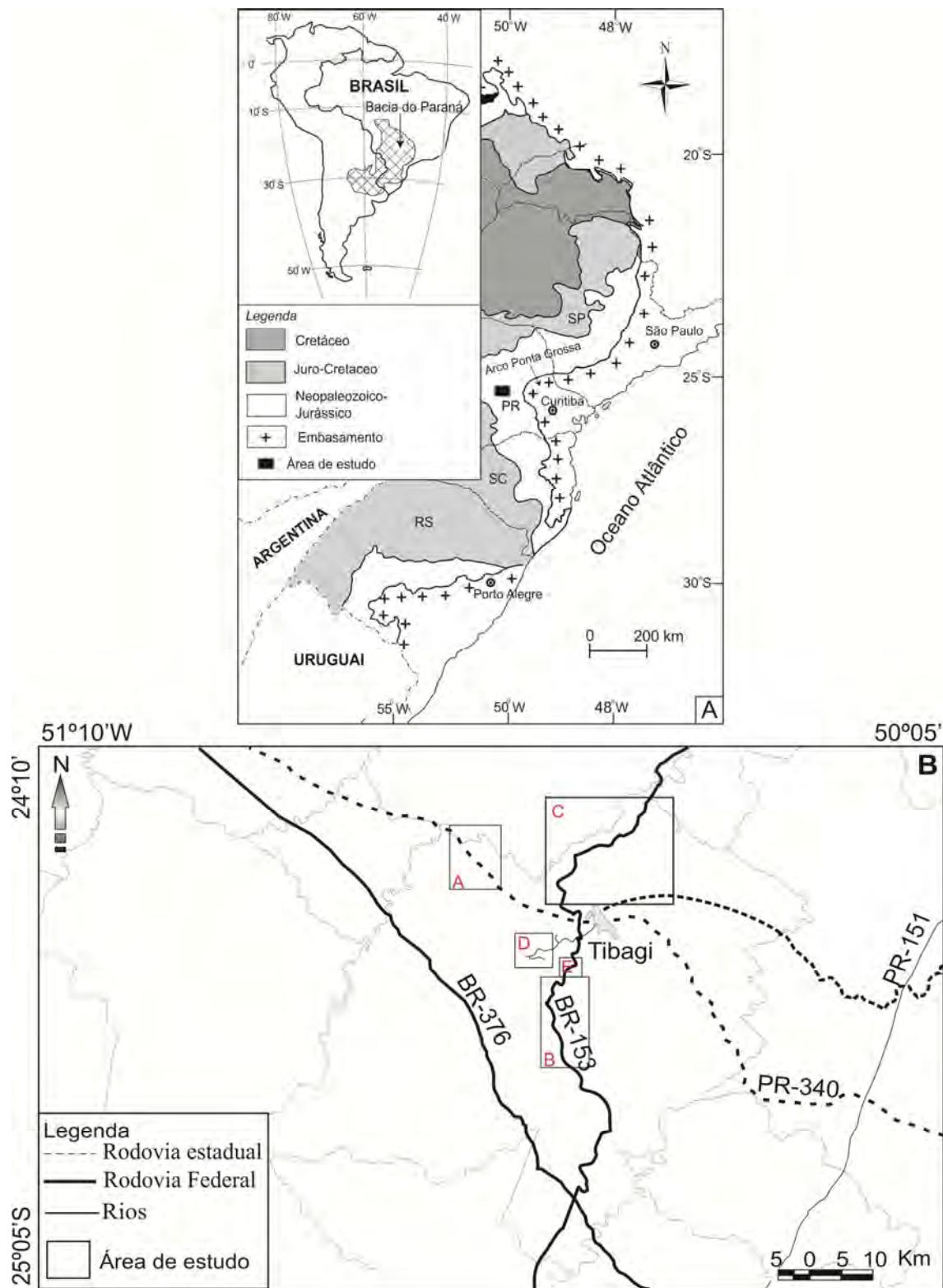


Figura 1 – (A) Mapa de localização da área de estudo na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná; (B) Mapa de localização dos afloramentos estudados nos arredores da cidade de Tibagi (Paraná). A = Seção Tibagi-Telêmaco Borba; B = Tibagi-Alto do Amparo; C = Tibagi-Ventania; D = Seção Barreiro; E = Seção tipo de Oliveira (1912).

## 4.2. Metodologia

O presente projeto adotou as seguintes etapas de trabalho apoiadas nos respectivos métodos:

**1<sup>a</sup>.** Revisão bibliográfica, utilizando-se dos acervos das bibliotecas especializadas em Geociências e dos periódicos disponibilizados junto ao Portal CAPES;

**2<sup>a</sup>.** Realização de trabalhos de campo mediante coleta de alta resolução tafonômica (seguindo o Protocolo tafonômico/paleoautoecológico de Simões & Ghilardi, 2000) e estratigráfica (utilizando o arcabouço estabelecido por Bergamaschi, 1999, atualizado por Bergamaschi & Pereira, 2001, e Grahn *et al.*, 2013), sendo que a coleta do material fóssil teve como um dos principais objetivos a busca de bioclastos preservados nos limites das sequências e das unidades litológicas ocorrentes nas seções de estudo;

**3<sup>a</sup>.** Análise da paleobiodiversidade de toda a fauna da sucessão aflorante do intervalo da área de estudo, buscando estabelecer a amplitude estratigráfica com o auxílio do arcabouço estratigráfico já estabelecido para as seções analisadas, a fim de diagnosticar a ocorrência de desaparecimentos de menor ou maior magnitude no registro (i.e., em diferentes níveis estratigráficos e/ou idades);

**4<sup>a</sup>.** Interpretação dos dados: **(i)** tafonômicos - identificar as feições bioestratinômicas (graus de empacotamento, graus de seleção, distribuição dos bioclastos na matriz, bioerosão, arredondamento e incrustação, dentre outros) e buscar a relação entre as assinaturas tafonômicas das concentrações e seu possível significado paleoambiental (Speyer & Brett, 1988; Speyer & Brett, 1988; Speyer & Brett, 1991; Holz & Simões, 2002); **(ii)** estratigráficos - contextualizar os dados obtidos e as respectivas interpretações tafonômicas e de taofácies junto aos tratos de sistemas identificados, utilizando-se, para isso, os princípios da estratigrafia de seqüências e modelos integrativos (paleontologia-estratigrafia) já apresentados por alguns pesquisadores em trabalhos anteriores (Holz & Dias, 1997; Ghilardi, 2004; Bosetti; 2004; Zabini *et al.*, 2010; Zabini *et al.*, 2012);

**5<sup>a</sup>.** Análise integrativa reunindo todos os resultados obtidos dos estudos tafonômicos, faciológicos, paleontológicos (taxonômicos), estratigráficos e

bioestratigráficos, a fim de estabelecer (i) modelos paleoecológicos relativos às paleocomunidades e seus habitats, bem como (ii) a sucessão faunística do intervalo analisado em detalhe, caracterizando assim os tipos e as causas das mudanças ocorridas através do tempo.

## 5. Contexto Geológico

### 5.1. Bacia do Paraná

A Bacia sedimentar do Paraná (Fig. 2A), localizada no continente sul-americano, é classificada como uma bacia cratônica intercontinental e de natureza policíclica. É uma sinéclise de grande extensão que ocorre na porção territorial do Brasil meridional (estados do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul), Paraguai oriental, nordeste da Argentina e norte do Uruguai, possuindo uma área de 1,5 milhão de quilômetros quadrados (Milani *et al.*, 1994; Milani *et al.*, 2007) (Fig. 2). Ocorrem em seus limites diversos arcos estruturais soerguidos paralelamente às suas bordas. Os arcos de São Vicente e o da Canastra delimitam a porção norte, enquanto que os arcos de Martin Garcia, Pampeano, Ocidental-Oriental e de Assunção fazem o limite da porção sul, sudeste e oeste, respectivamente. Devido à força do tectonismo de ruptura ocorrido no Mesozóico, devido à fragmentação do Supercontinente Gondwana, o limite para leste não fica em território brasileiro. No Brasil, a bacia é subdividida em dois depocentros, a sub-Bacia de Alto Garças, ao norte, e a sub-Bacia de Apucarana, ao sul, separados pelo arco estrutural de Campo Grande-Três Lagoas.

A Bacia mostra-se hoje como uma estrutura razoavelmente íntegra na sua extensão brasileira, apesar do longo período de erosão a que foi sujeita. Isso talvez se deva ao seu comportamento tectônico, mas em boa dose deve-se também à proteção fornecida pelas camadas de basalto e pelo emaranhado de injeções de rochas intrusivas básicas, sob a forma de diques, no fim da Era Mesozóica. O registro estratigráfico da bacia compreende um pacote sedimentar-magmático com cerca de sete mil metros de espessura total no eixo deposicional, que coincide geograficamente com o depocentro estrutural da sinéclise da calha do rio que lhe empresta o nome (Milani *et al.*, 2007). Milani *et al.*, (2007) reconheceu no registro estratigráfico da Bacia do Paraná seis unidades de ampla escala ou Supersequências (Vail *et al.*, 1977; Fig. 2B), na forma de pacotes rochosos que materializam, cada um deles, intervalos temporais de algumas dezenas de milhões de anos de duração e que são envelopados por superfícies de discordância de caráter inter-regional, são elas: Supersequência Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Supersequência Paraná

(Devoniano), Supersequência Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico), Supersequência Gondwana II (Meso a Neotriássico), Supersequência Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo) e Supersequência Bauru (Neocretáceo). As três primeiras são representadas por sucessões sedimentares que definem ciclos transgressivo-regressivos ligados a oscilações do nível relativo do mar, ocorridos no Paleozoico, enquanto que as três últimas correspondem a pacotes de sedimentos continentais com rochas ígneas associadas.

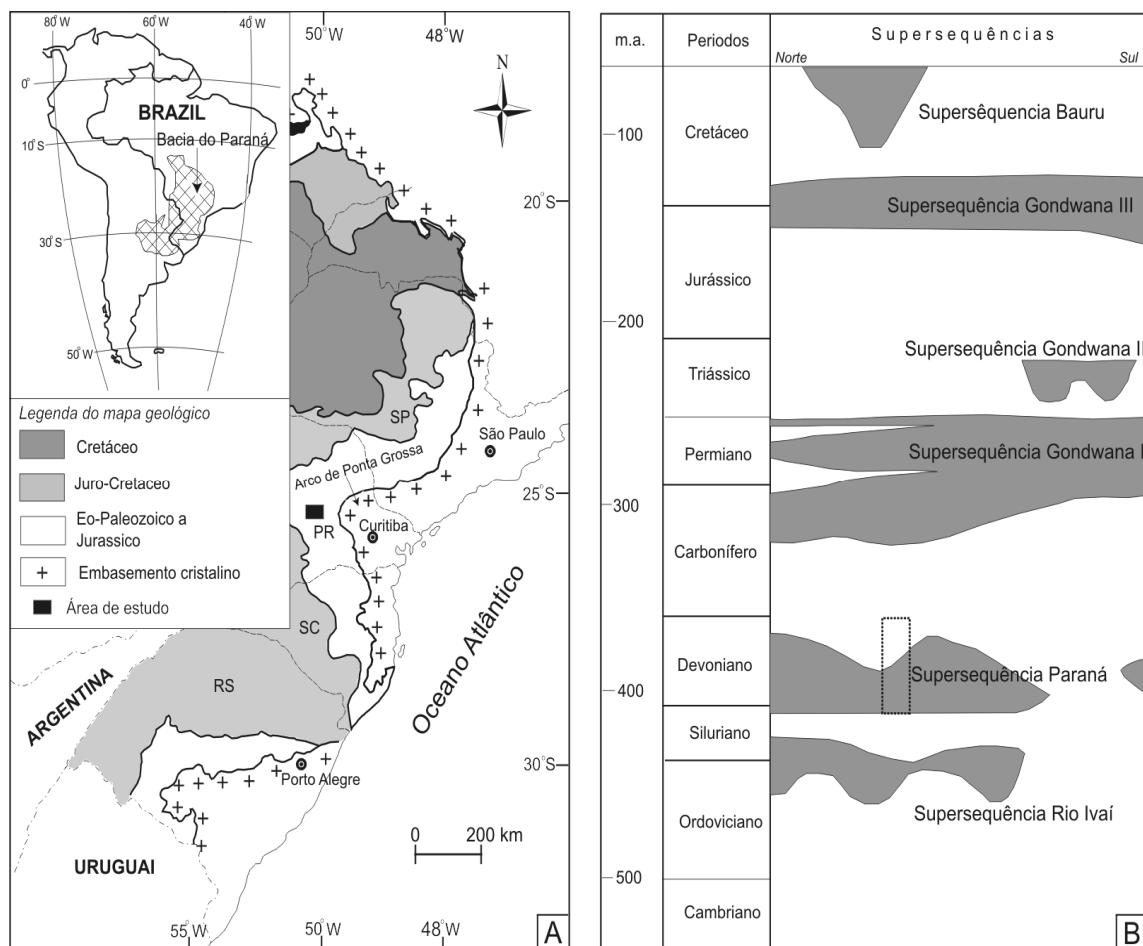


Figura 2 – (A) Mapa de localização da Bacia do Paraná na América do Sul e faixa de afloramentos da margem leste da bacia, onde destaca-se as exposições do intervalo Eo-Paleozóico a Jurássico; (B) intervalo estratigráfico de interesse, situado na Superseqüência Paraná – note retângulo pontilhado (modificado de Milani et al., 1997).

## 5.2. A sucessão Devoniana na sub-Bacia de Apucara - Bacia do Paraná

As primeiras tentativas de organização dos estratos devonianos do que hoje se comprehende como Supersequência Paraná (Milani *et al.*, 2007), foram escritas pela primeira vez por Derby (1878). À Oliveira (1912) é atribuída a pioneira divisão do pacote devôniano da região meridional da bacia, a partir da base, em “Grés de Furnas”, “Shistos de Ponta Grossa” e “Grés de Tibagi”. Os aspectos sedimentológicos e paleontológicos deste pacote foram investigados inicialmente por Kayser (1900), Clarke (1913) e Kozlowski (1913). Posteriormente, Petri (1948) formalizou as unidades devonianas de acordo com o Código Norte Americano de Nomenclatura Estratigráfica, propondo as denominações Formações Furnas e Ponta Grossa. Mais tarde, Lange & Petri (1967) formalizaram a litoestratigrafia do Devôniano paranaense propondo a divisão tripartite da Formação Ponta Grossa, constituída, a partir da base, pelos membros Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos. Através de dados de subsuperfície, Northfleet *et al.*, (1969) e Schneider *et al.*, (1974) adotaram a designação “Grupo Paraná”, para englobar as duas formações, sem mencionarem membros, tratando-as assim como indivisais. Melo (1985), baseado na prioridade dos termos conferidos por Maack (1947), redefiniu a unidade superior, designando-a de Formação Santa Rosa definindo-a com seus respectivos membros: Ponta Grossa, Tibagi e São Domingos (da base para o topo). Com base no estudo de microfósseis, Grahn (1992) propôs uma divisão tripartite do Devôniano do estado do Paraná, a saber: Formação Furnas, na base, Formação Ponta Grossa, na porção média, e Formação São Domingos, no topo. Sob a óptica da Estratigrafia de Sequências, os sedimentos devonianos foram estudados por Assine (1996) que resumiu o arcabouço estratigráfico devôniano em três sequências deposicionais, correlacionado-as em parte com as unidades litoestratigráficas existentes, estabelecendo a seguinte ordem do topo para a base:

Sequência Eifeliana-Frasniana:	Fm. Ponta Grossa – Topo do Mb. Tibagi e Mb São Domingos
Sequência Praguiana-Eifeliana:	Fm. Furnas – Unid. III e Fm. Ponta Grossa – Mb. Jaguariaíva e Mb. Tibagi
Sequência Lochkoviana:	Fm. Furnas – Unid. I e II

Bergamaschi (1999), também usou os princípios da Estratigrafia de Sequências e resumiu as sequências devonianas do Paraná, correlacionando-as com as unidades litoestratigráficas pré-existentes, na seguinte ordem, do topo para a base:

Seqüência Depositional “F”	Frasniano – Fm. Ponta Grossa
Seqüência Depositional “E”	?Neo-Eifeliano/ Neo-Givetiano – Fm. Ponta Grossa
Seqüência Depositional “D”	Eifeliano – Fm. Ponta Grossa
Seqüência Depositional “C”	?Neo-Emsiano/ ?Eo-Eifeliano – Fm. Ponta Grossa
Seqüência Depositional “B”	?Neolochkoviano/ Emsiano – Fm. Ponta Grossa
Seqüência Depositional “A”	?Pridolianiano/ Lochkoviano – Fm. Furnas

Mais recentemente, vários autores (Grahn 1992; Grahn *et al.*, 2000; Gaugris & Grahn (2006); Mendlowicz Mauller *et al.*, 2009; Grahn *et al.*, 2010; Grahn *et al.*, 2013), resgatando a proposta original de Oliveira (1912), propuseram a divisão litoestrafigráfica do siluro-devoniano nas formações Furnas (Pridolianiano-Neo-Lochkoviano), Ponta Grossa (Neo-Praguiano/Eo-Emsiano) e São Domingos (incluindo o Membro Tibagi - Neo-Emsiano/Frasniano).

O arcabouço litoestratigráfico original de Grahn (1992), de estratigrafia de sequências de Bergamaschi (1999), e a consequente correlação entre ambos, elaborada em Grahn *et al.*, (2013), é o utilizado para o presente trabalho. As justificativas para isso têm várias razões. Em primeiro lugar, as seis sequências deposicionais de Bergamaschi (1999) estão dentro do intervalo hierárquico de poucos milhões de anos de duração e são de fácil reconhecimento *in loco*, proporcionando o controle específico sobre a sedimentação ocorrida. Adicionalmente, há no trabalho de Bergamaschi (1999) uma seção de superfície completa (seção colunar Tibagi-Telêmaco Borba) na área de desenvolvimento do presente estudo, o que facilitou a identificação e o trabalho de campo na região de Tibagi, PR. Ainda, todos os limites estratigráficos da proposta de Bergamaschi (1999) foram reavaliados e redatados por Grahn *et al.*, (2013). Por outro lado, o arcabouço litoestratigráfico de Grahn (1992) também é facilmente reconhecível em campo (dos sedimentos mais finos, da Formação Ponta Grossa, aos mais grossos, da Formação São Domingos),

principalmente os seus limites, atribuídos ao estratótipo original, estabelecido no trabalho de Oliveira (1912). Além disso, coincidentemente, a ocorrência dos fósseis da fauna de invertebrados, torna-se muito menos abundante e diversificada na Formação São Domingos. Fato este que deveria ser investigado, pois pode ser fruto de um momento de extinção (c.f. Bosetti *et al.*, 2012) ou de processos preservacionais tafonômicos negativos. Portanto, uma breve descrição das formações conforme estabelecido pelos autores citados acima é aqui apresentada, e seu posicionamento cronoestratigráfico pode ser também observado na Figura 3.

### **5.2.1. Formação Furnas**

A Formação Furnas (Siluro-Devoniano) é frequentemente descrita como uma monótona sequência de arenitos quartzosos brancos, de granulação média a grossa, feldspáticos e/ou caulinícios, portadores de estratificações cruzadas de várias naturezas, aos quais se interestratificam a delgados níveis de conglomerados, sobretudos na porção basal (Assine, 1996).

Com espessuras entre 250 e 300 metros, a Formação Furnas aflora no flanco leste da bacia, desde o sul do Paraná até as imediações de Itapeva (SP), voltando a ocorrer no flanco norte, em Goiás e Mato Grosso, sendo recoberta em grande parte da bacia pela Formação Ponta Grossa. Discordantemente é também recoberta pelo Grupo Itararé em áreas restritas, como no centro-leste do Mato Grosso, e pelas formações Botucatu, Bauru e Cachoeirinha (Lange & Petri, 1967).

Segundo Bergamaschi (1999), a Formação Furnas representa uma deposição litorânea/marinha-costeira. Para Sanford & Lange (1960), Bigarella *et al.*, (1966) e Lange & Petri (1967), a unidade é de origem marinha, enquanto que Northfleet *et al.*, (1969) e Schneider *et al.*, (1974) a consideram como fluvial. Os icnofósseis de invertebrados marinhos são muito comuns na formação e de importância paleoambiental significativa, pois conferem origem marinha aos sedimentitos onde se fazem presentes (Lange, 1942; Acenôlaza & Ciguel, 1986; Rodrigues *et al.*, 1988, 1989; Fernandes, 1996; Fernandes *et al.*, 2002; Assine & Góis, 1996; Assine, 1999; Netto *et al.*, 2012). Embora a discussão quanto aos ambientes ainda exista, pois há a ocorrência de fragmentos de plantas fósseis no pacote superior da unidade (Gerrienne *et al.*, 2001), a Formação Furnas foi datada recentemente por Grahn *et al.*, (2010), a

partir do que foi constatado a existência de um hiato entre as formações Furnas e Ponta Grossa. O contato, segundo os autores, constitui-se em uma superfície de ravinamento, gerada pelos processos transgressivos marinhos observados no contato das duas formações. Esta unidade equivale a Sequência A de Bergamaschi (1999) e tem idade de Lochkoviano (Figura 3).

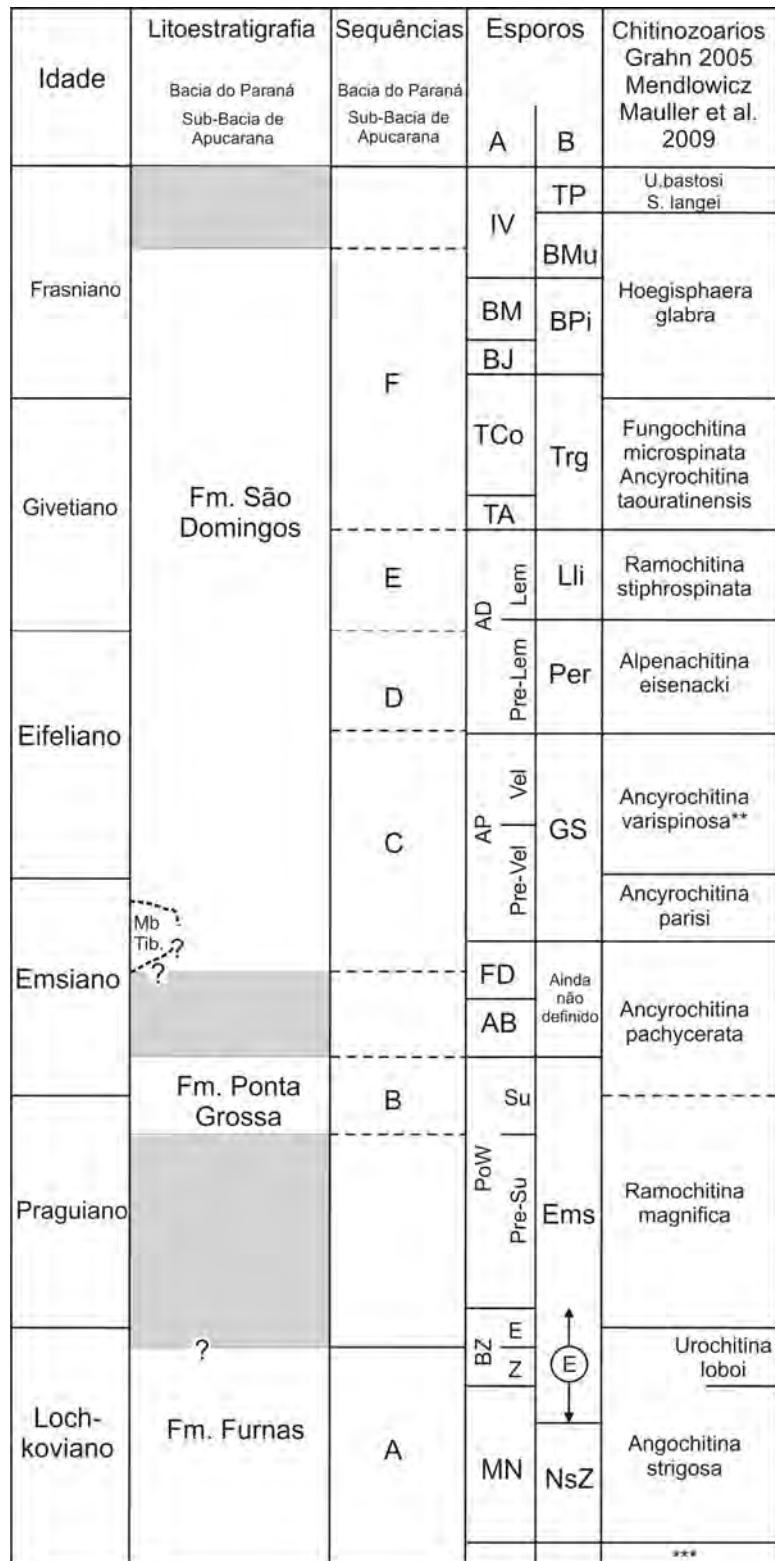


Figura 3 – Arcabouço cronoestratigráfico da sucessão devoniana na margem leste da Bacia do Paraná (Grahn et al., 2013). Sequências (A-F) de acordo com Bergamaschi (1999). Outras legendas: A = Zoneamento de miosporos para a Europa Ocidental apóis Strel et al., (1987) e Steemans (1989). B = Zoneamento de miosporos para o Gondwana Ocidental (Norte do Brasil), apóis Melo & Loboziak (2003). Mb Tib. = Membro Tibagi da Formação São Domingos. \*\* = Biozona informal. \*\*\* = Zona *Angochitinapra edensibaculata*.

### **5.2.2 Formação Ponta Grossa**

A Formação Ponta Grossa está assentada sobre a Formação Furnas. Litologicamente constitui-se em folhelhos pretos a cinza claros, argilitos escuros maciços ou laminados e siltitos, intercalados por pacotes arenosos ou lentes de areia, com *wavy* ou estruturas do tipo *hummocky* (Grahn et al., 2013). Nódulos e concreções são observados em níveis estratigráficos distintos. A formação é ricamente fossilífera. Icnofósseis e fósseis de invertebrados marinhos são notáveis e abundantes em praticamente todos os pacotes rochosos. Esta unidade se caracteriza por depósitos marinhos de *shoreface* a *offshore*, em contexto transgressivo, desde o contato com a Formação Furnas. A Formação Ponta Grossa se equivale à Sequência B de Bergamaschi (1999) e é bem representada nos municípios de Ponta Grossa, Tibagi e Jaguariaíva. A idade desta formação é de Neopraguiano a Eoemsiano.

### **5.2.3. O Membro Tibagi da Formação São Domingos**

O Membro Tibagi foi definido por Oliveira (1912) como um pacote de arenitos e siltitos arenosos, micáceos, com *wavy* ou estruturas do tipo *hummocky*. No geral, o membro tem no máximo 20 metros de espessura na localidade tipo. O Membro Tibagi está posicionado na porção mais basal da Formação São Domingos e em contato direto com o topo da Formação Ponta Grossa, no neoestratótipo definido por Grahn et al., (2013), exposto a seis quilômetros a oeste de Tibagi. O neoestratótipo deste membro é bastante fossilífero, com destaque para os lingulídeos infaunais. A idade do membro é Neoemsiano.

### **5.2.4. Formação São Domingos**

A Formação São Domingos está posicionada estratigraficamente acima da Formação Ponta Grossa. É litologicamente composta por argilitos, folhelhos, siltitos, arenitos e arenitos conglomeráticos. Ocorrem acamamento wavy e estruturas sedimentares do tipo *hummocky* (Grahn *et al.*, 2013). Nas porções mais basais (= Membro Tibagi) e no topo predominam siltitos e arenitos, intercalados por corpos de argilitos, podendo alcançar alguns metros de espessura e apresentando fósseis de restos de plantas. Esta formação é bastante fossilífera, mas em comparação com a formação subjacente, é muito menor (Bosetti *et al.*, 2012). Na passagem Eifeliana/Givetiana, é registrado o máximo transgressivo na bacia, evidenciado por meio de folhelhos pretos aparentemente afossilíferos (Grahn *et al.*, 2013; Horodyski *et al.*, 2013). Esta formação se equivale às sequências C, D, E e F de Bergamaschi (1999) (Figura 3). Em superfície, é possível reconhecer apenas as sequências C, D e E, correspondentes a esta formação. A idade é Neoemsiano a Mesofrasniano.

### **5.3. A passagem Eifeliana/Givetiana**

O estratótipo global (GSSP - *Global Stratigraphic Section and Point*) do limite Eifeliano/ Givetiano foi estabelecido na seção estratigráfica Mech Irdane, localizada nas montanhas Mech Irdane, no Marrocos (Walliser *et al.*, 1995; Ellwood *et al.*, 2010). Este limite coincide com a passagem que registra o último aparecimento do conodonte *Polygnathus pseudofoliatus* e o primeiro aparecimento do conodonte *Polygnathus hemiansatus*. O limite coincide com a aparecimento do amonóide *Maenioceras* que é usado como divisor do Devoniano Médio e aparecimento do dacryoconarideo *Nowakia otomari*. No Brasil, conodontes foram apenas registrados no Devoniano superior da Bacia do Amazonas (norte do Brasil) por Lemos *et al.*, (1987). Porém, nas camadas rochosas devonianas brasileiras não foram assinalados ainda a presença dos biomarcadores estabelecidos pela proposta da GSSP. Duas hipóteses podem ser levantadas em relação a não ocorrência de amonóides ou conodontes na Bacia do Paraná: ou os fatores paleoclimáticos não favoreceram o estabelecimento ecológico destes dois grupos, talvez pelo posicionamento da bacia em altas latitudes na época; ou eles existiram, mas não ficaram preservados devido aos processos de perdas

tafonômicas, como a dissolução. De qualquer modo, o registro do intervalo Eifeliano/Givetiano na sub-Bacia de Apucarana é estabelecido através de palinomorfos quitinozoários, acritarcos e esporos, conforme apresentado nos trabalhos de diversos autores (síntese em Grahn *et al.*, 2013). A passagem Eifeliana/ Givetiana é marcada pela ocorrência do quitinozoário *Alpenachtina* na base do Givetiano, correlato à Palinozona "Per" de Melo & Loboziak (2003).

### **5.3.1. Evento KAČÁK**

A principal crise biótica global registrada no Devoniano Médio ocorre na passagem Eifeliana/ Givetiana e constitui-se no principal evento de extinção já diagnosticado na Bacia do Paraná durante o Período Devoniano, o Evento KAČÁK (Bosetti *et al.*, 2011; Horodyski *et al.*, 2013). O Evento KAČÁK (House 1989, 1996, 2002), denominado assim em homenagem ao Membro KAČÁK, da Formação Sbhiro, Bacia de Praga, na República Checa (Chlupač & Kukal, 1988; House, 1989), foi registrado por House (1985), Chlupáč (1960, 1995), Chlupáč & Kukal (1988) e Hladil & Kalvoda (1993) na transição Eifeliano-Givetiano, através da bioestratigrafia de tentaculítideos e conodontes. Walliser *et al.*, (1995) e Ellwood *et al.*, (2010) também registram o evento no nível GSSP da passagem Eifeliana-Givetiana, no Marrocos. Mawson & Talent (1989) e Talent *et al.*, (1993) registraram o evento na Formação Papilio, em Queensland na Austrália. House (1991) sugeriu que o evento estivesse representado nas fácies Old Red Sandstone, nas camadas Achanarras Fish Bed, da Escócia. House (1996), ainda indicou a possível ocorrência do evento KAČÁK no Membro St. Mary's Bay, da Formação Nordon, no sudoeste da Inglaterra, na Formação Huergas, na localidade de Catabrian Montains (norte da Espanha), e no sul da França, na região de Montagne Noire. O evento foi ainda identificado por Sun & Bai (1995) na Zona *ensiensis* de conodonte, no sul da China. Nos folhelhos Giesdorf e Freilingen da Eifel Mountains (Alemanha), ele foi registrado por Diener *et al.*, (1996). Por fim, o evento foi registrado recentemente em áreas correlatas na Formação Onondaga, do Grupo Hamilton, Estados Unidos, por Brett *et al.*, (2010a, 2010b) e Desantis & Brett (2010).

Segundo os autores (House, 1985, 1986, 2002) que conceberam o Evento KAČÁK, este corresponderia a um período de anoxia global, marcado pela presença

de extensos depósitos de folhelhos pretos em ambientes marinhos. O pico transgressivo associado com o Evento KAČÁK causou mudanças drásticas no meio ambiente, incluindo a alteração na temperatura, oxigenação e, consequentemente, na produção primária. House (1996) sugeriu que o evento estivesse associado às seguintes características: i) sedimentação de folhelhos ou calcários pretos ou cinza escuros, representando ambientes anóxicos ou disóxicos; ii) curto intervalo de tempo de deposição; iii) ampla distribuição global, com maior registro na Eurásia e estratos menos estudados nas Américas; iv) associação diferenciada da fauna, com propagação de alguns táxons oportunistas; v) extinção de grupos taxonômicos subjacentes; vi) associação de significativas anomalias geoquímicas, mudanças nos isótopos de Carbono Orgânico Total (COT), níquel, carbono e oxigênio.

## 6. Sobre a Tafonomia

A Tafonomia (do grego: *taphos* = sepultamento; *nomos* = leis) é o termo proposto por Efremov (1940) para designar o estudo das “leis” que governam a transição dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera. É um termo amplo e constitui parte dos estudos sobre os processos de fossilização, paleobiologia, bioestratinomia e actuopaleontologia. Behrensmeyer & Kidwell (1985) definem a Tafonomia como “o estudo dos processos de preservação e como eles afetam a informação no registro fossilífero”. A Tafonomia é o estudo da perda de informações originais dos organismos que foram afetados por fatores químicos, físicos ou biológicos.

A Tafonomia abrange a bioestratinomia e a diagênese dos fósseis (Fig. 4). A bioestratinomia abrange a história sedimentar dos restos esqueléticos até o soterramento, incluindo as causas de morte de um determinado organismo e sua decomposição, seu transporte e soterramento (Holz & Simões, 2004). A diagênese dos fósseis estuda os processos físicos e químicos que alteram os restos esqueletais, após o soterramento e o metamorfismo (Seilacher, 1970; Flessa *et al.*, 1992). A tafonomia atua na paleoecologia quando o tafônomo busca informações perdidas na interação organismo-ambiente. Portanto, as assinaturas tafonômicas são o conjunto de características tafonômicas de uma determinada associação fóssil resultantes da dinâmica ambiental (físico/ químico/ biológico).

O conceito de *Tafofácies* foi, inicialmente, proposto com objetivo de estudar em detalhe a gênese das associações fósseis (Brett & Baird, 1986; Speyer & Brett, 1986; Speyer & Brett, 1988). Ele postula que há uma íntima correlação entre as chamadas assinaturas tafonômicas e as condições dos ambientes responsáveis pela sua gênese e, portanto, implica em uma avaliação das características ambientais existentes. Estas assinaturas podem ser discriminadas em termos quantitativos ou qualitativos, por meio de atributos tais como graus de articulação, desarticulação e fragmentação, orientação dos bioclastos, posição dos bioclastos em relação ao plano de acamamento, dentre outros, no caso de macroinvertebrados (Speyer & Brett, 1988; Speyer & Brett, 1991; Holz & Simões, 2002). Deste modo, uma tafofácies consiste em uma associação fossilífera com assinaturas tafonômicas distintas em um determinado nível sedimentar que evidencia com maior segurança a história deposicional dos restos [esqueléticos] em estudo.

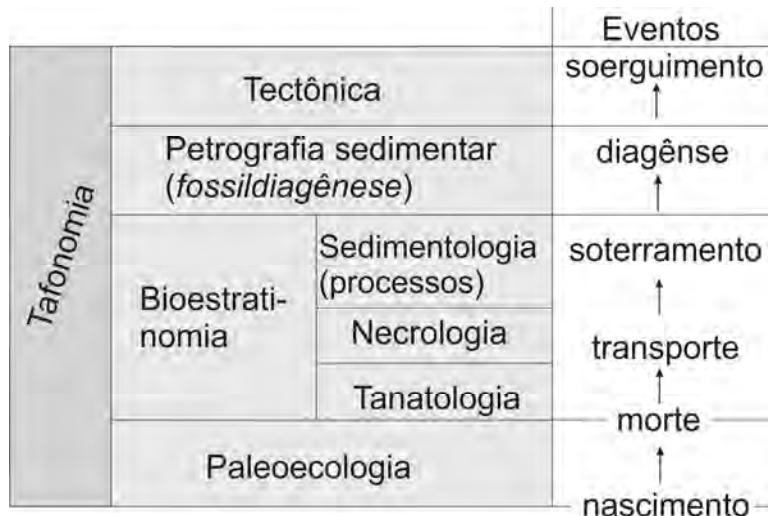


Figura 4 – Esquema da tafonomia e suas subdivisões com os eventos responsáveis pela origem das associações fósseis (retirado de Holz & Simões, 2002).

As tafofácies não podem ser confundidas com litofácies, pois não são caracterizadas por atributos sedimentológicos ou estruturais das rochas, ou biofácies, por que não são delimitadas pelo tipo de táxon ou associação de táxons ocorrentes (Holz & Simões, 2002). Contudo, é óbvio que o reconhecimento dos táxons ocorrentes é importante, uma vez que se uma determinada tafofácie for reconhecida pela exclusividade de seus bioclastos em posição de vida, por exemplo, a mesma pode servir como base para se determinar a zona hipotética de habitação, ainda duvidosa, de algum táxon. Assim sendo, o termo é conceituado por se tratar de uma entidade autônoma e desvinculada de qualquer atributo que não seja tafonômico (Holz & Simões, 2002). Por exemplo, algumas tafofácies podem ocorrer (i) associadas às mesmas litofácies de diferentes idades ou de áreas correlatas, desde que o mesmo processo deposicional seja reconhecido (Bosetti *et al.*, 2009). Ainda, os mesmos processos tafonômicos podem ser identificados independentemente da similaridade litológica e do conteúdo paleontológico/taxonômico (Souto-Ribeiro & Holz, 1998).

O conceito de tafofácies foi introduzido pela primeira vez no trabalho de Speyer & Brett (1986), no estudo de trilobitas do Devoniano Médio (Grupo Hamilton) do estado de New York (EUA). Os resultados deste estudo pioneiro evidenciaram que os bioclastos não estavam distribuídos aleatoriamente na matriz sedimentar e que os atributos tafonômicos reconhecidos foram utilizados para se caracterizar diferentes tafofácies, estas, controladas pelo regime sedimentar. Para sistematizar os resultados alcançados, os autores propuseram quatro tafofácies. A tafofácie 1 (= T1) indicava

preservação de trilobitas desarticulados e fragmentos próxima ao nível de base de ondas normais. Ou seja, neste caso, teria ocorrido um tempo maior entre a morte do organismo até o soterramento final (tempo de residência). Já a tafofácie 2 (= T2) indicava que a associação de trilobitas inteiros e desarticulados fora preservada em regiões um pouco mais distais, com alta taxa de sedimentação e tempo de residência mais curto. A tafofácie 3 (= T3) englobava camadas sedimentares contendo trilobitas articulados e desarticulados (os exoesqueletos foram desarticulados devido a ação de necrófagos escavadores). E por último, a tafofácie 4 (= T4) foi registrada em ambientes mais profundos, onde a taxa de sedimentação era baixa a moderada, com preservação de carcaças completas estendidas ou enroladas.

Mas foi o trabalho de Speyer & Brett (1988) que serviu como a alavanca principal para o inicio dos estudos com tafofácies. Os autores abordaram nesta contribuição a metodologia básica de investigação das assinaturas tafonômicas, estabelecendo os modelos de tafofácies em ambientes marinhos epeiricos durante o Paleozoico médio para os diferentes tipos de esqueletos, tais como os maciços (e.g. corais), os arborecentes (e.g. briozoários), os multielementos (equinodermas pedunculados como os crinoides, blastóides ou cistóides), os univalves (e.g. gastrópodes) ou os bivalves (e.g. braquiópodes ou moluscos bivalves). Os autores consideraram as assinaturas de desarticulação, reorientação, segregação, fragmentação, abrasão e corrosão como etapas a serem consideradas na pesquisa e analisadas quando identificadas. Atualmente, essas etapas fazem parte das premissas da análise tafonômica básica na trajetória hipotética de um resto orgânico até sua fossilização, ou seja, desde o nascimento do organismo, passando pela morte, transporte, soterramento, diagênese e soerguimento de seus restos resistentes (esqueléticos). Estes são todos os processos responsáveis pela origem dos acúmulos fossilíferos (Behrensmeyer & Kidwell, 1985). Portanto “*a elaboração de modelos de fácies tafonômicas deve levar em consideração, entretanto, o fato de toda acumulação esquelética exibir, em maior ou menor grau, mistura de feições produzidas pelos processos que operam no dia-a-dia, chamados de processos de fundo (background process) e os processos episódicos (episodic process) responsáveis pelo soterramento final dos bioclastos*” (Holz & Simões, 2002). Os aspectos tafonômicos e suas respectivas interpretações a serem considerados nos estudos de tafofácies estão resumidos abaixo, na Tabela 1:

Tabela 1. Resumo das assinaturas tafonômicas a serem consideradas em estudo de Tafofácies. Para o significado das assinaturas foram utilizados os trabalhos de Speyer & Brett (1988), Holz & Simões (2002) e atualizações elaboradas por Erthal (2012).

Aspecto tafonômico	Descrição e significado
Desarticulação	Processo pós-morte. Causada por necrólide e/ou pela agitação da água de fundo e ação de necrófagos. Pode ocorrer tanto em ambientes muito calmos como em de alta energia. A temperatura da água pode influenciar no tempo da desarticulação total de um organismo, como foi testado por Schaefer (1962) para asteroides, Smith (1984) para equinoides, e Kidwell & Baumiller (1990) com os estudos de equinoides (todos para o caso de esqueletos multielementos).
Fragmentação	Processo pós-morte. O bioclasto neste momento é considerado como partícula sedimentar (Seilacher, 1973). Por isso, através dos processos de correntes ou ondas (processos hidráulicos), as partículas entram em suspensão e se chocam umas com as outras e se fragmentam, estando por isso relacionada com ambiente de maior energia. A fragmentação também varia de acordo com o tamanho e espessura do táxon. Elementos esqueléticos do tipo bivalve de conchas com valvas mais espessas e pesadas são menos susceptíveis a serem colocados em suspensão por maior tempo do que conchas com valvas mais leves e mais finas, as quais são mais frágeis e, portanto, com maior chance de serem mais fragmentadas. Ainda, a fragmentação pode ocorrer por processos biogênicos como predação. Para ser considerado fragmento, o bioclasto deve possuir menos de 90% do seu tamanho e formato originais.
Reorientação	O processo de reorientação pode estar relacionado ao transporte conduzido por correntes. Quanto maior o distanciamento causado pelo transporte menor será o tamanho das partículas sedimentares e dos bioclastos. Pluricolumnais de crinoides orientadas (esqueletos multielementos), conchas de valvas desarticuladas orientadas com a convexidade voltada para cima (esqueletos bivalves), univalves orientados (esqueletos univalves), todos paralelamente posicionados no plano de acamamento, podem evidenciar direção da corrente, redeposição, ou até mesmo posição de vida <i>in situ</i> (Kidwell &

	Bosence, 1991). Vale destacar que nem sempre o agente de transporte retira por total o organismo do seu sítio original de vida (isso pode depender da geomorfologia do ambiente, como taludes que podem gerar depósitos de turbiditos; c.f. Kidwell & Flessa, 1996), e isso implicará nos padrões de autoctonia e aloctonia. Ainda, a reorientação pode acontecer por animais escavadores da infauna.
Posição do bioclasto	É a identificação da posição do bioclasto em relação ao plano de acamamento no registro sedimentar, que foi controlada pelo ciclo exógeno (e.g. correntes) ou não antes do soterramento final, comparada ao hábito de vida original do táxon investigado. Os bioclastos podem estar paralelos, oblíquos ou verticais em relação ao plano de acamamento. O registro da posição vertical em relação ao plano de acamamento de um organismo da infauna pode gerar interpretação de soterramento <i>in situ</i> , por exemplo. Já valvas desarticuladas ou colunais isolados de crinóides, ambas paralelas ao plano de acamamento podem gerar interpretações como pouco transporte, orientação e tempo de residência relativamente longo. A posição oblíqua de organismos infaunais (e.g. lingulídeos; Godoy <i>et al.</i> , 2005) pode ser gerada por animais escavadores.
Bioerosão	Processo corrosivo por agentes biológicos através da perfuração e predação das partes duras esqueléticas. Ocorre em maior parte nos ambientes marinhos. Indicam tempo de residência.
Dissolução	Processo pós morte. É o efeito de dissolver os elementos orgânicos por mudanças químicas (Ph ou pCO <sub>2</sub> ) nas águas de superfície ou intersticiais. Por exemplo: a sílica se dissolve sob condições de alcalinidade (pH>7) e o carbonato de cálcio se dissolve sob condições de acidez (pH <7)
Arredondamento	Combinação de fragmentação, bioerosão ou dissolução. Ocorre em ambientes relativamente mais energéticos com tempo de residência maior.
Tamanho	Podem ocorrer bioclastos de diversas dimensões em uma associação, e isso é gerado através da seleção de tamanhos causada pela intensidade (equivalência) hidráulica. Ocorre em diversos ambientes.

Incrustação	Recobrimento das partes duras esqueléticas por organismos epibiontes. Bom indicador ambiental, porque fornece o tempo residência.
Abrasão	Pode ocorrer por processos biológicos como a bioerosão. Também pode ocorrer por desgaste físico quando o bioclasto entra em choque com lito- ou bioclastos devido às correntes ou ondas geradas em ambientes de maior energia. Acontece mais em ambientes proximais como praias.
Corrosão	Combinação de abrasão, dissolução e/ou bioerosão em bioclastos. Indica tempo de residência na interface água/sedimento.

Ainda, Speyer & Brett (1988) exemplificaram quais os fatores ambientais numa bacia, tais como a taxa de sedimentação, turbulência e oxigenação, poderiam ser os agentes controladores que caracterizavam as taofácies esperadas para macroinvertebrados (Fig. 5). Deste modo, os níveis de abrasão, corrosão, desarticulação, fragmentação e reorientação nos bioclastos variavam de acordo com a distribuição dos mesmos na bacia. Nas porções mais proximais (de maior energia), os bioclastos apresentavam-se normalmente mais fragmentados, desarticulados, com maiores graus de abrasão/corrosão e reorientação, enquanto que em regiões mais distais, o contrário deveria acontecer se comparado com os bioclastos encontrados nas mais proximais (Fig. 5).

Analizando-se o modelo proposto por Speyer & Brett (1988), têm-se as seguintes interpretações das sete taofácies mostradas na Figura 4: Taofácie 1 (T1) – representada em ambiente bem oxigenado, de baixa taxa de sedimentação e muita turbulência onde, portanto, os bioclastos sofrem intensivamente os processos de desarticulação, fragmentação, abrasão e, por final, reorientação, neste processo pode haver retrabalhamento e redeposição; Taofácie 2 (T2) – aconteceria em ambiente de alta turbulência e oxigenado, porém com alta taxa de sedimentação, por isso as assinaturas ocorrerão em menor grau que a T1, por que o tempo de exposição na interface água/sedimento é menor e por se tratar ainda de um ambiente muito proximal; Taofácie 3 (T3) – ocorre em ambiente disóxico, de turbulência moderada e taxa de sedimentação baixa, deste modo, a diminuição da turbulência favorecerá uma menor intensidade de fragmentação mecânica e reorientação, porém, ainda terá

razoável destruição dos restos esqueléticos por que o tempo de residência é alto pelo fato da taxa de sedimentação ser baixa; Taofácies 4 (T4) – é semelhante a T3, porém a diferença está na tendência dos bioclastos articulados ocorrerem em maior quantidade devido a taxa de sedimentação ser mais moderada, dando menos tempo ao processo de perdas tafonômicas; Taofácies 5 (T5) – ocorre em ambiente de taxa de sedimentação alta e os bioclastos são soterrados rapidamente após a morte, por isso, os graus de desarticulação (bioturbação) e corrosão são menores do que os de reorientação (bioturbação) e fragmentação; Taofácies 6 (T3) e 7 (T7) – refletem condições de oxigenação mais severas, os ambientes de extrema baixa oxigenação limitam o grau de biodiversidade e de material para processo tafonômico, a T7 sugere soterramento mais rápido pelos baixos graus de desarticulação, fragmentação, abrasão e reorientação devido a taxa de sedimentação ser maior do que na T6.

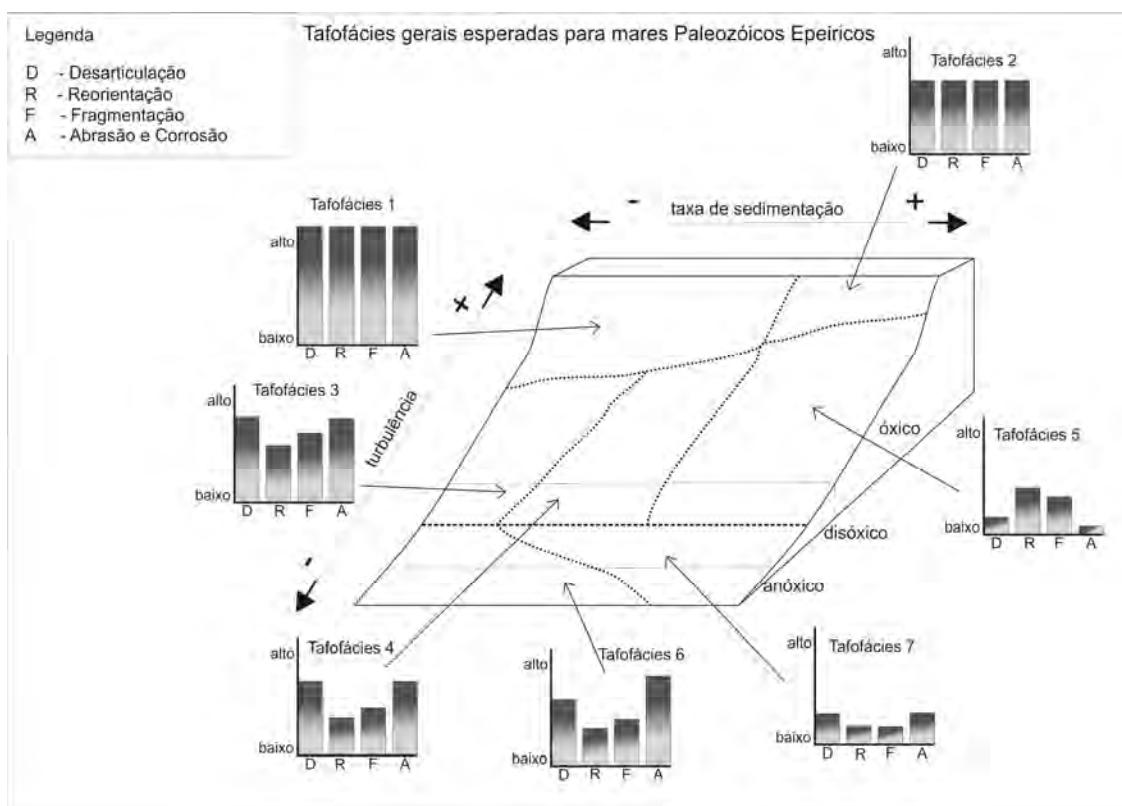


Figura 5 – Taofácies esperadas em mares epeiricos durante o Paleozóico, refletindo as condições de preservação nos diferentes ambientes na bacia. As condições ambientais estão representadas por três parâmetros, i.e. taxa de sedimentação, turbulência e oxigenação (adaptado de Speyer & Brett, 1988).

O tafônomo, ao analisar as concentrações fossilíferas, está “normalmente” preocupado com (i) os processos bioestratinômicos (causas de morte, transporte e soterramento) responsáveis pela preservação das associações estudadas (Behrensmeyer & Kidwell, 1985), que resultam nos padrões de autoctonia/aloctonia, e (ii) em quais ambientes deposicionais elas foram preservadas (e.g. Ghilardi, 2004; Bosetti, 2004; dentre outros). Deste modo, uma integração de dados da tafonomia com os advindos da Estratigrafia de Sequências pode ser favorecida, pois os processos e eventos estudados pela tafonomia são semelhantes aos que atuam na formação de um depósito sedimentar. Por isso, as tafofácies, quando interpretadas utilizando-se de um arcabouço estratigráfico de seqüências, tornam-se mais confiáveis, devido ao alto grau de resolução que pode ser obtido em relação às mudanças do nível de base por meio desta abordagem. O reconhecimento dos níveis de base, dos ambientes e dos tratos de sistemas é de extrema importância. Portanto, conclui-se que o uso e a aplicação de tafofácies feita pela análise tafonômica e distribuição vertical dos fósseis dentro de um arcabouço devem, preferencialmente, estar vinculado a um arcabouço de sequências, paradigma este atuante desde a década 90 e desenvolvido ao longo dos anos por trabalhos como os de Brett (1995), Holland (1995), Holland (2000), dentre outros. O trabalho de Holland (1995), por exemplo, é muito importante por que evidencia que os primeiros e últimos aparecimentos dos *taxa* (em porcentagem) dentro de um arcabouço de seqüências coincidem com os limites dos tratos de sistemas. Assim sendo, os estudos de tafofácies, somadas à distribuição vertical dos fósseis, podem fornecer, além de um controle ambiental mais rigoroso, informações sobre a causa da ausência brusca de grupos taxonômicos comuns numa seção geológica, relacionados a um possível evento de extinção, por exemplo.

Um exemplo dos potenciais de preservação numa seção colunar de estudo pode ser visto no trabalho de Holland (1995). O maior potencial de preservação dos organismos está no Trato de Sistemas Transgressivo (TST), onde o espaço para a acomodação de sedimentos na bacia é maior em comparação aos tratos de Nível de Mar Baixo (TSMB) ou Alto (TSMA). Concluindo, o autor evidencia que a tendência é ter variações na abundância dos *taxa* durante a distribuição vertical, devido ao deslocamento natural da zona hipotética de habitação em concomitância com as subidas e quedas do nível de base em cada trato de sistemas. Brett (1995), realizou um estudo semelhante numa seção Paleozóica de New York. Baseado no modelo de Holland (1995), Brett demonstrou que os acúmulos fossilíferos são controlados também por variações menores numa sequência sedimentar. Estas são as chamadas

parasequências, que são pacotes sedimentares delimitadas por superfícies de inundação marinha (Posamentier & Allen, 1999). Os resultados mostraram que a abundância relativa dos fósseis variava conforme havia mudança do nível de base. Por isso é necessário se obter um rigoroso controle da distribuição vertical dos táxons num arcabouço estratigráfico de sequências nas seções colunares em estudo, para que assim se evitem os vieses tafonômicos, tais como hiatos, superfícies de condensação temporal ou até mesmo o efeito Signor-Lipps (o efeito postula que um evento paleobiológico de curta duração como um evento de extinção, pode parecer gradual no registro fóssil devido ao problema de amostragem; Signor & Lipps, 1982).

### **6.1. Alguns exemplos sobre estudos tafonômicos no Devoniano (com ênfase na Bacia do Paraná)**

Rodrigues *et al.*, (2003) reconheceram, pela primeira vez, classes tafonômicas para os Conulatae (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa, Devoniano (Neopraguiano/Eoemsiano) da Bacia do Paraná, no Estado do Paraná. O estudo se fundamentou nas ocorrências de conulários na Seqüência B do arcabouço de sequências de Bergamaschi (1999) e Bergamaschi & Pereira (2001). Os dados indicaram que os conulários (*Conularia quichua* e *Paraconularia africana*) estavam preservados segundo três classes tafonômicas, identificadas por quatro critérios básicos: a) atitude em relação ao plano de acamamento; b) tipo de distribuição dos indivíduos, se isolados ou agrupados; c) grau de bioturbação dos estratos; d) grau e tipo de deformação apresentado pelas tecas.

A classe tafonômica 1 incluiu conulários isolados e agrupados, verticalmente orientados. Estes se encontravam inflados e completos, preservados em siltitos maciços ou incipientemente laminados, às vezes, associados com icnofósseis isolados, discretos. A classe 2 englobava conulários isolados e agrupados, preservados inclinados, inflados e completos, e em siltitos com icnofósseis isolados (p. ex., *Zoophycos*) ou zonas com generalizada bioturbação. A classe 3 era representada por conulários isolados, horizontalmente orientados, incluindo quatro subclasses (I a IV) com histórias tafonômicas distintas.

Os conulários verticais (classe 1) foram interpretados como tendo sido soterrados vivos (*in situ*) por uma rápida deposição de sedimentos finos, devido ao

aumento brusco nas taxas de sedimentação associado a eventos de tempestades. Os conulários inclinados (classe 2) ou horizontais (classe 3-I), preservados em sedimentos com alto índice de bioturbação, seriam registros autóctones a parautóctones. Ocorrências de conulários horizontais com tecas infladas, associados a pavimento de conchas de *Australospirifer inheringi* ou preservados em siltitos com estruturas do tipo *hummocky* (classe 3-II) foram interpretados como registros parautóctones a alóctones. Por sua vez, os conulários horizontais, achataados e incompletos, preservados em folhelhos cinza escuro (classe 3-III) ou em siltito intensamente bioturbado, com marcas onduladas (classe 3-IV), revelaram uma história tafonômica mais complexa, com exposição das tecas na interface água/sedimento e perda de partes esqueletais. Os autores observaram ainda que a distribuição vertical dos conulários não foi aleatória, pois os mesmos ocorreram em dois intervalos estratigráficos bem definidos, de 29 a 32 metros e de 44 a 48 metros do topo da Formação Furnas, respectivamente. Tais intervalos incluíam depósitos de sufocamento, situados logo abaixo de superfícies de máxima inundação. Este foi um trabalho importante de integração da tafonomia com a estratigrafia de sequências porque, esta união, pôde-se finalmente definir, além do range de habitação, o hábito do grupo. Existiam dúvidas até então se o grupo poderia se locomover por conta própria, com a teca voltada para cima, ou se eram sésseis, com a teca voltada para baixo. Com este trabalho ficou, então, demonstrado que os colunários eram sésseis e viviam abaixo do nível de base de ondas de tempestade.

Bosetti (2004), em sua tese de doutorado, identificou duas tafofácies de macroinvertebrados marinhos denominadas de T1 e T2, ocorrentes na seção colunar Desvio-Ribas, no município de Ponta Grossa, Estado do Paraná, que representa parte do Trato de Sistema Transgressivo (TST) da Sequencia C de Bergamaschi (1999) e Bergamaschi & Pereira (2001), formada durante o Emsiano, na Formação Ponta Grossa, sub-bacia do Apucarana, Bacia do Paraná, a saber:

- Tafofácie T1: reunia os bioclastos desarticulados, fragmentados e fragmentos minúsculos;
- Tafofácie T2: reunia os bioclastos articulados, inteiros e em aparente posição de vida.

Devido às características intrínsecas de cada tafofácie ocorrente (graus de fragmentação, desarticulação, articulação e posição de vida), o autor optou ainda por uma subdivisão de cada tafofácie em dois subtipos:

- T1a (grau de fragmentação e retrabalhamento muito alto): composta por fragmentos minúsculos (lingulídeos infaunais e *Orbiculoidae*), valvas parcialmente fragmentadas (lingulídeos indet., Bivalvia), valvas desarticuladas no plano de acamamento (lingulídeos indet., *Australocoelia*, Bivalvia);
- T1b (grau de fragmentação e retrabalhamento moderado): composta por valvas fragmentadas (lingulídeos indet., *Australocoelia* e *Australospirifer*) e valvas desarticuladas no plano de acamamento (lingulídeos indet., Bivalvia);
- T2a (grau de articulação e posição de vida moderado): composta por valvas em aparente posição de vida (lingulídeos indet., Bivalvia, *Australocoelia*), univalves perpendiculares ao plano de acamamento (*Tentaculites*, *Styliolina*), mudas de trilobitas homalonotídeos inteiros ou ainda tórax/pigídio;
- T2b (grau de articulação e posição de vida muito alto): composta por valvas em posição de vida (lingulídeos indet., *Australospirifer*, *Australocoelia*, *Orbiculoidae collis*), hastes de crinóides muito longas, articuladas e no plano de acamamento, univalves perpendiculares ao plano de acamamento, trilobita homalonotídeos inteiros.

Nesta seção, o autor acompanhou a evolução do ambiente e a presença das taofácies, conforme as parassequências iam se alternando. A paleobiodiversidade também foi alterada neste processo, segundo Bosetti (2004), ocorrendo aí mudanças na composição faunística da base da seção para o topo, onde ocorria a entrada da típica epifauna malvinocáfrica sobre camadas com uma endofauna cosmopolita.

A seção iniciava com marcada presença de fragmentos minúsculos de conchas, associados a valvas fragmentadas de lingulídeos infaunais e moluscos bivalves (T1a), indicando acentuada energia de fluxos bidirecionais (ondas). Imediatamente acima destas camadas, a litologia era mais fina e os fósseis em aparente posição de vida foram reconhecidos nesta fácie (T2a). Com a recorrência no perfil de camadas de arenito fino a médio que apresentavam estrutura *hummocky*, os graus de desarticulação e fragmentação das valvas e peças se elevavam novamente, mas fragmentos minúsculos não foram mais reconhecidos nestes estratos (T1b). Já na região média da seção, finas camadas de argilito apresentavam novamente fósseis em aparente posição de vida, pertencentes aos mesmos grupos taxonômicos sotopostos (T2a). Por fim, camadas de arenito associadas outra vez a ocorrência de bioclastos fragmentados e desarticulados se sobreponham a esta fácie (T1b).

Em todo o perfil, ocorreu a mudança dos atributos tafonômicos de acordo com a mudança litológica que, por sua vez, indicava as oscilações do nível do mar. Logo acima da última camada de arenito assentava-se um siltito grosso, muito endurecido, portador de fauna singular ao afloramento, apresentando elevado número de fósseis em aparente posição de vida (e.g. *Australospirifer* spp., *Australocoelia tourtelotti* e Crinoidea) (T2b). Este novo conjunto representava, segundo Bosetti (2004), a epifauna pedunculada e cimentada de crinoides e de trilobitas homalonotideos da Província Malvinocáfrica. Este foi um trabalho interessante, pois, realizou estudos dos macroinvertebrados devonianos utilizando-se dos modelos de tafofácies de Speyer & Brett (1988).

Ainda em 2004, Ghilardi reconheceu duas classes tafonômicas para o registro dos trilobitas da sucessão devoniana da Bacia do Paraná: Classe 1, os articulados, onde todos os segmentos do corpo estavam associados; Classe 2, os desarticulados, onde pelo menos um dos escleritos corpóreos estava dissociado do restante. Dentro da Classe 1, dos articulados, foi possível ainda distinguir: a) restos de carcaças estendidas; b) restos de carcaças enroladas; c) restos de carcaças torcidas. Já dentro da Classe 2, dos desarticulados, foi possível distinguir: a) restos de carcaças parcialmente desarticuladas, onde ao menos dois escleritos permaneciam articulados; b) restos de carcaças enroladas, onde havia a preservação de apenas um dos escleritos.

Posteriormente, Bosetti et al., (2009) trabalharam com tafofácies caracteristicamente semelhantes, ocorrentes em quatro afloramentos localizados no município de Ponta Grossa, Estado do Paraná, e estratigraficamente posicionados na base da Formação Ponta Grossa (idade Neopraguiana). Neste estudo, os autores usaram estas tafofácies como ferramenta auxiliar de apoio para correlação estratigráfica de superfície. Este é, até o momento, o único trabalho para a sucessão devoniana da Bacia do Paraná onde as características tafonômicas foram utilizadas com este objetivo. Os afloramentos foram correlacionados de acordo com (i) seus aspectos litológicos, (ii) suas ocorrências taxonômicas e (iii) suas respectivas assinaturas tafonômicas. Os dados obtidos revelaram qual foi a sucessão de eventos paleoambientais ocorridos logo após o recobrimento dos depósitos do topo da Formação Furnas. Cabe ressaltar que, posteriormente, Grahn et al., (2010) dataram as mesmas seções por meio de microfósseis e corroboraram a correlação inicialmente proposta com base na utilização das tafofácies.

Recentemente, Zabini *et al.*, (2010) reconheceram, em grande parte da sucessão devoniana da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, taofácies de lingulídeos ocorrentes em ambientes: (i) de *shoreface*, com lingulídeos inteiros em posição de vida e, portanto, de preservação *in situ*, revelando padrão de autoctonia; (ii) de *offshore* transicional, com número elevado de lingulídeos preservados no plano de acamamento, inteiros ou fragmentados, associados aos demais elementos da fauna Malvinocáfrica com características tafonômicas semelhantes, ocorrendo de forma caótica, em cordas ou rosetas; (iii) de *offshore*, no qual, segundo a autora, os poucos lingulídeos encontrados em posição de vida estariam *in situ*, sugerindo assim a ampliação do intervalo de habitação desse grupo, estes estariam associados ao icnogênero *Zoophycos*. Os autores consideram que não é possível se comparar essas taofácies com o modelo de taofácies proposto por Speyer & Brett (1986), por que não existiam sinais de corrosão e os graus de desarticulação e fragmentação eram muito altos. Esta interpretação foi reafirmada em Zabini *et al.*, (2012). Posteriormente, Zabini & Bosetti (2011) obtiveram uma interpretação alternativa e consideraram que os lingulídeos foram transportados para o *offshore* ainda vivos e se restabeleceram e sobreviveram, mesmo que por pouco tempo, naquele ambiente até o seu soterramento final. Portanto, o estudo dos lingulídeos revela o quanto árdua pode ser a tarefa de se interpretar corretamente as taofácies.

Apesar de que ainda não existe nenhum trabalho referente à taofácies de equinodermas ocorrentes nas bacias sedimentares brasileiras, vale destacar a utilidade desta investigação. O estabelecimento de uma taofácies baseada em equinodermas é uma tarefa mais complexa, se comparado com os demais grupos, por se tratarem de animais de esqueletos do tipo multilemento, os quais podem se dispersar em centenas ou milhares de ossículos quando desarticulados. Os equinodermas, no geral, fornecem importantes informações sobre as condições vigentes nos ambientes de sedimentação por serem organismos multielementos e, por isso, extremamente suscetíveis aos processos tafonômicos (Lewis *et al.*, 1990; Brett & Baird, 1986; Scheffller, 2010). Num caso específico, como por exemplo, o dos pelmatozoários pedunculados (*Cystoidea*, *Blastoidea* e *Crinoidea*), eles podem apresentar estreita relação entre morfologia dos braços, do pedúnculo e da estrutura de fixação com a quantidade de energia, direção das correntes, taxa de sedimentação, tipo de substrato e outras características do meio, segundo vários autores (Breimer, 1978; Ausich, 1980; Brett, 1981; Brett *et al.*, 1997; Baumiller, 1993). Deste modo, eles podem auxiliar de modo significativo na reconstituição do ambiente de vida pretérito.

Dentro desse ponto vista, a tafonomia deste grupo reflete facilmente os tipos de processos ocorridos, se de fundo ou episódicos (Speyer & Brett, 1991; Brett *et al.*, 1997). Estes processos caracterizam desde tafofácies formadas por elementos totalmente desarticulados, devido à energia do meio (Brett *et al.*, 1997), até mesmo tafofácies que evidenciam rápido soterramento (depósitos de *obrution*; Speyer & Brett, 1986), representando presavações excepcionais conhecidas como *Lagerstätten* (Seilacher, 1970), constituídas por crinoides completos, ricamente conservados (Brett *et al.*, 1997) e contendo extraordinárias informações paleontológicas.

O trabalho de Brett *et al.*, (1997) exemplificou isso ao dividir o grupo dos equinodermas em três categorias baseado nos tipos de desarticulação: (i) o tipo 1 que englobaria os ofiuroides, asteroides, carpoides, paleoequinoides, eocrinoides e edrioasteroides; (ii) o tipo 2 que englobaria os crinoides, cistoides e equinoides regulares; (iii) o tipo 3 que englobaria os microcrinoides, blastoides e equinoides irregulares.

Para os ambientes siliciclasticos foram identificadas por Brett *et al.*, (1997), através das assinaturas tafonômicas, cinco tafofácies que variavam na sua distribuição de acordo com os níveis de base, que sua vez, controlaram o modo tafonômico de cada uma delas. A tafofácie denominada IIF estava localizada em ambientes estagnados de lama disóxica, onde os fósseis eram mais raros, com crinoides excepcionalmente completos, e poucos ossículos, ambos no plano de acamamento. Ocorria abaixo do nível de base de ondas de tempestade. A tafofácie IIE foi registrada em folhelhos de *offshore*, contendo restos esqueléticos muito bem preservados, paralelamente ao plano de acamamento, esqueletos *in situ*, com ocorrência de pirita. Poderiam ocorrer nesta quaisquer *taxa* das três categorias. Ocorria abaixo do nível de base de ondas de tempestade.

A Tafofácie IID poderia ser registrada em camadas influenciadas por tempestades, apresentando muita bioturbação, maior porcentagem de ossículos do que fósseis completos, que eram mais raros. Poderiam ocorrer quaisquer *taxa* das três categorias nesta tafofácie, localizada logo abaixo nível de base de ondas de tempestades segundo o modelo proposto pelos autores. A Tafofácie IIC foi registrada em ambientes de *shoreface* distal dominado por tempestades, ocorrendo detritos esqueletais, com pluricolunais podendo estarem alinhadas (orientadas) por correntes. Estaria localizada entre o nível de base de ondas de tempestades e o nível de base de ondas de bom. A Tafofácie IIA foi registrada em ambientes de *shoreface* proximal

dominado por tempestades, onde ocorreriam muito poucos fósseis articulados ou finas lentes com ossículos. Ocorreriam na transição entre o nível de base de ondas de tempestades e acima do nível de base de ondas de tempo bom.

## 7. Análise integrativa dos dados

Os resultados obtidos na presente tese forneceram dados para a confecção de três artigos científicos. Em primeiro lugar, optou-se por dar continuidade ao estudo dos afloramentos ocorrentes na região da Serra do Barreiro (Seção Barreiro, Tibagi-PR). Esta é uma área-chave, pois foi nela que aconteceram as primeiras investigações a respeito de possíveis extinções do Devoniano Médio (Petri, 1948; Lange & Petri, 1967; Daemon *et al.*, 1967; Lange, 1967; Mello, 1985; Bosetti, 2004; Horodyski, 2010; Bosetti *et al.*, 2010). Desta forma, além de vários trabalhos de campo, optou-se pela construção de um arcabouço estratigráfico local de detalhe, em uma tentativa de se comparar o evento de extinção observado nesta área com o registro das demais seções em estudo. A ocorrência e o diagnóstico do Evento Global de Extinção Kačák (House, 1996; House, 2002) na Bacia do Paraná, durante a passagem Eifeliana\Givetiana, foi fundamental por ser considerado um marco estratigráfico, passível de ser reconhecido pela extensão de seus folhelhos pretos em outra seção, e.g. a Seção São Bento (topo da seção Tibagi-Telêmaco Borba de Bergamaschi, 1999). Com isso, a tafonomia dos bioclastos ocorrentes nestas duas seções serviu como um ponto de partida para as pesquisas das rochas do intervalo Neoeifeliano\ Eogivetiano na região de Tibagi, cujo resultado foi publicado no Artigo 1 desta tese (Horodyski *et al.*, 2013).

O levantamento de mais duas seções inéditas, denominadas Tibagi-Ventania e Tibagi-Alto do Amparo, forneceu os dados que levaram a suspeita de que havia mais ocorrências de extensão local referentes ao Evento Kačák. Porém, por se tratar de duas seções que englobavam rochas de um amplo intervalo, ou seja, não apenas exclusivamente do Eifeliano e Givetiano, mas que se estendiam desde o Neopraguiano – contato basal da Formação Ponta Grossa – até o Givetiano/Neocarbonífero – contato com sedimentitos do Grupo Itararé – optou-se então, pelo levantamento dos dados de coleta em todos os afloramento ocorrentes a fim de se estabelecer um arcabouço estratigráfico confiável.

A seção Tibagi-Ventania foi a primeira seção completa levantada para a presente tese e a ter todos os dados paleontológicos e tafonômicos reunidos e interpretados. Por isso, um artigo exclusivo sobre esta seção foi confeccionado, ou seja, o Artigo 2. A idéia foi tentar compreender quais foram os mecanismos tafonômicos geradores das concentrações fossilíferas que influenciaram e resultaram

nas diferentes tafofácies reconhecidas. A partir deste estudo, foi possível reconhecer os padrões de autoctonia e aloctonia e algumas ocorrências *in situ* dos fósseis registrados nas seis tafofácies diagnosticadas. Estas tafofácies forneceram dados suficientes para evidenciar paleoambientes que vão do *shoreface* ao *offshore*. Concluiu-se então, que as tafofácies de invertebrados marinhos foram geradas e controladas pela ação de ondas normais, correntes de retorno e de ondas de tempestade. Foram também efetuadas algumas tentativas de análises palinológicas nos níveis sedimentares de interesse, mas infelizmente as lâminas se mostraram estéreis. Portanto, a referência que se faz ao Evento Kačák nesta seção é, por enquanto, especulativa e determinada apenas pela análise estratigráfica. E além disso, foi possível fazer uma reconstrução paleoambiental dos ambientes representados pelos sedimentitos da seção estudada, mostrando os grupos taxonômicos ocorrentes nas tafofácies apresentadas, com as informações de autoctonia e aloctonia de cada uma delas. Observando esta reconstrução foi possível visualizar de forma mais clara como na verdade estes organismos se distribuíram originalmente e como foram preservados no registro fóssil.

Desta forma, tendo como base de dados tafonômicos e estratigráficos das seções Tibagi-Ventania, Barreiro e São Bento (topo da seção Tibagi-Telêmaco Borba de Bergamaschi, 1999), novas localidades foram levantadas na seção Tibagi-Alto do Amparo, e na porção basal da seção Tibagi-Telêmaco Borba (Bergamaschi, 1999). A propósito, é oportuno destacar que todos os afloramentos ocorrentes em todas as seções sedimentares foram prospectados no ponto de vista de coleta paleontológica\tafonômica. Portanto, foram considerados quaisquer dados paleontológicos onde fósseis puderam ser descobertos. No entanto, deduz-se que a aparente ausência de fósseis na grande maioria das rochas investigadas trata-se de vieses tafonômicos ou preservacionais ou decorrentes da coleta.

As tafofácies reconhecidas na seção Tibagi-Ventania puderam ser comparadas aos dados tafonômicos das demais seções. Com isso, foi possível reconhecer e estender o registro tafofaciológico e paleobiológico de maior resolução, através de evidências, em mais de uma seção geológica que abrangesse todas as idades, formações e sequências estratigráficas marinhas de superfície ocorrentes no estado do Paraná (região do município de Tibagi), na sub-Bacia de Apucarana. Esta análise integrativa gerou o Artigo 3 desta tese.

Desta forma, os três artigos em conjunto geraram informações importantes, quanto à distribuição vertical (amplitude bioestratigráfica) de todos os taxa ocorrentes durante o intervalo Neopraguiano\ Eogivetiano. Essas informações mostraram uma amplitude e as zonas de maior e menor abundância da fauna, tendo sido muito marcante, em termos de perda de diversidade, os limites Emsiano Inferior\ Emsiano Superior e Eifeliano Superior\ Givetiano Inferior. Todos estes dados, somados aos dados tafonômicos, puderam evidenciar ainda potenciais de preservação nas diferentes formações e tratos de sistemas e vieses tafonômicos, que auxiliaram (e auxiliarão) nos trabalhos referentes a reconstruções paleoecológicas e paleoambientais.

## 8. Considerações finais

1 - A análise bioestratigráfica dos invertebrados devonianos da sub-Bacia de Apucarana (Bacia do Paraná) demonstrou que a grande maioria dos taxa está posicionada estratigraficamente na Formação Ponta Grossa e na base da Formação São Domingos. Estas camadas têm idade Neopraguiana a Neoemsiana.

2 - O clímax da biodiversidade da fauna paranaense no intervalo Neopraguiano/Neoemsiano coincide com o do Domínio Malvinocáfrico no Gondwana durante o Eodevoniano, fortalecendo as considerações já previamente estabelecidas sobre esta questão.

3 - O empobrecimento no registro fossilífero da biodiversidade nas camadas mais jovens (Eifeliano - Formação São Domingos), pode ser um fator puramente preservacional-tafonômico negativo. A presença de fácies mais rasas na Formação São Domingos, atestadas por uma maior presença de corpos de arenitos com estratificação cruzada *hummocky* e de siltitos muito bioturbados, corroboram esta hipótese, uma vez que a Zona Tafonomicamente Ativa (TAZ) é um importante agente de destruição de informações originais. No entanto, estudos futuros relacionados a esta temática deverão ser efetuados para confirmar ou não esta hipótese. Portanto, é impossível afirmar categoricamente que houve uma extinção no final do Neoemsiano, mesmo que de pequena magnitude, por não existirem, ainda, provas contundentes para isso.

4 - O que foi de fato registrado aqui neste estudo é a ocorrência de um evento de extinção de maior magnitude na passagem Eifeliana\ Givetiana, atribuível ao Evento Global de Extinção Kačák. O aparecimento dos biomarcadores quitinozoários *Alpenachitina matogrossensis* e *Alpenachitina petroviniensis* da associação *Alpenachitina* da biozona *Alpenachitina eisenacki* marca a base do Givetiano e o final do Evento Kačák na Bacia do Paraná. Ainda, após as camadas "Kačák" foi registrado em abundância conchas univalves atribuídas com dúvidas ao cefalópode *Ctenoceras*. Este pode ser considerado também um biomarcador, por ocorrer nas quatro seções estudadas e não ter sido reconhecido nas camadas subjacentes.

5 - Os folhelhos pretos "Kačák", referentes a rápida subida do nível do mar ocorrentes na passagem Eifeliana\ Givetiana, estão associados a um máximo transgressivo, num contexto de Trato de Sistemas Transgressivos (TST), tendo sido reconhecidos em duas seções estratigráficas: Seção Barreiro e Seção São Bento. Nas demais litofácies, ocorrentes nas outras duas seções correlatas (Tibagi-Ventania e Tibagi-Alto do Amparo), estes não puderam ser ainda totalmente constatados, isto por que, na seção Tibagi-Alto do Amparo, não foram assinaladas camadas rochosas com tais características faciológicas, e na seção Tibagi-Ventania, os folhelhos pretos presentes contém alguns níveis com lentes de areia, o que indicaria um posicionamento da área em uma região mais proximal nos tempos do Evento Kačák. Além disso, a análise palinológica destes prováveis "folhelhos "Kačák" forneceu resultados estéreis, mesmo após muitas tentativas. No entanto, em todas as seções, ocorrem *?Ctenoceras* sempre na base do Givetiano.

6 - Imediatamente após as camadas "Kačák", foi registrado a presença de invertebrados de pequeno tamanho, já anteriormente atribuídos ao fenômeno de nanismo dos taxa, denominado "Lilliput Effect", resultado da síndrome pós evento de extinção Kačák. No entanto, este fenômeno foi observado apenas nas seções Barreiro e Tibagi-Telêmaco Borba (São Bento).

7 - Foram diagnosticadas sete tanofácies nas seções trabalhadas, diferenciadas entre si, através das diferentes dinâmicas dos ambientes marinhos nos tempos devonianos, com idades que variaram do Neopraguiano até o Eogivetiano. As tanofácies reconhecidas abrangem os seguintes ambientes: (i) *shoreface* médio, dominado por turbulência; (ii) *shoreface* médio a distal, turbulentos e influenciados por tempestades; (iii) *shoreface* médio a distal, dominado por tempestades; (iv) *shoreface* distal, influenciado por tempestades; (v) *offshore* transicional, influenciado por tempestades; (vi) lamas de *offshore* estagnadas, influenciadas por tempestades; (vii) *offshore*, dominado por tempestades.

8 - A partir deste estudo foi possível reconhecer os padrões de autoctonia e aloctonia e algumas ocorrências *in situ* dos fósseis registrados nas tanofácies diagnosticadas. Os dados aqui evidenciados mostraram que a ação de ondas normais e correntes e de ondas causadas por tempestade foi responsável pela geração de grande parte do registro fóssil. Além disso, ficou claro que os eventos de tempestades foram muito ativos e determinantes para os modos tafonômicos de preservação, durante o Eomesodevoniano.

9 - Nas regiões proximais da bacia, o soterramento final ocorreu em épocas de aumento nas taxas de sedimentação, devido (i) ao maior entrada de sedimentos da área fonte ou (ii) ação de tempestades de maior magnitude na regiões proximais. A zona tafonomicamente ativa (TAZ), bem como sua migração vertical pós-soterramento, foi um agente tafonômico importante de destruição de informações das biocenoses originais nestas regiões da bacia.

10 - Nas regiões mais distais da bacia, o soterramento final aconteceu quando correntes de retorno causadas por épocas de tempestades de maior magnitude ocorreram. Estas correntes transportaram os bioclastos de águas mais rasas para as mais profundas, ocorrendo nas associações o fenômeno da mistura temporal (*time averaging*) por adveção e/ou por diferentes tempos de residência.

11 - O reconhecimento da amplitude de habitação, hábitos ecológicos e das assinaturas tafonômicas dos *taxa* ocorrentes, forneceram informações importantes para a geração de dados que permitiram reconstruções paleoambientais e paleoecológicas por meio de critérios de estudo de tanofácies.

12 - O critério de estudos de tanofácies aqui utilizado mostrou-se bastante confiável para auxiliar estudos de reconstruções paleoambientais. Por isso, é necessário que pesquisadores, os quais se preocupam com as reconstruções paleoambientais e de paleocomunidades pretéritas, levem sempre em consideração a análise das tanofácies.

## 9. Referências Bibliográficas

- ASSINE, M.L. **Aspectos da estratigrafia das seqüências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil**: 1-206. Doutorado (Doutorado em Geociências)-Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996.
- ASSINE, M. L. O ciclo Devoniano na Bacia do Paraná e correlações com outras Bacias Gondwânicas. **Ciência-Técnica-Petróleo**, seção: Exploração de Petróleo. Rio de Janeiro, 20: 55-62, 2001.
- AUSICH, W.I. A model for niche differentiation in Lower Mississippian crinoid communities. **Journal of Paleontology**, 54(2):273-288, 1980.
- BAUMILLER, T.K. Survivorship analysis of Paleozoic Crinoidea: effect of filter morphology on evolutionary rates. **Paleobiology**, 19(3):304-321, 1993.
- BEHRENSMEYER, A.K. & KIDWELL, S.M. Taphonomy's contributions to paleobiology. **Paleobiology**, v.11, p.105-119, 1985.
- BERGAMASCHI, S. **Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil**. 1999. 167 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.
- BERGAMASCHI, S. & PEREIRA, E. Caracterização de seqüências deposicionais de 3º ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. **Ciência - Técnica - Petróleo**, seção: Exploração de Petróleo. Rio de Janeiro, 20: 63-72, 2001.
- BOLZON, R. T.; ASSINE, M. L.; GUERRA-SOMMER, M. Ocorrência de *Cooksonia* Lang, 1937 na Formação Furnas, Estado do Paraná. In: Reunião

de Paleobotânicos e Palinólogos, São Paulo. **Boletim de Resumos**, 8: 11, 1994.

**BOSETTI, E.P. Paleontologia do Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil.** 1989. 136 p. Dissertação (Dissertação de Mestrado) - Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 1989.

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

BOSETTI, E. P. & HORODYSKI, R. S. Distribuição da macropaleofauna devoniana na seção colunar Tibagi-Alto do Amparo, Tibagi, Estado do Paraná. In: XXIV CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 2008. Curitiba, **Anais...** Curitiba: SBG, 1: 787, 2008.

BOSETTI, E.P.; Horodyski, R.S.; ZABINI, C., GODOY, L.C. Interpretação paleoambiental na sequência basal da formação Ponta Grossa (Devoniano) do município de Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Terr@ Plural** (UEPG. Impresso), 3: 137-156, 2009.

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

BOSETTI, E.P.; GRAHN, Y.; HORODYSKI, R.S.; MAULLER, P.M.; BREUER, P.; ZABINI, C. An Earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Paraná Basin, and

the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. **Paläontologische Zeitschrift**. DOI: 10.1007/s12542-010-0075-8, 2011.

BOUCOT, A. J. & GILL, E. D. *Australocoelia*, a new Lower Devonian Brachiopod from South Africa, South America and Australia. **Journal of Paleontology**. Menasha, 30 (5): 1173-8, 1956.

BREIMER, A. General morphology: recent crinoids. In: MOORE, R. C. & TEICHERT, C. (eds.) **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Lawrence: The University of Kansas Printing Service, Part T, Echinodermata 2, v. 1, p. 9-58, 1978.

BRETT, C. E. Terminology and functional morphology of attachment structures in pelmatozoan echinoderms. **Lethaia**, 14:343-370, 1981.

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

BRETT, C. E.; MOFFAT, H. A.; TAYLOR, W. L. Echinoderm taphonomy, taphofacies, and Lagerstätten. **Paleontological Society Papers**, 3:147-190, 1997.

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

BRETT, C.E; SCHINDLER, E.; KÖNIGSHOF, P. Sea-level cyclicity, climate change, and bioevents in Middle Devonian marine and terrestrial environments: An overview. **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology**.DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.10.007, 2010a.

BRETT, C.E; BAIRD, G.C; BARTHOLOMEW, A.J; DESANTIS, M.K; VER STRAETEN, C.A. Sequence stratigraphy and a revised sea-level curve

for the Middle Devonian of eastern North America. **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology**. 304(1-2) 21-53, 2010b.

CIGUEL, J. H. G. **Bioestratigrafia dos Tentaculitoidea no flanco oriental da Bacia do Paraná e sua ocorrência na América do Sul (Ordoviciano-Devoniano)**. São Paulo: Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, v. 1 e 2, 237 p. (Dissertação de Mestrado), 1989.

CHLUPÁČ, I. Stratigraphical investigation of the Srbsko Beds (Givetian) in the Devonian of Central Bohemia. *Sborník Ústředního Ústavu Geologického, Oddil Geologicky*, 26:143-185, 1960.

CHLUPÁČ, I. Evaluation of some Devonian standard boundaries. **Nova Acta Leopoldina, NF**, 71:41-52, 1995.

CHLUPÁČ, I. & KUKAL, Z. Possible global events and the stratigraphy of the Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian-Middle Devonian, Czechoslovakia). *Sborník Geologického Vědeckého, Geologie*, 42:83-148, 1988.

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

DAEMON, R. F.; QUADROS, L. P. e SILVA, L. C. da. Devonian palinology and bioestratigraphy of the Paraná Basin. **Boletim Paranaense de Geociências**. Curitiba, 21/22: 99-132, et. 1-7, tab. 1. (In: BIGARELLA, J. J. Problems in Brazilian Devonian Geology) 1967.

DERBY, O. A. Geologia da região diamantífera da província do Paraná, no Brasil. **Archivos do Museu Nacional**. Rio de Janeiro, 3: 89-96, 1878.

DESGRANGES, M.K. & BRETT, C.E. Late Eifelian (Middle Devonian) biocrises: Timing and signature of the pré-Kačák Bakoven and Stony Hollow events in

eastern North America. **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology**, 304: 113-135, 2010.

DIENER, A.; EBNETH, S.; VEIZER, J.; BUHL, B. Strontium isotope stratigraphy of the Middle Devonian: Brachiopods and conodonts. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, 60: 639-652, 1996.

EFREMOV, J.A. Taphonomy: new branch of Paleontology. **Pam. Am. Geol**, 1 (74): 81-93, 1940.

ELLWOOD, B.B.; ALGEO, T.J.; HASSANI, A.E.; TOMKIN, J.H.; ROWE, H.D. Defining the timing and duration of the Kačák Interval within the Eifelian/Givetian boundary GSSP, Mechlidane, Morocco, using geochemical and magnetic susceptibility patterns. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, doi: 10.1016/j.palaeo.2010.10.012, 2010.

ERTHAL, F. **Assinaturas tafonômicas em bivalves marinhos recentes na costa do Brasil e seu significado paleoambiental**. 212p. Tese (Doutorado em Geociências) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2012.

FERNANDES, A.C.S. **Icnofósseis do Ordoviciano, Siluriano e Devoniano da Bacia do Paraná**. 1996. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1996.

FLESSA, K.W.; KOWALEWSKI, M. & WALKER, S.E. Post-collection Taphonomy: shell destruction and the Chevrolet. **Palaios**, 7: 553-554, 1992.

GERRIENNE, P.; BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E.; RODRIGUES, M.A.; STEEMANS, P. An Early Devonian flora, including Cooksonia, from the Paraná Basin (Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, 116: 19-38, 2001.

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

GODOY, L.C., BOSETTI, E.P., HORODYSKI, R.S. Zoophycos na sequência devonian da Bacia do Paraná, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. Paleo 2005, Ponta Grossa. **Paleontologia em destaque**, 29-29, 2005.

GRAHN, Y.; MENDLOWICZ MAULLER, P.; BERGAMASCHI, S.; BOSETTI, E.P. Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): Additional data and correlation. **Review of Palaeobotany and Palynology**, doi:10.1016/j.revpalbo.2011.10.006, 2013.

GRAHN, Y. Revision of Silurian and Devonian Strata of Brazil. **Palynology**. 16: 35-61, 1992.

GRAHN, Y. Devonian chitinozoanbiozones of Western Gondwana. **Acta Geologica Polonica**, 55, 211–227, 2005.

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

GRAHN, Y & BOSETTI, E.P. Storm deposited pebble and cobble-sized particles in the early Emsian of the Ponta Grossa Formation, Paraná Basin (state of Paraná, Brazil). **Revista Brasileira de Geociências**, 40(1): 236-241, 2010.

HLADIL, J. & KALRODA, J. Devonian boundary intervals of Bohemia and Moravia. **Excursion Guidebook, Global boundary Events - an interdisciplinary Conference**, IGCP 216. Kielce, Poland, 47: 8, 1993.

HOLLAND, S.M. The stratigraphy distribution of fossils. **Palaeobiology**, v.21, p.92-109, 1995.

HOLLAND, S.M. The quality of the fossil record: a sequence stratigraphic perspective. In: ERWIN, D.H.; WING, S.L. (eds.) **Deep time-paleobiology's perspective. Supplemente to palaeobiology**. The Paleontological Society, Kansas, v.26, n.4, p.148-168, 2000.

HORODYSKI, R.S. **Tafonomia dos invertebrados fósseis na seqüênciiaeifeliana-frasniana da sucessão devoniana da sub-Bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Tibagi-PR , Brasil.** 69.p. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2010.

HORODYSKI, R.S.; HOLZ, M.; GRAHN, Y.; BOSETTI, E.P. Sequence stratigraphy and taphonomy of the Malvinokaffric shelly fauna during Kačák Event in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin) Brazil. **International Journal of Earth Sciences**, doi: 10.1007/s00531-013-0954-9, 2013.

HOUSE, M.R. Correlation of mid-Palaeozoic ammonoids evolutionary events with global sedimentary perturbations. **Nature**, 313: 17–22, 1985.

HOUSE, M.R. Analysis of mid Palaeozoic extinctions. **Bulletin de la Société beige de Géologie**, 98: (2) 99-107, 1989.

HOUSE, M.R. The Devonian System. **Encyclopoedia Britannica**, 19: 804-814, 1991.

HOUSE, M.R. The middle Devonian Kačák event. **Read at the Annual Conference of the Ussher Society**, January 1996. 79-84, 1996.

HOUSE, M.R. Strength, timing and cause of mid-Palaeozoic extinctions. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 181: 5–25, 2002.

HOLZ, M. & DIAS, M.E. Taphonomy of palynological records in a sequence stratigraphic framework: an example from the early Permian Paraná Basin of southern Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, 99: 217-234, 1997.

HOLZ, M & SIMÕES, M.G. **Elementos fundamentais de tafonomia**. Porto Alegre – Ed. Universidade/UFRGS, 231p, 2002.

KIDWELL, S.M & BAUMILLER, T. experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds. **Paleobiology**, V. 16, p. 247-271, 1990.

KIDWELL, S.M & BOSENCE, D.W.J. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: P.A. Allison & D.E.G. Briggs (eds.) **Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record**. Plenum Press, pp.: 115-209, 1991.

KIDWELL, S.M & FLESSA, K.W. The quality of fossil record: populations, species and communities. **Annual Reviews on Earth Planetary Sciences**, 24:433-64, 1996.

KOZLOWSKI, R. (1913). Fossiles Dévoniens de l'Etat de Paraná (Brésil). **Ann. Paléont.**, 8:105-123.

LANGE, F.W. Bioestratigraphic Subdivision and Correlation of Devonian in the Paraná Basin. **Boletim Paranaense de Geociências**. 21/22: 63-98, 1967.

LANGE, F.W.; S. PETRI. The Devonian of the Paraná Basin. **Boletim Paranaense de Geociências**. 21(22): 5–55, 1967.

LEMOS, V. B. ; HUNICKEN, M. A. ; MELO, J. H. G. Devonian Conodonts From The Upper Amazon Basin, North-Western, Brazil. **SECOND INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE DEVONIAN SYSTEM, CALCARY**, Calgary - Canadá, v. 3, p. 479-483, 1987.

LEWIS, R. D.; CHAMBERS, C. R.; PEEBLES, M. W. Grain morphologies and surface textures of recent and pleistocene crinoid ossicles, San Salvador, Bahamas. **Palaios**, 5:570-579, 1990.

MAACK, R. Notas preliminares sobre uma nova estratigrafia do Devoniano do Estado do Paraná. In: **Congresso Panamericano de Engenharia de Minas e Geologia**, 2, Rio de Janeiro, 1946.

MAWSON, R. & TALENT, J.A. Late Emsian-Givetian stratigraphy and conodont biofacies - carbonate slope and offshore shoal to sheltered lagoon and nearshore carbonate ramp, Broken River, North Queensland, Australia. **Courier Forschungs Institut Senckenberg**, 117: 205-259, 1989.

MELO, J.H.G. A Província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil. 1985, 1200p. Dissertação (Mestrado em Geologia) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 1985.

MELO, J. H. G. & LOBOZIAK, S. Devonian – Early Carboniferous miropore biostratigraphy of the Amazon Basin, northen Brazil. **Review of Paleobotany and Palynology**. Amsterdam, v. 124, n. 3-4, p. 131-202, 2003.

MENDLOWICZ MAULLER, P.; GRAHN, Y.; CARDOSO, T.R.M. Palynostratigraphy from the Lower Devonian of the Paraná Basin, South Brazil, and a revision of contemporary Chitinozoanbiozones from Western Gondwana. **Stratigraphy**, 6, 313–332, 2009.

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

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

MUSSA, D.; BORGHI, L.; BERGAMASCHI, S.; SCHUBERT, G.; PEREIRA, E.; RODRIGUES, M.A.C. Estudo preliminar da tafoflora da Formação Furnas, Bacia do Paraná, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 68: 65-89p, 1996.

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

PETRI, S. Contribuição ao estudo do Devoniano paranaense. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia**. Rio de Janeiro, 125p, 1948.

POSAMENTIER, H.W. & ALLEN, G.P. **Siliciclastic sequence stratigraphy - concepts and applications**, 89 p..

QUADROS, R. **Paleontologia dos Brachiopoda – Lingulida, Strophomenida, Spiriferida, Terebratulida – Devonianos, da Serra de Atimã e arredores, Mato Grosso – Brasil**. Porto Alegre. Tese de Doutorado - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 73p, 1987.

RICHTER, R. Devon: **Geologische Jahresberichte**. Berlin 3A: 31–43, 1941.

RODRIGUES, M.A.C.; PEREIRA, E.; BERGAMASCHI, S. Ocorrência de psilophytales na formação Furnas, bordo leste da Bacia do Paraná. **Boletim IG-USP. Série Científica**, São Paulo, 7: 35-43p, 1989.

RODRIGUES, M. A.; SOARES, H. L. A.; BERGAMASCHI, S. Horizontes de mortalidade em massa de Tentaculida na Formação Ponta Grossa (Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil). **Ciência-Técnica-Petróleo. Seção exploração de petróleo**, 20:73-80, 2001.

RODRIGUES, S. C. **Tafonomia comparada dos conulatae Collins et al 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (? Lochkoviano-Frasniano) Bacia do Paraná: Implicações paleoautoecológicas e Paleoambientais**. 2002, 100f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.

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

SCHAEFER, W. **Aktuopalaeontologie nach Studien in der Nordsee**. Frankfurt, Waldemar Kramer, 666p, 1962.

SCHEFFLER, S.M. Crinóides e Blastóides do Devoniano Brasileiro. 2010, 288 p. Tese (Doutorado em Geologia), Universidade Federal do Rio de Janeiro , Rio de Janeiro, 2010.

SCHNEIDER, R. L.; MUHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F.; NOGUEIRA, A.A. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná In: Congresso Brasileiro de Geologia, 28, Porto Alegre, **Anais...** Sociedade Brasileira de Geologia. 41-65, 1974.

SEILACHER, A. Begriff Und bedeuntung der Fossil-Lagertäten. **Neues Jahrbuch für geologie und Paläontologie**, Jahrgang 1970, Heft, p. 34-39, 1970.

SEILACHER, A. Bioestratinomy: the sedimentology of biologically standardized particles. In: Ginsburg, R.N. (eds.) **Evolving Concepts in Sedimentology**, p. 159-177, 1973.

SIGNOR, P.W & LIPPS, J.H. Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. In: R.T. SILVER & P.H. SCHULTZ (eds) Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth. **Geological Society of America**, Special Papers, 190: 353-371, 1982.

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

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

SIMÕES, M.G.; RODRIGUES, S.C.; LEME, J.M.; ITEN, H.V. Some Middle Paleozoic Conulariids (Cnidaria) as Possible Examples of Taphonomic Artifacts. *Journal of Taphonomy*, Spain, 1:165-186p, 2003.

SMITH, A.B. Echinoid paleobiology. London: **Allen and Unwin**. 1985.

SOUTO-RIBEIRO, A.W. & HOLZ, M. The early Triassic Sanga do Cabral (Paraná Basin, Brazil) and Katberg sandstone (Karoo Basin, South Africa) formations: a possible “taphocorrelation”. **Journal of African Earth Sciences**, v.27, n.1A, 1998.

SPEYER, S.E. & BRETT, C.E. Trilobite taphonomy and middle devonian taphofacies. **Palaios** 1: 312-327, 1986.

SPEYER, S.E. & BRETT, C.E. Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 63:222-262, 1988.

SPEYER, S.E. & BRETT, C.E. Taphonomic controls: background and episodic process in fossil assemblage preservation. In: Alisson, P.A. & Briggs, D.E. (eds.) **Taphonomy: realeasing the data locked in the fossil record**. Topics in geobiology, New York: Plenum Press, p. 501-545, 1991.

STEEMANS, P. Palynostratigraphie de l'Eodévonien dans l'ouest de l'Europe. Mémoires Explicatifs pour les Cartes Géologiques & Minéralogiques de la Belgique. **Service Géologique de Belgique**, 27 (453 pp.), 1989.

STREEL, M., HIGGS, K., LOBOZIAK, S., RIEGEL, W., STEEMANS, P. Spore stratigraphy and correlation with faunas and floras in the type marine Devonian of the Ardenne–Rhenish regions. **Review of Palaeobotany and Palynology**, 50, 211–229, 1987.

SUN, Y. & BAI, S. Lower range of Stringocephalus. **Newsletters in Stratigraphy**, 32: 73-77, 1995.

TALENT, J.A.; MAWSON, R.; ANDREW, A.S.; HAMILTON, P.J.; WHITFORD, D.J.. Middle Paleozoic extinction events: faunal and isotope data. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 104: 139-152, 1993.

VAIL, P.R.; MICHUM, R.M.; THOMPSON, S. Seismic stratigraphy and global changes of sea level, part 3: relative changes of sea level from costas onlap. In: PAYTON, C. E. (Ed). **Seismic stratigraphy: Applications to**

**hydrocarbon exploration.** Tulsa: American Association of Petroleum Geologists. P 63-81. (AAPG Memoir, 26), 1977.

WALLISER, O.H.; BULTYNCK, P.; WEDDGE, K.; BECKER, R.T.; HOUSE, M.R. Definition of the Eifelian–Givetian Stage boundary. **Episodes** 18: 107–115, 1995.

ZABINI, C. & BOSETTI, E.P. Paleoambientes revelados: lingulídeos como indicadores paleoambientais. In: CARVALHO, I.S.; SRIVASTAVA, N.K.S.J.; LANA, C.C. (Org.). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Rio de Janeiro: Interciênciac, 2011, v. 3, p. 289-299, 2011.

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

ZABINI, C.; HOLZ, M.; BOSETTI, E.P.; MATSUMURA, W.M.K.; HORODYSKI, R.S. Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: A Devonian (Pragian/Eifelian) example of the Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences** 33:8-20, 2012.

## **PARTE II**

Corpo principal da Tese

Manuscritos publicados ou submetidos em forma de artigo científico

## **Capítulo 1**

"Remarks on sequence stratigraphy and taphonomy of the Malvinokaffric shelly fauna during the Kačák Event in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin), Brazil". Rodrigo Scalise HORODYSKI, Michael HOLZ, Yngve GRAHN & Elvio Pinto BOSETTI. *International Journal of Earth Sciences*. DOI 10.1007/s00531-013-0954-9, 2013.

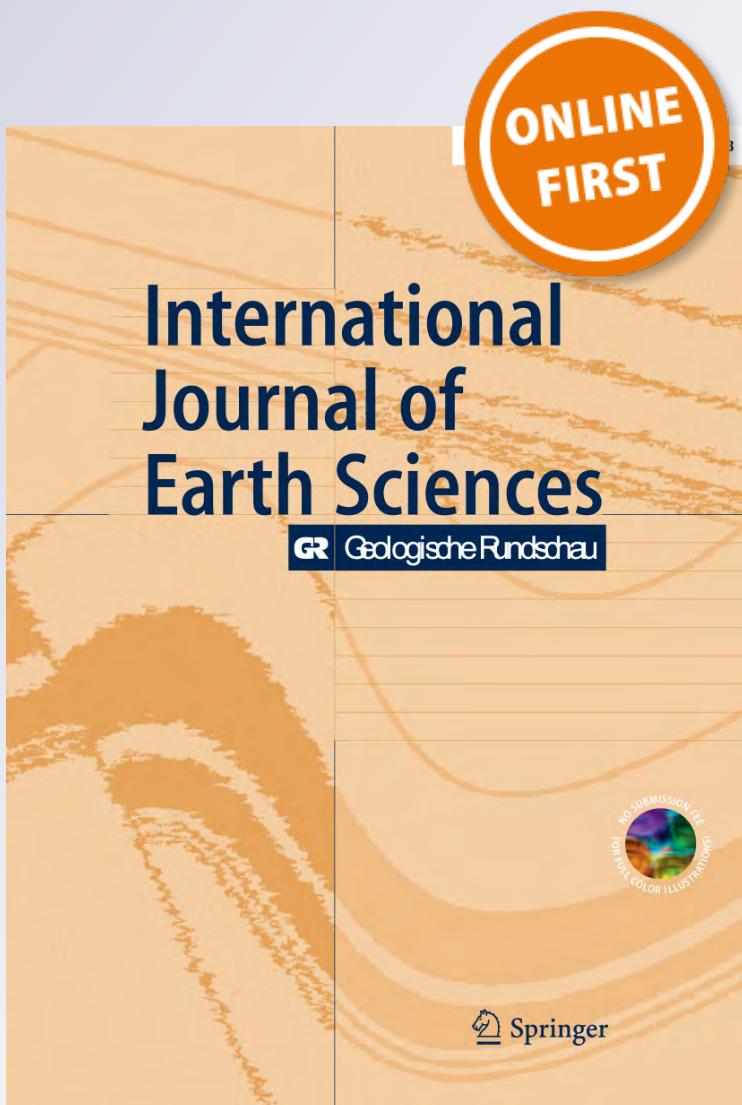
*Remarks on sequence stratigraphy and taphonomy of the Malvinokaffric shelly fauna during the KAČÁK Event in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin), Brazil*

**Rodrigo Scalise Horodyski, Michael Holz, Yngve Grahn & Elvio Pinto Bosetti**

**International Journal of Earth Sciences**  
GR Geologische Rundschau

ISSN 1437-3254

Int J Earth Sci (Geol Rundsch) DOI 10.1007/s00531-013-0954-9



 Springer

**Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by Springer-Verlag Berlin Heidelberg. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at [link.springer.com](http://link.springer.com)".**

# Remarks on sequence stratigraphy and taphonomy of the Malvinokaffric shelly fauna during the KAČÁK Event in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin), Brazil

Rodrigo Scalise Horodyski · Michael Holz ·  
 Yngve Grahn · Elvio Pinto Bosetti

Received: 8 January 2013 / Accepted: 7 August 2013  
 © Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2013

**Abstract** The Eifelian–Givetian (Middle Devonian) transition constituted an important paleoenvironmental event for the Malvinokaffric Realm in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin). This study highlights integration between taphonomy and sequence stratigraphy, and four depositional sequences are identified during the transition. In Sequence 1, the presence of a typical normal-sized Malvinokaffric fauna is recorded. In the transgressive systems tract (TST) of Sequence 2, no benthic fossils are present, and this is interpreted as a stratigraphic marker of an event of significant paleoenvironmental change (KAČÁK Event). In Sequence 3, the TST has abundant bioclasts, which become rarer toward the top of the section, i.e., within the transgressive systems tract. The original habitat of this autochthonous to paraautochthonous fauna

was a low-energy environment between the fair weather wave base and the storm wave base of the Devonian epicontinental sea. In the highstand systems tract of this sequence, the presence of normal-sized *Pennaia paulianna* and lingulids demonstrates the return of more ambient conditions. Sequence 4 is of Carboniferous age. Its limit is a second-order sequence boundary recording a lowstand systems tract formed by a fluvial depositional system. The low diversity and the disappearance of taxa are not the result of a taphonomic bias, but reflect the post-KAČÁK Event.

**Keywords** Taphonomy · Sequence stratigraphy · Devonian · Paraná basin · Apucarana Sub-basin

## Introduction

The KAČÁK Event, named after the KAČÁK Member of the Srbsko Formation in the Czech Republic (Chlupáč and Kukal 1988; House 1989), took place close to the Eifelian–Givetian transition. It is dated by the *ensensis* conodont zone and corresponds to an interval within the Eifelian/Givetian boundary GSSP at Mech Irdane in the Anti Atlas Mountains of Morocco (Walliser et al. 1995; Ellwood et al. 2011). It is also recorded in North America (De Santis and Brett 2011) and Bolivia (Troth et al. 2011). This was a period of global hypoxia that caused widespread deposition of black shale in hemipelagic, pelagic and some neritic facies (House 1996). The transgressive peak associated with the KAČÁK Event caused drastic changes to the environment, including alteration in the oxygenation, temperature and consequently primary production (House 1996, 2002).

In the Brazilian intracratonic Paraná Basin, the Devonian is represented by a fine-grained sandy to shale

R. S. Horodyski  
 Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Bloco I, Prédio 43113, Campus do Vale, 91509-900 Porto Alegre, RS, Brazil  
 e-mail: rshorodyski@gmail.com

M. Holz  
 Instituto de Geociências, Universidade Federal da Bahia, Av. Barão de Jeremoabo, Ondina, 40170-115 Salvador, BA, Brazil  
 e-mail: michael.holz.ufba@gmail.com

Y. Grahn (✉)  
 Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Bloco A, Sala 4001, Rua São Francisco Xavier 524, 20550-013 Rio de Janeiro, RJ, Brazil  
 e-mail: yngvegrahn@gmail.com

E. P. Bosetti  
 Departamento de Geociências, Universidade Estadual de Ponta Grossa, UEPG, Av. Carlos Cavalcanti 9.500, Uvaranas, 84010-919 Ponta Grossa, PR, Brazil  
 e-mail: elvio.bosetti@pq.cnpq.br

succession with a rich fossil record (e.g., Melo 1988; Bosetti et al. 2012), where a black shale succession of the same age as the KAČÁK Event is recorded in the central part of the Apucarana Sub-basin (Fig. 1a, b).

The aim of the present paper is to study this section, applying sequence stratigraphy and facies analysis, combined with the recognition of taphonomic signatures in order to discuss and characterize this succession as the actual record of the KAČÁK Event in Apucarana Sub-basin.

Biostratigraphy of the KAČÁK Event is based on conodonts and goniatites (House 1985, 1996). Unfortunately, these guide fossils are not recorded in the Devonian succession of the Apucarana Sub-basin, and therefore, biostratigraphy and age dating are based upon miospores and chitinozoans (e.g., Bosetti et al. 2011; Grahn et al. 2011).

## Geologic setting

The Paraná Basin is a huge intracratonic basin on the South American platform, located in southernmost Brazil and north/northwestern Uruguay, parts of Paraguay and Argentina (Fig. 1a, c). In Brazil, it is represented by two sedimentary depocenters, i.e., the northern Alto Garças and southern Apucarana Sub-basins (Bosetti et al. 2011). The Paraná Basin covers a surface area about 1,700,000 km<sup>2</sup>, has actually a NE–SW elongated shape and is approximately 1,750 km long and 900 km wide. The sedimentary fill of the basin was influenced by tectonic–eustatic cycles linked to the evolution of the Western Gondwana during Paleozoic and Mesozoic times.

The basin has developed over different geotectonic domains, comprising Archean and Paleoproterozoic cratonic terranes and Neoproterozoic mobile belts related to the Pan-African and Brazilian cycles, responsible for the assemblage of Western Gondwana. Hence, the geotectonic framework of the basement is characterized by several cratonic blocks and intervening mobile belts, forming a complex framework of lineaments and crustal discontinuities which influenced sedimentation due to differential subsidence and uplift of the tectonic blocks (Holz et al. 2006).

The eustatic–tectonic cycles controlled sedimentation in the Paraná Basin, and they generated a stratigraphic record that is marked by numerous subaerial events that produced erosion and non-deposition surfaces. Milani and Ramos (1998) and Milani et al. (2007) considered the fill of the basin is constituted of six second-order depositional sequences, ranging in age from Late Ordovician to Late Cretaceous. The stratigraphic interval studied herein corresponds to the second sequence of Milani et al. (2007), named the “Paraná Supersequence,” ranging from the latest Silurian? to

Devonian (early Givetian in outcrops and early late Frasnian in subsurface of the Apucarana Sub-basin). It is a succession lithostratigraphically divided into three formations: Furnas, Ponta Grossa and São Domingos (Grahn et al. 2011).

Stratigraphic and paleontologic data presented herein were acquired from two composite sections located in Tibagi County, Paraná State (Figs. 1b, 2). All investigated outcrops belong to the São Domingos Formation (Grahn 1992; Grahn et al. 2000; Mendlowicz Mauller et al. 2009; Grahn et al. 2011) and spans a late Eifelian to early Givetian age. Figure 2 shows these composite stratigraphic profiles, herein referred to as the Barreiro and São Bento sections. They are approximately 25 km apart (Fig. 1b).

## Methodology

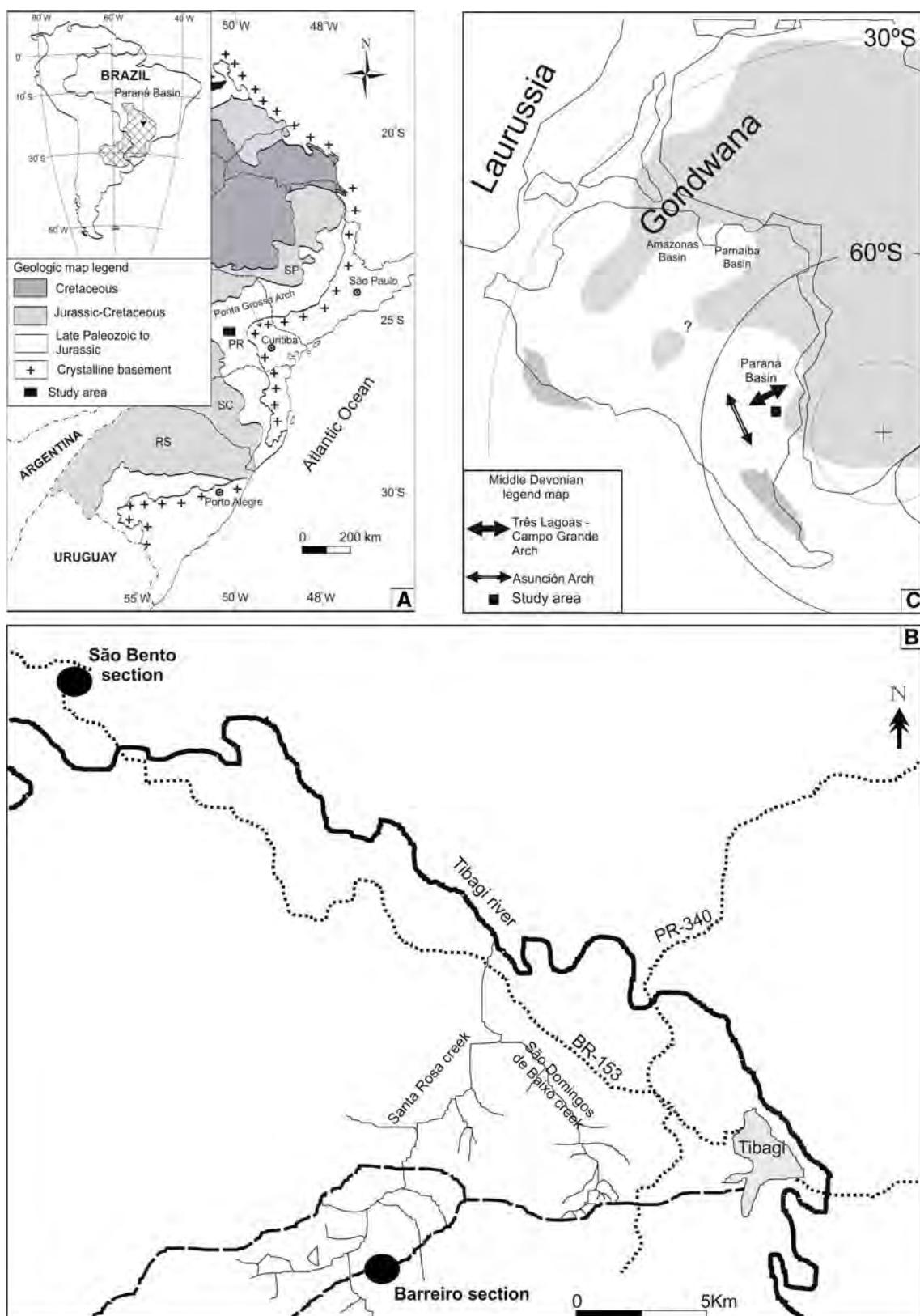
The studied material is stored at Universidade Estadual de Ponta Grossa (Paleontology Laboratory of the Geosciences Department, Paraná State) under designations DEGEO/MPI (numbers 3,230–3,930). A total of 700 rock samples collected contain one or more fossil specimens each. The taxa registered are in the paleobiogeographic context of the Malvinokaffric Realm, which was initially described by Richter (1941), revised by Melo (1985, 1988) and with recent new insight given by Bosetti et al. (2012). Other, non-Malvinokaffric taxa also occur. Table 1 gives a summary of the fossil fauna.

The field data acquisition follows the taphonomic/paleoautoecologic protocol of Simões and Ghilardi (2000). The taphonomic analysis identifies the following attributes: (a) fragmentation degree; (b) disarticulation degree; (c) spatial position of the bioclastic grains; (d) packing; and (e) levels of distribution and abundance.

Concerning sequence stratigraphic analysis, the basic threefold scheme of systems tract as depicted by the classic sequence stratigraphic model (i.e., Posamentier and Vail 1988) was used. However, this model does not take into account other stratigraphic elements (such as the falling stage systems tract and its bounding surfaces). The nomenclature of the stratigraphic surfaces is found in (Catuneanu et al. 2009, 2010). The surface that separates the lowstand and the transgressive systems tracts is labeled the “maximum regressive surface” instead of the previous designation “transgressive surface.”

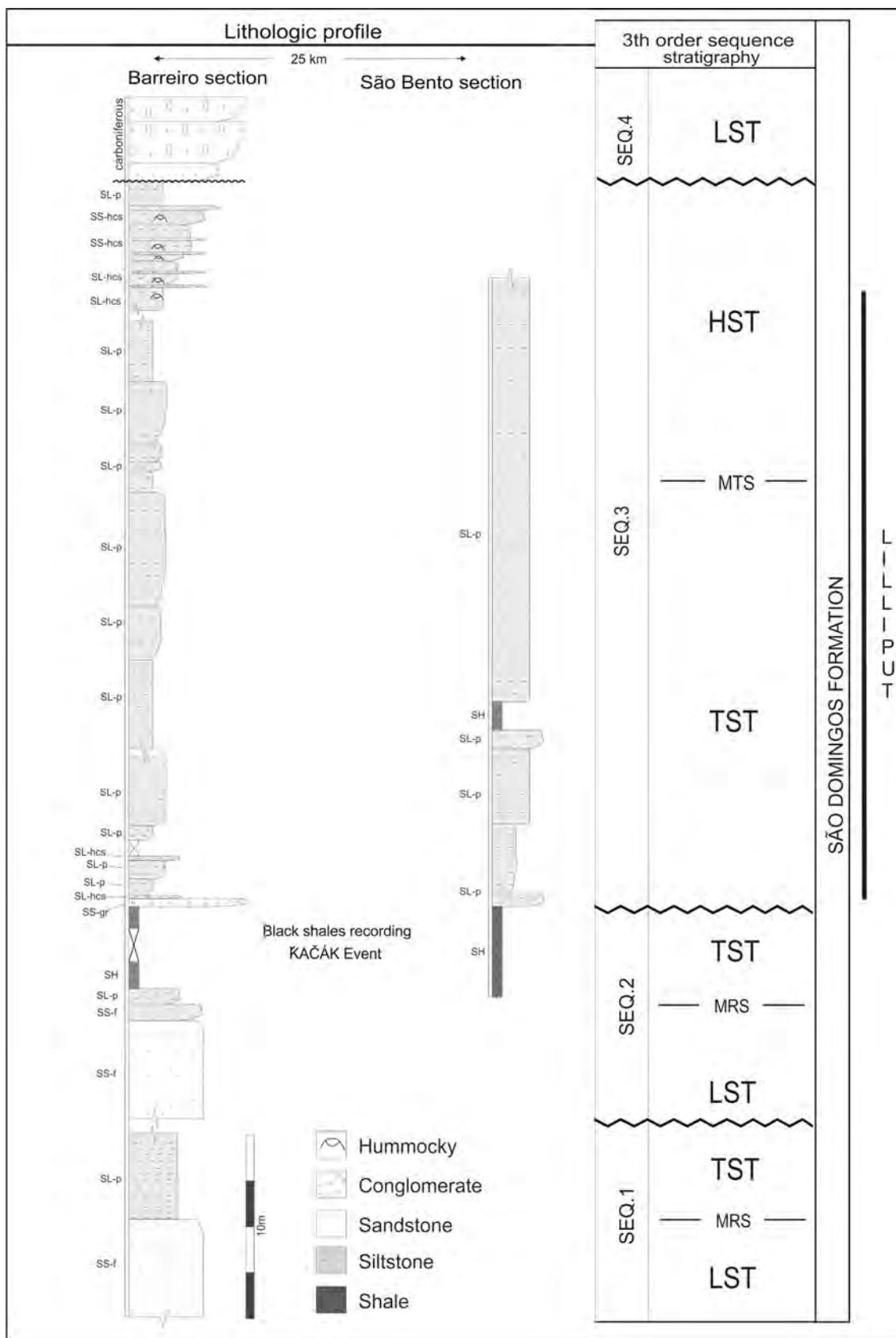
In order to recognize sequence boundaries and geometric systems tracts within the studied successions (Fig. 2), two criteria were used:

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



**Fig. 1** Map showing the localities discussed in this study. **a** General map of the Paraná Basin modified after Milani and Ramos (1998) and Milani et al. (2007). **b** Detailed map of the investigated localities in

the Apucarana Sub-basin. **c** Gondwana paleogeographic map during the Eifelian–Givetian transition (modified after Scotese et al. 1999)



◀Fig. 2 Composite stratigraphic profiles of the study area showing main sedimentary facies (see also Table 2), taxonomic distribution (modified after Bosetti et al. 2011), taphonomic signatures and sequence stratigraphic interpretation as discussed in the text. *LST* lowstand systems tract, *TST* transgressive systems tract, *HST* highstand systems tract, *MRS* maximum regressive surface, *MTS* maximum transgressive surface

2. vertical variations of facies in order to detect retrogradational and progradational stacking patterns.

### Summary of the palynomorph biostratigraphy and the paleoenvironmental significance

The Devonian part of the Barreiro Section represents a succession of latest Eifelian beds, immediately below the KAČÁK extinction event, to early Givetian beds above (Fig. 3) the post-extinction event (Bosetti et al. 2011). The latter are associated with the collapse of the classic Malvinokaffric shelly fauna and a “Lilliput Effect” (Fig. 2). Palynomorphs are scarce immediately before and after the extinction event. The scarcity of acritarchs and chitinozoans may be a response to a geochemical sequestration of carbon and nutrients such as nitrogen and phosphorus during the black shale formation that characterized the KAČÁK Event (Bosetti et al. 2011), thus tending to deprive the marine palynomorphs of essential food sources. The occurrence of the fresh water algae *Chomotriletes vedugensis* and Tasmanitids below the extinction level (Bosetti et al. 2011) indicates a stressed shallow marine environment with temporary influence of fresh (brackish) water. In the post-extinction beds (Seq. 3) appear *Lunulidium micropunctata*, an ecological phenotype

of *Navifusa bacilla*, suggesting stressed shallow marine environments during this interval as well. Biostratigraphically significant assemblages occur in the upper part of the post-extinction event, dated as earliest Givetian, and younger Givetian beds. At the São Bento Section, the earliest Givetian chitinozoan species *Alpenachitina matogrossensis* and *Alpenachitina petrovinensis* have been reported from beds representing the post-extinction interval (Bosetti et al. 2011). The youngest Devonian beds of the Barreiro Section are characterized by a typical early Givetian marine palynomorph association with chitinozoans such as *Ancyrochitina langei*, *Ramochitina* aff. *R. boliviensis* and *R. ramosi*, and the spores *Acinosporites acanthomammillatus*, *Archaeozonotrites variabilis*, *Chelinospora ligurata*, *C. timanica*, *Grandispora libensis*, *Verrucosisporites scurrus* and others (Bosetti et al. 2011). According to Walliser et al. (1995), the miospore *Geminospora lemurata* is an important species to mark the base of the Givetian. It is a common species in the intracratonic basins of Brazil and adjacent areas (e.g., Loboziak et al. 1988, 1992; Perez-Leyton 1990; Ottone 1996; Melo and Loboziak 2003; Grahn et al. 2006, 2010; Breuer and Grahn 2011; and others), where it is an index species for the early Givetian Lli Zone (Melo and Loboziak 2003). This spore zone is present above beds representing the KAČÁK Event. The Eifelian/Givetian boundary as defined by the base of the *hemiansatus* conodont Zone (Clausen et al. 1993; Walliser et al. 1995) is close to, but slightly below the first occurrence of *G. lemurata* (Strel and Loboziak 1996; Melo and Loboziak 2003). This stratigraphy is the same in the Paraná Basin (Loboziak et al. 1988; Gaugris and Grahn 2006) and in agreement with that of Morocco (Ellwood et al. 2011).

**Table 1** Systematic overview of the Malvinokaffric fossils from the studied taphocoenosis

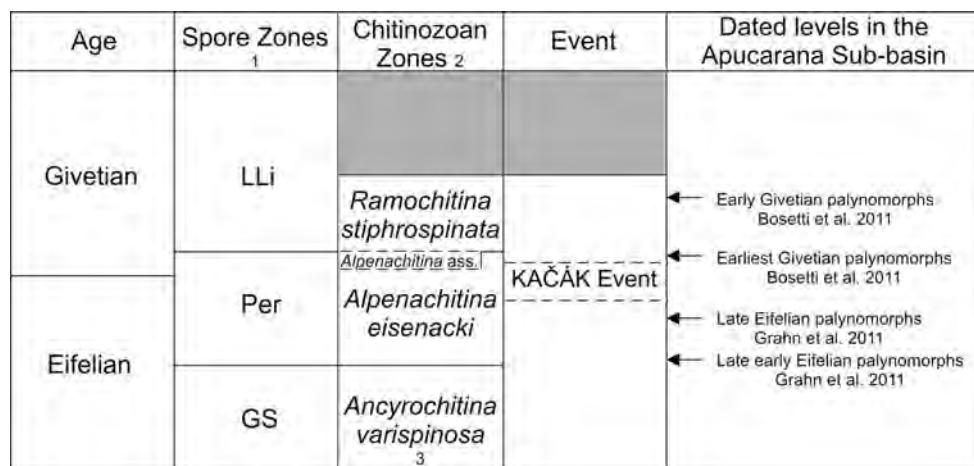
Cnidaria	Conulatae	<i>Conularia quichua</i> Ulrich 1890—sessile epifaunal <i>Paraconularia ulrichana</i> Clarke 1913—sessile epifaunal
Brachiopoda	Lingulata	<i>Orbiculoides baini</i> Sharpe, 1856—epifaunal attached by pedicle, suspension feeders <i>Orbiculoides excentrica</i> Lange, 1943—epifaunal attached by pedicle, suspension feeders
	Discinidae	Lingulids indet.—infaunal
	Lingulidae	<i>Australospirifer iheringi</i> Clarke, 1913—infaunal corps supportive, suspension feeders <i>Derbyina whitiorum</i> Clarke, 1913—epifaunal attached by pedicle, suspension feeders
	Spiriferida	<i>Australocoelia palmata</i> Boucot and Gill, 1956—epifaunal attached by pedicle, suspension feeders
	Rhynchonellata	<i>Schuchertella cf. agassizi</i> Hartt, 1874—epifaunal attached by pedicle, suspension feeders
Mollusca	Strophomenata	<i>Nuculana? viator</i> Reed, 1925—infaunal non-siphonate deposit feeder, partly buried
Mollusca	Bivalvia	<i>Pennaia pauliana</i> Clarke, 1913—mobile detritivorous benthic epifauna
Arthropoda	Trilobitomorpha	Ostracoda indet—epifaunal benthic detritivorous
	Crustacea	<i>Phycosiphon</i> isp. Von Fisher-Ooster, 1858
Ichnofossils	—	Roll marks
Tool marks	—	
Nematophytophyta	Spongiphytaceae	<i>Spongiphyton</i> spp. Kräusel, 1954

**Table 2** Description of the facies of the Barreiro Section

ID	Texture	Color	Structure	Sedimentary Process
SH	Shales	Very dark gray, black	Laminated	Settling of suspended sediments
SL-p	Fine siltstone, argilaceous	Very dark gray	Laminated, parallel lamination	Settling of suspended sediments near the SWB
SL-hcs	Médium to sandy siltstone	Light yellowish gray	Parallel lamination with millimetric sandstone lens and intercalation with centimetric hummocky cross-bedding	Deposition under oscillatory flow, between SWB e FWWB
SS-hcs	Coarse to medium sandstone	Light yellowish gray	Massive, some centrimetric hummocky cross-bedding	Deposition under oscillatory flow near FWWB,
SS-f	Fine sandstone	Light yellowish gray	Massive	Deposition above FWWB,
SS-gr	Conglomeratic sandstone	Light yellowish gray	Massive	Deposition above FWWB

FWWB fair weather wave base, SWB storm wave base

**Fig. 3** Stratigraphic chart showing the Middle Devonian stratigraphy of the Apucarana Sub-basin and the position of the KAČAK Event. 1. Spore zones after Melo and Loboziak (2003). 2. Chitinozoan zones after Grahn et al. (2011). ass Association



## Facies and depositional systems

The Middle Devonian rocks in the studied region are dominated by mudstones and fine-grained sandstones with wave-influenced bedding and with minor medium to coarse-grained sandstone and conglomerate interbeds. Since no palynofacies (rare palynomorphs) or geochemical data are available, depositional interpretation is based exclusively upon composition, texture and sin/post-depositional sedimentary structures. Six facies were identified in the Barreiro and São Bento sections (Fig. 2; Table 2).

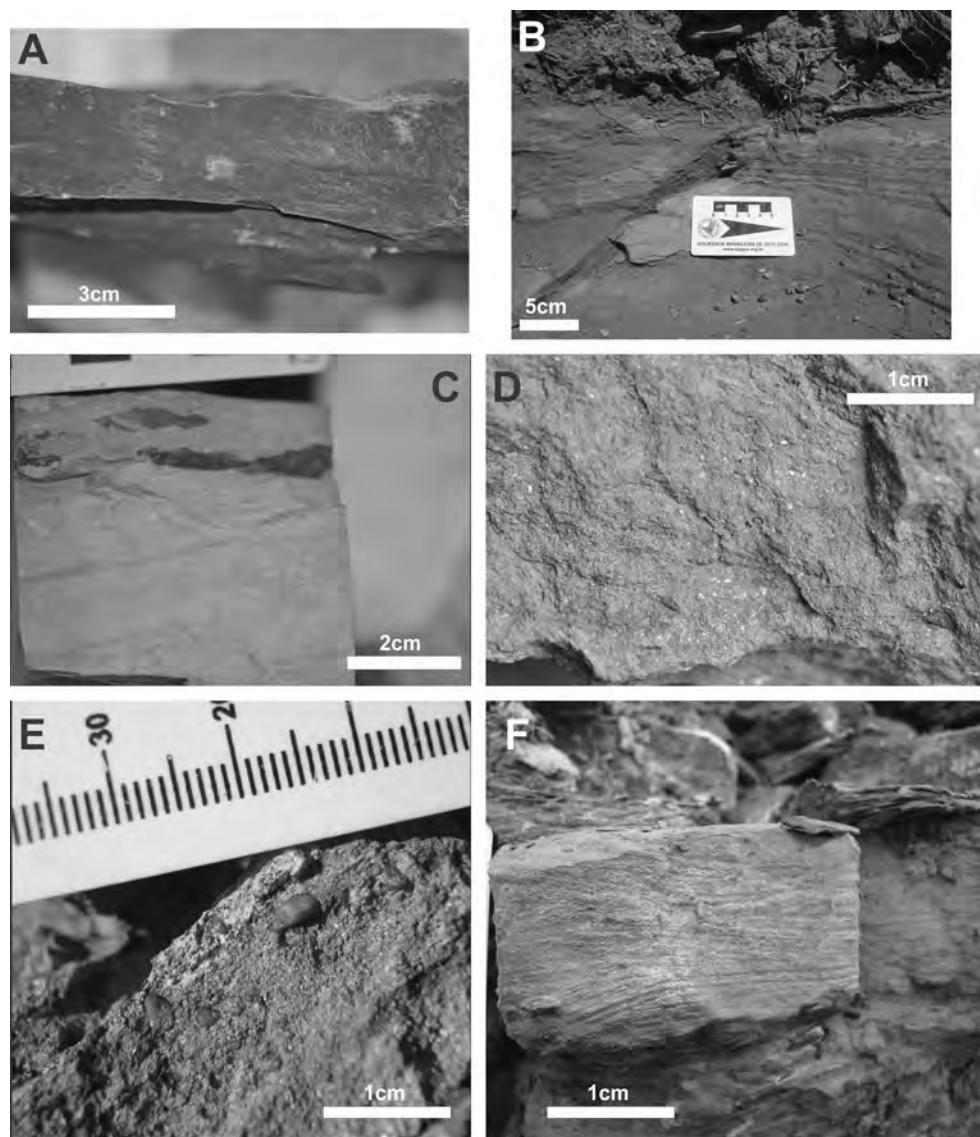
The vertical succession of lithofacies summarized in Table 2 leads to the identification of three depositional systems, indicative of a paralic to open marine environmental setting.

The most proximal depositional system in the studied area is represented by lithofacies SS-gr (coarse sandstone and gravel), which is interpreted as the record of the upper shoreface and foreshore of that section (Fig. 4e). This is associated with the SS-f (fine-grained sandstones) lithofacies (Fig. 4d), interpreted as the less proximal portion of

the foreshore/shoreface zone. Since the sedimentary structures of those facies are mostly obliterated by bioturbation or erosion, our environmental interpretation is based on (1) the association with wave-originated facies (SS-hcs and SL-hcs; Fig. 4b) and (2) the well-sorted, quartzitic nature of the sediments.

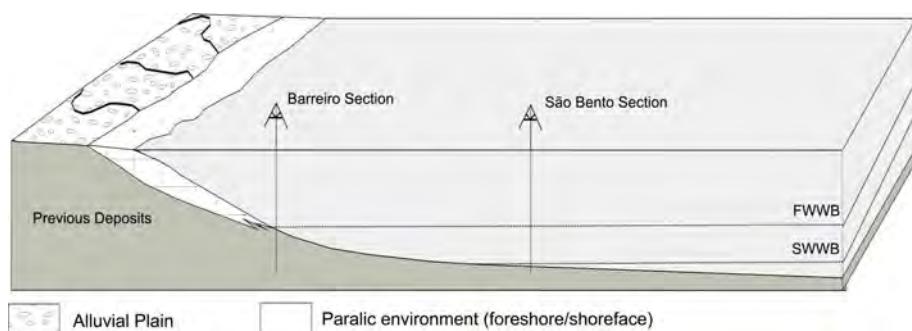
This shallow water depositional system is spatially associated with a lower shoreface system (or transitional offshore system by some authors; e.g., Zabini et al. 2010), formed by a facies association with fine-grained sandstones and siltstones with hummocky bedding (lithofacies SS-hcs and SL-hcs). The SS-hcs facies (Fig. 4f) is indicative of oscillatory flows, with deposition between storm and fair weather wave base, and represent the more proximal part of the shoreface–offshore transition, which distally grades to the finer SS-hcs Facies.

The typical offshore depositional system consists of siltstones and shales—lithofacies SL-p (Fig. 4c) and SH (Fig. 4a), representing deposition of suspended sediments (hemipelagic sedimentation) in a depositional environment below storm wave base, with the possible



**Fig. 4** Facies in the investigated sections. **a** Facies SH, **b** Facies SL-hcs; **c** Facies SL-p, **d** Facies SS-f, **e** Facies SS-gr, **f** Facies SS-hcs. For explanation of facies, see Table 2

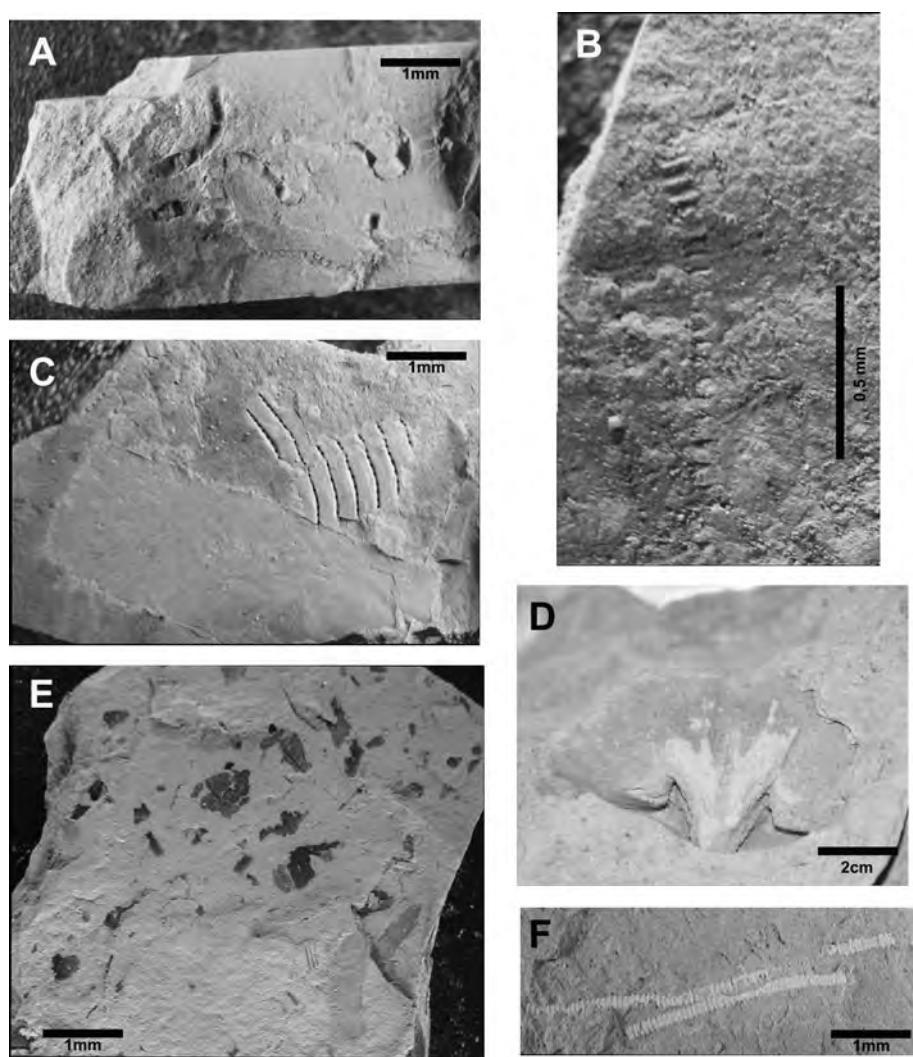
**Fig. 5** Location of the sections with marine deposition in the Apucarana Sub-basin, Paraná Basin. *FWWB* fair weather wave base, *SWWB* storm weather wave base



contribution of muddy turbidity currents, indicated by the incipient graded beds associated with the massive mudstones.

Interpretation of the facies succession and the respective depositional systems indicates that both sections are located in a comparatively deeper (middle to outer shelf)

**Fig. 6** Selected fossils from the “Lilliput” fauna. **a** *Phycosiphon* isp. **b** Roll Marks; **c** Flattened conulariid associated with *Spongiphyton*. **d** *Australospirifer iheringi*. **e** Fragments of *Spongiphyton*. **f** ?*Ctenoceras*



environment than the foreshore; but it seems that the Barreiro Section is located in a more proximal setting with regard to the São Bento Section (Fig. 5).

### Sequence stratigraphy

Based upon the criteria as described above, the following sequences have been recognized (Fig. 2).

#### Sequence 1

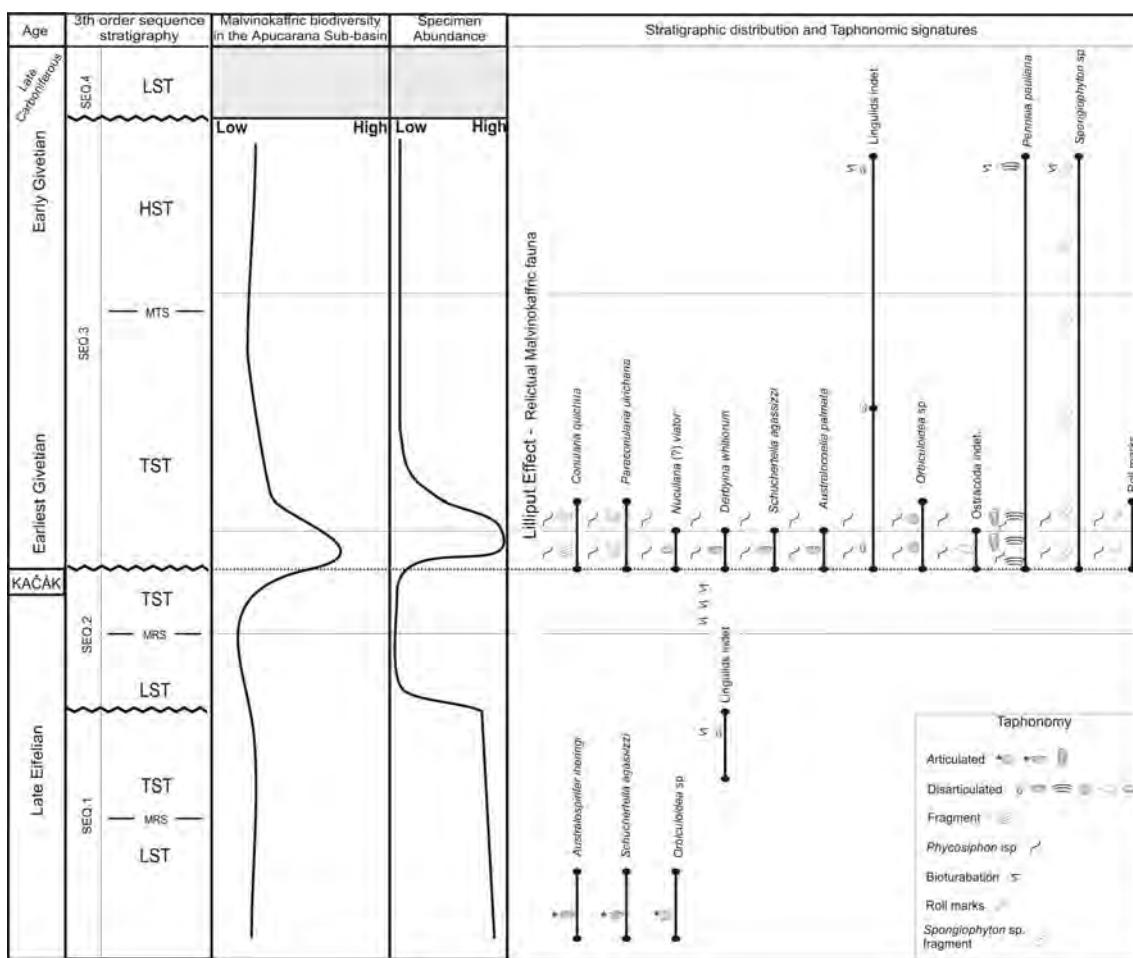
The lower sequence boundary of this sequence is not present in the study area. The coarse facies (conglomeratic sandstone) at the base is interpreted as the record of a shallow coastal environment and characterizes the lowstand systems tract of the sequence. The overlying dark mudstone deposited in an offshore setting records the transgressive systems tract. Highstand deposits are not recorded, probably due to the erosion that formed the next sequence boundary.

#### Sequence 2

Basal sandstones interpreted as foreshore/shoreface deposition, forming the lowstand systems tract of that sequence. The middle to top portion of the sequence forms the transgressive systems tract, characterized by a retrogradational facies trend, grading from fine-grained sandstones and siltstones to dark mudstones representing the KAČÁK Event, as discussed below. Again, highstand deposits are not recorded, probably due to the erosion that formed the next sequence boundary.

#### Sequence 3

The base is marked by a thin coarse foreshore/upper shoreface sandstone, followed by an aggradational to slightly retrogradational succession of fine-grained sandstones, siltstones and mostly dark mudstones, representing the transgressive systems. At the topmost portion of that sequence, the progradational patterns of the facies



**Fig. 7** Summary of the taphonomic signatures and the vertical distribution of the above described faunas. Significant base-level falls (recorded by the sequence boundaries) influence the specimen abundance and the vertical distribution of the different faunas.

However, no significant correlation between the taphonomic signature and the stratigraphic position of the fossils within the different systems tracts is detected

succession are taken as an indicative of a highstand systems tract, recording the normal regression that followed the transgressive phase. The maximum transgressive surface is tentatively marked at a fine-grained siltstone in the Barreiro Section. The highstand systems tract is eroded by the overlying sequence boundary.

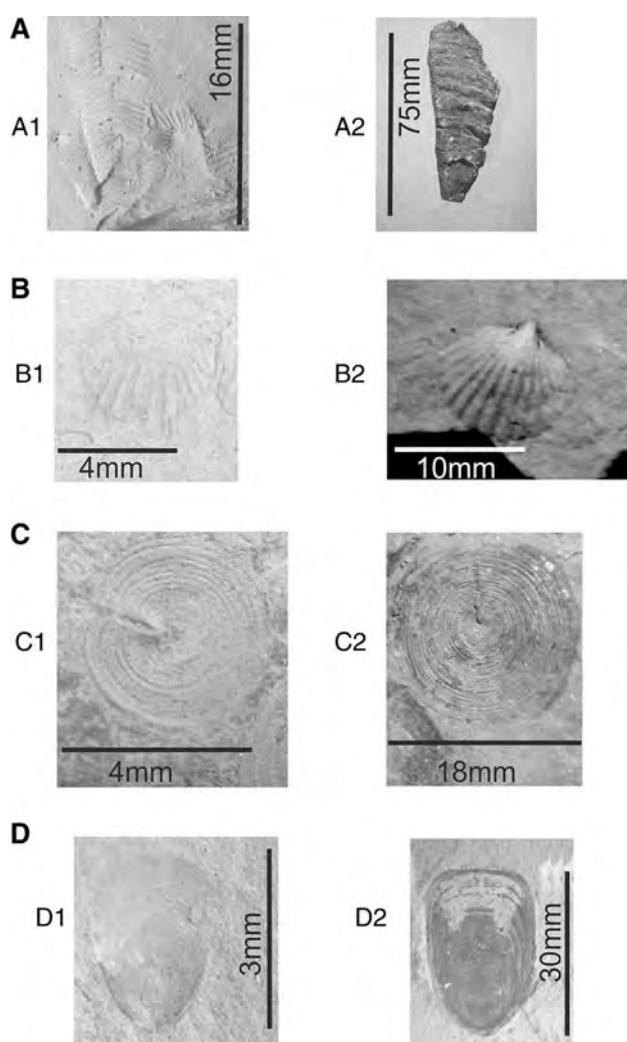
#### Sequence 4

The base is marked by a coarse-grained fluvial sandstone, interpreted as a lowstand systems tract. This sequence is Carboniferous in age, hence, that limit between sequences 3 and 4 is actually a second-order sequence boundary, separating the Paraná Sequence from the Gondwana 1 sequence in the scheme of Milani et al. (2007), enclosing a hiatus.

#### Taphonomy

##### Sequence 1

The base of Sequence 1 (LST) records the typical suspension-feeding Malvinokaffric fauna (*Australospirifer iheringi* (Fig. 6d), *Orbiculoides baini* and *Schuchertella agassizi*—see Fig. 7; Table 1). The bioclasts are articulated, not fragmented, preserved parallel to the bedding planes in sandstone facies (SS-gr) and very densely packed (a common feature in Malvinokaffric sandstones, see Fig. 4e and Zabini et al. 2012). The taphonomy and the paleoecology of this fauna suggest autochthony to paraautochthony, with almost no transport but significant in situ reworking, reflecting the regressive nature of the sedimentation regime, where the coastline advances seawards and the available space is easily filled by relatively shallow water facies.



**Fig. 8** Diagram showing the differences in sizes of Malvinokaffric Lilliput fauna, compared to normal phenotypes of Ponta Grossa Formation (sensu Oliveira 1912; for references, see Grahn et al. 2011) and base of São Domingos Formation (sensu Maack 1947; for references see Grahn et al. 2011 and Bosetti et al. 2012). **a** *Paracanularia ulrichana*; **b** *Australocoelia palmata*, **c** *Orbiculoides baini*, **d** infaunal Lingulids indet. A1, B1, C1 and D1 represent subnormal phenotypes species, A2, B2, C2 and D2 represent the same species with normal size. Note that the reduction size in some cases may reach 90 %

The LST is topped by the TST, which records the landwards migration of the coastline and increasing accommodation space. In the fine-grained sediments of the transgressive systems tract, infaunal lingulids occur, with moderate to intense bioturbation. Bioclasts are not fragmented and positioned horizontally to the bedding planes.

#### Sequence 2

The base of Sequence 2 (LST) shows an unfossiliferous sandstone (Facies SS-f), reflecting a shallow regressive depositional setting. The LST is topped by the TST, which registered the

landwards migration of the coastline under a regime of increasing accommodation space. In this transgressive systems tract, fine-grained sediments with infaunal, unfragmented lingulids, positioned parallel to the bedding planes. The TST encompasses the Eifelian/Givetian transition, and it shows some bioturbated sediments at the base and records facies of black shales resulting from a maximum transgression, modifying the environmental factors as the oxygenation, temperature and primary production (KAČÁK Event). No ichnofossils nor macrofossils in this facies were found.

#### Sequence 3

The base of Sequence 3 (LST) shows a thin layer of coarse-grained, non-fossiliferous sediments of upper shoreface setting. This facies is overlain by fine-grained sandstones and mudstones of the TST, containing an abundant relictual Malvinokaffric fauna (for comparison see basic taphonomic analysis by Bosetti et al. 2011), represented by subnormal size phenotypes (Lilliput Effect sensu Urbanek 1993), as described below:

#### *Conulariids*

Conulariids (see Table 1; Fig. 8a) are incomplete (i.e., missing the opening region). A common feature in Malvinokaffric conulariids with uncertain ontogenetic implications) and are positioned parallel to the bedding planes of bioturbated siltstone (Facies SL-p). Two preservation types are identified:

1. horizontally preserved, laterally flattened, torn and/or partially fragmented fossils (this type of preservation was also described from the Emsian of the Paraná Basin by Rodrigues et al. 2003);
2. flattened fragment of a transverse ribs being articulated by the midline; or flattened fragment of two or more transverse ribs linked by the midline; or flattened fragment of one or more transverse ribs with the absence of articulation of the midline, in other words, just one side of a face.

The second type is more abundant, but in many cases, the conulariid fragments occur in both preservation styles, showing different levels of fragmentation, associated with valves of shells and remains of fragmented *Spongiphyton* of different sizes (Fig. 6c, e). This suggests that the members of the taphocoenosis were not significantly transported; hence, it is considered paraautochthonous;

#### *Trilobites*

Both complete and disarticulated trilobites occur. The partially disarticulated trilobites (see Table 1) found can be

interpreted as exuviae in the first stages of disarticulation, caused either by disintegration of the organic tissue or sufficient movements in the water (cf. Ghilardi 2004). This attribute, added to the absence of abrasion and bioerosion of the bioclasts, indicates a low residence time at the water–sediment interface.

Five preservation patterns were observed (in order of predominance):

(1) Complete preservation of the carcass; (2) articulation preservation of the thorax/pygidium; (3) isolated pygidiums; (4) isolated cephalons; and (5) isolated thorax. The data suggest autochthony to parautochthony for this taphocoenosis;

#### *Brachiopoda*

*Rhynchonellata* and *Strophomenata* All bioclasts (*Derbyina whitiorum*, *Australocoelia palmata* (see Fig. 8b) and *Schuchertella* cf. *agassizi*; see Table 1) are disarticulated and preserved parallel to the bedding planes. Only in *Schuchertella* cf., *agassizi* was there partial fragmentation due to the flattening of the valves, possibly caused by sediment compaction. No bioerosion, abrasion or rounding was observed, suggesting a non-transported, autochthonous to parautochthonous fossil concentration;

*Discinidae* The common ventral–dorsal flattening in the brachial valves as registered in other facies of the Devonian succession was not observed. The Discinidae (see Table 1; Fig. 8c) in the taphocoenosis preserves their original conical form. Preservation of brachial valves with disarticulated pedicle is common, and in some cases, it refers to the same specimen (*Orbiculoides baini* and/or *O. eccentrica*). The preserved bioclasts occur parallel to bedding planes. Fragmentation and abrasion were not diagnosed, indicating that no significant transport occurred during the formation of the taphocoenosis, which is considered autochthonous and parautochthonous.

*Lingulids* *indet* Lingulids (see Table 1; Fig. 8d) occur parallel to the bedding planes and some valves occur disposed in scissors. Fragmentation was not diagnosed. Residence time at the water–sediment interface of infaunal lingulids, according to Kowalewski (1996) and Emig (1982) does not exceed the period of weeks. Zabini (2007) reports the importance of the record of ichnofossil associated with lingulids suggesting autochthony of such bioclasts, which is not the case of the current situation. However, the signatures mentioned above are an important indicator to corroborate the hypothesis of non-significant transport of the bioclasts, which are considered as parautochthonous.

#### *Bivalvia*

Specimens of the *Nuculana?* *viator* (see Table 1) are disarticulated and disposed parallel to the bedding planes. No fragmentation, bioerosion, abrasion or rounding of valves was observed, suggesting autochthonous to parautochthonous preservation.

#### *Ostracoda* *indet*

Molds (with no observed muscular impressions and ornate-ments; see Table 1) occur preserved parallel to the bedding planes. No fragmentation, bioerosion, abrasion or rounding of valves was observed, once again suggesting autochthonous to parautochthonous preservation.

#### *Ichnofossils*

*Phycosiphon*—*Planolites* composite ichnofabric dominated by *Phycosiphon*. *Phycosiphon* (Fig. 6a) was registered for the first time by Bosetti and Silva (2010) for the Devonian succession of the Apucarana Sub-basin. It consists of small burrows disposed as frequently ramified “U” shape laces parallel or slightly oblique to the bedding planes. These organisms suggest salinity fluctuations and are better preserved in highly dysoxic or anoxic substrates (personal communication, Renata Netto 2010). This indicates low oxygen levels during the post-extinction event. Low oxygen levels are, however, common in the Malvinokaffric of Apucarana Sub-basin.

#### *Tool marks*

Roll marks (Tool mark). Initially, these grooves were interpreted, with uncertainty, as molds or shell impressions of the ?*Ctenoceras* orthoceratid cephalopod by Horodyski (2010) and Bosetti et al. (2011). However, Bosetti et al. (2010) present a different interpretation for fossils in some of the samples, based on the fact that molds would be elongated, with annular ornamentation and no preferential orientation. Its width would vary, and they could show some curvatures or also be straight. Nevertheless, the curvature of the observed specimens is never positioned in the same longitudinal region of the samples. It does not have any apical opening, which should be easily recognized. All of this favors the interpretation of those features as the record of a fossil roll or tool mark, not of a mold of bioclasts. Similar structures are shown by Seilacher (2007), who illustrated roll marks produced by cephalopods in the German Triassic.

Samples of the ?*Ctenoceras* orthocone cephalopods (Fig. 6f) are at present studied for taxonomy and environmental significance.

The marks described here (Fig. 6b), as well as the presence of *Phycosiphon* *isp* (Fig. 6a), can be interpreted as the product of activities of an opportunistic immigrant fauna (immigrant species taken over empty niches from extinct precursors) during the earliest Givetian (sensu Bosetti et al. 2011).

The transgression prevails until the limit with the HST, where the fossil record becomes more rare. There are some occurrences of bioturbation and of plant fragments easily transported by currents due to their low density. The lack of macroinvertebrates in these beds suggests that conditions became too deep and dysoxic. During coastal encroachment (retrogradation), the organism ideal distribution zone also shifted upramp so that the depositional environment were not favorable for fossil preservation. Additionally, the Malvinokaffric fauna significantly declined by this time (e.g., Bosetti et al. 2011 and references therein). During formation of the maximum transgressive surface (MTS, Fig. 2), sedimentation occurred at a very low rate, and it provided a perfect environment for the more soft-substrate dwelling organisms, as recorded in these beds.

During the highstand systems tract (HST), the coastline advanced seawards, progressively shallowing the depositional environment. Facies displays hummocky cross-bedding, indicating deposition between fair weather and storm weather wave bases. Autochthonous to paraautochthonous *Pennaia pauliana* thoraxes and disarticulated valves of lingulids indet (see Table 1) of normal size occur, suggesting that the growth-restraining conditions had past and that the fauna had recovered part of its original size distribution.

#### Sequence 4

This sequence is Carboniferous. Its boundary is a Type II unconformity recording a lowstand systems tract formed by global glacio-eustacy depositional system. No fossils were found in this systems tract.

#### Paleobiodiversity, abundance and extinction

Analyses of the taphonomy, sequence stratigraphy and facies successions, have provided confirmation of an extensive extinction of the Malvinokaffric shelly fauna. This fauna ranges from Pragian to the early Givetian (e.g., Bosetti et al. 2011; Bosetti et al. 2012).

Figure 7 shows a summary of the taphonomic signatures and the vertical distribution of the above described faunas. It seems clear that significant base-level falls (recorded by the sequence boundaries) influence the specimen

abundance and the vertical distribution of the different faunas, but there is no significant correlation between the taphonomic signature and the stratigraphic position of the fossils within the different systems tracts.

Since conodont and goniatite biostratigraphy (sensu House 1989, 1996) cannot be used for precise age determination due to the absence of global index fossils in the Devonian succession of the Paraná Basin, biostratigraphy and approximate age determination of the shales recording the extinction event and the later Lilliput effect displayed by the surviving fauna are based upon miospores and chitinozoans (e.g., Bosetti et al. 2011; Grahn et al. 2011). This biostratigraphy correlates very well with the age of the KAČÁK Event as given by House (op cit), Ellwood et al. (2011) and other authors.

#### Summary and Conclusions

The Eifelian—Givetian Devonian sequences of the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin) show a non-random vertical distribution of bioclasts. The black shales near the top of Seq 2, interpreted as a flooding event, indicate a maximum transgressive system. Those shales are coeval with the global KAČÁK Event. The taphonomic signatures of the “Lilliput fauna” in the earliest Givetian succession show that the original habitat of this autochthonous to paraautochthonous fauna was a low-energy environment between the fair weather wave base (FWWB) and the storm wave base (SWB) of a Devonian epicontinental sea.

The association of the high abundance of the ichnofossil *Phycosiphon* *isp* with shelly fossils affected by the “Lilliput Effect” support the hypothesis of the primary production decline caused by the Eifelian/Givetian transgression, perhaps as a persisting result of the KAČÁK bioevent. Even under unfavorable conditions, these “Lilliput” taxa would have their feeding needs satisfied. Yet, this association also shows evidence of recolonization of the substrate after the biotic crises which caused the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna (Bosetti et al. 2011).

**Acknowledgments** Rodrigo Scalise Horodyski (CNPq-141256/2010-9) and Michael Holz (CNPq-303047/2011-9) acknowledge the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for personal research grants. Yngve Grahn and Elvio P. Bosetti thanks CNPq (CNPq PQ 401796/2010-8) for financial support. Dr. Renata Guimarães Netto (Universidade do Rio dos Sinos, Rio Grande do Sul) is acknowledged for information on ichnofossils, and Prof. Peter Isaacson (Moscow, Idaho) is warmly acknowledged for reviewing the manuscript and checking the English and Dr. Ebnerhard Schindler (Frankfurt am Main, Germany) for reviewing it. The reviews of an early version of the manuscript by Carlton E. Brett (University of Cincinnati) and two anonymous reviewers greatly improved it.

## References

- Bosetti EP, Silva RC (2010) Primeira ocorrência de Phycosiphon Von Fischer-Ooster, 1858 na Formação Ponta Grossa (Devoniano, Bacia do Paraná) e considerações sobre mudanças ecológicas na passagem Eifeliano-Givetiano. XI Reunião anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia—Paleo 2009, Curitiba. Resumos 1:10
- Bosetti EP, Horodyski RS, Zabini C (2010) Earliest Givetian Cephalopoda “roll marks” in the Paraná Basin? Simpósio Latino Americano de Icnología, São Leopoldo. Resúmenes/Abstracts 1:10
- Bosetti EP, Grahn Y, Horodyski RS, Mendlowicz Mauller P, Breuer P, Zabini C (2011) An earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. *Palaontologische Zeitschrift* 85:49–65
- Bosetti EP, Grahn Y, Horodyski RS, Mendlowicz Mauller P (2012) The first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences. *J South Am Earth Sci* 37:228–241
- Breuer P, Grahn Y (2011) Middle Devonian spore stratigraphy in the eastern outcrop belt of the Parnaíba Basin, northeastern Brazil. *Revista Española de Micropaleontología* 43:19–38
- Catuneanu O, Abreu V, Battacharya JP et al (2009) Towards the standardization of sequence stratigraphy. *Earth Sci Rev* 92:1–33
- Catuneanu O, Battacharya JP, Blum MD et al (2010) Sequence stratigraphy: common ground after three decades of development. First break volume 28. <http://fb.eage.org>
- Chlupáč I, Kukal Z (1988) Possible global events and the stratigraphy of the Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian-Middle Devonian, Czechoslovakia). *Sbornik Geologickeho Vedeckeho Geologie* 42:83–148
- Clausen CD, Weddige K, Ziegler W (1993) Devonian of the Rheinish Massif. *SDS Newslett* 10:18
- De Santis MK, Brett CE (2011) Late Eifelian (Middle Devonian) biocrises: timing and signature of the pre-Kačák Bakoven and Stony Hollow events in eastern North America. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 304(1–2):113–135
- Ellwood BB, Algeo TJ, El Hassani A, Tomkin JH, Rowe HD (2011) Defining the timing and duration of the Kačák Interval within the Eifelian/Givetian boundary GSSP, Mech Irdane, Morocco, using geochemical and magnetic susceptibility patterns. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 304(1–2):74–84
- Emig CC (1982) Taxonomie du genre Lingula (Brachiopodes, Inarticulés). *Bulletin of the Natural History Museum* 4° sér., vol. 4, section A, no 3–4:337–367
- Gaugris KA, Grahn Y (2006) New chitinozoan species from the Devonian of the Paraná basin, south Brazil, and their biostratigraphic significance. *Ameghiniana* 43:293–310
- Ghilardi RP (2004) Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), Estado do Paraná. Thesis. Universidade de São Paulo, Brasil
- Grahn Y (1992) Revision of Silurian and Devonian Strata of Brazil. *Palynology* 16:35–61
- Grahn Y, Pereira E, Bergamaschi S (2000) Silurian and Lower Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. *Palynology* 24:147–176
- Grahn Y, Melo JHG, Loboziak S (2006) Integrated Middle and Late Devonian miospore and chitinozoan zonation of the Parnaíba Basin, Brazil: an update. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9:283–294
- Grahn Y, Mendlowicz Mauller P, Pereira E, Loboziak S (2010) Palynostratigraphy of the Chapada Group and its significance in the Devonian stratigraphy of the Paraná Basin, South Brazil. *J South Am Earth Sci* 29:354–370
- Grahn Y, Mendlowicz Mauller P, Bergamaschi S, Bosetti EP (2011) Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): additional data and correlation. *Rev Palaeobot Palynol*. doi:10.1016/j.revpalbo.2011.10.006
- Holz M, Kuchle J, Philip RP, Bischoff AP, Arima N (2006) Hierarchy of tectonic control on stratigraphic signatures: base-level changes during the early Permian in the Paraná Basin, southernmost Brazil. *J South Am Earth Sci* 22:185–204
- Horodyski RS (2010) Tafonomia dos invertebrados fósseis na sequência eifeliana-frasniana da sucessão devoniana da sub-Bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Tibagi, PR, Thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil
- House MR (1985) Correlation of mid-Palaeozoic ammonoids evolutionary events with global sedimentary perturbations. *Nature* 313:17–22
- House MR (1989) Analysis of mid-Palaeozoic extinctions. *Bulletin de la Société Belge de Géologie* 98:99–107
- House MR (1996) The Middle Devonian KAČÁK event. *Proc Ussher Soc* 9:079–084
- House MR (2002) Strength, timing and cause of mid-Palaeozoic extinctions. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 181:5–25
- Kowalewski M (1996) Taphonomy of a living fossil: the Lingulide Brachiopod Glottidia palmeri Dall from Baja California, Mexico. *Palaios* 11:244–265
- Loboziak S, Strel M, Burjack MIA (1988) Miospores du Dévonien Moyen et Supérieur du Bassin du Paraná, Brésil: Systematique et stratigraphie. *Sciences Géologique Bulletin* 41:351–377
- Loboziak S, Strel M, Caputo MV, Melo JHG (1992) Middle Devonian to Lower carboniferous miospore stratigraphy in the Central Parnaíba Basin (Brazil). *Annales de la Société Géologique du Belgique* 115:215–226
- Maack R (1947) Breves notícias sobre a geologia dos estados do Paraná e Santa Catarina. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 2(63):154
- Melo JHG (1985) A Província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil. Thesis. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro
- Melo JHG (1988) The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. In: McMillan NJ, Embry AF, Glass DJ (eds) *Proceedings of the second International Symposium on the Devonian System, Calgary, Devonian of the World, Canada*, vol 1. Regional Syntheses pp 669–976
- Melo JHG, Loboziak S (2003) Devonian—early Carboniferous miospore biostratigraphy of the Amazon Basin, northern Brazil. *Rev Palaeobot Palynol* 124:131–202
- Mendlowicz Mauller P, Grahn Y, Machado Cardoso TR (2009) Palynostratigraphy from the Lower Devonian of the Paraná Basin, south Brazil, and a revision of contemporary chitinozoan biozones from western Gondwana. *Stratigraphy* 6: 313–332
- Milani EJ, Ramos VA (1998) Orogenias paleozóicas no domínio sul-oeste do Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências* 28:527–544
- Milani EJ, Melo JHG, Souza PA, Fernandes LA, França AB (2007) Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 15:265–287
- Oliveira EP (1912) O terreno devoniano do sul do Brasil. *Escola de Minas de Ouro Preto* 14:31–41
- Ottone GE (1996) Devonian palynomorphs from the Los Monos Formation, Tataja Basin, Argentina. *Palynology* 29:105–155
- Perez-Leyton MA (1990) Miospores du Dévonien Moyen ET Supérieur de la coupe de Bermejo—La Angostura (Sud-Est de La Bolivie). *Annales de la Société Géologique de Belgique* 113:373–389

- Posamentier HW, Vail PR (1988) Eustatic controls on clastic deposition II—sequence and systems tract models. In: Wilgus, BS, Kendall, CGSTC, Posamentier HW, Ross CA, Van Wagoner JC (eds) Sea-level changes: an integrated approach. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication, Quebec, pp 125–154
- Richter R (1941) Devon. Geologische Jahressberichte 3:31–43
- Rodrigues SC, Simões MG, Leme JM (2003) Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Paraná. Revista Brasileira de Geociências 33:381–390
- Scotese CR, Boucot AJ, McKerrow WS (1999) Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *J Afr Earth Sci* 28:99–114
- Seilacher A (2007) Trace fossil analysis. Springer, Berlin
- Simões MG, Ghilardi RP (2000) Protocolo tafonômico/paleoautoecológico como ferramenta nas análises paleossinécólicas de invertebrados: exemplos de aplicação em concentrações fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. Pesquisas em Geociências 27:3–13
- Strel M, Loboziak S (1996) Middle to Upper Devonian miospores. In: Jansonius JJ, McGregor DC (eds) Palyontology, principles and applications. AASP Foundation, Salt Lake City 2:575–587
- Troth I, Marschall JEA, Racey A, Becker RT (2011) Devonian sea-level change in Bolivia: A high palaeolatitude biostratigraphical calibration of the global sea-level curve. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 304:3–20
- Urbanek A (1993) Biotic crisis in the history of the Upper Silurian graptolites: a palaeobiologic model. *Hist Biol* 7:29–50
- Walliser OH, Bulnyck P, Weddige K, Becker RT, House MR (1995) Definition of the Eifelian–Givetian Stage boundary. *Episodes* 18:107–115
- Zabini C (2007) Lingulídeos da sucessão devoniana da Bacia do Paraná, região dos Campos Gerais, Brasil: revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonómica básica. Thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro
- Zabini C, Bosetti EP, Holz M (2010) Taphonomy and taphofacies analysis of lingulid brachiopods from Devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 292:44–56
- Zabini C, Holz M, Bosetti EP, Matsumura WMK (2012) Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: a Devonian (Pragian/Eifelian) example of the Paraná Basin, Brazil. *J South Am Earth Sci* 33:8–20

## **Capítulo 2**

"Marine invertebrate taphofacies controlled by storm and wave base level (Devonian of the Apucarana Sub-basin, Paraná Basin, Brazil)". Rodrigo Scalise HORODYSKI, Elvio Pinto BOSETTI, Sandro Marcelo SCHEFFLER, Renato Pirani GHILARDI, Roberto IANNUZZI. *PALAIOS*, artigo submetido.

5 RODRIGO SCALISE HORODYSKI<sup>1\*</sup>, ELVIO PINTO BOSETTI<sup>2</sup>, SANDRO  
6 MARCELO SCHEFFLER<sup>3</sup>, RENATO PIRANI GHILARDI<sup>4</sup>, and ROBERTO  
7 IANNUZZI<sup>5</sup>

<sup>9</sup> *<sup>1</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-graduação em*  
<sup>10</sup> *Geociências, Av. Bento Gonçalves 9500, Bloco I, Prédio 43113, Campus do Vale,*  
<sup>11</sup> *91509-900, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil, rshorodyski@gmail.com;*

<sup>12</sup>*Universidade Estadual de Ponta Grossa, Departamento de Geociências, Av. Carlos Cavalcanti 9.500, Uvaranas, 84010-919, Ponta Grossa, Paraná state,*

14           Brazil, elvio.bosetti@pq.cnpq.br; <sup>3</sup>Universidade Federal de São Paulo, Campus  
15           Diadema, Departamento de Ciências Biológicas, UNIFESP, Rua Prof. Artur Riedel  
16           275, Jd. Eldorado, 09972-270 - Diadema, SP, Brazil, schefflersm@gmail.com,

17       <sup>4</sup>*Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Faculdade de Ciências de*  
18       *Bauru, Departamento de Ciências Biológicas, UNESP, Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo*  
19       *Coube, s/n 17033-360 - Bauru, SP, Brazil, ghilardi@fc.unesp.br;* <sup>5</sup>*Universidade*  
20       *Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Av. Bento Gonçalves 9500,*  
21       *Bloco I, Prédio 43113, Campus do Vale, 91509-900, Porto Alegre, RS, Brazil.*

22 [roberto.iannuzzi@urfgs.br](mailto:roberto.iannuzzi@urfgs.br)

24 \*corresponding author

25 Tel. 055 42 3301 7717

26 email: rshorodyski@gmail.com

27 Keywords: taphonomy, latest Pragian to early Givetian, paleoenvironmental

28 reconstitution, malvinokaffric fauna, Gondwana, Paraná state.

29

30 **ABSTRACT**

31

32 The purpose here is to evaluate the taphofacies of invertebrate-bearing rocks from the  
33 Devonian Gondwana, Paraná Basin (Brazil). We approached the influence of different  
34 energy events such as storm and fair-weather waves over the recognized taphofacies.

35 Our findings allowed recognizing different patterns of fossil transport, along with  
36 several *in situ* occurrences, in the six taphofacies here identified, which unveil offshore  
37 through shoreface paleoenvironments. At proximal basin regions, increased  
38 sedimentation rates, and high magnitude events such as proximal events (generating  
39 tempestites), controls the final burial. Intense post-burial vertical migration of the  
40 taphonomically active zone was a leading agent in the destruction of original  
41 biocoenosis information in this basin region. At distal basin sites the final burial  
42 occurred due to return currents caused by high magnitude storms, with obruption  
43 deposits included by fines sedimentation at offshore. These currents bring skeletal  
44 remains from shallower to deep waters. Taphofacies analyses offer criteria for  
45 recognizing habitat range, ecological preferences and taphonomic signatures in every  
46 occurring taxonomic group, making possible to build important paleoenvironmental and  
47 paleoecological reconstruction.

48

49 **INTRODUCTION**

50

51       The taphofacies concept was originally coined as the detailed study of the  
52   genesis of fossil associations (Brett and Baird, 1986; Speyer and Brett, 1986; Speyer  
53   and Brett, 1988). A taphofacies consists of a fossil assemblage, from a particular  
54   sedimentary level, with distinctive taphonomic signatures that reflect the depositional  
55   history of the skeletal remains in study (Speyer and Brett, 1986; Speyer and Brett,  
56   1988).

57       Studies on fossil preservation dynamics, such as sedimentation rates, base level  
58   variation (Walker and Plint, 1992) and storms (Brett and Seilacher, 1992) allowed a  
59   better understanding of the taphonomic patterns of taxonomic groups through depth  
60   gradients in a sedimentary basin (Speyer and Brett, 1988; Miller et al., 1988; Brett and  
61   Seilacher, 1991; Brett, 1995; Brett et al., 1997). Taphofacies studies of the invertebrates  
62   from the Malvinokaffric Province in Paraná Basin are limited mostly to Lower/early  
63   Middle Devonian (Rodrigues et al., 2003; Bosetti, 2004; Bosetti et al., 2012; Zabini et  
64   al., 2010; Zabini et al., 2012). These works fomented the understanding of marine  
65   environments during middle Paleozoic, and enlightened the *in situ* occurrence of some  
66   invertebrate taxa until then uncertain (e.g. infaunal lingulids lived in shoreface  
67   environments, above normal wave base level; Zabini et al., 2012). Therefore, it is  
68   important to emphasize that taphofacies studies do not imply only in weighing  
69   paleoenvironmental dynamics, but is also useful for variate studies (e.g. paleoecology).

70       Here we addressed the invertebrate Malvinokaffric fauna *sensu* Melo (1988) and Bosetti  
71   et al., (2011). This fauna, which inhabited the cold epeiric seas from Parana Basin  
72   during Devonian, faced severe environmental changes during middle and late Emsian  
73   (Bosetti et al., 2012), and the rapid global marine transgression occurred during  
74   Eiffelian-Givetian passage (e.g. Melo, 1988; Bosetti et al., 2011; Horodyski et al., 2011;  
75   Horodyski et al., 2013). During Middle Devonian, the great evidence is the Kačák

76 extinction event (House, 1989, 1996, 2002), already diagnosed in several localities of  
77 Larussia (e.g. House, 1989, 1996, 2002; Walliser et al., 1995; Chlupáč, 1995; Ellwood  
78 et al., 2010; Brett et al., 2011; Desantis and Brett, 2010), Bolivia (Troth et al., 2011) and  
79 Paraná Basin (Horodyski et al., 2011; Horodyski et al., 2013). In the later, sedimentary  
80 layers post- Kačák display important biogeographic, taphonomic and ecological shifts  
81 (Bosetti et al., 2010; Bosetti et al., 2011; Horodyski et al., 2011; Horodyski et al., 2013),  
82 with the occurrence of Lilliput Effect (*sensu* Urbanek, 1993; see also Bosetti et al.,  
83 2011) and adventitious fauna. In this study, we targeted to evaluate the taphofacies  
84 present in a sedimentary section of latest Pragian to early Givetian age. Here we  
85 approach how different energy levels of storm and normal waves controlled the  
86 generation of the recognized taphofacies. From this study, it was possible to recognize  
87 the authochtony and allochtony patterns (Kidwell et al., 1986; Kidwell and Bosence,  
88 1991), as well as some in situ fossil occurrences.

89

## 90 MATERIALS AND METHODS

91

92 Fossil samples were collected at previously unknown outcrops, located between  
93 Tibagi and Ventania municipalities (Paraná state, Brazil; Figure 1) and are stored in the  
94 collection of the Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia, Universidade Estadual de  
95 Ponta Grossa (Paraná State, Brazil). The fossil information was collected accordingly to  
96 the paleoauthoecological protocol developed by Simões and Ghilardi (2000), which was  
97 also used to elaborate the taphofacies analysis, along with the criteria established by  
98 Speyer and Brett (1986) and Speyer and Brett (1988). The taphonomic methodology  
99 consisted in recognizing the skeleton type (univalve element, bivalve element,  
100 multielement, and flexible thecae) and taphonomic signatures (disarticulation and

101 fragmentation degree, position and orientation of the relative to the bedding plane).  
102 Signatures such as abrasion, corrosion, rounding and dissolution were not diagnosed;  
103 however, the absence of these signatures was fundamental to interpret the different  
104 hydrodynamic energy levels in the depositional basin. To quantify the bioturbation  
105 index we followed the criteria of Reineck (1963). We have also considered the  
106 lithologies and sedimentary structures in which the fossils were preserved.

107

## 108 GEOLOGICAL SETTING

109

110 The Paraná Basin is a huge intracratonic basin on the South-American platform,  
111 located in southernmost Brazil and north/northwestern Uruguay, parts of Paraguay and  
112 Argentina (Fig. 2A). The basin covers a surface area about 1,700,000 km<sup>2</sup>, has actually  
113 a NE-SW elongated shape, and is approximately 1,750 km long and 900 km wide. The  
114 sedimentary fill of the basin was influenced by tectonic-eustatic cycles linked to the  
115 evolution of the Western Gondwana during Paleozoic and Mesozoic times.

116 The basin has developed over different geotectonic domains, comprising  
117 Archean and Early Proterozoic cratonic terranes and Late Proterozoic mobile belts  
118 related to the Pan-african and Brazilian cycles, responsible for the assemblage of  
119 Western Gondwana. Hence, the geotectonic framework of the basement is characterized  
120 by several cratonic blocks and intervening mobile belts, forming a complex framework  
121 of lineaments and crustal discontinuities which influenced sedimentation due to  
122 differential subsidence and uplift of the tectonic blocks (Holz et al., 2006).

123 The eustatic-tectonic cycles controlled sedimentation in Paraná Basin, and they  
124 generated a stratigraphic record that is marked by numerous subaerial events that  
125 produced erosion and non-deposition surfaces. Milani and Ramos (1998) and Milani et

126 al., (2007) considered the fill of the basin is constituted of six second order depositional  
127 sequences, ranging in age from Late Ordovician to Late Cretaceous. The stratigraphic  
128 interval studied herein corresponds to the second sequence of Milani et al., (2007),  
129 named the “Paraná Supersequence,” ranging from the latest Silurian? to Devonian (Fig.  
130 2B). It is a succession lithostratigraphically divided into three formations: Furnas, Ponta  
131 Grossa and São Domingos (Fig. 3; Grahn et al., 2011).

132 Stratigraphic and paleontologic data presented herein were acquired from one  
133 composite sections located in Tibagi County, Paraná State (Fig. 1). Investigated  
134 outcrops belong to the Ponta Grossa and São Domingos formations (Grahn, 1992;  
135 Grahn et al., 2000; Mendlowicz Mauller et al., 2009; Grahn et al., 2011), and span from  
136 the earliest Pragian to early Givetian in age. Figure 3 shows these composite  
137 stratigraphic profiles, herein referred to as the Tibagi-Ventania section. The outcrops  
138 were stratigraphically stacked and correlated to the sequence framework of  
139 Bergamaschi (1999), Bergamaschi and Pereira (2001) and updated by Grahn et al.,  
140 (2011).

141

## 142 RESULTS

143

144 The fossils found throughout the section (see Table 1) are skeletons classified as  
145 bivalve (Mollusca Bivalvia and Brachiopoda), univalve (?Mollusca Tentaculitoidea),  
146 multielement (Trilobita, Echinodermata Crinoidea and Stylophora, Annelida  
147 Polychaeta) and flexible thecae (Cnidaria Conulatae) types. The fauna found in the  
148 studied section is composed mostly of Lingulidae, e.g. *Lingulepis wagoneri*, *Derbyina*  
149 *whittorum*, *Australocoelia palmata*, *Schuchertella* cf. *agassizzi*, *Orbicuoidea baini*,  
150 *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Edmondia* sp., *Tentaculites* sp., Conulatae, *Paulinites*

151 *paranaensis*, *Metacryphaeus australis*, *Calmonia* sp., *Placocystella africana*,  
152 *Maretocrinus* aff. *M.* sp. C and Encrinasteridae (Table 1). The identification of taxa  
153 throughout the section varied according to the degree of disarticulation (whether  
154 complete or partial, judging the type of skeleton) and fragmentation (if high, more than  
155 90%, or low, less than 90% of the original preservation of the taxon) and relative  
156 position to the bedding plane (vertical, oblique or parallel). The bioturbation degrees,  
157 following Reineck (1967), varied from 1 (taphofacies T1 and T2) to 4 (taphofacies T4,  
158 T5A, T5B and T6) and 5 (taphofacies T3). According to this information, taphofacies  
159 are characterized as described below, and are indicated in the stratigraphic section of  
160 Figure 3.

161

162 Taphofacies 1

163

164 The taphofacies 1 (T1) occurs in all the 247m of the Tibagi-Ventania section.  
165 Bioclasts of the type flexible tecae (Cnidaria Conulatae) are recorded. The bioclasts are  
166 intensely destroyed (<20% of the original size of the body) and chaotically positioned to  
167 the bedding plane. Associated indeterminate plants microfragments also occur. The  
168 bioclasts occur sparsely packaged in the matrix. This taphofacies occurs in medium to  
169 coarse sandstones with wavy.

170

171 Taphofacies 2

172

173 The taphofacies 2 (T2) occurs in the laterally 11m correlative outcrop, in the  
174 package between 240m to 256m from the main section (Fig. 3). Bioclasts with bivalve-  
175 type skeletons (Brachiopoda *Schuchertella*, *Australocoelia palmata* and infaunal

176 Lingulids) are present. The bioclasts are complete, disarticulated and distributed  
177 horizontally in relation to the bedding plane, associated to the *Spongiophyton* spp. plant  
178 microfragments. The bioclasts occur sparsely packaged in the matrix. This taphofacies  
179 occurs in massive, fine sandstones.

180

181 Taphofacies 3

182

183 In this taphofacies (T3), bioclasts with complete and articulated bivalve type  
184 skeletons occur. There may occur obliquely and/or vertically in relation to the  
185 bedding plane. All fossils are representatives of infaunal lingulids (Fig. 5A).  
186 Associated with them, the vertical excavation of *Lingulichnus* isp. is also present,  
187 containing in some cases lingulid bioclasts on the top of the structure. Few  
188 microfragments of unidentified plants are present. The bioclasts occur in loosely  
189 packed fine sandstones with ripple marks (wavy) and hummocky cross-stratification  
190 (HSC). The fossils occur between levels 0 and 7m at the base of the section.

191

192 Taphofacies 4

193

194 This taphofacies (T4) occurs between 245m and 246m of section. Bioclasts of  
195 multielement skeletons (Trilobita *Metacryphaeus australis* and Echinodermata:  
196 Crinoidea *Marettoocrinus* aff. *M.* sp. C, see Scheffler, 2010). The trilobites occur in three  
197 taphonomic classes: (a) whole, articulated and extended, positioned parallel to the  
198 bedding plane, (b) articulation thorax-pygidium, and (c) isolated cephalon, thorax and  
199 pygidium. The class "c" is dominated by isolated cephalon. The crinoid bioclasts occur  
200 in disarticulated isolated column elements or small pluricolumns. Horizontal and

201 vertical bioturbations, and microfragments of plants (*Spongiphyton* spp.) are also  
202 present. The bioclasts occur in weakly-packed fabric. This taphofacies occurs in coarse  
203 grained sandstones to siltstones with wavy structure.

204

205 Taphofacies 5

206

207 This taphofacies (T5) occurs in seven different stratigraphic levels. The  
208 taphofacies 5 occurs on medium siltstones with parallel (and rarely wavy)  
209 sedimentary structures. Due to its intrinsic characteristics, such as the disarticulation  
210 degree of the multielement skeletons, we have chosen to subdivide it into two  
211 subcategories, the taphofacies 5A and 5B.

212 The taphofacies T5A occurs in five levels. In the first level, bioclasts are of bivalve  
213 type (infaunal lingulids; Fig. 4B). Remains are complete, disarticulated, and  
214 concordant to the bedding plane. Horizontal and secondarily vertical bioturbations  
215 are present, as well as unidentified plant fragments. This fossil association is loosely-  
216 packed in the sedimentary matrix.

217 The second level (15.70 m) is composed of bivalve (infaunal lingulids) and  
218 multielement (Trilobita: Calmonidae and Echinodermata: Ophiuroidea) bioclastic  
219 types. The lingulids are complete, disarticulated and oriented parallel to the bedding  
220 plane. The carcasses of trilobites are extended, entire and articulated  
221 (cephalum/thorax/pygidium) and oriented parallel to the bedding plane. The brittle  
222 stars are disarticulated, occurring as either a single, isolated complete arm  
223 (disarticulated disc) or as three arms still connected to the disc. Bioclasts occur with  
224 horizontal, a few vertical bioturbations, and indeterminate fragments of plants. This  
225 association is loosely packed in the sedimentary matrix.

226 In the third level (161m), the bioclasts are bivalves (Discinidae *Orbiculoidea*  
227 sp.) and multielement (Polychaeta *Paulinutes paranaensis*). The whole discinids are  
228 positioned parallel to bedding plane, where articulated bioclasts may also occur (with  
229 dorsal-ventral flattening), along with disarticulated. Polychaetes occur totally  
230 disarticulated, and chaotically distributed in the sedimentary layer. Horizontal and a  
231 few vertical bioturbations are also present. The association is loosely packed in the  
232 matrix.

233 The fourth level (232.30 m) is characterized by bioclasts of univale skeleton  
234 type (Tentaculitida *Tentaculites* sp.). The bioclasts are entire, oriented parallel to the  
235 bedding plane, and no preferred hydrodynamic orientation. Plant fragments  
236 (*Spongiophyton* spp.), as well as horizontal and a few vertical bioturbations  
237 (bioturbation degree 4) are also present. This association is loosely-packed in the  
238 sedimentary matrix.

239 In the fifth sedimentary level (261 m), univale skeleton types are preserved  
240 (Cephalopoda ?*Ctenoceras*). Fossils are entire, loosely packed, disposed parallel to  
241 the bedding plane, without preferred orientation. Horizontal bioturbations  
242 (bioturbation degree 4) are present.

243 Taphofacies 5B occurs between 240 and 246.5 m of the section, encompassing the  
244 sixth and seventh sediment level. The sixth level is composed of multielement  
245 (Trilobita *Metacryphaeus australis* [Fig. 5A- B, D] and *Calmonia* sp., and Crinoidea  
246 *Marettocrinus* aff. *M.* sp. C [Scheffler, 2010; Fig. 5C] and Stylophora Mitrata  
247 *Placocystella* [Fig. 4E] – both species of echinoderms not previously described for  
248 the Paraná Basin) and bivalve (infaunal lingulids, *Derbyina whitiorum*,  
249 *Australocoelia palmata*) skeleton types. Trilobite remains occur in three taphonomic

250 classes: (I) entire, bent or extended, parallel to the bedding plane, (II) articulated  
251 thorax and pygidium (Fig. 5D), and (III) isolated pygidia (Fig. 4C).

252 Disarticulated crinoids occur in the form of columnals or small  
253 pluricolumnals, parallel to the bedding plane without preferential hydrodynamic  
254 orientation. The stylophorans occur partially disarticulated (with the two spines and  
255 the aulacophar missing; see the Appendix) and entire and positioned parallel to the  
256 bedding plane. The lingulids occur entire, disarticulated and oriented parallel to the  
257 bedding plane. Vertical and horizontal bioturbations (bioturbation degree 4) and  
258 plant fragments (*Spongiophyton* spp.). This fossil association is loosely packed in the  
259 array.

260 In the seventh sedimentary level (246.50 m), with loosely packed bioclasts, skeletons  
261 of multielement type (Crinoidea *Marettoocrinus*.aff. *M.* sp. C) are present. The  
262 bioclasts are completely disarticulated, occurring as isolated and entire columnals,  
263 distributed parallel to the bedding plane. Horizontal bioturbations (bioturbation  
264 degree 4) are also present.

265

266 Taphofacies 6

267

268 This taphofacies (T6) occurs in two sedimentary levels in the section. In the  
269 first level (20 m), bioclasts of bivalve type occur (infaunal lingulids, *Orbiculoidae*  
270 sp. [Fig. 4D], *Lingulepis wagoneri* and *Edmondia* sp.). The remains are entire, with  
271 moderate disarticulation in some bioclasts, which are oriented horizontally to the  
272 bedding plane. Horizontal bioturbations, as well as indeterminate plant remains, are  
273 present. The association is loosely packed in the matrix. In the second sedimentary  
274 level (150.20 m) bivalve skeleton type (*Edmondia* sp.) are present. The bioclasts are

275 entire, articulated and a few disarticulated, oriented parallel to the bedding plane. The  
276 bioturbations are horizontal. The taphofacies 6 occurs in silty mudstones, with  
277 lamination, and thin sand lenses may occur.

278

## 279 DISCUSSION AND INTERPRETATION

280

281 Taphofacies 1

282

283 The taphofacies 1 (T1) indicates proximal environments (Fig. 6). In this  
284 sedimentary level, bioclasts are composed exclusively of flattened and torn  
285 conularian thecae. After death, these cnidarians are subject to taphonomic loss in  
286 sediment-water interface, for they are easily destroyed given their soft body (Van  
287 Iten, 1991). Simões et al., (2000) and Rodrigues et al., (2003) first reported this  
288 occurrence for the Brazilian Devonian. It has been reported that conularians  
289 (Conulatae) lived in deep waters, at or below the storm wave base level (SWB; Van  
290 Iten, 1991; Simões et al., 2000; Rodrigues et al., 2003; Van Iten et al., 2013).  
291 However, Bosetti (2004) and Bosetti et al., (2009; Fig. 2F) recorded the occurrence  
292 of these organisms preserved in vertical position (*in situ*) in thick siltstones,  
293 representatives of shallower waters. Two inclined specimens represent these  
294 conularians, with the base converging to a common center (taphonomic class II of  
295 Rodrigues et al., 2003). According to these authors, the facies indicate that bioclasts  
296 were preserved above the storm wave base level (SWB). These two interpretations  
297 are opposite, regarding the bathymetric ranges where these cnidarians inhabit. Thus,  
298 we suggest here that the bathymetric range of conularians may reach shallower levels  
299 than SWB. Our taphonomic data corroborate the two hypotheses, since we are

300 dealing here with torn bioclasts preserved in sandstones. In other words, bioclasts  
301 suffered intense reworking and transport to more proximal basin areas, at the same  
302 time of moderate sedimentation rate when bioclasts were transported to the shoreface  
303 before the final burial. These factors contributed to the increase of torn bioclasts.  
304 According to the authors, and here confirming the hypothesis, this occurrence is  
305 considered as an allochthonous assemblage (Kidwell et al., 1986; Bosence and  
306 Kidwell, 1991).

307

308 Taphofacies 2

309

310 The taphofacies 2 (T2) indicate facies of proximal regions, or medium  
311 shoreface, above the fair weather wave base (FWWB; Fig. 6). The T2 indicates no *in*  
312 *situ* preservation, despite the bioclasts being indigenous, located on their life habitat  
313 substrate. The sedimentation rate and the degree of turbulence may be moderate, with  
314 no fragmentation and high disarticulation. The absence of features such as  
315 fragmentation, abrasion, corrosion and bioerosion indicate slow permanence in the  
316 sediment-water interface. Considering the low bioturbation rate (Fig. 6), the normal  
317 waves (FWWB) might have been responsible for disarticulating the skeleton  
318 remains. The presence of fragments of plants is consistent with the influence of  
319 freshwater (in periods of moderate sedimentation rate) in the final deposition site.

320

321 Taphofacies 3

322

323 The base of the stratigraphic section is characterized by proximal shoreface  
324 facies, above or at least near to the FWWB. These layers preserve the taphofacies T3

325 (Fig. 6), with *in situ* infaunal lingulids. Vertical or oblique occurrences, associated  
326 with wavy beds or hummocky cross stratification (HCS) sedimentary structures  
327 suggest rapid skeleton burial. The ichnological association is dominated by vertical  
328 excavations which in some cases may be *Lingulichnus* sp. The facies indicate well-  
329 oxygenated water, rich in suspended organic matter, which is also indicated by the  
330 fauna life habits (suspensor-feeding infauna), and shallow burrowers. Some  
331 ichnofossils are preserved with the lingulid remain at the top, suggesting an escaping  
332 attempt after the final burial (temporary burial). This also represents that the final  
333 burial occurred during times of high sedimentation rate (Speyer and Brett, 1988;  
334 Olszewski, 2004), usually during storm events (Brett and Seilacher, 1992). In this  
335 sense, it is reasonable to hypothesize that the infaunal lingulids were surprised by the  
336 large mass of sediment deposited in a short time and were buried *in situ*.

337 It is possible that benthic invertebrates, while attempting to escape from  
338 burial in face of the rising sedimentation rate, promote the upwards vertical  
339 migration of the Taphonomically Active Zone (TAZ; Olszewski, 1999; Bromley and  
340 Ekdale, 1986). During this or even due to the ecological dynamic below the  
341 sediment-water interface (the few millimetres of oxygenated sediment), dissolution  
342 of dead shells, with the aid of bioturbating agents take place. This process can also  
343 explain the occurrence of *Lingulichnus* isp. The paleoenvironment can be interpreted  
344 as a proximal tempestite.

345 Moreover, these proximal events may show two distinct situations: the first  
346 occurs with continuous sedimentation generating scaling in the sedimentary deposits,  
347 followed by the vertical migration of the TAZ. The second takes place with the  
348 substrate erosion and exhumation and transport of the fauna present there.  
349 Taphonomic situations similar to taphofacies 3 were registered by Zabini et al.

350 (2012), where these types of taphonomic attribute (vertically positioned lingulids)  
351 occurs in sandstones of the 90m of the columnar section of Tibagi-Telêmaco Borba  
352 municipalities (Bergamaschi, 1999; Bergamaschi and Pereira, 2001). Up to now, this  
353 is the only example of taphofacies the Paraná Basin where bioclasts associated with  
354 biogenic structure occur.

355

356 Taphofacies 4

357

358 The taphofacies 4 (T4) also indicates proximal environments in the basin  
359 (Fig. 6). The difference to taphofacies 3 is that taphofacies 4 lacks bioclasts with  
360 apparent life position, and the fossils are preserved in finer sediments. Moreover, the  
361 fact of being part of different ecological guilds (Aberhan, 1994), and being  
362 taphonomically different, are important factors for distinguishing them. The  
363 exception in taphonomic mode is the occurrence of taphonomic class "a", with  
364 extended carcasses of trilobites, positioned parallel to the bedding plane. The  
365 taphonomy of multielement fossil skeletons indicates that the environment did not  
366 suffer daily action of normal waves, but rather very sporadic, and therefore would be  
367 rapidly positioned on the edge, below the normal wave base. The partial  
368 disarticulation in trilobites (higher percentage of moults than complete carcasses),  
369 and nearly complete disarticulation in crinoids (higher percentage of columnals than  
370 pluricolumnals), indicates that the bioclasts were disarticulated after death by  
371 hydraulic movements and/or scavenging organisms, as evidenced by the sedimentary  
372 structures (wavy) and horizontal bioturbations, respectively. The environmental  
373 energy was lower than above the FWWB, but the sediments accumulated during  
374 times with moderate sedimentation rate. We regard the crinoids and trilobites as

375 indigenous to parauthochtonous, even when advanced disarticulation occurs. Fair-  
376 weather waves were the main driving factor for the taphonomic signatures and the  
377 (low) vertical and (high) spatial transport. Scavenger organisms acted in moments of  
378 apparent environmental stabilization, i.e. when the waves were weaker (in intervals  
379 between storms) and sedimentation rates were low or absent. The final burial of the  
380 bioclasts (in the association as a whole) took place when sedimentation rates  
381 increased. This is a taphofacies can be considered with moderate temporal and spatial  
382 mixing (Kidwell et al., 1986).

383

#### 384 Taphofacies 5

385

386 The taphofacies 5 (T5) characterizes distal regions of the basin (Fig. 6). The  
387 facies indicates that it is positioned in the transitional offshore transitional, between  
388 the FWWB and SWB, in oxygenated environments, tending to more disaerobious  
389 basin wards. This taphofacies is dominated by horizontal bioturbations, with a  
390 smaller proportion of vertical ones. These features, coupled to the bioclasts  
391 taphonomy also evidence moderate sedimentation rate and turbulence. Despite the  
392 levels of fragmentation were not determined, disarticulation is considered as low  
393 (T5A) to moderate (T5B, only in multielement skeletons, e.g. *Paulinites*  
394 *paranaenses*, *Metacryphaeus australis*, *Calmonia* sp.).

395 The disarticulation was due to sporadic flow movements of bottom currents,  
396 together with the necrolysis processes or benthic scavengers (Speyer and Brett,  
397 1986). Overall, the degree of autochthony and allochthony vary according to the  
398 lifestyle of each taxonomic group occurring in this taphofacies. The  
399 parauthochtonous to allochtonous bioclasts (infaunal lingulids, *Lingulepis wagoneri*,

400 *Australocoelia palmata*, *Derbyina whitiorum*, *Schuchertella* sp.) that occurs  
401 associated to indigenous ones (*Orbiculoides bodenbenderi*, *Paulinites paranaensis*,  
402 *Metacryphaeus australis*, *Calmonia* sp., *Placocystella africana*, *Marettocrinus* aff.  
403 *M.* sp. C and Echinasteridae) are interpreted as animals that were quickly transported  
404 from their natural habitat by return currents in times of storms until the final burial.

405 Of particular interest is the first description of *Marettocrinus* aff. *M.* sp. C. for  
406 this basin, in the 240 m of this section (possibly post- Kačák Event); some fossils are  
407 poorly preserved, occurring as isolated columnals and pluricolumnals, associated to  
408 other best-preserved fossils (whole and partially disarticulated trilobites) and the  
409 stylophoran *Placocystella africana* (partially disarticulated). Both are well  
410 preserved, the latter also being an unprecedented occurrence in the basin. At these  
411 beds, considering the differential preservation features, it is possible to detect the  
412 influence of time averaging between the bioclasts (c.f. Kidwell et al., 1986 and  
413 Kidwell and Bosence 1991).

414 It is possible that individuals of *Marettocrinus* aff. *M.* sp. C were already  
415 dead and briefly buried in their place of origin (above FWWB), and were  
416 subsequently exhumed and transported (together with other, of shallower habitats,  
417 invertebrates [possibly still alive; e.g. infaunal lingulids] and fragments of  
418 *Spongiophyton*) to the transitional offshore.

419 This may be a viable interpretation, since actualistic studies have shown that  
420 the total disarticulation of some echinoderms may take place within a few weeks  
421 under aerobic water conditions (Schaefer, 1962; Smith, 1984; Baumiller and  
422 Kidwell, 1990; Allison, 1990, Donovan, 1991). This fossils hardly would be strongly  
423 disarticulated during transport until final burial (Gorzelak and Salamon, 2013),  
424 unless signatures such as fragmentation, abrasion or corrosion are also present in

425 these bioclasts (which is the case here). These signatures, accordingly to Gorzelak  
426 and Salamon (2013), are extremely important to define the degrees of autochthony  
427 and allochtony.

428 Comparisons with this actualistic models too were also conducted by  
429 Twitchett et al., (2005) using Early Triassic ophiuroids, and were found to be quite  
430 reliable. Therefore, the taphofacies interpretation suggested here can also be applied  
431 to most animals with multielement skeletons.

432 It is seemly to state that, up for the moment, it is not possible to reliably  
433 allege the authochtony/allochtony of *Tentaculites* sp. According to Wittmer and  
434 Miller (2011) and Schindler (2012), the living habit of the Tentaculitoidea is still  
435 uncertain. But, there is a tendency to believe that they would be planktonic in larval  
436 stage (see Jarzinka and Filipiak, 2009) and vagile benthic in the adulthood (J.  
437 Wittmer, personal communication, 2013). This paleoecological problem, in a way, is  
438 also pertinent to the univalve cephalopod ?*Ctenoceras*. However, it is noteworthy  
439 that, only with a rigorous taphonomic collection and statistical analysis comparing  
440 different facies where these organisms occur is will be possible to constrain their life  
441 habit. In summary, the taphonomic data for taphofacies 5 suggest that there was a  
442 mixture of bioclasts from faunas of shallow and deeper waters (including also  
443 different ecological guilds; Aberhan, 1994). Part of the fauna was controlled by  
444 events of normal waves and partly by storm waves, generating time averaging, and  
445 are interspersed with periods of stabilization energy in the environment, and  
446 positioned between the FWWB and SWB. In the post- Kačák beds, this taphonomic  
447 situation resembles in part with IID taphofacies siliciclastic environments Brett et al.,  
448 (1997) for echinoderms.

449

450 Taphofacies 6

451

452 The taphofacies 6 indicates the most distal environments of the basin (Fig. 6).  
453 The facies showed that, despite being located offshore, there might still be sporadic  
454 action of return currents caused by storm waves, given the presence of (thin) lenses  
455 of sand and some invertebrates typical of shallow water (infaunal lingulids that lived  
456 in shoreface). This environment was much less oxygenated, dysaerobic to anoxic,  
457 with the occurrence of pyrite. The bioturbation is characterized exclusively by  
458 horizontal traces, which indicate a low energy environment. The taphonomic and  
459 paleoecologic features demonstrate an association of indigenous taxonomic groups  
460 (e.g., *Edmondia* sp.) with transported species (infaunal lingulids, *Orbiculoidae* sp.,  
461 *Lingulepis wagoneri*). The *Edmondia* remains are usually articulated and associated  
462 to a few disarticulated valves; therefore, it is very difficult to assign an *in situ*  
463 situation for them. Besides being *Edmondia* individuals shallow-burrower organisms  
464 (Runnegar and Newell, 1971), mollusks in general are among the most resistant  
465 organisms to taphonomic loss (Kowalewski, 1997). Kotzian and Simões (1997)  
466 suggested suggest that this group lived in deep environments, out of direct wave  
467 action, what allow them to be considered indigenous, even when occurring as  
468 disarticulated valves. These features allow suggesting that they lived below or near  
469 the limit of SWB.

470 According Mergl (2001) and Comiskey (2011), the habit of life  
471 *Orbiculoidae* sp. indicates that they lived in shallow waters, and probably isolated  
472 bioclasts buried in transitional offshore to offshore sediments are allochthonous. This  
473 is possible if considering that when the fossils are found clustered, preserved in  
474 coarse sediments, they can be interpreted as grouped for protection against predation,

475 or to facilitate reproduction. The occurrence of different ecological guilds (Aberhan,  
476 1994) in this taphofacies and different degrees of durability of bioclasts  
477 (Kowalewski, 1997) could suggest a temporally condensed section (Simões and  
478 Kowalewski, 1998). However, the absence of high fragmentation degree, abrasion,  
479 corrosion and bioerosion suggests low turbulence and very short residence time in  
480 the TAZ. Therefore, this taphofacies indicates return currents, related to storm  
481 events, transporting the animals from shallow waters to the offshore, preserving  
482 concentrations generated by obrupture deposits of molluscan fauna (*Edmondia*).

483

484 TAPHOFACIES CONTRIBUTION FOR PALEOECOLOGICAL AND  
485 PALEOENVIRONMENTAL INTERPRETATION

486

487 As here demonstrated, the taphonomic signatures coupled with information such  
488 as the range of bathymetric habitats and ecological habits of taxonomic groups  
489 occurring in the taphofacies can generate secure interpretations, along with the  
490 application for paleoenvironmental and paleoecological reconstructions. The presence  
491 of fossil associations of animals from different ecological guilds seems to be a purely  
492 taphonomic factor (e.g. spatial and vertical transport, time averaging). The fauna of  
493 marine invertebrates is always subject to loss of original information due to taphonomic  
494 destructive environmental factors that result in the loss of information, shuffled in the  
495 fossil record (Behrensmeyer et al., 2000).

496 As noted by Peck et al., (1999) and Bosetti et al., (2012), benthic communities  
497 that inhabit cold temperate regions are subject to more inhospitable weather. The result  
498 of these changing conditions is creating storms (Brett and Seilacher, 1992) of greater or  
499 lesser magnitude. Thus, the benthic fauna suffers from advection caused by transport

500 (vertical or lateral spreading) in unconsolidated substrates. Therefore, this may be one  
501 explanation for the genesis of taphofacies containing bioclasts taphonomically  
502 indigenous/parauthochtonous, of distinct ecological guilds.

503 The use and application of taphofacies also generate more faithful interpretations  
504 of *in situ* fossil findings, like infaunal lingulids, bivalve mollusks and whole trilobite  
505 carapaces. Figure 7 shows the paleoenvironmental reconstruction of the studied section,  
506 displaying the taxa occurring in the taphofacies here presented, informing the degree of  
507 transport (authochtopy x allochty) degree preserved. From this reconstruction it is  
508 possible to see more clearly how the organisms were actually distributed and how they  
509 are preserved in the fossil record. Each group has its vertical distribution in the basin  
510 according to its bathymetric distribution range, as well as paleoenvironmental and  
511 paleoecological needs, such as water energy and oxygenation.

512

## 513 CONCLUSIONS

514

515 The study taphofacies high latitude siliciclastic environments presented here  
516 proved quite accurate for paleoecological and paleoenvironmental interpretations. The  
517 six taphofacies recognized here provided sufficient data to show paleoenvironments  
518 ranging from offshore to shoreface. The main controlling factors for taphonomic  
519 signatures generation were normal and storm waves. In the proximal parts of the basin,  
520 the final burial took place at times of increased rates of sedimentation, and owing to the  
521 phenomenon of higher magnitude of proximal tempestites too. The TAZ (tafonomically  
522 active zone), as well as its post-burial-caused vertical migration, was an important  
523 taphonomic agent for the destruction of the original biocoenosis information in these  
524 regions of the basin. Studying and understanding this phenomenon is important for it

525 shows that the taphonomic bias may be caused by purely ecological strategies in  
526 response to environment/sedimentary shifts, and not only by (early) diagenetic factors.  
527 Studies on the TAZ of Paleozoic sediments are remarkably rare; when these  
528 sedimentary layers are fossil-depleted they tend to be richly bioturbated, and this feature  
529 deserves further detailed studies with an integrative, taphonomic-ecological-and  
530 environmentally directed, evaluation.

531 In distal regions of the basin the final burial took place when backflow currents  
532 caused by storms of greater magnitude occurred, with the inclusion of obruption  
533 deposits by decantation of fine offshore sediments. Those currents brought bioclasts  
534 from shallow waters, leading to the occurrence of the phenomenon of temporal mixing  
535 due to advection and different residence times. The recognition of the habitat range,  
536 ecological habits and taphonomic signatures occurring across the taxonomic groups  
537 proved to be important for generating data for paleoenvironmental and paleoecological  
538 reconstructions through criteria of taphofacies information analysis.

539

#### 540 ACKNOWLEDGMENTS

541

542 R.S. Horodyski acknowledge to National Counsel of Technological and Scientific  
543 Development (CNPq) for personal research grants (141256/2010-9), Willian Mikio  
544 Kurita Matsumura (Universidade Federal do Rio Grande do Sul), Daniel Sedorko  
545 (Universidade Estadual de Ponta Grossa) and Palaios Group/UEPG/CNPq for support  
546 of the field work, and Jacalyn M. Wittmer (University of Cincinnati) for information on  
547 tentaculitoids. S.M. Scheffler thanks CNPq (401831/2010 and 553033/2011-5) and  
548 MEC (PET Ciências Biológicas de Campus Diadema, UNIFESP, edital 04/2007). In  
549 addition, R. Iannuzzi thanks to CNPq for personal grants (PQ 309211/2013-1). This

550 contribution is part of the CNPq project “Devonian of the Paraná Basin revised”  
551 (401796/2010-8).

552

553 REFERENCES

554

555 ABERHAN, M., 1994, Guild-structure and Evolution of Mesozoic Benthic Shelf  
556 Communities: *Palaios*, v. 9, p. 516-545.

557

558 ALLISON, P.A., 1990, Variation in rates of decay and desarticulation of  
559 Echinodermata: implications for the application of actualistic data: *Palaios*, v.5, p.  
560 432-440.

561

562 BEHRENSMEYER, A.K., KIDWELL, S.M., and GASTALDO, R.A., 2000,  
563 Taphonomy and Paleobiology: *Paleobiology*, v. 26(4), p. 103-144.

564

565 BERGAMASCHI, S., 1999, Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações  
566 Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil:  
567 Unpublished M.S. thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, 167 p.

568

569 BERGAMASCHI, S., and PEREIRA, E., 2001, Caracterização de seqüências  
570 deposicionais de 3º ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana,  
571 Bacia do Paraná, Brasil: *Ciência-Técnica-Petróleo*, v. 20, p. 63-72.

572

- 573 BOSETTI, E.P., 2004, Tafonomia de alta resolução das fácies de *offshore* da sucessão  
574 devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil: Unpublished M.S. thesis ,  
575 Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 137p.
- 576
- 577 BOSETTI, E.P., GRAHN, Y., HORODYSKI, R.S., MAULLER, P.M., BREUER, P.,  
578 and ZABINI, C., 2011, An Earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Paraná Basin,  
579 and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna: *Paläontologische Zeitschrift*.  
580 DOI: 10.1007/s12542-010-0075-8, 2011.
- 581
- 582 BOSETTI, E.P., GRAHN, Y., HORODYSKI, R.S., and MAULLER, P.M., 2012, The  
583 first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin  
584 (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences: *Journal of South*  
585 *American Earth Sciences*, v 37, p. 228-241.
- 586
- 587 BOUCOT, A. J., and GILL, E. D., 1956, *Australocoelia*, a new Lower Devonian  
588 Brachiopod from South Africa, South America and Australia: *Journal of*  
589 *Paleontology* . v. 30, 1173-8, est. 126.
- 590
- 591 BRETT, C., 1995, Sequence stratigraphy, Biostratigraphy and taphonomy in shallow  
592 marine environments: *Palaios*, v.10, p.597-616.
- 593
- 594 BRETT, C.E., and BAIRD, G.C., 1986, Comparative taphonomy: a key for  
595 paleoenvironmental reconstruction: *Palaios*, v. 1, p. 207-227.
- 596

- 597 BRETT, C.E., and SEILACHER, A., 1991, Fossil *Lagerstätten* a taphonomic  
598 consequence of event sedimentation, *in* Einsele, G., Ricken, W., and Seilacher, A.,  
599 eds., Cycles and Events in stratigraphy, Springer-Verlag, Berlin, p. 283-297.
- 600
- 601 BRETT, C. E., MOFFAT, H. A., and TAYLOR, W. L., 1997, Echinoderm taphonomy,  
602 taphofacies, and lagerstätten:Paleontological Society Papers, v.3, p.147-190.
- 603
- 604 BRETT, C.E., SCHINDLER, E., and KÖNIGSHOF, P., 2011, Sea-level cyclicity,  
605 climate change, and bioevents in Middle Devonian marine and terrestrial  
606 environments: An overview: Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, v.  
607 301, p. 1-2.
- 608
- 609 BROMLEY, R.G., and EKDALE, A.A., 1986, Composite ichnofacies and tiering of  
610 burrows: Geological Magazine, v. 123, p. 59-65.
- 611
- 612 CHLUPÁČ, I., 1995, Evaluation of some Devonian standard boundaries: Nova Acta  
613 Leopoldina, v. 71, p. 41-52.
- 614
- 615 COMNISKEY, J.C., 2011, Paleontologia dos Discinidae (Brachiopoda: Linguliformea)  
616 da sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Brasil: Revisão sistemática, distribuição  
617 geográfica e estratigráfica. Unpublished M.Sc. thesis, Universidade Estadual de  
618 Ponta Grossa, Ponta Grossa, p. 176.
- 619
- 620 DESANTIS, M.K., and BRETT, C.E., 2010, Late Eifelian (Middle Devonian) biocrises:  
621 Timing and signature of the pré- Kačák Bakovem and Stony Hollow events in

622 eastern North America:Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 304:  
623 113-135, 2010.

624

625 DONOVAN, S.K., 1991, The taphonomy of echinoderms: calcareous multielement  
626 skeletons in the marine environment: in Donovan, S.K., eds., The process of  
627 fossilization: Belhaven Press, London, p. 241-269.

628

629 ELLWOOD, B.B., ALGEO, T.J. EL HASSANI, A., TOMKIN J.H., and ROWE, H.D.,  
630 2011, Defining the timing and duration of the Kačák Interval within the  
631 Eifelian/Givetian boundary GSSP, Mech Irdane, Morocco, using geochemical and  
632 magnetic susceptibility patterns: Palaeogeography, Palaeoclimatology,  
633 Palaeoecology, v. 304, p. 74-84.

634

635 EMIG, C.C. 1997. Ecology of the inarticulated brachiopods, *in*: R. L. Kaesler, eds.,  
636 Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H. Brachiopoda revised, Geological  
637 Society of America and University of Kansas, Boulder, Colorado and Lawrence,  
638 Kansas, 497-502.

639

640 ERIKSSON, M.E., GRAHN, Y., BOSETTI, E.P., VEGA, C.S., 2011, Malvinokaffric  
641 Realm polychaetes from the Devonian Ponta Grossa Formation, Paraná Basin  
642 (southern Brazil), with a discussion and re-evaluation of the species described by  
643 Lange: *in* Bosetti, E.P., Grahn, Y., Melo, J.H., eds., Editora Petrobrás, 117-150.

644

645 ERTHAL, F., 2012, Assinaturas tafonômicas em bivalves marinhos recentes na costa do  
646 Brasil e seu significado paleoambiental. . Unpublished M.Sc. thesis, Universidade  
647 Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil, 212 p.

648

649 FILIPIAK, P., and JARZYNKA, A., 2009, Organic remains of tentaculitids: new  
650 evidence from Upper Devonian of Poland: Palaios, v. 54, p. 111-116.

651

652 FORTEY R.A., and OWENS. R.M., 1999, Feeding habits in Trilobites: Palaeontology,  
653 v. 42, p. 429-465.

654

655 GHILARDI R.P. 2004., Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados  
656 (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia  
657 Apucarana), Estado do Paraná, Brasil. Unpublished M.Sc. thesis, Universidade de  
658 São Paulo, São Paulo, p. 125.

659

660 GORZELAK, P., and SALAMON, M.A., 2013, Experimental tumbling of echinoderms  
661 – taphonomic patterns and implications: Palaeogeography, Palaeoclimatology,  
662 Palaeoecology, p. 386, p. 569-574.

663

664 GRAHN, Y., 1992, Revision of Silurian and Devonian Strata of Brazil: Palynology, v.  
665 16, p. 35-61.

666

667 GRAHN, Y., PEREIRA, E., and BERGAMASCHI, S., 2001, Silurian and Lower  
668 Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay:  
669 Palynology, v. 24, p. 147-176.

- 670
- 671 GRAHN, Y., MENDLOWICZ MAULLER, P., BERGAMASCHI, S., and BOSETTI,  
672 E.P., 2011, Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in  
673 the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): additional data and  
674 correlation: Review of Palaeobotany and  
675 Palynology,doi:10.1016/j.revpalbo.2011.10.006.
- 676
- 677 HOLZ, M., KUCHLE, J., PHILIP, R.P., BISSHOFF, A.P., and ARIMA, N., 2006,  
678 Hierarchy of tectonic control on stratigraphic signatures: base-level changes during  
679 the early Permian in the Paraná Basin, southernmost Brazil; Journal of South  
680 American Earth Sciences, V. 22, P. 185-204.
- 681
- 682 HORODYSKI, R.S. HOLZ, M., BOSETTI, E.P., 2011, Remarks on the sequence  
683 stratigraphy and taphonomy of the relictual Malvinokaffric fauna during the Kačák  
684 event in the Paraná Basin, Brazil: Anais do congresso, XXII Congresso Brasileiro de  
685 Paleontologia, Anais do Congresso, Natal – RN, Brazil.
- 686
- 687 HORODYSKI, R.S. HOLZ, M., GRAHN, Y., and BOSETTI, E.P, 2013, Remarks on  
688 the sequence stratigraphy and taphonomy of the relictual Malvinokaffric fauna  
689 during the Kačák event in the Paraná Basin, Brazil: International Journal of Earth  
690 Sciences, DOI: 10.1007/s00531-013-0954-9.
- 691
- 692 HOUSE, M.R., 1989, Analysis of mid-Palaeozoic extinctions: Bulletin de la Societé  
693 Belge de Geologie, v.98, p.99-107.
- 694

- 695 HOUSE, M.R., 1996, The Middle Devonian KAČÁK event: Proceedings of the Ussher  
696 Society, v.9, p. 079-084.
- 697
- 698 HOUSE, M.R., 2002, Strength, timing and cause of mid-Palaeozoic extinctions:  
699 Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 181, p. 5–25.
- 700
- 701 KIDWELL, S.M., 1986, Models for fossil concentrations: Paleobiologic implications:  
702 Paleobiology, v. 12, p. 6-24.
- 703
- 704 KIDWELL, S.M.,and BAUMILLER, T., 1990,Experimental disintegration of regular  
705 echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thersholds: Paleobiology, v. 16,  
706 p. 247-271.
- 707
- 708 KIDWELL, S.M., and BOSENCE, D.W., 1991, Taphonomy and Time-Averaging of  
709 Marine Shelly Faunas: *in* ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G., eds, Taphonomy:  
710 Releasing the data locked in the fossil record, Plenum Press, New York and London,  
711 116-188.
- 712
- 713 KOWALEWSKI, M., 1997, The reciprocal taphonomic model: Lethaia, v. 30, p. 86-88.
- 714
- 715 KOTZAN, C.B., SIMOES, M.G., 1997, *Edmondia (?) brasiliensis* (Clarke, 1913) nov.  
716 comb. (Bivalvia: Edmondiidae): a new classification and its evolutionary and  
717 paleoenvironmental significance: Boletim de resumos, XV Congresso Brasileiro de  
718 Paleontologia, São Pedro, São Paulo, 64.
- 719

- 720 LE MENN, J., 1985, Les Crinoides du Dévonien inférieur et moyen du Massif  
721 armoricain: Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne, v. 30,  
722 p. 1–268.
- 723
- 724 MELO, J.H.G., 1988, The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil:*in*  
725 Mcmillan N.J., Embry A.F., and Glass D.J.eds, Devonian of the World, Proceedings  
726 of the second International Symposium on the Devonian System, Calgary,  
727 Canada. Volume 1, Regional Syntheses, p. 669-976.
- 728
- 729 MENDLOWICS MAULLER, P., GRAHN, Y., and MACHADO, T.R.C., 2009,  
730 Palynostratigraphy from the Lower Devonian of the Paraná Basin, south Brazil, and  
731 a revision of contemporary chitinozoan biozones from western Gondwana:  
732 Stratigraphy, v. 6, p. 313-332.
- 733
- 734 MERGL, M., 2001, Lingulate brachiopods of the Silurian and Devonian of the  
735 Barrandian: Acta Musei nationalis Pragae, v.57, p. 1-49.
- 736
- 737 MERGL, M., and MASSA, D., 2005, A new giant discinid brachiopod from the Lower  
738 Devonian of Algeria: Acta Palaeontologica Polonica, v.50, p. 397- 402.
- 739
- 740 MERGL, M., 2010, Discinid brachiopod life assemblages: Fossil and extant: Bulletin  
741 of Geosciences, v. 85, p. 27- 38.
- 742

- 743 MILANI, E.J. and RAMOS, V.A., 1998, Orogenias paleozóicas no domínio sul-
- 744 ocidental do Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná: Revista
- 745 Brasileira de Geociências, v. 28, p. 527-544.
- 746
- 747 MILANI, E.J., MELO, J.H.G., SOUZA, P.A. FERNANDES, L.A., and FRANÇA, A.B.
- 748 2007, Bacia do Paraná: Boletim de Geociências da Petrobrás, v. 15, p. 265-287.
- 749
- 750 MILLER, K.B., BRETT, C.E., and PARSONS, K.M., 1988, The paleoecologic
- 751 significance of storm-generated disturbance within a middle Devonian muddy epeiric
- 752 sea: *Palaios*, v. 3, p. 35-52.
- 753
- 754 OLSZEWSKI, T.D., 1999, Taking advantage of time-averaging: *Paleobiology*, v. 25, p.
- 755 226–238.
- 756
- 757 OLSZEWSKI, T.D., 2004, Modeling the influence of taphonomic destruction,
- 758 reworking, and burial on time-averaging in fossil accumulations: *Palaios*, v. 19, p.
- 759 39-50.
- 760
- 761 PECK, L., BROCKINGTON, S., VANHOVE, S., and BEGHYN, M., 1999,
- 762 Community recovery following catastrophic iceberg impacts in a soft-sediment
- 763 shallow-water site at Signy Island, Antarctica: *Marine Ecology Progress Series*, v.
- 764 186, p. 1-8.
- 765

- 766 REINECK, H.E., 1963, Sedimentgefüge im Bereich der südlichen Nordsee:  
767 Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, v. 505, p. 1–  
768 138.
- 769
- 770 RODRIGUES, R.C., SIMÕES, M.G., and LEME, J.M., 2003, Tafonomia comparada  
771 dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná,  
772 Estado do Paraná: Revista Brasileira de Geociências, v.3, p. 381-390.
- 773
- 774 RUNNEGAR, B., and NEWELL, N.D., 1971, *Edmondia* and *Edmondiacea* Shallow-  
775 Burrowing Paleozoic pelecypods: American Museum Novitates, v. 2533, p. 1-20.
- 776
- 777 RUTA, M., and THERON, J.N., 1997, Two Devonian Mitrates from south Africa:  
778 Palaeontology, v. 40, p. 201-243.
- 779
- 780 SCHAEFER, W., 1962, Aktuopalaeontologie nach Studien in der Nordsee. Frankfurt,  
781 Waldemar Kramer, p. 666.
- 782
- 783 SCHEFFLER, S.M., 2010, Crinóides e Blastóides do Devoniano Brasileiro.  
784 Unpublished M.Sc. thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro,  
785 288 p.
- 786
- 787 SHACKLETON, J. D., 2005, Skeletal homologies, phylogeny and classification of the  
788 earliest asterozoan echinoderms: Journal of Systematic Palaeontology, v.3, p.29-114.
- 789

- 790 SCHINDLER, E., 2012, Tentaculitoids – An enigmatic group of Paleozoic fossils: in  
791 Talent, J.A., eds., Earth and Life, Springer, 479-490.
- 792
- 793 SMITH, A.B., 1984, Echinoid paleobiology, London: Allen and Unwin.
- 794
- 795 SIMÕES, M. G. and KOWALEWSKI, M., 1998, Shell beds as paleoecological puzzles:  
796 a case study from the Upper Permian on the Paraná Basin, Brazil: Facies, v. 38, p.  
797 175-196.
- 798
- 799 SIMÕES, M.G. and GHILARDI, R.P., 2000, Protocolo tafonômico/paleoautoecológico  
800 como ferramenta nas análises paleossinecológicas de invertebrados: exemplos de  
801 aplicação em concentrações fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil:  
802 Pesquisas em Geociências, v.27, p. 3-13.
- 803
- 804 SIMÕES, M.G., MELLO, L.H.C., RODRIGUES, S.C., LEME, J.K., and MARQUES,  
805 A.C., 2000, Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis:Revista  
806 Brasileira de Geociências, v. 30, p. 757-762.
- 807
- 808 SPEYER, S.E., and BRETT, C.E., 1986, Trilobite taphonomy and middle devonian  
809 taphofacies: Palaios, v.1, p. 312-327.
- 810
- 811 SPEYER, S.E., and BRETT, C.E., 1988, Taphofacies models for epeiric sea  
812 environments: Middle Paleozoic examples: Palaeogeography, Palaeoclimatology,  
813 Palaeoecology, v. 63, p. 222-262.
- 814

- 815 TROTH, I., MARSHALL, J.E.A., RACEY, A., and BECKER, R.T., 2011, Devonian  
816 sea-level change in Bolivia: A high palaeolatitude biostratigraphical calibration of  
817 the global sea-level curve: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, p.  
818 304, p. 3-20.
- 819
- 820 TWITCHETT, R.J., FEINBERG, J.M., O' CONNOR, D.D., ALVAREZ, W., and  
821 MCCOLLUM, L.B., 2005, Early Triassic Ophiuroids: Their Paleoecology,  
822 Taphonomy and Distribution: *Palaios*, v. 20, p. 213-223.
- 823
- 824 URBANECK, A., 1993, Biotic crisis in the history of the Upper Silurian graptolites: A  
825 palaeobiologic model: *Historical Biology*, v. 7, p. 29–50.
- 826
- 827 WALLISER, O.H., BULTNYCK, P., WEDDIGE, K., BECKER, R.T., and HOUSE,  
828 M.R., 1995, Definition of the Eifelian–Givetian Stage boundary: *Episodes*, v. 18, p.  
829 107–115.
- 830
- 831 WILLIAMS, A., CARLSON, S.J., BRUNTON, S.C.C., HOLMER, L.E., POPOV, L.E.,  
832 MERGL, M., LAURIE, J.R., BASSETT, M.G., COCKS, L.R. M., RONG, J.Y.,  
833 LAZAREV, S.S., GRANT, R.E., RACHEBOEUF, P.R., JIN, Y.-G., WARDLAW,  
834 B. R., HARPER, D.A.T., AND WRIGHT A.D., 2000, Linguliformea, Craniiformea,  
835 Rhynchonelliformea: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part H Brachiopoda  
836 (revised), v. 2-3, p. 1-919.
- 837
- 838 Williams, A., Brunton, C. H. C., Carlson, S. J., Alvarez, F., Blodgett, R. B., Boucot, A.  
839 J., Copper, P., Dagys, A. S., Grant, R. E., Jin, Y.-G., MacKinnon, D. I., Mancenido,

- 840 M. O., Owen, E. F., Rong, J.-Y., Savage, N. M., and Sun, D.-L.,  
841 2002, Rhynchonelliformea: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H  
842 Brachiopoda (revised), v. 4, p. 921-1688
- 843
- 844 Williams, A., Brunton, C.H.C., Carlson Baker, S.J. P.G., Carter, J.L., Curry, G.B.,  
845 Dagys, A.S., Gourvennec, R., Hou, H.F., Jin, Y.G., Johnson, J.G., Lee, D.E.,  
846 MacKinnon, D.I., Racheboeuf, P.R., Smirnova, T.N., and Sun, D.L.,  
847 2006, Rhynchonelliformea: Treatise on Invertebrate Paleontology, Brachiopoda, Part  
848 H, v. 5, p. 1689-2320.
- 849
- 850 WITTMER, J.M., MILLER, A.I., 2011, Dissecting the global diversity trajectory of an  
851 enigmatic group: The paleogeographic history of tentaculitoids: Palaeogeography,  
852 Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 312, p. 54-65.
- 853
- 854 VAN ITEN, H., 1991, Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid  
855 schott: Palaeontology, v. 34, p. 939-954.
- 856
- 857 VAN ITEN, H., TOLLERTON JR, V.P., VER STRAETEN, C.A., LEME, J.M.,  
858 SIMÕES, M.G., RODRIGUES, S.C., 2013, Life mode of *in situ Conularia* in a  
859 Middle Devonian epibole: Palaeontology, v. 57, p. 29-48.
- 860
- 861 WALKER, R. G. & A. G. PLINT, 1992, Wave and storm dominated shallow marine  
862 systems: in Walker R.G., and James N.P., eds, Facies Models - Response to sea level  
863 change, Geological Association of Canada, Canadá, p. 219-238
- 864

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

868

869 ZABINI, C., HOLZ, M., BOSETTI, E.P., MATSUMURA, W.M.K., and  
870 HORODYSKI, R.S., 2012, Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of  
871 marine invertebrates: A Devonian (Pragian/Eifelian) example of the Paraná Basin,  
872 Brazil: Journal of South American Earth Sciences, v. 33, p. 8-20.

873

874 **TABLE 1** – Skeletal types and feeding habits of taxa found within the taphofacies  
875 recognized in the stratigraphic profile here analyzed.

876

877 **FIGURE 1** – Location map of the study area; the outcrops are distributed along of road  
878 BR-153, in between of Tibagi and Ventania municipalities, Paraná State, southern  
879 Brazil.

880

881 **FIGURE 2** – (A) Location map of the study area of the Paraná Basin, (B) stratigraphic  
882 position of the interval analyzed herein (= rectangle) within the Paraná Supersequence  
883 (modified of the Milani et al., 1998, 2007).

884

885 **FIGURE 3** Stratigraphic profile of the Tibagi-Ventania section, showing the  
886 distribution of lithologies, main sedimentary structures, taxa and taphofacies recognized  
887 herein.

888

889 **FIGURE 4** – (A) Infaunal lingulids (MPI-8484) preserved *in situ*, oriented  
890 perpendicularly to the bedding plane, (B) infaunal lingulids (MPI-8410) distributed  
891 parallel to the bedding plane, (C) horizontal bioturbation intersecting the same plane of  
892 a calmonid pygidium (MPI-1494-A), (D) pedicle valve of *Orbiculoides* sp. (MPI-6161)  
893 oriented parallel to the bedding plane, (E) echinoderm Mitrata *Placocystella africana*  
894 (MPI-9088 ) well preserved, oriented parallel to the bedding plane.

895

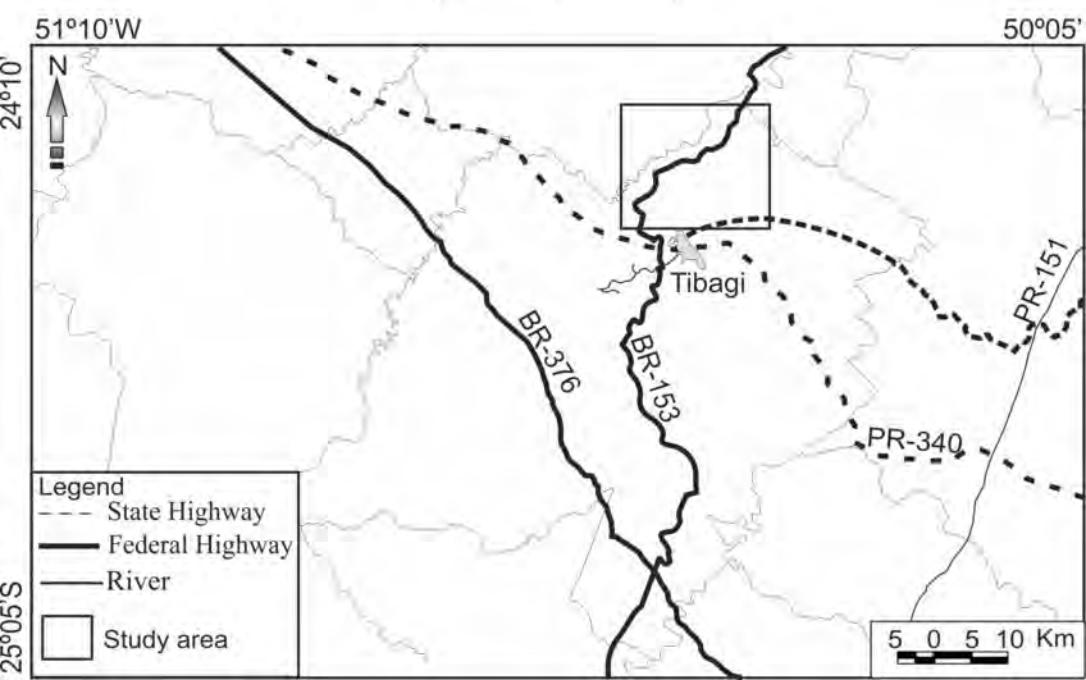
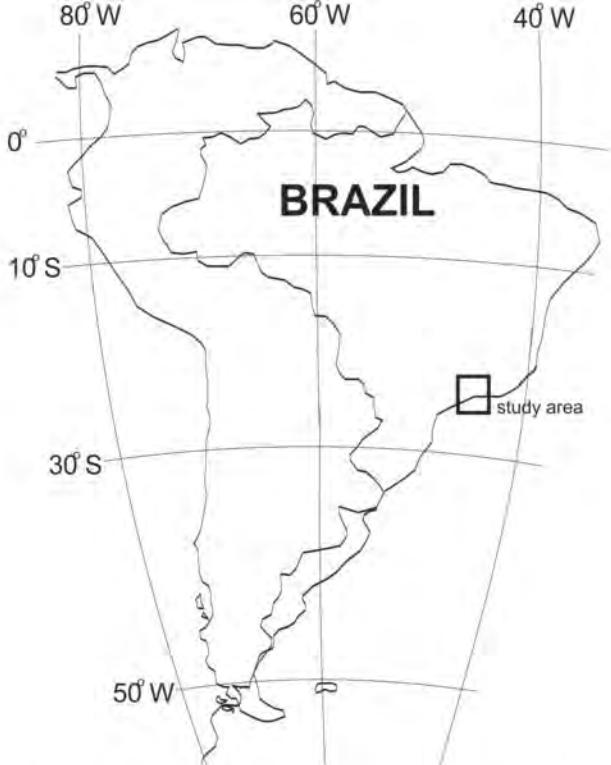
896 **FIGURE 5** – (A) Extended carcass of a complete trilobite *Metacryphaeus australis*  
897 (MPI-8234-A), (B) complete, bent carcass of *M. australis* (MPI8215-A), (C) columnals  
898 of *Marettocrinus* aff. *M.* sp. C (MPI-8268), (D) articulated thorax of *M. australis* (MPI-  
899 8225).

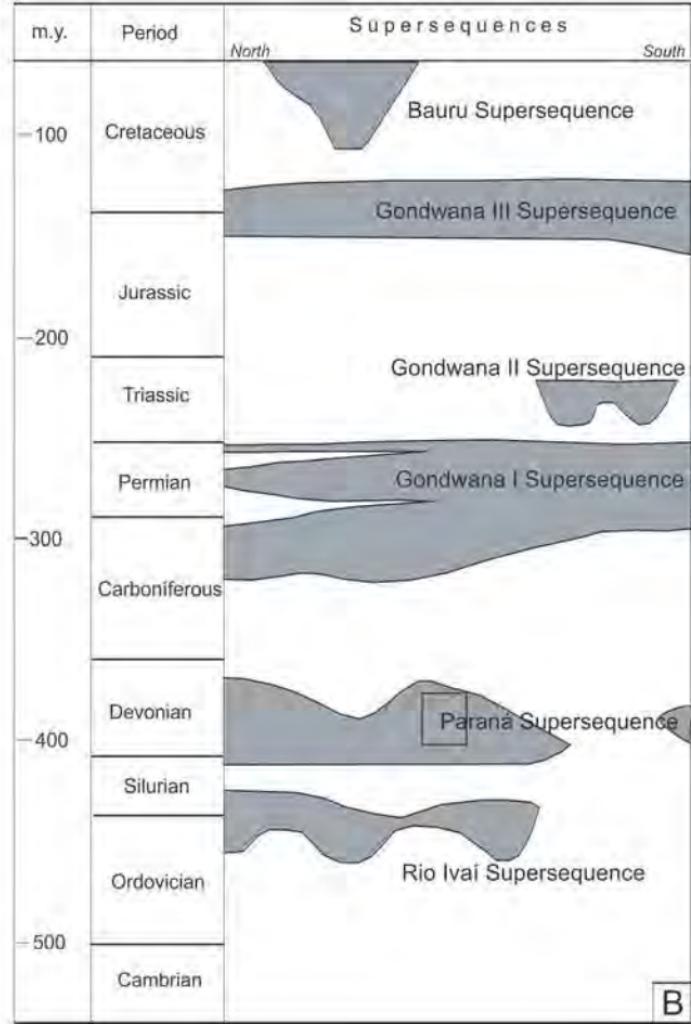
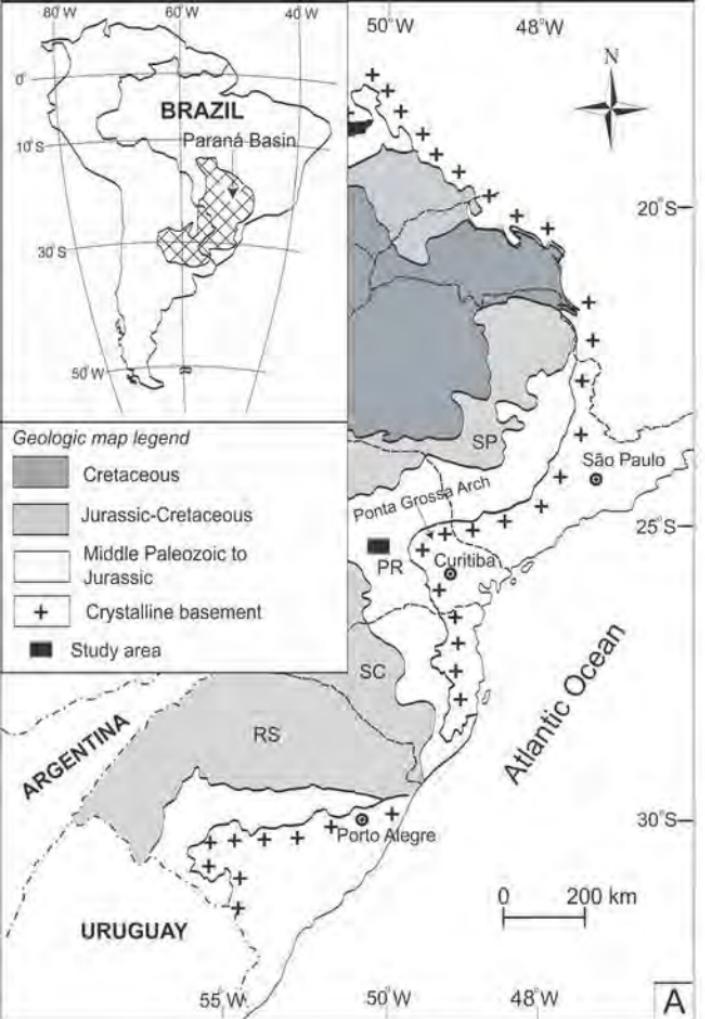
900

901 **FIGURE 6** – (A) Batimetric distribution of the six taphofacies here recognized, (B) a  
902 summary of taphonomic information referent to them. \*B.I. Bioturbation degrees  
903 following Reineck (1967).

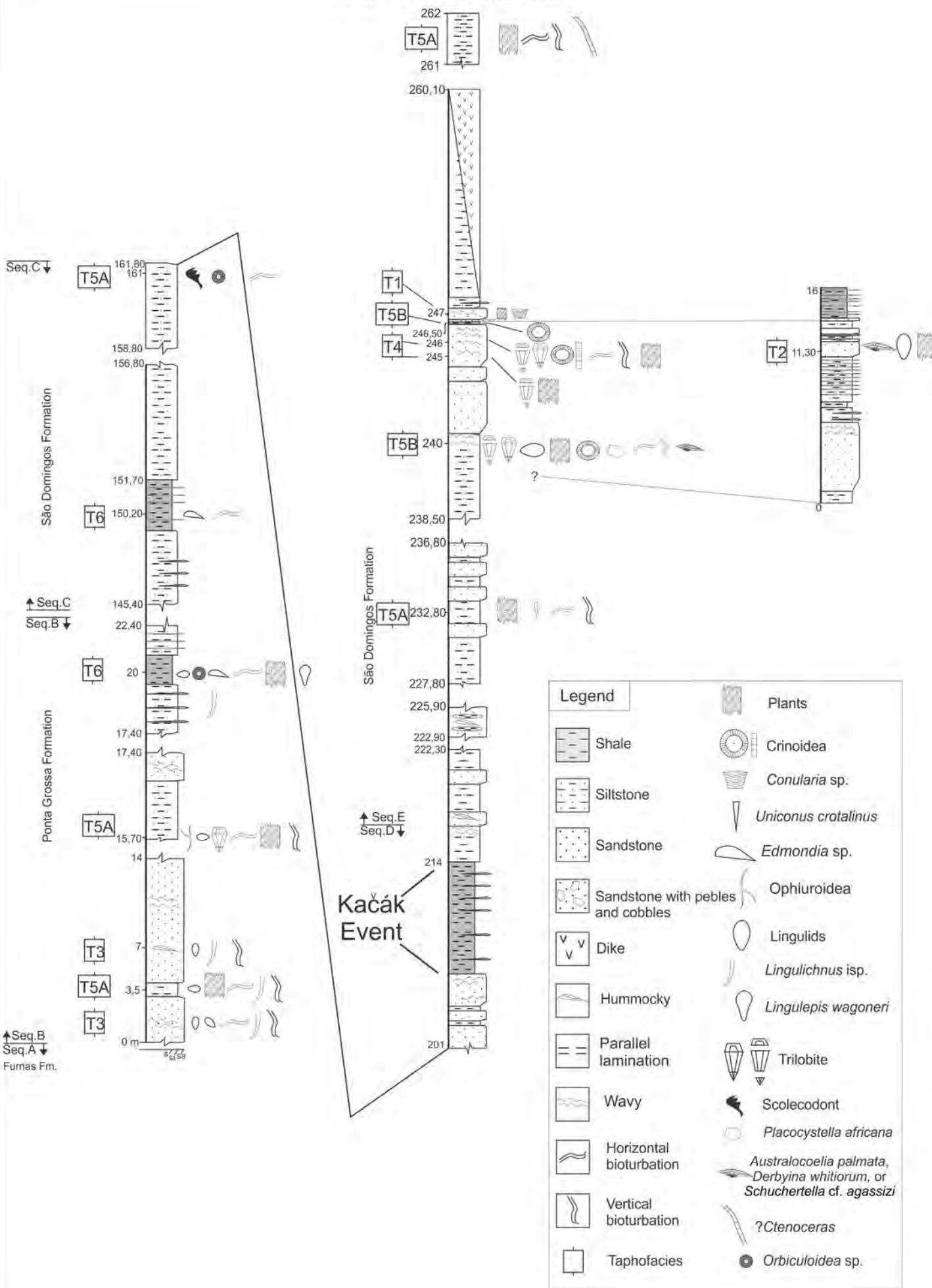
904

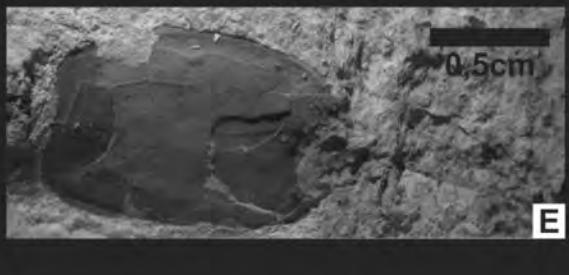
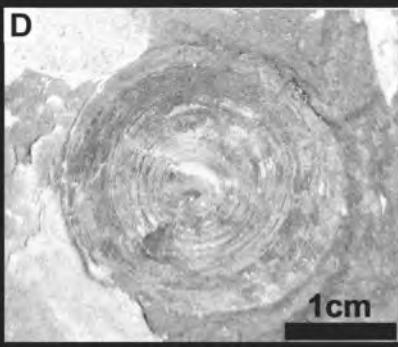
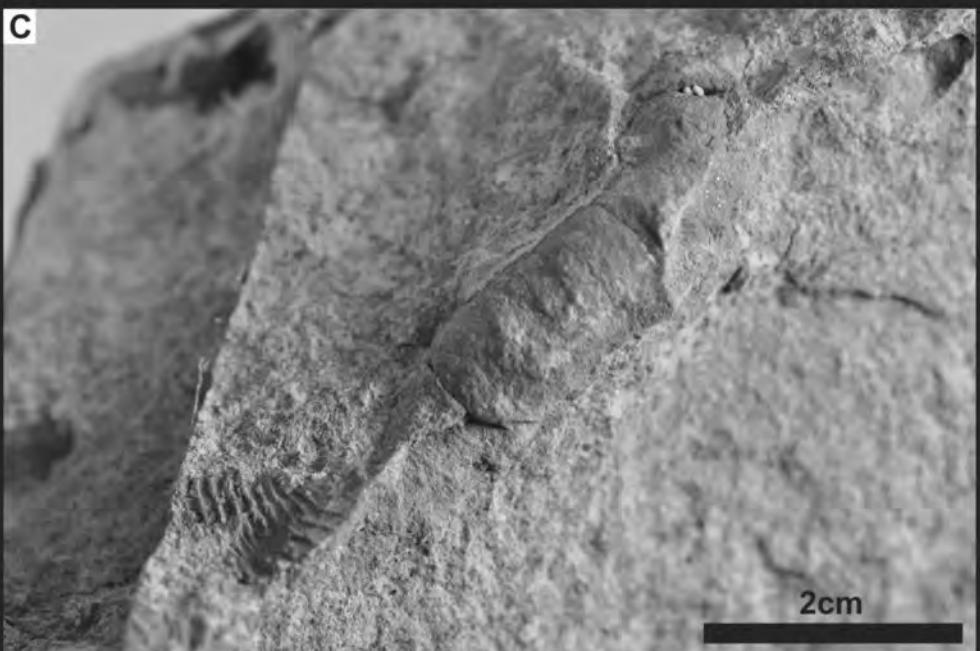
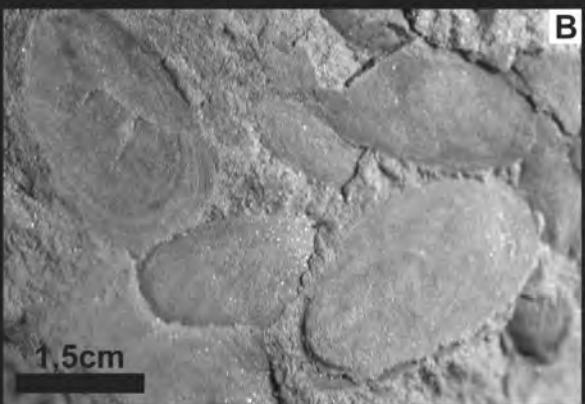
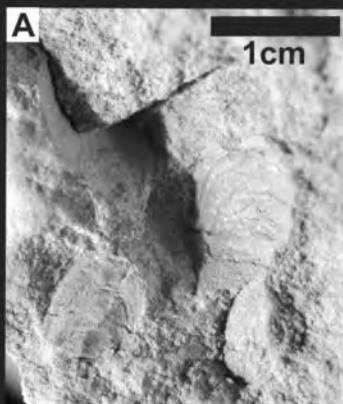
905 **FIGURE 7** – (A) Paleoenvironmental reconstruction based on the taphonomic studies  
906 carried on the Tibagi-Ventania sedimentary section, (B) taphofacies and transport  
907 degree of the taxa herein recognized.

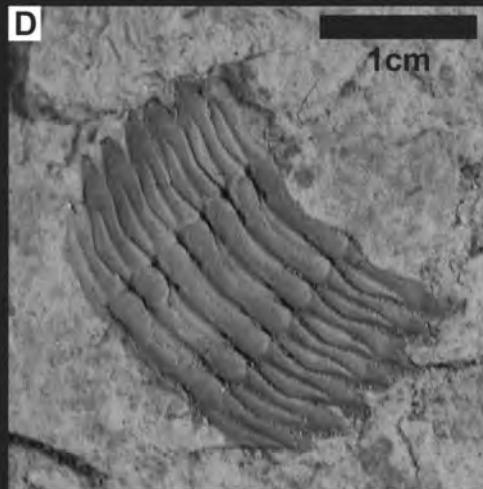
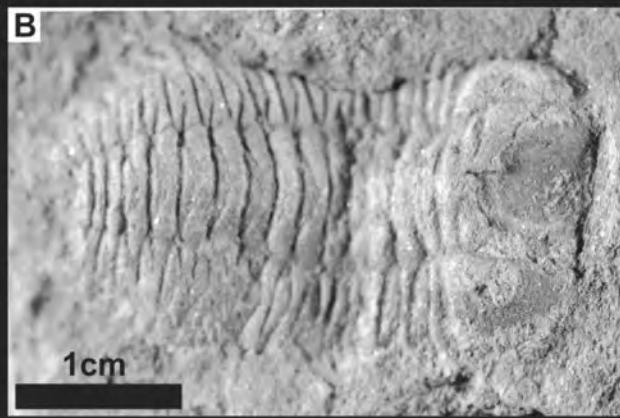
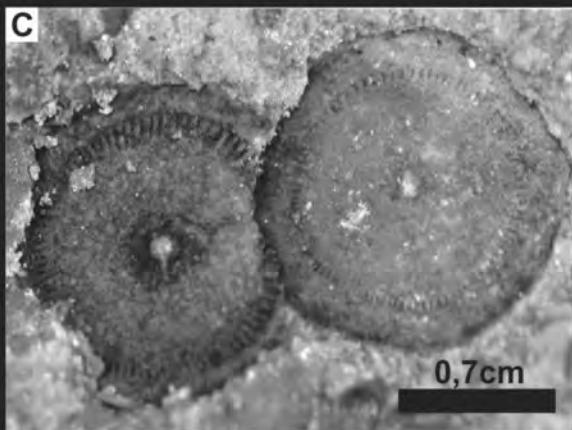


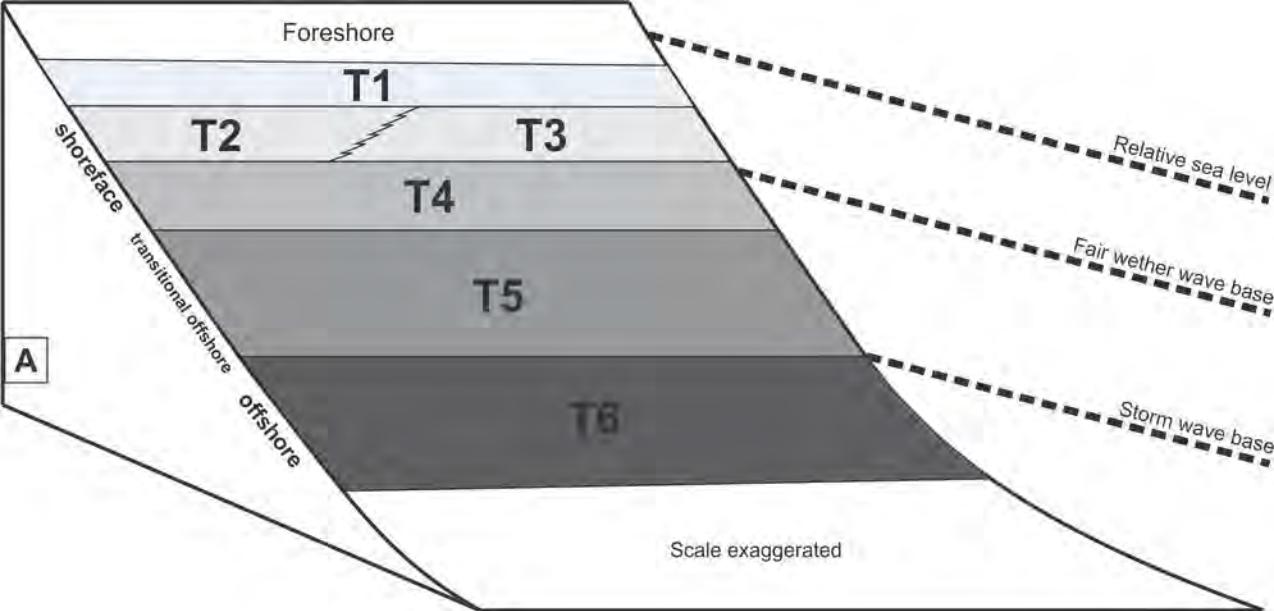


# TIBAGI - VENTANIA SECTION







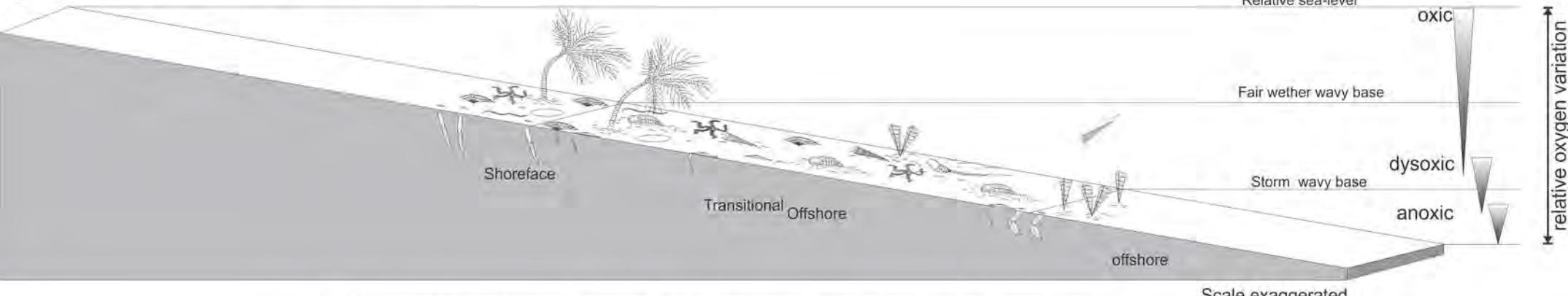


B	Taphofacies	Turbulence	Sedimentation rate	Fragmentation	Flattened	Disarticulated	In plane position	*B.I	Skeletal type
	T1	5	3		5		P	1	T
	T2	3	3	1		4	P	1	B
	T3	1	5	0		0	V/O	5	B
	T4	4	3			4	P	4	M
	T5A	3	3	0		3	P	4	B,M,U
	T5B	3	3	0		2	P	4	B,M
	T6	2	3	1		2	P	4	B

LEGEND	3 - moderate	0 - absent	O - Oblique	U - Univalve
5 - very high	2 - low	P - Parallel	B - Bivalve	M - Multielement
4 - high	1 - very low	V - Vertical	B.I - Bioturbation index	T - Flexible Thecae

## A Paleoenvironmental reconstitution

Relative sea-level



Scale exaggerated

B

Symbol	Taxa	Taphofacies	Authochthonous - Alochtonous
	Conulatae	T1	alochtonous
	Lingulidae, <i>Lingulepis wagoneri</i>	T2, T3, T5A	T2 - authochtonous T3 - authochtonous T5A- alochtonous
	<i>Australocoelina palmata</i> , <i>Derbyina whitiorum</i> , <i>Schuchertella cf. agassizi</i>	T2 T5B	T2 - authochtonous T5B - parauthochtonous to alochtonous
	<i>Maretocrinus aff.</i> <i>M. sp. C</i>	T5B, T4	parauthochtonous to alochtonous
	<i>Calmonia</i> sp., <i>Metacryphaeus australis</i>	T5A, T4	parauthochtonous to authochtonous
	<i>Paulinites paranaensis</i>	T5A	parauthochtonous
	<i>Tentaculites</i> sp.	T5A	Not inferred
	<i>Placocystella africana</i>	T5B	authochtonous
	Ophiuroidea	T5A	authochtonous
	<i>Orbiluloidea</i> sp.	T5A, T6	parauthochtonous
	<i>Edmondia</i> sp.	T6	authochtonous

Taxa	Feeding habit	Life style inferred	Skeletal type
Lingulidae	infaunal suspension feeder	Emig (1997), Zabini et al. (2012)	Bivalve
<i>Lingulepis wagoneri</i>	stationary low-level epifaunal suspension feeder	Williams et al. (2000)	Bivalve
<i>Derbyina whitiorum</i>	stationary epifaunal suspension feeder	Williams et al. (2006)	Bivalve
<i>Australocoelia palmata</i>	stationary epifaunal suspension feeder	Boucot and Gill (1956)	Bivalve
<i>Schuchertella cf. agassizzi</i>	stationary epifaunal suspension feeder	Williams et al. (2006)	Bivalve
<i>Orbicuoidea baini</i>	epifaunal attached by pedicle, suspension feeders	Mergl (2001), Mergl and Massa (2005), Mergl (2010), Comminiskey (2011)	Bivalve
<i>Orbiculoidea bodenbenderi</i>	epifaunal attached by pedicle, suspension feeders	Mergl (2001), Mergl and Massa (2005), Mergl (2010), Comminiskey (2011)	Bivalve
<i>Edmondia</i> sp.	facultatively mobile infaunal deposit feeder- chemosymbiotic	Runnegar and Newell (1971), Kotzan and Simões (1997), Williams et al. (2000)	Bivalve
<i>Tentaculites</i> sp.	benthic or planktonic suspension	Wittmer and Miller (2011), Schindler (2012)	Univalve
Conulatae	sessile epifaunal	Van Iten (1991), Simões et al. (2000), Rodrigues et al. (2003), Van Iten et al. (2013)	Flexible thecae
<i>Paulinites paranaensis</i>	epifaunal detritivore	Ericksson et al. (2012)	Multielement
<i>Metacryphaeus australis</i>	mobile detritivorous benthic epifauna	Fortey and Owens (1999), Ghilardi (2004)	Multielement
<i>Calmonia</i> sp.	mobile detritivorous benthic epifauna	Fortey and Owens (1999), Ghilardi (2004)	Multielement
<i>Placocystella africana</i>	active mobile epifaunal suspension feeder	Ruta and Theron (1997)	Multielement
<i>Maretocrinus</i> aff. <i>M.</i> sp. C	sessile epifaunal	Le Menn (1985), Scheffler (2010)	Multielement
Enocrinasteridae	slow-moving low-level epifaunal detritivore-suspension feeder	Scheffler (2010) Shackleton (2005)	Multielement

## **Capítulo 3**

Characteristics of Lower-Middle Devonian storm deposits of southern Gondwana (Paraná state, Brazil). Rodrigo Scalise HORODYSKI, Elvio Pinto BOSETTI, William Mikio Kurita MATSUMURA, Roberto IANNUZZI.  
*Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology*, artigo submetido.

Manuscript Number:

Title: CHARACTERISTICS OF LOWER-MIDDLE DEVONIAN STORM DEPOSITS OF SOUTHERN GONDWANA (PARANÁ STATE, BRAZIL)

Article Type: Research Paper

Keywords: Taphonomy; bioestratigraphy; marine paleoenvironmental; Malvinokaffric invertebrate fauna; Paraná basin.

Corresponding Author: Dr. Rodrigo Scalise Horodyski, M.Sc

Corresponding Author's Institution: Universidade Federal do Rio Grande do Sul

First Author: Rodrigo Scalise Horodyski, M.Sc

Order of Authors: Rodrigo Scalise Horodyski, M.Sc; Elvio P Bosetti, PhD; Willian K Matsumura, M.Sc; Roberto Iannuzzi, PhD

**Abstract:** Taphofacies studies of four surfaces of storm deposits have been performed in the Paraná State, Brazil. These rocks are situated in the Ponta Grossa and São Domingos formations of Lower to Middle Devonian age. The results obtained evidenced seven taphofacies, namely: (T1) middle shoreface turbulence-dominated; (T2) turbulent mid shoreface storm-influenced; (T3) middle to lower shoreface storm-dominated; (T4) lower shoreface storm-influenced; (T5) transitional offshore storm-influenced; (T6) mud-stagnated storm influenced; and (T7) offshore storm-dominated. Data here analyzed show that the fair-weather waves, currents and storm waves were responsible for most taphonomic features observed. Furthermore, it is clear that storm events were very active and responsible for the taphonomic modes of preservation during Lower and Middle Devonian. Additionally, the vertical distribution of the fauna is totally dependent upon the taphofacies preservation, and also controlled by the genetic processes of sequence stratigraphy.

Suggested Reviewers: Carlton E Brett PhD  
Department of Geology, University of Cincinnati  
carlton.brett@uc.edu

Mercedes D Pasquo PhD  
National Research Council of Argentina  
medipa@cicytpp.org.ar

Yngve Grahn PhD  
Stockholm University  
yngvegrahn@gmail.com

Peter Isaacson PhD  
University of Idaho  
isaacson@uidaho.edu

1      **CHARACTERISTICS OF LOWER-MIDDLE DEVONIAN STORM DEPOSITS**  
2                   **OF SOUTHERN GONDWANA (PARANÁ STATE, BRAZIL)**

3

4      RODRIGO SCALISE HORODYSKI,<sup>1\*</sup> ELVIO PINTO BOSETTI,<sup>2</sup> WILLIAN MIKIO  
5                   KURITA MATSUMURA,<sup>1</sup> and ROBERTO IANNUZZI<sup>1</sup>

6

7      <sup>1</sup>*Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-graduação em  
8                   Geociências, Av. Bento Gonçalves 9500, Bloco I, Prédio 43113, Campus do Vale,  
9                   91509-900, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil, rshorodyski@gmail.com,  
10                  williammatsumura@gmail.com, roberto.iannuzzi@urfgs.br*

11     <sup>2</sup>*Universidade Estadual de Ponta Grossa, Departamento de Geociências, Av. Carlos  
12                  Cavalcanti 9.500, Uvaranas, 84010-919, Ponta Grossa, Paraná, Brazil,  
13                  elvio.bosetti@pq.cnpq.br*

14

15     \*corresponding author

16     Tel. 055 42 3301 7717

17     email: rshorodyski@gmail.com

18

19      **ABSTRACT**

20     Taphofacies studies of four surfaces of storm deposits have been performed in the  
21     Paraná State, Brazil. These rocks are situated in the Ponta Grossa and São Domingos  
22     formations of Lower to Middle Devonian age. The results obtained evidenced seven  
23     taphofacies, namely: (T1) middle shoreface turbulence-dominated; (T2) turbulent mid  
24     shoreface storm-influenced; (T3) middle to lower shoreface storm-dominated; (T4)  
25     lower shoreface storm-influenced; (T5) transitional offshore storm-influenced; (T6)

26 mud-stagnated storm influenced; and (T7) offshore storm-dominated. Data here  
27 analyzed show that the fair-weather waves, currents and storm waves were responsible  
28 for most taphonomic features observed. Furthermore, it is clear that storm events were  
29 very active and responsible for the taphonomic modes of preservation during Lower  
30 and Middle Devonian. Additionally, the vertical distribution of the fauna is totally  
31 dependent upon the taphofacies preservation, and also controlled by the genetic  
32 processes of sequence stratigraphy.

33 **Keywords:** Taphonomy; biostratigraphy; marine paleoenvironmental; Malvinokaffric  
34 invertebrate fauna; Paraná basin.

35

## 36 1. INTRODUCTION

37 Taphonomic studies are among the most intriguing subjects to study in  
38 Paleontology (for a full and up-to-date review, see Allison and Botjer, 2011). Questions  
39 regarding taphonomic biases have been answered, more precisely, since when  
40 taphonomy was more strongly widespread at the beginning of 1980s (e.g. Kidwell,  
41 1982; Kidwell and Jablonski, 1983; Kidwell et al., 1986; Kidwell and Bosence, 1991;  
42 Kidwell and Holland, 1991; Speyer and Brett, 1986; Brett and Baird, 1986; Brett and  
43 Seilacher, 1991; Brett et al., 1997; Miller et al., 1988; Davies et al., 1989; Kowalewski,  
44 1997; Behrensmeyer et al., 2000; and others). Concepts as taphofacies (Brett and Baird,  
45 1986), taphonomic feedback (Kidwell and Jablonski, 1983), and taphonomically-active  
46 zone (Davies et al., 1989) demonstrate that fossil preservation is strongly, although not  
47 totally, dependent upon environmental factors, both physical, chemical and biological.  
48 Additionally, research conducted by Holland (1996, 2000, 2012), Holland et al., (2001),  
49 Holland and Zafros (2011), Holland and Christie (2013), Brett (1998) and Brett et al.,  
50 (2007a, 2007b) obtained clear information on selective preservation, which is the cause

51 for sudden absences, regional migrations, faunal recurrence, and abundance of specific  
52 taxonomic groups in stratigraphic sections within different system tracts, owing to sea  
53 level changes. The taphonomic bias shows that the absence of fossils in a given  
54 geologic section can sometimes be as important as the presence, when studying possible  
55 extinction times (e.g. the Signor-Lipps Effect; Lipps and Signor, 1992).

56 In this study it is shown the vertical distribution of fossils representative of the  
57 Malvinokaffric invertebrate fauna (sensu Melo, 1988 and Bosetti et al., 2011) and how  
58 their distribution may have been controlled by preferential taphofacies preservation.  
59 Firstly we define the main taphofacies occurring in the outcropping Devonian rocks  
60 from Apucarana Sub-Basin (Paraná Basin) and their interpretation. Secondly, we  
61 present the vertical distribution of fossils, with their possible preservational meaning.  
62 Additionally, we present the exceptional preservation significance of Earliest Givetian  
63 Lilliput fauna in the Apucarana sub-Basin (Paraná Basin).

64

## 65 2. GEOLOGICAL SETTING

66

67 The Paraná Basin is a huge intracratonic basin on the South-American  
68 platform, located in southernmost Brazil and north/northwestern Uruguay, parts of  
69 Paraguay and Argentina (Fig. 1A). The basin covers a surface area of about  
70 1,700,000 km<sup>2</sup>, has actually a NE-SW elongated shape, and is approximately 1,750  
71 km long and 900 km wide. The sedimentary fill of the basin was influenced by  
72 tectonic-eustatic cycles linked to the evolution of the Western Gondwana during  
73 Palaeozoic and Mesozoic times (Milani et al., 2007).

74 The basin has developed over different geotectonic domains, comprising  
75 Archean and Early Proterozoic cratonic terrains and Late Proterozoic mobile belts

76 related to the Pan-african and Brazilian Cycles, responsible for the assemblage of  
77 Western Gondwana. Hence, the geotectonic framework of the basement is characterized  
78 by several cratonic blocks and intervening mobile belts, forming a complex framework  
79 of lineaments and crustal discontinuities which influenced sedimentation due to  
80 differential subsidence and uplift of the tectonic blocks (Holz et al., 2006).

81 Eustatic-tectonic cycles controlled sedimentation in Paraná Basin, and they  
82 generated a stratigraphic record that is marked by numerous sub aerial events that  
83 produced erosion and non-deposition surfaces. Milani and Ramos (1998) and Milani et  
84 al., (2007) considered that the fill of the basin is constituted of six second order  
85 depositional sequences, ranging in age from Late Ordovician to Late Cretaceous. The  
86 stratigraphic interval studied herein corresponds to the second sequence of Milani et al.,  
87 (2007), named “Paraná Supersequence,” and ranging from the latest Silurian? to  
88 Devonian (Fig. 1B). Lithostratigraphically it is divided into three formations: Furnas,  
89 Ponta Grossa and São Domingos (Fig. 2; Grahn et al., 2013).

90 The sequence stratigraphy here used was proposed by Bergamaschi (1999;  
91 updated by Grahn et al., 2013) and Horodyski et al., (2013). The stratigraphic section  
92 originally profiled by Bergamaschi (1999) is the Tibagi-Telêmaco Borba section  
93 (Tibagi municipality, Paraná State; Fig. 3A-B), and was interpreted as encompassing  
94 five 3<sup>rd</sup> order depositional sequences (sequences A, B, C, D and E). For the present  
95 study we used four surface stratigraphic sections geographically close (Fig. 4), called:  
96 Tibagi-Telêmaco Borba (Bergamaschi, 1999; Fig 5 and 6), Tibagi-Alto do Amparo  
97 (Bosetti and Horodyski, 2008; Fig. 7), Tibagi-Ventania (Fig. 8) e Barreiro (Bosetti et  
98 al., 2011; Horodyski et al., 2013; Fig. 9), all of them occurring in the Tibagi  
99 municipality. These sections were dated and originally correlated, in part, to the main  
100 Tibagi-Telêmaco Borba section and well dated by Bergamaschi (1999) and

101 Bergamaschi and Pereira (2001), and more recently by Bosetti et al., (2012) and Grahn  
102 et al., (2013).

103 The Sequence A of Bergamaschi (1999) is represented by fluvial to  
104 coastal/marine facies and encompasses the Furnas Formation. Despite these facies being  
105 regarded as marine, given the presence of marine ichnofossils (Lange, 1942; Acenôlaza  
106 and Ciguel, 1986; Rodrigues et al., 1988; Fernandes, 1996; Assine and Góis, 1996;  
107 Assine, 1999; Fernandes and Carvalho, 2002; Netto et al., 2012; Netto et a., 2014), they  
108 present no invertebrate body fossils, and therefore this sequence was not included in the  
109 present study. Data for sequences B, C, D and E follow the interpretation provided by  
110 Bergamaschi (1999) and Bergamaschi and Pereira (2001) and updated by Grahn et al.,  
111 (2013), and are considered as representative of environments ranging from shoreface to  
112 offshore. They include the Ponta Grossa and São Domigos formations. Figure 2  
113 illustrates the chronostratigraphic and lithostratigraphic units, the sequences and the  
114 system tracts recognized in surface outcrops, here analysed.

115

### 116 3. MATERIAL AND METHODS

117

118 The fossil material was collected in outcrops located at four stratigraphic sections (as  
119 discussed in chapter 2), in the surroundings of Tibagi municipality (Paraná State, Brazil;  
120 Fig. 3A-B and Fig. 4), and are deposited at Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia  
121 of Universidade Estadual de Ponta Grossa (Paraná state, southern Brazil). The fieldwork  
122 was conducted at every sequence boundaries of the main section Tibagi-Telêmaco  
123 Borba from Bergamaschi (1999), as well in the boundaries between Ponta Grossa and  
124 São Domingos formations, including Tibagi Member (*sensu* Oliveira, 2012; more  
125 stratigraphic details in Grahn et al., 2013), exposed in the Tibagi-Alto do Amparo

126 section (Bosetti and Horodyski, 2008). The fossil material collection was performed  
127 accordingly to the taphonomic protocol provided by Simões and Ghilardi (2000), and  
128 for taphofacies analysis we used the criteria stated by Speyer and Brett (1986) and  
129 Speyer and Brett (1988). The taphonomic methodology consisted in recognize the  
130 skeletal type present (bivalve, univalve, multielement, flexible thecae) and the  
131 taphonomic signatures found on the fossils (disarticulation degree for the different  
132 skeletons, fragmentation degree and bioclast orientation in relation to the bedding  
133 plane). Signatures such as abrasion, corrosion, rounding and (partial) dissolution were  
134 not diagnosed; however, the absence of those signatures was fundamental for  
135 interpreting the different hydrodynamic/energy degrees at the basin. We also considered  
136 lithology and sedimentary structures where the fossils were preserved. Besides,  
137 paleontological, taphonomic and/or biostratigraphic data from Clarke (1913), Petri  
138 (1948), Lange and Petri (1967), Melo (1985), Popp and Barcelos-Popp (1986), Ciguel  
139 (1989), Kotzian (1995), Simões et al., (1999), Simões et al., (2000), Simões et al.,  
140 (2009), Bosetti (2004), Bosetti and Horodyski (2008), Bosetti et al., (2009), Bosetti et  
141 al., (2010), Bosetti et al., (2011), Bosetti et al., (2012), Ghilardi (2004), Rodrigues et al.,  
142 (2001), Rodrigues et al., (2003), Soares (2007), Scheffler and Fernandes (2007a,  
143 2007b), Scheffler (2010), Zabini et al., (2010), Zabini et al., (2012a, 2012b), Zabini and  
144 Bosetti (2010), Grahn and Bosetti (2010), Grahn et al., (2013), Horodyski (2010),  
145 Horodyski et al., (2013), Matsumura et al., (2011), Comniskey (2011) and Netto et al.,  
146 (2012) were also considered.

147

#### 148 4. DEVONIAN TAPHOFACIES

149

150 We diagnosed seven taphofacies from middle shoreface to offshore  
151 environments. The chronostratigraphic distribution of the entire fauna found in Ponta  
152 Grossa and São Domingos formations, correlated to the depositional sequences, can be  
153 followed in Figure 10. Please observe that the abundance and higher biodiversity is  
154 positioned in the Ponta Grossa Formation. See descriptions, interpretations and  
155 discussions below.

156

157 4.1. T1 – Middle shoreface turbulence-dominated

158

159 This taphofacies (Fig. 11) occurs in medium to coarse sandstones with wavy or  
160 hummocky structures in the Tibagi-Ventania section (sequence E, São Domingos  
161 Formation; Fig. 8). Bioclasts of flexible thecae type occurs exclusively. The few  
162 conulariid fossils are intensely ripped, much disarticulated, barely preserved and of  
163 difficult identification. They are chaotically dispersed in the matrix.

164

165 4.1.1. Interpretation.

166

167 The taphonomy and paleoecology of this fauna indicates that the conulariids  
168 were transported by deep currents (from near and below storm wave base – SWB) to  
169 shallower areas (above fair weather wave base – FWWB), becoming prone to reworking  
170 by waves (bottom processes) in high-energy mid shoreface environments (for a more  
171 thorough taphonomic interpretation of conulariids see Van Iten, 1991; Simões et al.,  
172 2000; Rodrigues et al., 2003; Van Iten et al., 2013). These proximal regions are shown  
173 to be usually very turbulent, corroborating the preservation of disarticulated and heavily  
174 ripped thecae, giving these association an allochthonous feature. Despite the fact of

175 these animals having a soft and easily destroyed body, we suggest here that the  
176 sedimentation rates must had been relatively moderate, allowing the thecae to be almost  
177 completely shattered, but giving chance to some remains being preserved at the final  
178 burial.

179

180 4.2. T2 - Turbulent mid shoreface storm-influenced

181

182 This taphofacies (Fig. 11) occurs in fine to medium sandstones with wavy or  
183 hummocky structures, or even massive. Bivalve (brachiopods; Fig. 14C) or  
184 multielement (trilobites) skeletal types may occur. Bivalve bioclasts occur parallel to the  
185 bedding plane, entire and disarticulated. The multielement skeletons occur as  
186 disarticulated moulds (with either isolated thorax or pygidia). Both skeletal types  
187 present no sign of abrasion, bioerosion or corrosion. They occur in (i) lowstand system  
188 tracts (LST) at the base of the pre-Kačák Sequence 1 of Barreiro section (Horodyski et  
189 al., 2013; Fig. 9); (ii) in highstand system tracts (HST) at the top of the post-Kačák  
190 Sequence 3 of Barreiro section (Horodyski et al., 2013; Fig. 9); and (iii) in the Sequence  
191 E of Tibagi-Ventania section (Fig. 8), which, based on ichnology/ sedimentology  
192 presents highstand sea level conditions (Renata Netto, personal communication, 2012;  
193 Sequence E from Bergamaschi, 1999).

194

195 4.2.1. Interpretation.

196

197 The taphonomy of the bioclasts suggests an autochthonous to paraautochthonous  
198 pattern for the concentrations. The paleoecology of the faunas, summed to the  
199 taphonomic signatures absent in the assemblage, such as abrasion, corrosion, bioerosion

200 and fragmentation reinforce this interpretation. Necrolysis can be regarded as the  
201 controlling factor for the total (in bivalve skeletons) and partial (in trilobites)  
202 disarticulation observed, along with the occurrence of turbulent normal waves in these  
203 proximal (shoreface) regions of the basin. Moreover, these information also confirm the  
204 postulate that the bioclasts were quickly buried, being the residence time (in the  
205 taphonomically active zone; TAZ) sufficient only for disarticulation. Therefore, we  
206 suggest two hypothesis for final burial. The first is that increasingly sedimentation rates  
207 occurred owing to continental sediments, whereas the freshwater influence is confirmed  
208 by the presence of continental phytoclasts (given their presence in massive sandstones  
209 of Sequence E in the Tibagi-Ventania section and in the LST of the base of Sequence 1  
210 or Barreiro Section of Horodyski et al., 2013). The second hypothesis suggest the  
211 increase in the sedimentation occurred through return currents during storm periods,  
212 generating proximal tempestites accordingly the observed in the HST at the top of  
213 Sequence 3 of Barreiro Section (Horodyski et al., 2013).

214

215 4.3. T3 - Middle to lower shoreface storm-dominated

216

217 This taphofacies (Fig. 11) occurs in regions between middle to distal shoreface.  
218 Fine sandstones with wavy or hummocky structures are present. In these beds, only  
219 infaunal lingulids are present. The bioclasts are complete, articulated, and vertically  
220 oriented in relation to the bedding plane (Fig. 14H1. Vertical bioturbations, beyond  
221 *Lingulichnus* isp. occur associated (Fig. 14H2. This ichnogenera can be present isolated  
222 or with sometimes with lingulid fossils at the top of the structure. It is identified in four  
223 localities. The first is positioned in sandstones at the basal portion of the transgressive  
224 system tract (TST [Sequence B]) in the Tibagi-Ventania section (Fig. 8; see Table 1);

225 the second occurs in the type locality sandstones of the Tibagi Member (*sensu* Oliveira,  
226 1912, see also Grahn et al., 2013) that limits the Ponta Grossa and São Domingos  
227 formations, exposed in the Tibagi-Alto do Amparo section (Fig. 7; Bosetti and  
228 Horodyski, 2008; see Table 3); the third and fourth (see Table 4) are positioned at 90 m  
229 (at the boundary between sequences B and C) and at 168 m (at the boundary between  
230 sequences C and D), respectively (Tibagi-Telêmaco Borba section, Fig. 5 and 6;  
231 Bergamaschi, 1999).

232

#### 233 4.3.1. Interpretation.

234

235 This taphofacies is dominated by infaunal lingulid. Following Zabini et al.,  
236 (2010, 2012a), these organisms from Paraná Devonian lived in sands under high energy  
237 conditions, above the FWWB. This is a very turbulent region, where the chance for the  
238 benthic fauna being preserved is low given the taphonomic factors, very strong in these  
239 proximal marine environments. However, the occurrence of vertical bioclasts suggest an  
240 autochthonous pattern (*sensu* Kidwell et al., 1986; Kidwell and Bosence, 1991) and a  
241 consequent *in situ* condition, due to the rapid burial, with the increase in the  
242 sedimentation rate after storm events (Brett and Seilacher, 1991). The presence of  
243 vertical bioturbations and *Lingulichnus* isp. indicates an attempt of the fauna to escape  
244 (Fig. 12), with the consequent vertical migration of the TAZ (*sensu* Olszewski, 1999).

245

#### 246 4.4. T4 - Lower shoreface storm-influenced

247

248 This taphofacies (Fig. 11) occurs in fine sandstones to coarse siltstones, with  
249 thin interspersing of sand lenses. Wavy or micro-hummocky structures are present.

250 Vertical and horizontal bioturbations occur associated. Multielement (calmonid  
251 trilobites and crinoids) and bivalve (brachiopods) skeletons are recorded. Bioclasts are  
252 oriented parallel to the bedding plane. Complete trilobites, or with partial disarticulation  
253 (thorax, cephalon and pygidia) may also occur. Crinoids are preserved as isolated  
254 columnals, of pluricolumnals, and complete *Echinasterella*. This taphofacies occurs at  
255 the top of Sequence B in the Tibagi-Alto do Amparo section (Fig. 7; Bosetti and  
256 Horodyski, 2008; see Table 3) and Sequence E of the Tibagi-Ventania section (Fig. 8;  
257 see Table 1).

258

259 4.4.1. Interpretation.

260

261 This taphofacies marks the distal shoreface region of the basin, below the  
262 FWWB. The fair-weather waves acted in a rather sporadic way. Only storm waves  
263 influenced both the autochthonous fauna, as well as transported remains from above  
264 FWWB. Therefore, the spatial and temporal mixing (Kidwell et al., 1986) is moderate  
265 to high in this taphofacies. The association of moulds and complete carcasses of  
266 trilobites, along with crinoid pluricolumnals and columnals indicates post-mortem  
267 disarticulation due to bottom-level hydraulic processes, or by necrophagous organisms  
268 (Speyer and Brett, 1986). Furthermore, the occurrence of *Australospirifer* fauna with  
269 high articulation (Fig. 14A), associated to hummocky cross-stratification, horizontal and  
270 vertical bioturbations, with the remarkable presence of *Rosselia* ichnogenera, indicates  
271 an oxygenated environment of moderate energy, with a consequent increase in the  
272 sedimentation rates after storms, burying *in situ* some of the fauna (complete  
273 *Echinasterella*, complete trilobite carcasses and articulated *Australospirifer*).

274

275 4.5. T5 - Transitional offshore storm-influenced

276

277 This taphofacies (Fig. 11) occurs in siltstones often interspersed with thin sand  
278 lenses with micro-hummocky structures. Here we register the presence of bivalve  
279 (brachiopods, molluscs, ostracodes; Fig. 14D), multielement (trilobites [Fig. 14E],  
280 scolecodonts, stylophorans, ophiuroids [Fig. 14G] and crinoids), flexible thecae  
281 (conularians) and univalve (tentaculitoids and ?*Ctenoceras*) bioclasts. A larger number  
282 of articulated than disarticulated bioclasts are present. The fossil levels occur in the  
283 Sequence E of the Tibagi-Telêmaco Borba section (Fig. 5 and 6; Bergamaschi, 1999;  
284 Table 4), in sequences B and C of the Tibagi-Alto do Amparo section (Fig. 7; Bosetti  
285 and Horodyski, 2008; Table 3), in sequences B, C and E of the Tibagi-Ventania section  
286 (Fig. 8; Table 1), and in sequences 1 and 3 of the Barreiro section (Fig. 9; Horodyski et  
287 al. 2013; Table 2).

288

289 4.5.1. Interpretation.

290

291 This taphofacies marks more distal regions than the above presented. It records  
292 transitional offshore regions, as evidenced by the lithology and taphonomy of the  
293 associated fauna. So, the environment of this taphofacies is located between FWWB  
294 and SWB. Moreover, they are dominated by horizontal excavations, suggesting a calm,  
295 low energy environment, but often disturbed by storms. The taphonomy suggest that  
296 some bioclasts recorded in these sedimentary beds suffered from little to high transport  
297 intensity, characterizing thus a paraautochthonous to allochthonous pattern (sensu  
298 Kidwell et al., 1986; Kidwell and Bosence, 1991). In this association plant fragments  
299 are also present to abundant, mostly in rocks of Middle Devonian age, what coincide

300 with the emergence and dominance of typical plants in coastal Gondwana environments  
301 (Di Pasquo et al., 2009; Matsumura et al., 2013). Furthermore, the influence of  
302 freshwater is also attested by the presence of palynomorphs (see Grahn et al., 2013)  
303 from the base of the São Domingos Formation (Tibagi Member). In this way, it  
304 becomes clear that these transitional offshore regions were perturbed by constant  
305 influence of currents and storm waves, generating an association of paraautochthonous to  
306 allochthonous bioclasts. Some trilobites, stylophorans, ophiuroids and complete and  
307 articulated brachiopods suggest that, whenever transport was present, it was not  
308 significant. On the other hand, little to very disarticulated bioclasts show that time  
309 averaging is present in the assemblage, given the occurrence of animals with different  
310 life habits in the same sedimentary levels. It is noteworthy that this environment, for its  
311 bathymetry, is oxygenated, but tending to dysaerobic or anoxic in some cases  
312 (Barreiro section). This would justify the exceptional preservation such as the case of  
313 the Earliest Givetian Lilliput fauna (see section 5.3 below).

314

#### 315 4.6. T6 - Mud-stagnated storm influenced

316

317 This taphofacies (Fig. 11) occurs in laminate mudstones, interspersed with thin  
318 sand lenses and dispersed pebbles, and sometimes showing hummocky structures.  
319 *Chondrites* bioturbations are associated. Bivalve (brachiopods, mollusks [Fig. 14B]),  
320 multi-element (trilobites and scolecodonts) and univalve (tentaculitoids) skeletons are  
321 present. Articulated and disarticulated bioclasts occur mixed in the association. This  
322 taphofacies is stratigraphically located at flooding surfaces of sequences B and C of the  
323 Tibagi-Alto do Amparo section (Fig. 7; Bosetti and Horodyski, 2008; Table 3) and in  
324 the Tibagi-Ventania section (Fig. 8; Table 4).

325

326 4.6.1. Interpretation.

327

328 This taphofacies marks offshore regions, sometimes at, and sometimes below  
329 storm waves. The evidence for the action of storm waves is attested by thin sand lenses  
330 with some pebbles and shallow-inhabitant brachiopods (e.g. *Australospirifer*). The  
331 occurrence of reworked clasts transported up to the offshore by storm events was  
332 already recorded by Grahn and Bosetti (2010) in dark shales of Sequence B of Ponta  
333 Grossa Formation (in Tibagi and Ponta Grossa municipalities). This interpretation is  
334 here corroborated in the recognized taphofacies, where part of the bioclasts is *in situ*  
335 (*Edmondia*) and part is allochthonous (*Schuchertella*, *Australospirifer*, *Derbyina*,  
336 *Australocoelia*, infaunal lingulids; sensu Kidwell et al., 1986; Kidwell and Bosence,  
337 1991). These offshore regions mark environmental stability times, in some cases being  
338 even related to temporally condensed sections, given the occurrence of lingulids in sub-  
339 primary life-position (sensu Fernandes-Lopes, 1990) preserved in concretions formed  
340 during early diagenesis (Sequence C of Tibagi-Alto do Amparo section; see the  
341 geochemical interpretation by Zabini et al., 2012b). However, during these apparent  
342 stability epochs, the environment was influenced by storms, characterizing the  
343 taphofacies association as a whole. The spatial and temporal mixing is considered high  
344 due to the differing allochthony and authochthony degrees. Besides, the occurrence of  
345 *Australospirifer* brachidium (Sequence C in the Tibagi-Alto do Amparo section) shows  
346 that this type preservation was only favoured in special preservation settings, such as  
347 reducing (low oxygen) environments, which can be attested by the presence of  
348 *Chondrites*, common in calm and dysaerobic environments (Bromley and Ekdale,

349 1984; Seilacher, 2007). Therefore, this taphofacies is always marked in flooding  
350 surfaces or condensed sections.

351

352 4.7. T7 - Offshore storm-dominated

353

354 This taphofacies (Fig. 11) occurs in dark, laminated claystones. Bivalve  
355 (mollusks) and univalve (*?Ctenoceras*) skeletons are recorded. Bivalves are articulated,  
356 with valves closed, and univalves are dispersed, with no preferential orientation. This  
357 taphofacies is present in sequences C and E of Tibagi-Alto do Amparo section (Fig. 7;  
358 Bosetti and Horodyski, 2008; Table 3).

359

360 4.7.1. *Interpretation.*

361

362 This taphofacies marks the deep offshore regions of the basin. It is positioned  
363 right at and below the storm wave base level. Bivalve mollusks (*Edmondia*) are  
364 articulated with the valves closed, and positioned parallel and/or oblique to the bedding  
365 plane. The taphonomy of the fauna, together with the facies, suggests obrupion  
366 deposits, with fine's sedimentation, attributable to storm events. The same interpretation  
367 can be obtained for *?Ctenoceras*, which are very small (less than 1 cm), light an could  
368 have been easily transported by marine currents, being deposited in offshore settings.  
369 Therefore, accordingly to this taphofacies features, these offshore regions suggest  
370 obrupion deposits dominated by storms (Brett and Seilacher, 1991).

371

372 5. DISCUSSION

373

## 374 5.1. Taphofacies and Stratigraphy

375

376 As initially investigated by Holland (1996, 2000) and Brett (1998), the vertical  
377 distribution of fossils in marine epeiric seas is absolutely dependent on selective  
378 preservation (absence and presence) of facies, owing to (3<sup>th</sup> to 4<sup>th</sup> order) sea level  
379 changes in sedimentary basins. Besides, recent studies (Brett et al., 2007a; Brett et al.,  
380 2007b; Holland et al., 2001; Holland and Zafros, 2011; Holland, 2012; Holland and  
381 Christie, 2013) shown that during sea level rise and fall the fauna can regionally  
382 migrate. Therefore, the preferential habitat range of benthic marine organisms can vary  
383 both vertically and spatially (horizontally), adapting to ecological requirement (e.g.,  
384 oxygenation, salinity, turbidity) in response to those base level variation. In this way,  
385 the stratigraphic record will preserve only those beds, whenever fossiliferous, were  
386 taphonomically favoured.

387 One such preservation bias can be illustrated by taphofacies 3, with in situ  
388 infaunal lingulids. This taphofacies occurs only at the base of depositional sequences  
389 (LSTs, or shoreface sandstones at the base of TSTs; Fig 13). The recurrence of this  
390 taphofacies (with differing biofacies sensu Brett et al., 2007) is absent at parasequence  
391 level (4<sup>th</sup> order). Thus, it is clear that the differential preservation of this taphofacies  
392 occurred only due to the rapid covering (onlap) of shoreface deposits (Sequences B and  
393 C) by transgressive retrograding silts and muds (TST), in response to the rising sea  
394 level, generating accommodation space for the sediments and, consequently, exposing  
395 them to no subaerial erosion.

396 The taphofacies T1 and T2 (Fig 13) suggest a similar preservational effect,  
397 inasmuch they refer to proximal environments, the chance of preservation becomes even  
398 more rare, due to the high degree of taphonomic and/or biological loss of information.

399 Therefore, these taphofacies, dominated by turbulence (T1) or influenced by storm and  
400 bottom level processes (T2), were preserved by transgressive processes, during times  
401 when base level rising was higher than falling (sea-level variations). In turn, when  
402 comparing to this (T1 and T2), the other taphofacies (T4 to T7) are more common and  
403 intersperse within the depositional sequences. The deep environment taphofacies appear  
404 to be preserved at the base of parasequences, followed, from base to top, by T7, T6, T5  
405 and T4. This was also observed by Ghilardi (2004) in the Jaguariaíva section (Sequence  
406 B, Ponta Grossa Formation), where the relative abundance and faunal composition in  
407 the fossil assemblage always increased towards the top of parasequences (corroboration  
408 the interpretations of Holland, 1996; 2000 and Brett, 1998). The T6 and T7 are always  
409 registered in offshore shales(observed only in sequences B and C), being difficult to  
410 state which one could be associated to a transgressive maximum (Fig 13). Also, they are  
411 frequently interspersed within the depositional sequence, and it is known that deep  
412 water environment-dominated sequences are difficult to be mapped at parasequence  
413 level (Posamentier and Allen, 1999). This may be the case of Sequence B, which is  
414 muddier than the other sequences.

415 Nevertheless, in sequences B and C it is possible to identify bivalve mollusks,  
416 *Australospirifer* sp. and infaunallingulids preserved in concretions (Tibagi-Alto Amparo  
417 section) at the T6 in the condensed surface at the top of the TST (Fig 13; data from  
418 Zabini et al., 2010; 2012a; 2012b). The first two are bioeroded, and those fossils  
419 indicate a long residence time, being this the closer taphofaciological feature to a  
420 transgressive maximum (or maximum flooding surface). The fact is that, being this  
421 basin of the type ramp, with low inclination angle during Devonian times (Bergamaschi,  
422 1999; Bergamaschi and Pereira, 2001), any variation in the base level would be  
423 significant, and therefore the taphofacies T4 to T7 are frequently interspersed through

424 the sedimentary sequence, being however better recognized in Sequence B. The  
425 taphofacies of distal shoreface environments (T4) to transitional offshore (T5) are  
426 typical for the transgressive system tracts (Fig 13) of Paraná Basin (according to  
427 Rodrigues et al., 2003; Bosetti, 2004; Ghilardi, 2004; Zabini et al., 2010; Zabini et al.,  
428 2012a; Horodyski et al., 2013 and others). These fossil accumulations are the most  
429 diversified.

430 All these features are present because (i) these regions were less affected by  
431 waves and reworking, being more easily preserved, and (ii) preferential habitat ranges  
432 of the Malvinokkafric benthic fauna were wider, from distal shoreface to transitional  
433 offshore. Besides, in the TSTs the accommodation space creation is higher than  
434 sediment supply rate (Catuneanu et al., 2009; Catuneanu et al., 2011), favoring the  
435 preferential preservation of storm-dominated or -influenced taphofacies. In synthesis,  
436 the preferential preservation of the taphofacies here presented vary in terms of  
437 recurrence, depending on the facies preservation of the two formations, e.g., the more  
438 distal, that are more common in Ponta Grossa Formation (almost exclusively muddy),  
439 and the more proximal, more common in São Domingos Formation (of shallower  
440 environments).

441

## 442 5.2. Some paleoecological remarks

443

444 As shown in Table 1, the higher diversity of the Malvinokkafric fauna is  
445 positioned in the Ponta Grossa Formation. In fact, this occurred mainly because the  
446 fauna reached their ecologic equilibrium mostly during Lower Devonian (Boucot, 1971;  
447 Melo, 1988; Bosetti et al., 2012). Even though T5, T4 and T2 display high time-  
448 averaging, influenced by storms and with higher residence times of the bioclasts, these

449 are the taphofacies with the higher diversity between all. Coincidentally, the outcrops  
450 with stalked echinoderms (crinoids, blastoids, ophiuroids and/or asteroids) showed the  
451 higher diversity. Possibly, during lower Devonian, these environments could have  
452 luminosity and nutrients enough to sustain high productivity and marine abundance,  
453 forming true aquatic gardens composed by echinoderms (c.f. Scheffler, 2010) and other  
454 marine benthic invertebrates that would benefit of the optimized conditions. On the  
455 other hand, the taphonomy of *Australospirifer* spp. (mainly *A. iheringi*) and infaunal  
456 lingulids demonstrates that these groups were limited to specific bathymetric ranges.

457 Yet, the *Australospirifer* sp. and infaunal lingulid clusters registered at *in situ*  
458 conditions, from distal regions (taphofacies T6 [Simões et al., 1999 for *Australospirifer*  
459 in Jaguariaíva section and Zabini et al., 2012a for infaunal lingulids]) and shallower  
460 areas (taphofacies T4 and T2; Horodyski et al., 2013). However, in the distal regions,  
461 they are here interpreted as allochthonous bioclasts in sub-primary conditions (sensu  
462 Fernandez-Lopes, 1990). In this sense, the false "in situ" accumulations of these  
463 bioclasts are not good paleoenvironmental indicators, once they demonstrate tolerance  
464 variations in salinity and oxygenation degrees, and the T6-T5 information, are too much  
465 shuffled in the fossil record (Behrensmeyer et al., 2000). However, the infaunal lingulids  
466 and *Australospirifer* demonstrate having a more restrict bathymetric zonation (Zabini  
467 and Bosetti, 2011), colonizing only environments above the influence of fair weather  
468 waves (T3; for lingulids) or near/ together of the FWWB (for *Australospirifer*), both  
469 high energy, and its real *in situ* occurrence may be a good paleoenvironmental indicator.

470

#### 471 Taphofacies and Lilliput Effect

472 The Lilliput Effect (sensu Ubanek, 1993), occurring in the Earliest Givetian beds  
473 of Paraná Basin as evidenced by Bosetti et al., (2011), was attributed to a marine

474 dysoxic to anoxic moment as a result of the global Kačák Event (House, 1989; Ellwood  
475 et al., 2011), which was registered in the Eifelian/Givetian transition at the Apucarana  
476 sub-Basin by Horodyski et al., (2013). The taphonomic data acquired by the authors  
477 suggest that the Lilliput association might be related to transitional offshore taphofacies,  
478 influenced by storms. The bioclasts (brachiopods, mollusks, cnidarians and trilobites),  
479 which are basically paraautochthonous, are registered in muddy siltstones with the  
480 outstanding presence of the ichnogenera *Phycosiphon*. This ichnofossil is not only  
481 registered in exclusive bathymetric ranges, but also in different environments  
482 (Seilacher, 2007; Bednarz and McIlroy, 2009), provided that stressing conditions such  
483 as low oxygen or finer (clay) lithologies occur (Ekdale and Lewis, 1991). Therefore, the  
484 abundant record of *Phycosiphon* in these beds evidences a reducing oxygenation in  
485 Earliest Givetian times. The lack of oxygen favors the exceptional fossil preservation  
486 (Seilacher, 1970; Speyer and Brett, 1988; Speyer and Brett, 1991).

487 Moreover, atualistic quantitative fidelity studies comparing Cenozoic mollusks  
488 (Cooper et al. 2005), have demonstrated that the preservation potential for small-bodied  
489 specimens is considerably lower than large-bodied ones from the same species, because  
490 of negative taphonomic bias (and even negative sampling bias). Additionally, the  
491 selective difference to destruction between taxonomic groups biases the completeness  
492 for past biotas (Kowalewski, 1997). In fact, the taphofacies record evidenced here show  
493 that preservation of fragments, when compared to whole bioclasts, is consistently  
494 smaller. Obviously this observation may be purely a taphonomic artifact. In this sense,  
495 we can consider the preservation of the Earliest Givetian Lilliput fossil fauna an  
496 extremely rare occasion, and that this was favored by special fossilization condition,  
497 according seen above. The fact that Lilliput fossils being much smaller (90% smaller in  
498 some cases; Bosetti et al., 2011) and being preserved in the same taphofacies as normal-

499 sized bioclasts does not exclude the possibility of a similar taphonomic history.  
500 Therefore, we consider this environment as calm, low-energy, between FWWB and  
501 SWB, but interrupted by times of high-energy events, such as return currents caused by  
502 storm events.

503

## 504 6. CONCLUSIONS

505 Seven taphofacies of Devonian invertebrate fauna in the Apucarana sub-Basin,  
506 with environments from turbulent middle-shoreface through storm-dominated offshore  
507 have been established.

508 The biostratigraphic and taphonomic record show that most of the fauna is  
509 concentrated to the Ponta Grossa Formation. In fact, given the predominance of finer  
510 grain-size sediments, the preservation was favourable. Besides, it is well known that the  
511 biodiversity and ecological climax was established during the Lower Devonian.

512 In contrast, São Domingos Formation, with as hallow environment facies,  
513 freshwater influence could have favoured nutrients accumulation in proximal marine  
514 regions (shoreface). Therefore, the taphonomically active zone can be acted as crucially  
515 destructive for the fauna during temporary burial. This evidence is attested by the  
516 apparent lack of fossil record in the abundant shallow water sedimentary facies of the  
517 studied sections.

518 The data presented here indicate that fair-weather waves, currents and storm  
519 waves were the main responsible for a large part of the fossil preservation. Furthermore,  
520 it is clear storm events were very active and influenced the taphonomic mode of  
521 preservation during lower and middle Devonian. Additionally, the vertical distribution  
522 of the fauna displayed to be totally dependent on the taphofacies preservation, also  
523 controlled by the genetic sequence stratigraphy processes.

524 We are confident that this is just initial stage for high-resolution paleobiological  
525 studies with a composite geologic section encompassing all ages, formations and  
526 surface marine stratigraphic sections occurring in Paraná State (Tibagi region) of  
527 Apucarana sub-Basin (Paraná Basin).

528 The criteria for the taphofacies study here presented have shown to be reliable in  
529 advising efforts in paleoenvironmental reconstruction. Our hope is that researchers  
530 dealing with ancient environment and community interpretation take the taphofacies  
531 analysis into account. This is because the fossil record is immensely biased, given, e.g.,  
532 the differing autochthony and allochthony displayed (as evidenced with the increased  
533 specialization of taphonomy for the last forty years).

534

#### 535 ACKNOWLEDGEMENTS

536

537 R.S. Horodyski thanks to the National Council of Technological and Scientific  
538 Development (CNPq) for the grant provided (141256/2010-9); to Dr. Sérgio  
539 Bergamaschi (Universidade Estadual do Rio de Janeiro) and Dr. Yngve Grahn  
540 (Universidade Federal do Rio de Janeiro) for discussion in the stratigraphy and  
541 fieldwork in all sections here studied; to Dr<sup>a</sup>. Renata Guimarães Netto (Universidade do  
542 Vale do Rio dos Sinos) for information and identification of the some ichnofossils; to  
543 Dr. Renato Pirani Ghilardi (Universidade Estadual Paulista-Bauru) and Dr. Sandro  
544 Scheffler (Museu Nacional-Universidade Federal do Rio de Janeiro) for relevant  
545 discussion and field work; to Dr. Fernando Erthal (Universidade Federal do Rio Grande  
546 do Sul) for english translation manuscript. The participation of Palaios Group (UEPG-  
547 CNPq) members in the fieldwork was of fundamental importance. E. P. Bosetti  
548 (150239/2011-4, 479774/2011-0, 401796/2010-8), W. M. K. Matsumura (141979/2011-

549 9) and R. Iannuzzi (PQ 309211/2013-1) thanks to the National Council of  
550 Technological and Scientific Development (CNPq) for the grant provided. This  
551 manuscript is part of the results obtained for the Project “Devonian of the Paraná Basin  
552 revised”, financially supported by the CNPq (401796/2010-8).

553

554 REFERENCES

555

556 Aceñolaza, F.G., and Ciguel, J.H.G. 1987 Analisis comparativo entre las formaciones  
557 Balcarce (Argentina) y Furnas (Brasil), in: X Congresso geológico argentino, San  
558 Miguel de Tucamán. Argentina, pp. 299-305.

559

560 Assine, M.L., 1999. Fácies, icnofósseis, paleocorrentes e sistemas deposicionais da  
561 Formação Furnas no flanco sudeste da Bacia do Paraná. Revista Brasileira de  
562 Geociências. 29, 357-370.

563

564 Assine, M.L., and GÓIS, J.R., 1996. Traços fósseis de trilobita na Formação Furnas,  
565 Bacia do Paraná, Brasil, in: I Simpósio sulamericano do Siluro-Devoniano, Ponta  
566 Grossa, Paraná, Brasil, pp. 371-373.

567

568 Allison, P.A., and Botjer, D.J., 2011. Taphonomy: Process and Bias through Time,  
569 second ed. Springer , New York, 450pp.

570

571 Bednarz, M., and D. McIlroy, 2009. Three-dimensional reconstruction of  
572 "phycosiphoniform" burrows: implications for identification of trace fossils in core:  
573 Palaeontologia Electronica. 12, 3. [http://palaeo-electronica.org/2009\\_3/195/index.html](http://palaeo-electronica.org/2009_3/195/index.html).

574

575 Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., and Gastaldo, R.A., 2000. Taphonomy and  
576 Paleobiology. *Paleobiology*. 26, 103-144.

577

578 Bergamaschi, S., 1999. Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e  
579 Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil: Ph.D thesis,  
580 Universidade de São Paulo, São Paulo, 167 pp.

581

582 Bergamaschi, S., and Pereira, E., 2001. Caracterização de sequências deposicionais de  
583 3º ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil.  
584 Ciência-Técnica-Petróleo, 20, pp. 63-72.

585

586 Bosetti, E.P., 2004. Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão  
587 devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil. PhD thesis, Federal University of  
588 Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 137 pp.

589

590 Bosetti, E.P., and Horodyski, R.S., 2008. Distribuição da macropaleofauna devoniana  
591 na seção colunar Tibagi-Alto do Amparo, Tibagi, estado do Paraná, Brasil, in: 44  
592 Congresso Brasileiro de Geologia, Curitiba, Brasil, pp. 1050.

593

594 Bosetti, E.P., Godoy, L.G., Myszynski Junior, L.J., Horodyski, R.S., and Zabini, C.,  
595 2009. Interpretação paleoambiental na sequência basal da Formação Ponta Grossa  
596 (Devoniano) do município de Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Terr@Plural*. 3, 137-156.

597

- 598 Bosetti, E.P., Horodyski, R.S., Zabini, C., Matsumura, W.M.K., and Penteado, A.C.,  
599 2010 Ocorrência de fenótipos subnormais no limite Neo-Eifeliano/Eo-Givetiano,  
600 Tibagi, estado do Paraná: implicações tafonômicas e paleosinecológicas. Boletim do  
601 Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais. 5, 135-149.
- 602
- 603 Bosetti, E.P., Grahn, Y., Horodyski, R.S., Mauller, P.M., Breuer, P., and Zabini, C.,  
604 2011. An Earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the  
605 Malvinokaffric shelly fauna. *Palaontologische Zeitschrift*. 85, 49-65.
- 606
- 607 Bosetti, E.P., Grahn, Y., Horodyski, R.S., and Mauller, P.M., 2012, The first recorded  
608 decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and  
609 its cause; taphonomic and fossil evidences. *Journal of South American Earth Sciences*.  
610 37, 228-241.
- 611
- 612 Boucot, A.J., 1971. Malvinokaffric Devonian marine community distribution and  
613 implications for Gondwana. *Academia Brasileira de Ciências*, 43, pp. 23-49 Suppl.
- 614
- 615 Brett, C.E., 1998. Sequence stratigraphy, biostratigraphy, and taphonomy in a shallow  
616 marine environments. *Palaios*. 13, 241-262.
- 617
- 618 Brett, C.E., and Baird, G.C., 1986. Comparative taphonomy: a key for  
619 paleoenvironmental reconstruction. *Palaios*. 1, 207-227.
- 620

- 621 Brett, C.E., and Seilacher, A., 1991. Fossil Lagerstätten a taphonomic consequence of  
622 event sedimentation, in: Einsele, G., Ricken, W., and Seilacher, A., (Eds.), Cycles and  
623 Events in stratigraphy, Springer-Verlag, Berlin, pp. 283-297.
- 624
- 625 Brett, C. E., Moffat, H. A., and Taylor, W. L., 1997. Echinoderm taphonomy,  
626 taphofacies, and lagerstätten. Paleontological Society Papers. 3, 147-190.
- 627
- 628 Brett, C.E., Bartholomew, A.J. and Baird, G.C, 2007a. Biofacies recurrence in the  
629 Middle Devonian of New York State: An example with implications for habitat  
630 tracking. *Palaios*. 22, 306-324.
- 631
- 632 Brett, C.E., Hendy, A., Bartholomew, A.J., Bonelli, J.R., and McLaughlin. P.I, 2007b.  
633 Response of shallow marine biotas to sea level fluctuations: faunal replacement and the  
634 process of habitat tracking. *Palaios*. 22, 228-244.
- 635
- 636 Bromley R.G., and Ekdale, A., 1984. *Chondrites*: a trace fossil indicator of anoxia in  
637 sediments. *Science*. 224, 872-874.
- 638
- 639 Catuneanu, O., Abreu, V., Bhattacharya, J., Blum, M., Dalrymple, R., Eriksson, P.,  
640 Fielding, C., Fisher, W., Galloway, W., Gibling, M., Giles, K., Holbrook, J., Jordan, R.,  
641 Kendall, C., Macurda, B., Martinsen, O., Miall, A., Neal, J., Nummedal, D., Pomar, L.,  
642 Posamentier, H., Pratt, B., Sarg, R., Shanley, K., Steel, R., Strasser, A., Tucker, M., and  
643 Winker, C., 2009. Towards the standardization of sequence stratigraphy. *Earth-Science  
644 Review*, 92, 1-33.
- 645

- 646 Catuneanu, O., Bhattacharya, J., Blum, M., Dalrymple, R., Eriksson, P., Fielding, C.,  
647 Fisher, W., Galloway, W., Gianolla, P., Gibling, M., Giles, K., Holbrook, J., Jordan, R.,  
648 Kendall, C., Macurda, B., Martinsen, O., Miall, A., Neal, J., Nummedal, D.,  
649 Posamentier, H., Pratt, B., Shanley, K., Steel, R., Strasser, A., and Tucker, M., 2010.  
650 Sequence stratigraphy: common ground after three decades of development. *First Break*.  
651 28, 21-34.
- 652
- 653 Ciguel, J.H.G., 1989. Bioestratigrafia dos Tentaculitoidea no flanco oriental da Bacia do  
654 Paraná e sua ocorrência na América do Sul. M.Sc. thesis. Universidade de São Paulo,  
655 São Paulo, 237 pp.
- 656
- 657 Clarke, J.M., 1913. Fósseis devonianos do Paraná. Monografia do serviço geológico e  
658 mineralógico do Brasil, pp. 353.
- 659
- 660 Comniskey, J.C., 2011. Paleontologia dos Discinidae (Brachiopoda: Linguliformea) da  
661 sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Brasil: Revisão sistemática, distribuição  
662 geográfica e estratigráfica. M.Sc. thesis, Universidade Estadual de Ponta Grossa, Ponta  
663 Grossa, 176 pp.
- 664
- 665 Cooper, R.A., Maxwell, P.A., Crampton, J.S., Beu, A.G., Jones., C.M., and Marshall,  
666 B.A., 2006. Completeness of the fossil record: Estimating losses due to small body size.  
667 *Geology*. 34, 241-244.
- 668

- 669 Davies, D.J., Powell, E.N., and Stanton JR, R.J, 1989. Relative rates of shell dissolution  
670 and net sediment accumulation - a commentary: can shell beds form by the gradual  
671 accumulation of biogenic debris on the sea floor?. *Lethaia*. 22, 207-212.
- 672
- 673 Di Pasquo, M., Amenabar, C.R., and Noetinger, S., 2009. Middle Devonian microfloras  
674 and megafloras from western Argentina and southern Bolivia: their importance in the  
675 palaeobiogeographical and palaeoclimatic evolution of western Gondwana. in:  
676 Konigshof, P., (Ed.). Devonian change: case studies in palaeogeography and  
677 palaeoecology. The Geological Society, London, Special Publications. 314, 193-213.
- 678
- 679 Ekdale, A.A., and Lewis, D.W. 1991. The New Zealand *Zoophycos* revisited:  
680 morphology, ethology, and paleoecology. *Ichnos*, 1, 183-194.
- 681
- 682 Ellwood, B.B., Algeo, T.J. El Hassani, A., Tomkin J.H., and Rowe, H.D., 2011.  
683 Defining the timing and duration of the Kačák Interval within the Eifelian/Givetian  
684 boundary GSSP, Mech Irdane, Marocco, using geochemical and magnetic susceptibility  
685 patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 304, 74-84.
- 686
- 687 Fernandes, A.C.S., 1996. Os icnofósseis do Ordoviciano, Siluriano e Devoniano da  
688 Bacia do Paraná. 1996. PhD thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 183 pp.
- 689
- 690 Fernandes Lopes, S., 1990. El significado de la autoctonia/Aloctonia Tafonomica, in:  
691 Com. reunión de tafonomía y fosilización, Madrid. pp. 115-124.
- 692

- 693 Fernandes, A.C.S., and Carvalho, I.S., 2002. Uma provável escavação de dipnóico na  
694 Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná. Arquivos do Museu Nacional.  
695 60, 207-211.
- 696
- 697 Ghilardi R.P., 2004. Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados  
698 (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana),  
699 Estado do Paraná, Brasil. PhD thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, 125 pp.
- 700
- 701 Grahn, Y., and Bosetti, E.P. 2010. Storm deposited pebble and cobble-sized particles in  
702 the early Emsian of the Ponta Grossa Formation, Paraná Basin (state of Paraná, Brazil).  
703 Revista Brasileira de Geociências. 40, 236-241.
- 704
- 705 Grahn, Y., Mendlowicz Mauller, P., Bergamaschi, S., and Bosetti, E.P., 2013.  
706 Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana  
707 Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): additional data and correlation. Review of  
708 Palaeobotany and Palynology. 198, 27-44.
- 709
- 710 Holland, S.M., 1996. Guidelines for interpreting the stratigraphic record of extinctions:  
711 distinguishing pattern from artifact, in: VI North American Paleontological Convention  
712 Abstracts of Papers, Paleontological Society Special Publication No. 8, p. 174
- 713
- 714 Holland, S.M., 2000. The quality of the fossil record: a sequence stratigraphic  
715 perspective, in: Erwin, D.H., and Wing, S.L., (Eds.), Deep Time: Paleobiology's  
716 Perspective. Lawrence, Kansas: The Paleontological Society, pp. 148-168.
- 717

718 Holland, S.M., 2012. Sea-level change and the area of shallow marine habitat:  
719 Implications for marine biodiversity. *Paleobiology*. 38, 205-217.

720

721 Holland, S.M., and A. Zaffos, 2011. Niche conservatism along an onshore-offshore  
722 gradient. *Paleobiology*. 37, 270-286.

723

724 Holland, S.M., and Christie, M., 2013. Changes in area of shallow siliciclastic marine  
725 habitat in response to sediment deposition: implications for onshore-offshore  
726 paleobiologic patterns. *Paleobiology*. 39, 511-524.

727

728 Holland, S.M., 2001. The detection and importance of subtle biofacies in monotonous  
729 lithofacies: the Upper Ordovician Kope Formation of the Cincinnati, Ohio region.  
730 *Palaios*, v. 16, p. 205-217.

731

732 Holz, M., Kuchle, J., Philip, R.P., Bisshoff, A.P., and Arima, N., 2006. Hierarchy of  
733 tectonic control on stratigraphic signatures: base-level changes during the early Permian  
734 in the Paraná Basin, southernmost Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*.  
735 22, 185-204.

736

737 Horodyski, R.S., 2010. Tafonomia dos invertebrados fósseis na Sequência  
738 Eifeliana/Frasniana da sucessão devoniana da sub-Bacia de Apucarana, Bacia do  
739 Paraná, Tibagi - PR, Brasil. M.Sc. thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul,  
740 91pp.

741

- 742 Horodyski, R.S. Holz, M., Grahn, Y., and Bosetti, E.P., 2013. Remarks on the sequence  
743 stratigraphy and taphonomy of the relictual Malvinokaffric fauna during the Kacák  
744 event in the Paraná Basin, Brazil. International Journal of Earth Sciences, DOI:  
745 10.1007/s00531-013-0954-9.
- 746
- 747 House, M.R., 1989. Analysis of mid-Palaeozoic extinctions. Bulletin de la Société belge  
748 de géologie. 98, 99-107.
- 749
- 750 Kidwell, S.M., 1982. Stratigraphy, Invertebrate Taphonomy and Depositional History of  
751 the Miocene Calvert and Choptank Formations, Atlantic Coastal Plain. PhD thesis, Yale  
752 University, 514 pp.
- 753
- 754 Kidwell, S.M., and Bosence, D.W., 1991. Taphonomy and time-averaging of marine  
755 shelly faunas, in: Allison, P.A., Briggs, D.E.G., (Eds.), Taphonomy: Releasing the data  
756 locked in the fossil record, Plenum Press, New York and London, pp. 116-188.
- 757
- 758 Kidwell, S.M., and S.M. Holland, 1991. Field description of coarse bioclastic fabrics.  
759 Palaios. 6, 426-434.
- 760
- 761 Kidwell, S.M., and D. Jablonski, 1983. Taphonomic feedback: Ecological consequences  
762 of shell accumulation, in: Tevesz, M.J.S., and McCall, P.L., (Eds.), Biotic Interactions  
763 in Recent and Fossil Benthic Communities. Plenum Press, New York, pp. 195-248.
- 764

- 765 Kidwell, S.M., Furisch, F.T., and Aigner, T., 1986. Conceptual framework for the  
766 analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*. 1, 228-238.
- 767
- 768 Kotzian, C.B., 1995. Estudo sistemático e morfo-funcional de bivalves (Mollusca) das  
769 formações Vila Maria (Siluriano) e Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil:  
770 Interpretação do regime hidrodinâmico – sedimentar. PhD thesis, Universidade Federal  
771 do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 377pp.
- 772
- 773 Ghilardi R.P., 2004. Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados  
774 (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana),  
775 Estado do Paraná, Brasil. PhD thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, 125 pp.
- 776
- 777 Kowalewski, M., 1997. The reciprocal taphonomic model. *Lethaia*. 30, 86-88.
- 778
- 779 Lange, F.W., 1942. Restos vermiformes do arenito Furnas. Arquivos do museu  
780 paranaense. 2, 3-8.
- 781
- 782 Lange, F.W. and Petri, S., 1967. The Devonian of the Paraná Basin. *Boletim Paranaense*  
783 de Geociências, 21/22, 5-55.
- 784
- 785 Matsumura, W.M.K., Bosetti, E.P., and Horodyski, R.H., 2011. Paleo-Rota nos  
786 municípios de Castro e Tibagi, Paraná, Brasil. in: XXII Congresso Brasileiro de  
787 Paleontologia, Natal, Brasil, pp. 778-787.
- 788

- 789 Matsumura, W.M.K., Bosetti, E.P., and Iannuzzi, R., 2013. Estudo tafonômico das  
790 plantas fósseis do Devoniano Médio do estado do Paraná, Brasil. in: XIV Simpósio  
791 Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia, Rio de Janeiro. Anais do Museu Nacional -  
792 UFRJ. pp. 109.
- 793
- 794 Melo, J.H.G. 1985. A Província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil: Estado Atual  
795 de Conhecimentos. M.Sc. thesis. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de  
796 Janeiro, 1200 pp.
- 797
- 798 Melo, J.H.G., 1988, The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil:*in* Mcmillan  
799 N.J., Embry A.F., and Glass D.J., (eds.,) Devonian of the World, Proceedings of the  
800 second International Symposium on the Devonian System, Calgary, Canada. Volume 1,  
801 Regional Syntheses, p. 669-976.
- 802
- 803 Milani, E.J. and Ramos, V.A., 1998. Orogenias paleozóicas no domínio sul-occidental do  
804 Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. Revista Brasileira de  
805 Geociências. 28, 527-544.
- 806
- 807 Milani, E.J., Melo, J.H.G., Souza, P.A. Fernandes, L.A., and França, A.B. 2007. Bacia  
808 do Paraná. Boletim de Geociências da Petrobrás. 15, 265-287.
- 809
- 810 Miller K.B., Brett C.E., and Parsons K.M. 1988. The paleeologic significance of storm  
811 generated disturbance within a Middle Devonian muddy epeiric sea. Palaios. 3, 35-52
- 812

- 813 Netto, R.G., Tognoli, F.M.W., Gandini, R., Lima, J.H.D., and Gibert, J.M., 2012.  
814 Ichnology of the phanerozoic deposits of southern Brazil: synthetic review, in: Netto,  
815 R.G., Carmona, N.B., Tognoli, F.M.W. (Eds.), Ichnology of latin America: Selected  
816 Papers. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2, 37-68.
- 817
- 818 Netto, R.G., Tognoli, F.M.W., Assine, M.L., and Nara, M., 2014. Crowded Rosselia  
819 ichnofabric in the Early Devonian of Brazil: An example of strategic behavior.  
820 Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 395, 107-113.
- 821
- 822 Oliveira, E.P. 2012. O terreno Devoniano do sul do Brasil. Annaes da Escola de Minas  
823 de Ouro Preto. 14, 31-41.
- 824
- 825 Olszewski, T.D., 1999. Taking advantage of time-averaging. Paleobiology. 25, 226-238.
- 826
- 827 Petri S., 1948. Contribuição ao estudo do Devoniano paranaense. Rio de Janeiro,  
828 DNPM/DGM, 125 pp.
- 829
- 830 Popp, J.H., and Barcellos-Popp, M.T., 1986. Análise Estratigráfica da Seqüência  
831 Depositional Devoniana da Bacia do Paraná (Brasil). Revista Brasileira de Geociências.  
832 16, 187-194.
- 833
- 834 Posamentier, H.W., and Allen, G.P., 1999. Siliciclastic sequence stratigraphy: concepts  
835 and applications. SEPM Concepts in Sedimentology and Paleontology. 7, 210 pp.
- 836

- 837 Rodrigues, M.A.C., Borgui, L., and Schubert, G., 1988. Novas ocorrências de  
838 icnofósseis na Formação Furnas. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 60, 109.
- 839
- 840 Rodrigues, M.A.C., Soares, H.L.C.A., and Bergamaschi, S., 2011. Horizontes de  
841 Mortalidade em Massa de Tentaculita na Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná.  
842 Ciência-Técnica-Petróleo, 20, pp. 73-79.
- 843
- 844 Rodrigues, R.C., Simões, M.G., and Leme, J.M., 2003. Tafonomia comparada dos  
845 Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do  
846 Paraná. Revista Brasileira de Geociências. 3, 381-390.
- 847
- 848 Scheffler, S.M., 2010. Crinóides e Blastóides do Devoniano Brasileiro. PhD thesis,  
849 Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 288 pp.
- 850
- 851 Scheffler, S.M., and Fernandes, A.C.S., 2007a. Crinoidea da Formação Ponta Grossa  
852 (Devoniano, Bacia do Paraná), Brasil. Arquivos do Museu Nacional. 65, 83-98.
- 853
- 854 Scheffler, S.M., and Fernandes, A.C.S., 2007b. Blastoidea da Formação Ponta Grossa  
855 (Devoniano, Bacia do Paraná), Brasil. Arquivos do Museu Nacional. 65, 99-112.
- 856
- 857 Seilacher, A., 2007. Trace Fossil Analysis. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-  
858 Verlag, 231 pp.
- 859
- 860 Lipps, J.H., and Signor, P.W., 1992. Origin and early evolution of the Metazoa. Plenum,  
861 New York. 570pp.

862

863 Simões, M.G. and Ghilardi, R.P., 2000. Protocolo tafonômico/paleoautoecológico como  
864 ferramenta nas análises paleossinecológicas de invertebrados: exemplos de aplicação  
865 em concentrações fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. Pesquisas em  
866 Geociências. 27, 3-13.

867

868 Simões, M.G., Kowalewski, M., Torello, F.F., and Ghilardi, R.P., 1999. Devonian and  
869 Permian benthic marine invertebrates preserved in life position: taphonomic feedback in  
870 a Paleozoic epeiric sea. in: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato, Ceará,  
871 Brasil, pp. 109-110.

872

873 Simões, M.G., Leme, J.M., and Soares, S.P., 2009. Systematics, Taphonomy, and  
874 Paleoecology of Homalnotid Trilobites (Phacopida) From the Ponta Grossa Formation  
875 (Devonian), Paraná Basin, Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia. 12, 27-42.

876

877 Soares, S.P., 2007. Sistemática, tafonomia e paleoecologia de Trilobita, Phacopida  
878 (Homalonotidae, Calmonidae), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Sub-bacia  
879 Apucarana, Estado do Paraná, Brasil. MSc dissertation, São Paulo University, São  
880 Paulo, 174 pp.

881

882 Speyer, S.E., and Brett, C.E., 1986. Trilobite taphonomy and Middle Devonian  
883 taphofacies. Palaios. 1, 312-327.

884

- 885 Speyer, S.E., and Brett, C.E., 1988. Taphofacies models for epeiric sea environments:  
886 Middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 63,  
887 222-262.
- 888
- 889 Urbaneck, A., 1993. Biotic crisis in the history of the Upper Silurian graptolites: A  
890 palaeobiologic model. *Historical Biology*. 7, 29-50.
- 891
- 892 Van Iten, H., 1991. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid  
893 schott. *Palaeontology*. 34, 939-954.
- 894
- 895 Van Iten, H., Tollerton JR, V.P., Ver Straeten, C.A., Leme, J.M., Simões, M.G., and  
896 Rodrigues, S.C., 2013. Life mode of *in situ Conularia* in a Middle Devonian epibole.  
897 *Palaeontology*. 57, 29-48.
- 898
- 899 Zabini, C., and Bosetti, E.P., 2011. Paleoambientes revelados: lingulídeos como  
900 paleoindicadores em mares paleozóicos. In: Carvalho, I.S., Srivastava, N.K.,  
901 Strohschoen Jr., O., Lana, C.C. (Eds.), *Cenários da Vida*, Editora Interciência, pp. 289-  
902 299.
- 903
- 904 Zabini, C., Bosetti, E. P., and Holz, M., 2010. Taphonomy and taphofacies analysis of  
905 lingulid brachiopods from Devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil.  
906 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 292, 44-56.
- 907
- 908 Zabini, C., Holz, M., Bosetti, E.P., Matsumura, W.M.K., and Horodyski, R.S., 2012a.  
909 Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: A Devonian

910 (Pragian/Eifelian) example of the Paraná Basin, Brazil. Journal of South American  
911 Earth Sciences. 33, 8-20.

912

913 Zabini, C., Schiffbauer, J.D., Xiao, S., and Kowalewski, M., 2012b. Biomineralization,  
914 taphonomy, and diagenesis of Paleozoic lingulide brachiopod shells preserved in  
915 silicified mudstone concretions. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.  
916 326-328, 118-127.

917

918 **Table 1** - Vertical distribution of the Tibagi-Ventania section fossil, and the taphonomic  
919 features observation. Skeletal types, B = Bivalve, U = Univalve, M = Multielement, T =  
920 Flexivel thecae.

921

922 **Table 2** - Vertical distribution of the Barreiro section fossil, and the taphonomic  
923 features observation. Skeletal types, B = Bivalve, U = Univalve, M = Multielement, T =  
924 Flexivel thecae.

925

926 **Table 3** - Vertical distribution of the Alto do Amparo section fossil, and the taphonomic  
927 features observation. Skeletal types, B = Bivalve, U = Univalve, M = Multielement.

928

929 **Table 4** - Vertical distribution of the Tibagi - Telêmaco Borba section fossil, and the  
930 taphonomic features observation. Skeletal types, B = Bivalve, U = Univalve, M =  
931 Multielement.

932

933 **Figure 1** – (A) Location map of the Paraná Basin in the south-american territory and (b)  
934 chronostratigraphic location of the Paraná Supersequence during the Devonian in the  
935 Paraná Basin, Brazil (modified from Milani et al., 1998, 2007).

936

937 **Figure 2** – Litostratigraphic framework and Sequence Stratigraphy recognized only in  
938 surface in the study region at the Apucarana sub-Basin, Paraná Basin (information from  
939 Bergamaschi, 1999; Bergamaschi and Pereira, 2001; Grahn et al., 2013).

940

941 **Figure 3** – (A) Location map of the Devonian beds in the study area and (B) of Tibagi  
942 municipality in Paraná State.

943

944 **Figure 4** – Location map of the surface stratigraphic sections studied in the Paraná state  
945 (A) and Tibagi municipality (B).

946

947 **Figure 5** – Lower portion of the Tibagi-Telêmaco Borba column section (after  
948 Bergamaschi, 1999).

949

950 **Figure 6** – Upper portion of the Tibagi-Telêmaco Borba column section (after  
951 Bergamaschi, 1999).

952

953 **Figure 7** – Tibagi-Alto do Amparo column section (from Bosetti and Horodyski, 2008).

954

955 **Figure 8** – Tibagi-Ventania column section.

956

957 **Figure 9** – Barreiro column section (from Horodyski et al., 2013).

958

959 **Figure 10** – Biostratigraphy for the entire Devonian fauna occurring in the Apucarana  
960 sub-Basin, Paraná Basin. Part of the fauna described in this figure is not registered in  
961 the studied sections. However, we chosen to include all species to show that abundance  
962 and diversity is higher in Ponta Grossa Formation, and not only as part of the study here  
963 analysed. The data for the vertical fauna distribution shown here are described in the  
964 bibliographic references of the Material and Methods section.

965

966 **Figure 11** – Taphofacies here recognized, distributed through the bathymetric profile of  
967 Paraná Basin during Devonian.

968

969 **Figure 12** – Taphofacies 3 – Middle to lower shoreface storm-dominated at the  
970 boundary between sequences C and D (base of Sequence D) in the Tibagi-Telêmaco  
971 Borba from Bergamaschi (1999). Note that at the basal portion of the drawn grid the  
972 bioturbation index (BI) is high, and no fossil was found. In the upper portion of the grid,  
973 the BI is low and *in situ* infaunal lingulids are recorded, associated to vertical  
974 ichnofossils, and sometimes *Lingulichnus* isp. with the lingulid preserved at the top of  
975 the structure. This occurrence suggests a post-burial escaping attempt after proximal  
976 tempestites. The ichnofossils drawings in the basal part of the grid do not represent any  
977 particular ichnogenera, only representing the high bioturbation.

978

979 **Figure 13** – Vertically distributed taphofacies in the Devonian depositional sequences  
980 of Paraná Basin. The quantity of taphofacies described in this figure does not inform the  
981 real number of identified taphofacies; which are only symbolically represented.

982

983 **Figure 14** – Fossils recorded in some taphofacies. (A) *Australospirifer iheringi* clusters  
984 in taphofacies 4; (B) bivalve mollusc pavements in taphofacies 6; (C) *Schuchertella*  
985 pavements in taphofacies 2; (D) mixed pavement of bivalve mollusks and brachiopods  
986 of different sizes and densities in taphofacies 5; (E) homalonotid trilobite cephalon-  
987 thorax in taphofacies 5; (F) *Orbiculoides* and *Schuchertella* occurring in taphofacies 6;  
988 (G) complete ophiuroid preserved in taphofacies 5; (H1) infaunal lingulids preserved at  
989 the top of *Lingulichnus* (H2) in taphofacies 3.

**Figure 1**  
[Click here to download high resolution image](#)

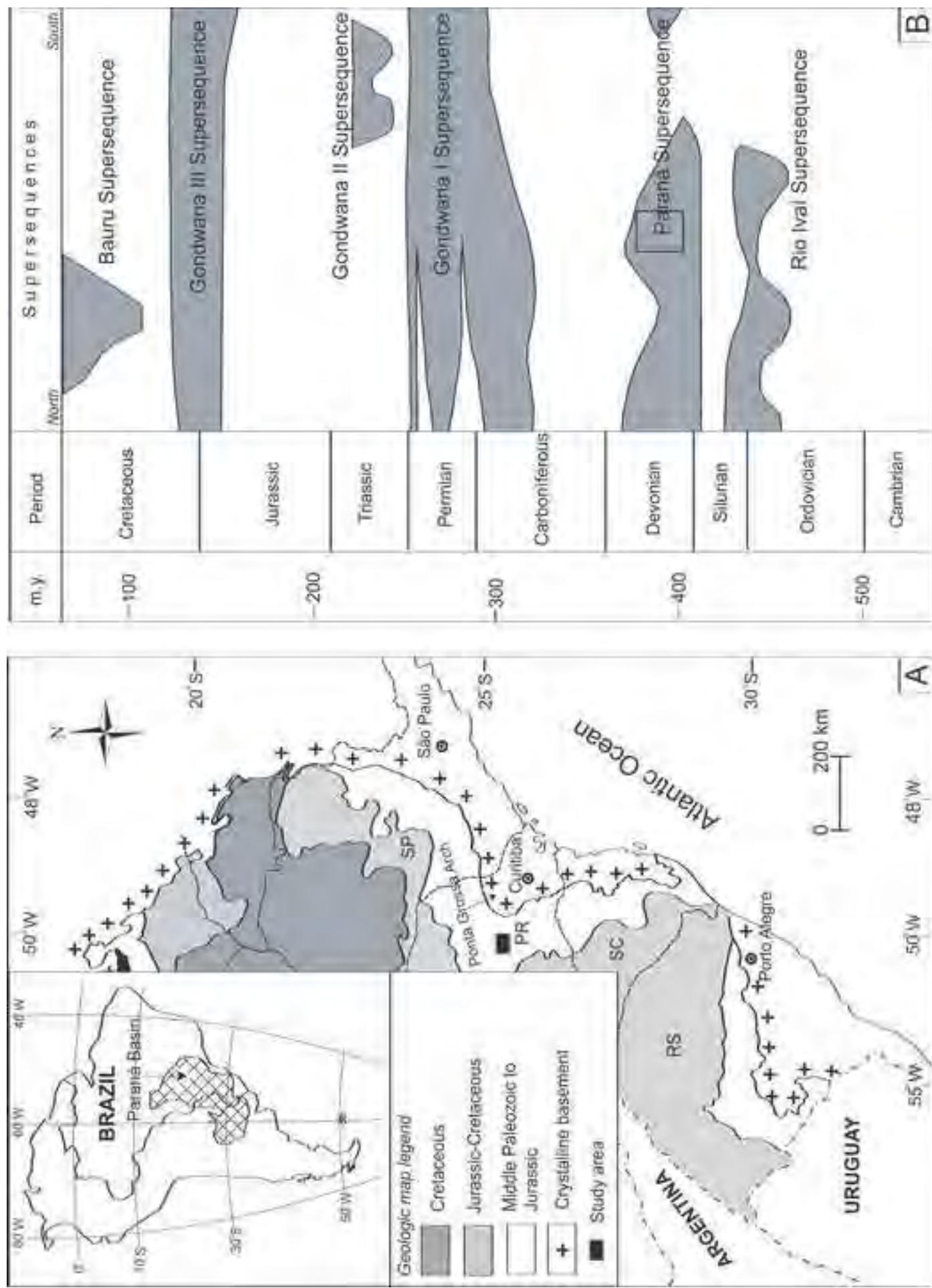
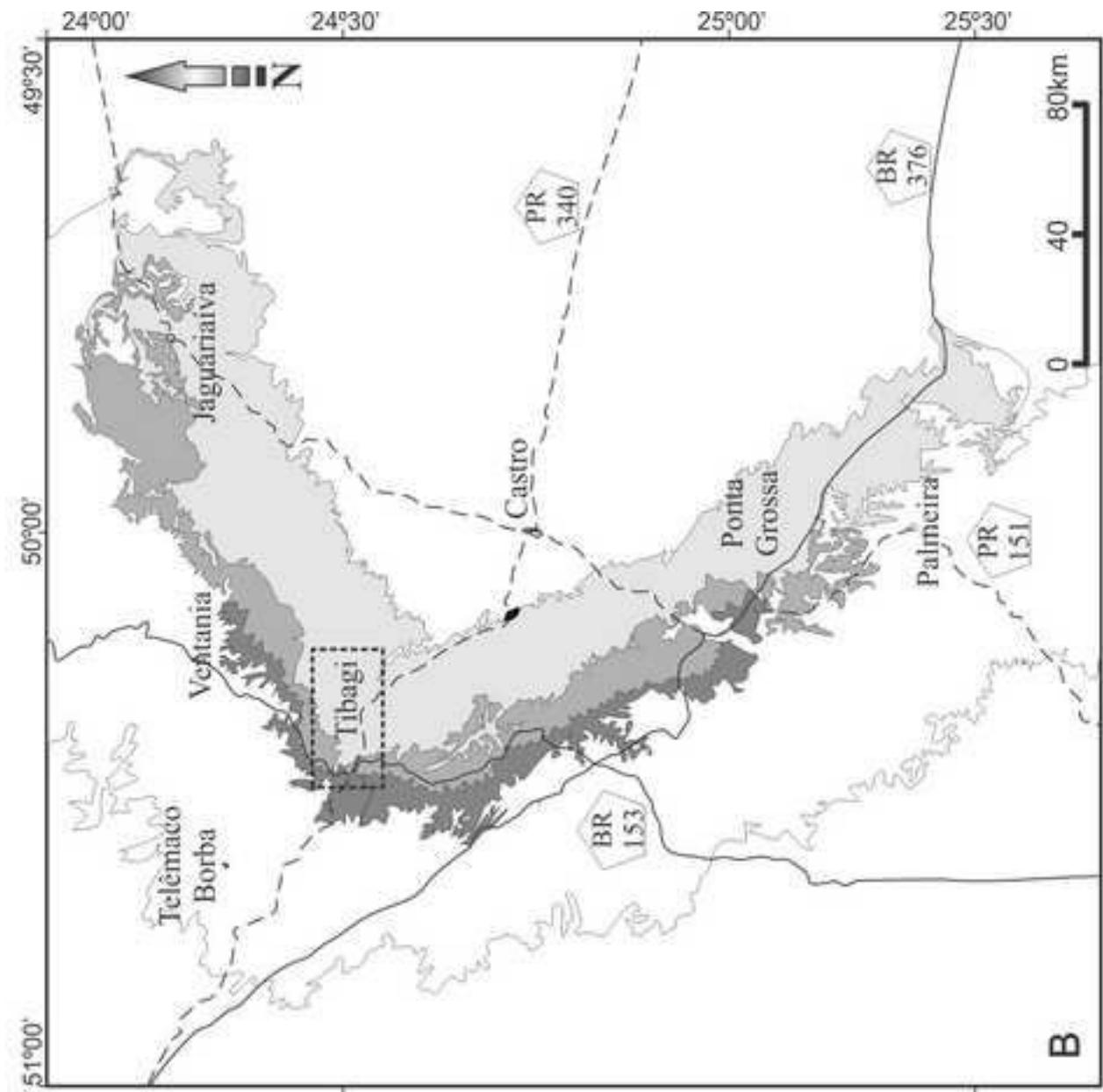
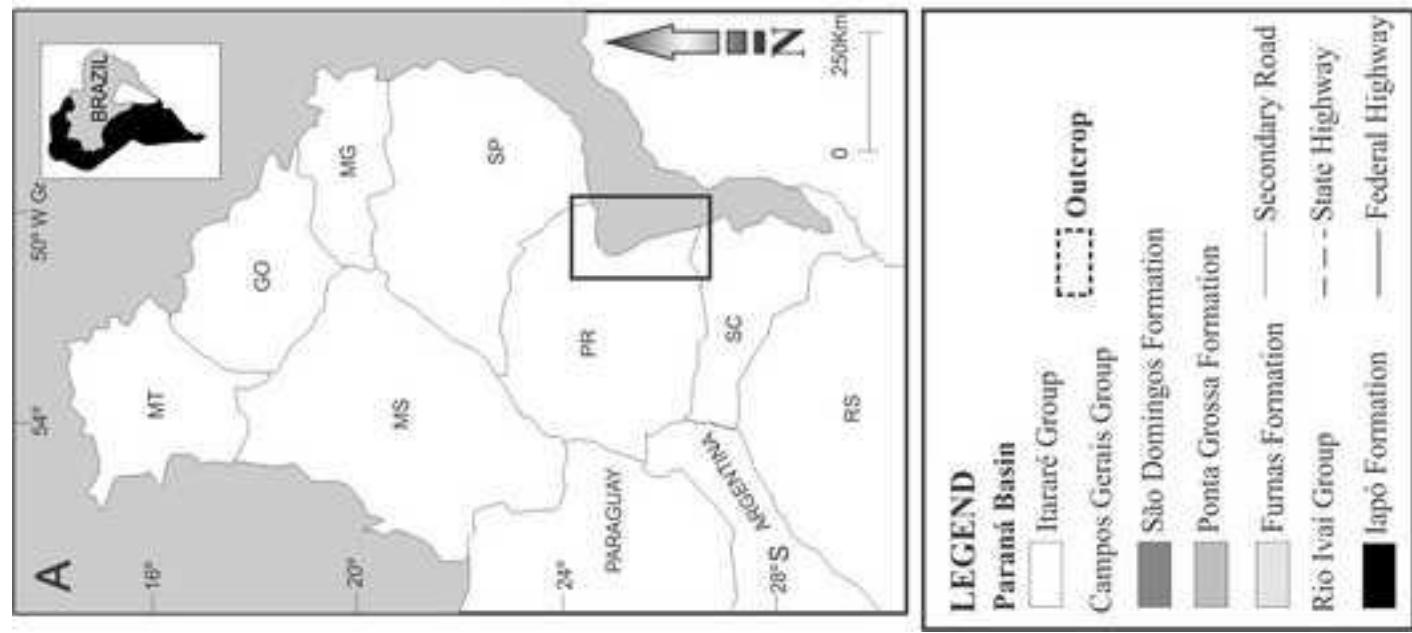


Figure 2

[Click here to download high resolution image](#)

Age	Litoestrati-graphy	Seq.	Seq. Strat
Early Givetian			HST MFS TST
Eifelian	São Domingos Formation	E	HST MFS TST
Emsian	Tibagi Mb ?	D	HST MFS LST HST
Latest Pragian	Ponta Grossa Formation	C	MFS TST
		B	LST HST MFS TST

**Figure 3**  
[Click here to download high resolution image](#)



**Figure 4**  
[Click here to download high resolution image](#)

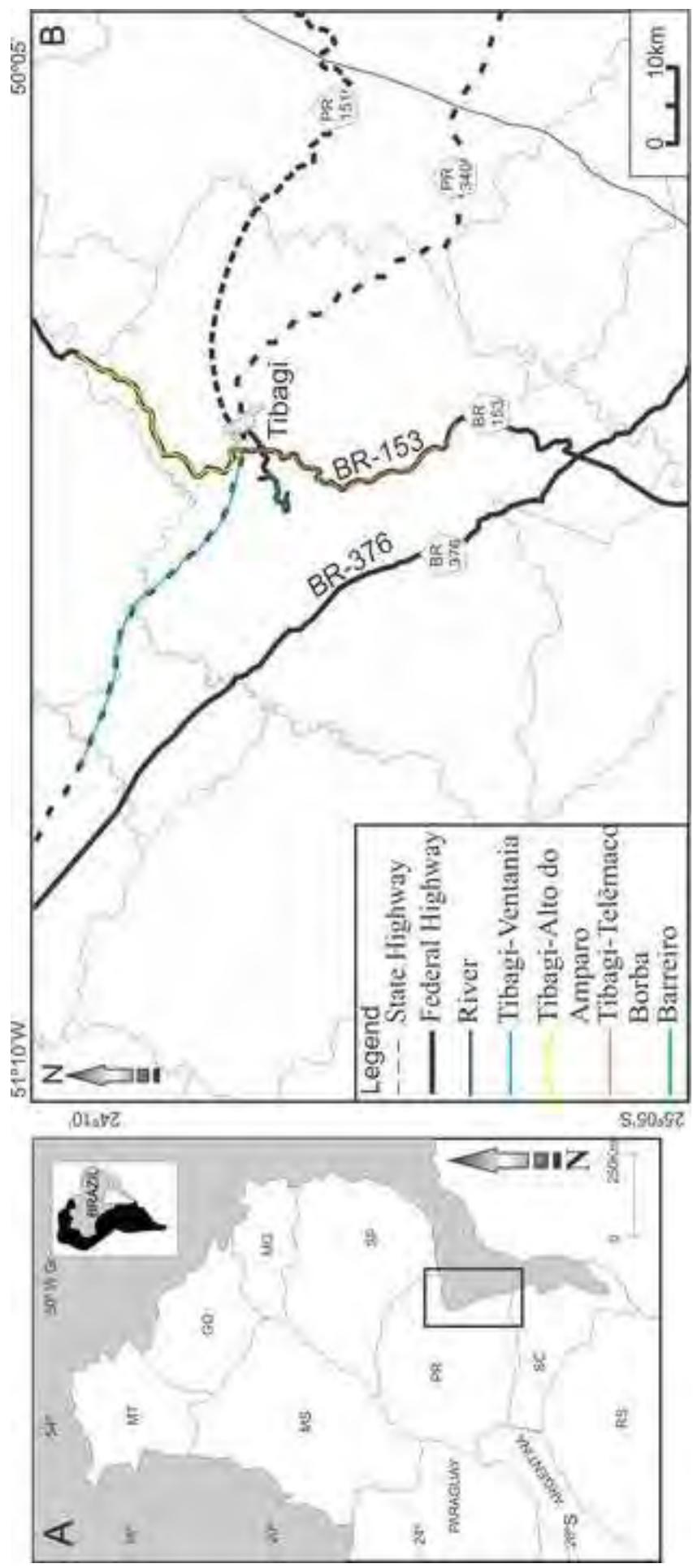


Figure 5

[Click here to download high resolution image](#)

TIBAGI - TELEMACO BORBA SECTION

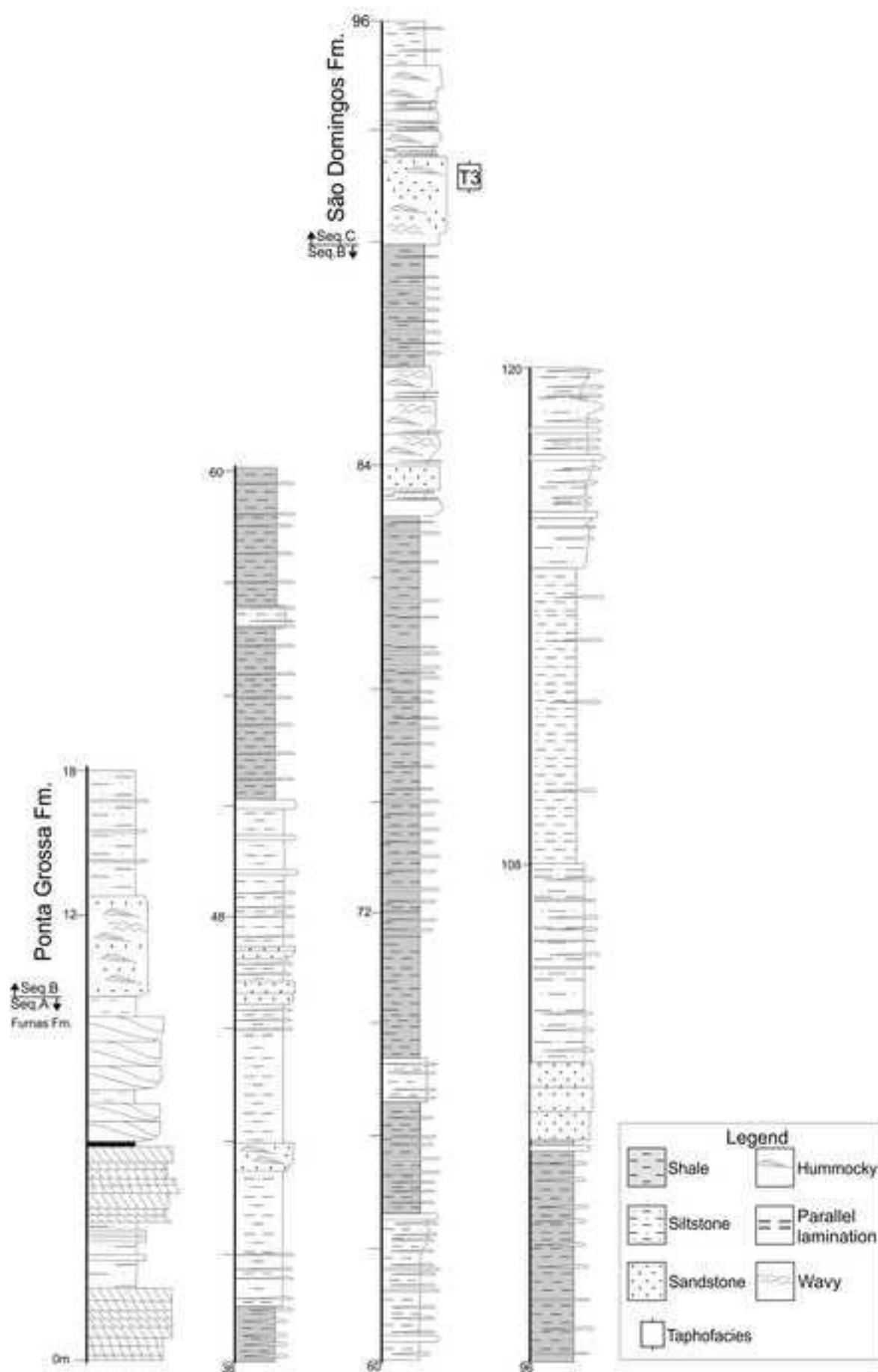


Figure 6

[Click here to download high resolution image](#)

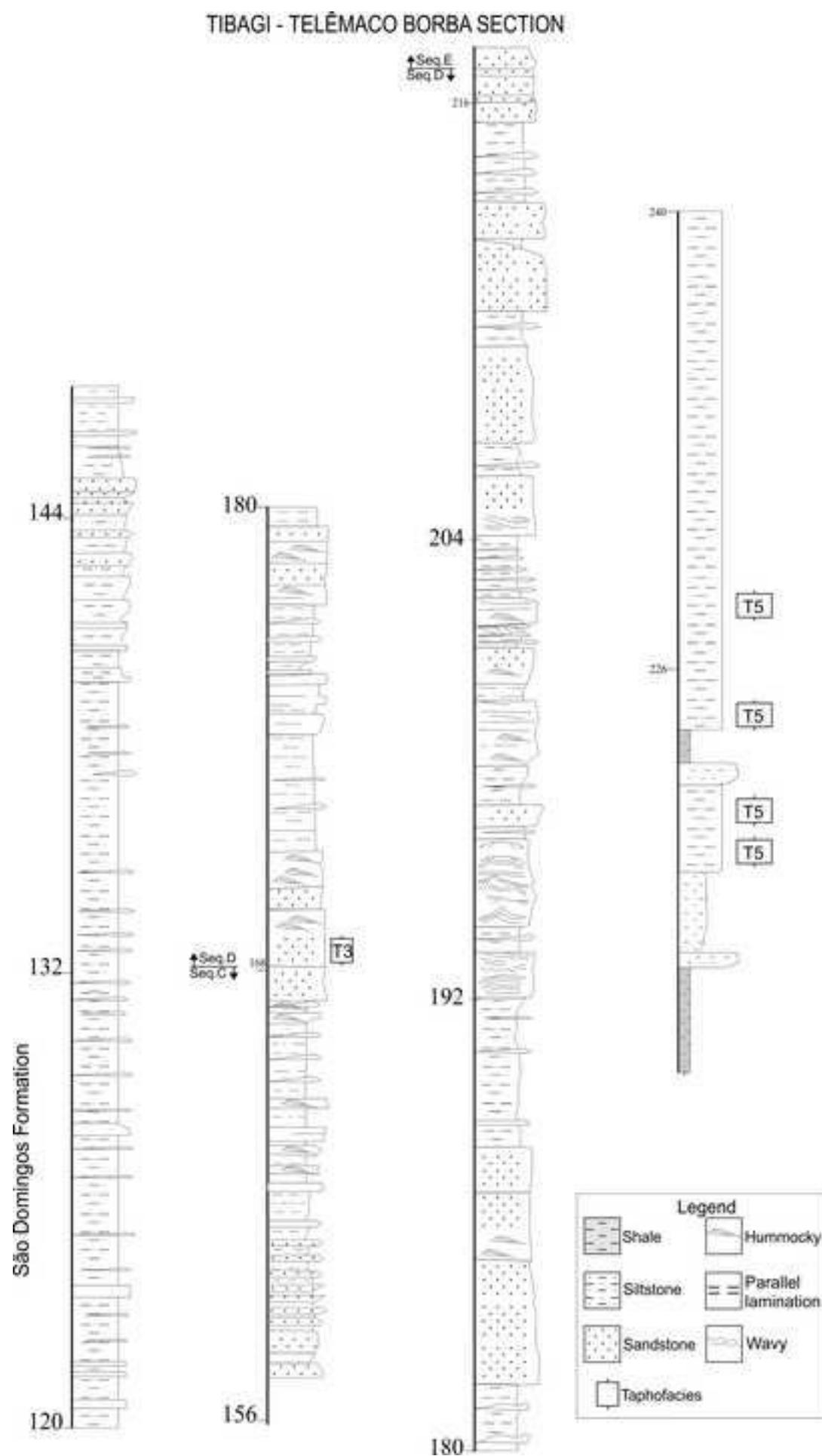


Figure 7

[Click here to download high resolution image](#)

### TIBAGI - ALTO DO AMPARO SECTION

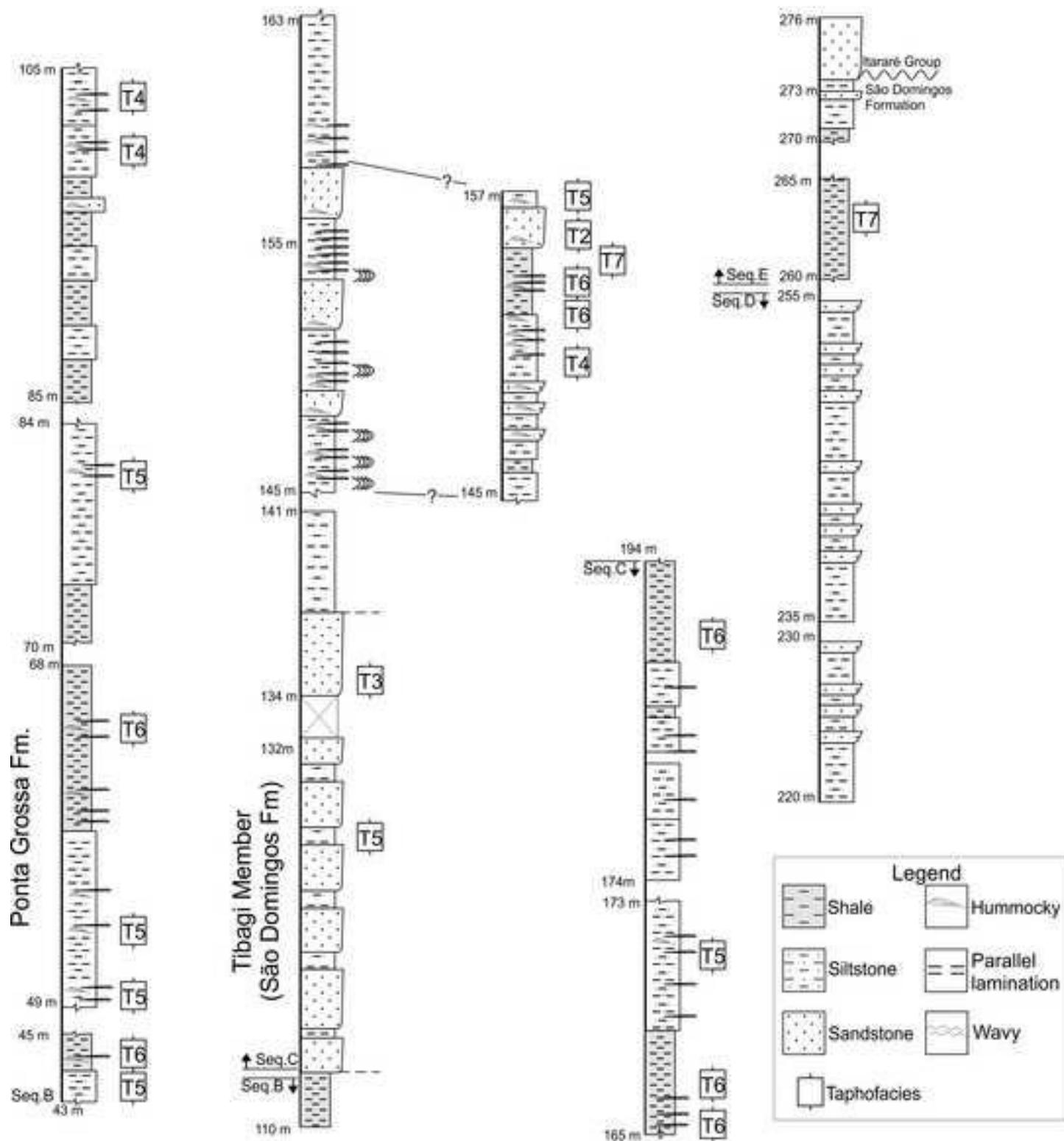
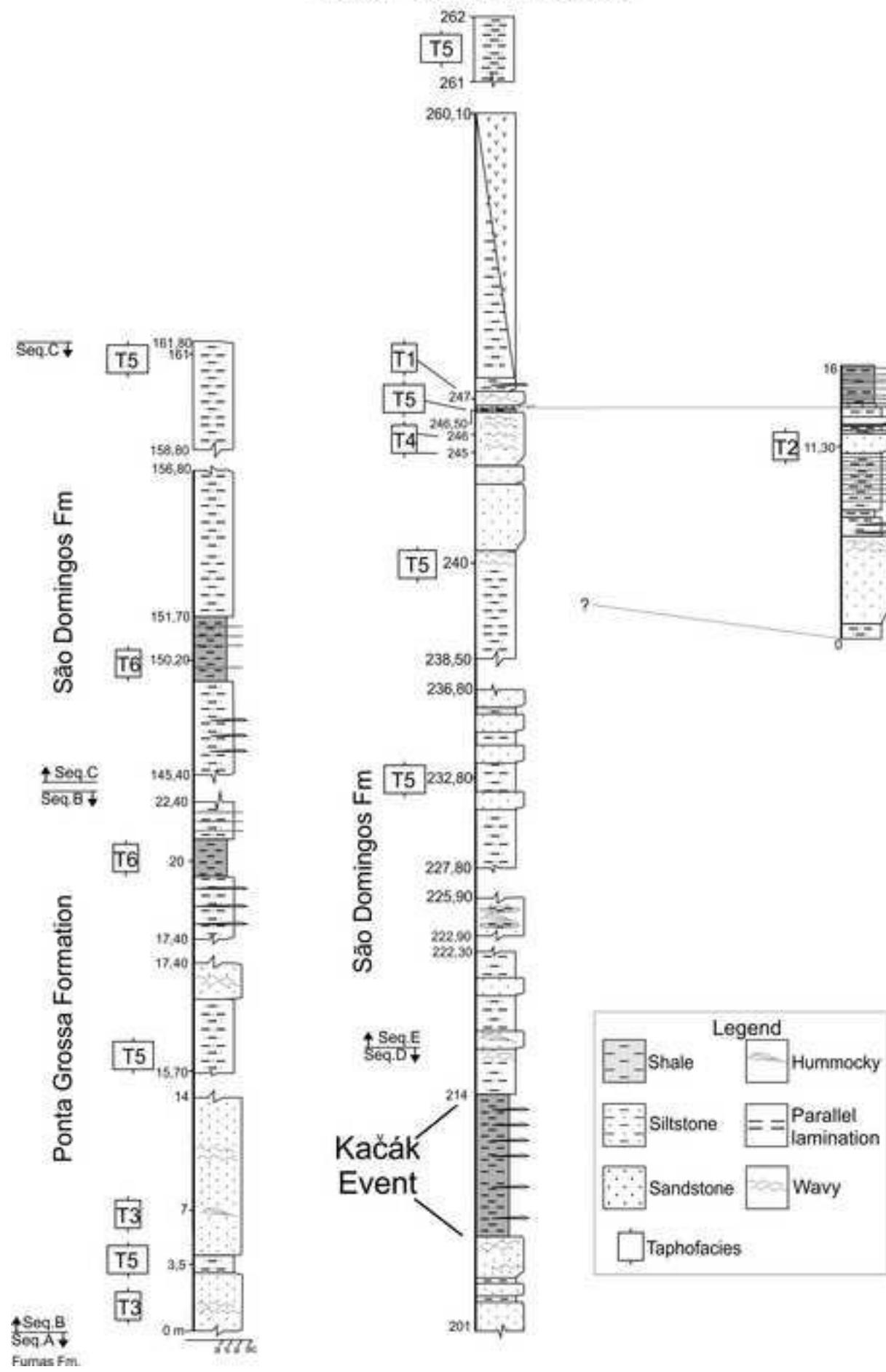


Figure 8

[Click here to download high resolution image](#)

## TIBAGI - VENTANIA SECTION



**Figure 9**

[Click here to download high resolution image](#)

**BARREIRO SECTION**

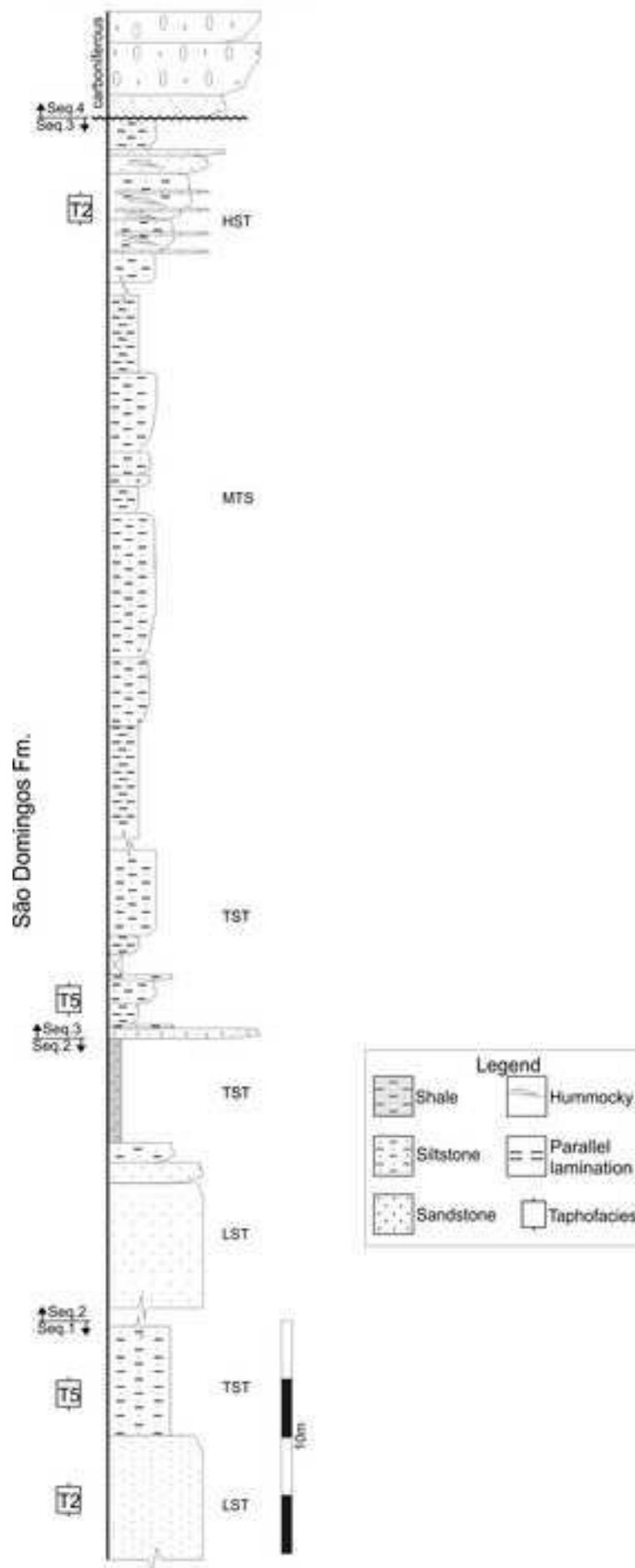


Figure 10

[Click here to download high resolution image](#)

Taxa	Initial	early	late	Ediacan	early
	Praeger	Erman	Erman	Ediacan	Givetian
<i>Cryptonella assimilis</i>					
<i>Mervellia septata</i>					
<i>Coelospira colona</i>					
<i>Australospirifer paranaensis</i>					
<i>A. contractus</i>					
<i>A. taysitanus</i>					
<i>A. itoringi</i>					
<i>Australobryopsis mesembria</i>					
<i>Nobilonites aucklandicus</i>					
<i>S. sulciferi</i>					
<i>Styliolina sp.</i>					
<i>Heterostemna sp.</i>					
<i>Spiriferites zollus</i>					
<i>Myoithes subequalis</i>					
<i>Bucania laticannula</i>					
<i>Phenacites modicus</i>					
<i>Pseudostomaria (?) kayseri</i>					
<i>Platyverra affordycer</i>					
<i>Bellerophon sp.</i>					
<i>Plectinotus fuscidens</i>					
<i>Actinoptena langeri</i>					
<i>Lentideoma austromotica</i>					
<i>Pseudodiploa multifurcata</i>					
<i>Cardiomorpha colossus</i>					
<i>Phymia (?) exosa</i>					
<i>Palaeonello stylus</i>					
<i>Palaeonello magnifica</i>					
<i>Modiolopsis abbreviata</i>					
<i>Modiomorpha scaphula</i>					
<i>Nuculites reedi</i>					
<i>Cyprinoides silicea</i>					
<i>Crenatemes sp. B</i>					
<i>Laudonimphalus multitudinatus</i>					
<i>Meniscornis sp. D</i>					
<i>Ophiocrinus attingens</i>					
<i>Costatocrinus sp.</i>					
<i>Pachytelastus ? sp.</i>					
<i>Paracerasycnites petri</i>					
<i>Austrocaryatis langeri</i>					
<i>Pericalymnia cuspidata</i>					
<i>P. pensata</i>					
<i>P. moneta</i>					
<i>P. parvularis</i>					
<i>P. salisburyi</i>					
<i>Metacryptophorus rotundatus</i>					
<i>Darwiniella gonzagae</i>					
? <i>Gamoneodaspis accola</i>					
<i>Phaeodora brasiliensis</i>					
<i>Acarae lombardi</i>					
<i>Tbcryps parana</i>					
<i>Burrinisteria notata</i>					
<i>B. herzelli</i>					
<i>Spirocoelia</i>					
<i>Lapabites rossiteri</i>					
<i>Calmora signata</i>					
<i>Calmora subtecha</i>					
<i>Calmora rostrifrons</i>					
<i>Psilinites parsonensis</i>					
<i>Spongiculus lagoensis</i>					
<i>Echinasterita portii</i>					
<i>Echinasterita darwini</i>					
<i>Crenatemes amicabilis</i>					
<i>Crenatemes sp. A</i>					
<i>Lingulites megalomeri</i>					
<i>O. bidentatus</i>					
<i>Gigantistina collis</i>					
<i>Tentaculites jacutus</i>					
<i>Orthoceras sp.</i>					
<i>Edmonia boakevedensis</i>					
<i>Edmonia brasiliensis</i>					
<i>Nuculites pacatus</i>					
<i>Nuculites sharpi</i>					
<i>Palaeonello sanctonensis</i>					
<i>Protymia knodi</i>					
<i>A. antarcticus</i>					
<i>Dicydium whitorum</i>					
<i>Australocoelia palmata</i>					
<i>Schuchertella agassizii</i>					
<i>Osticulodes baini</i>					
<i>O. excentrica</i>					
<i>Lingulana sp.</i>					
<i>Crinularia quichua</i>					
<i>Paracrinularia africana</i>					
<i>Tentaculites crinitinus</i>					
<i>Nuculana violator</i>					
<i>M. austriaca</i>					
<i>Pentameria pusilla</i>					
<i>Placocystella africana</i>					
<i>Meniscocrinus sp. C</i>					

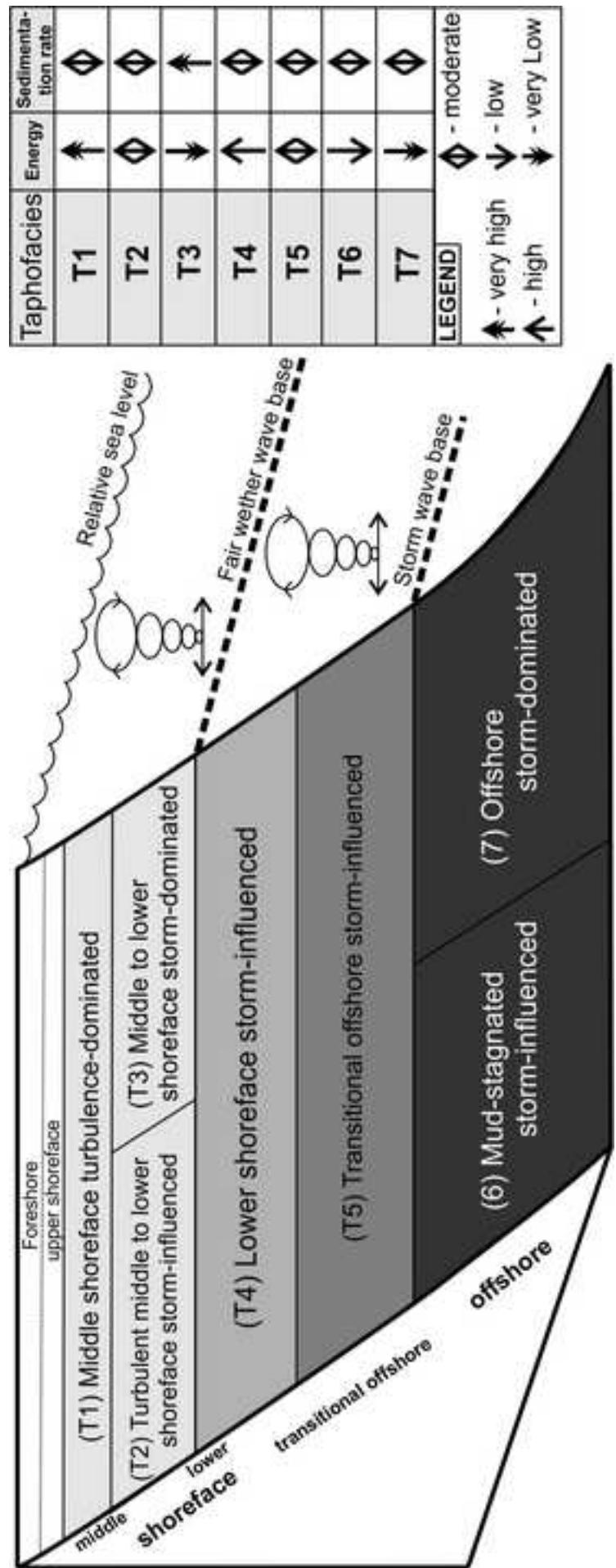


Figure 11  
[Click here to download high resolution image](#)

Figure 12

[Click here to download high resolution image](#)

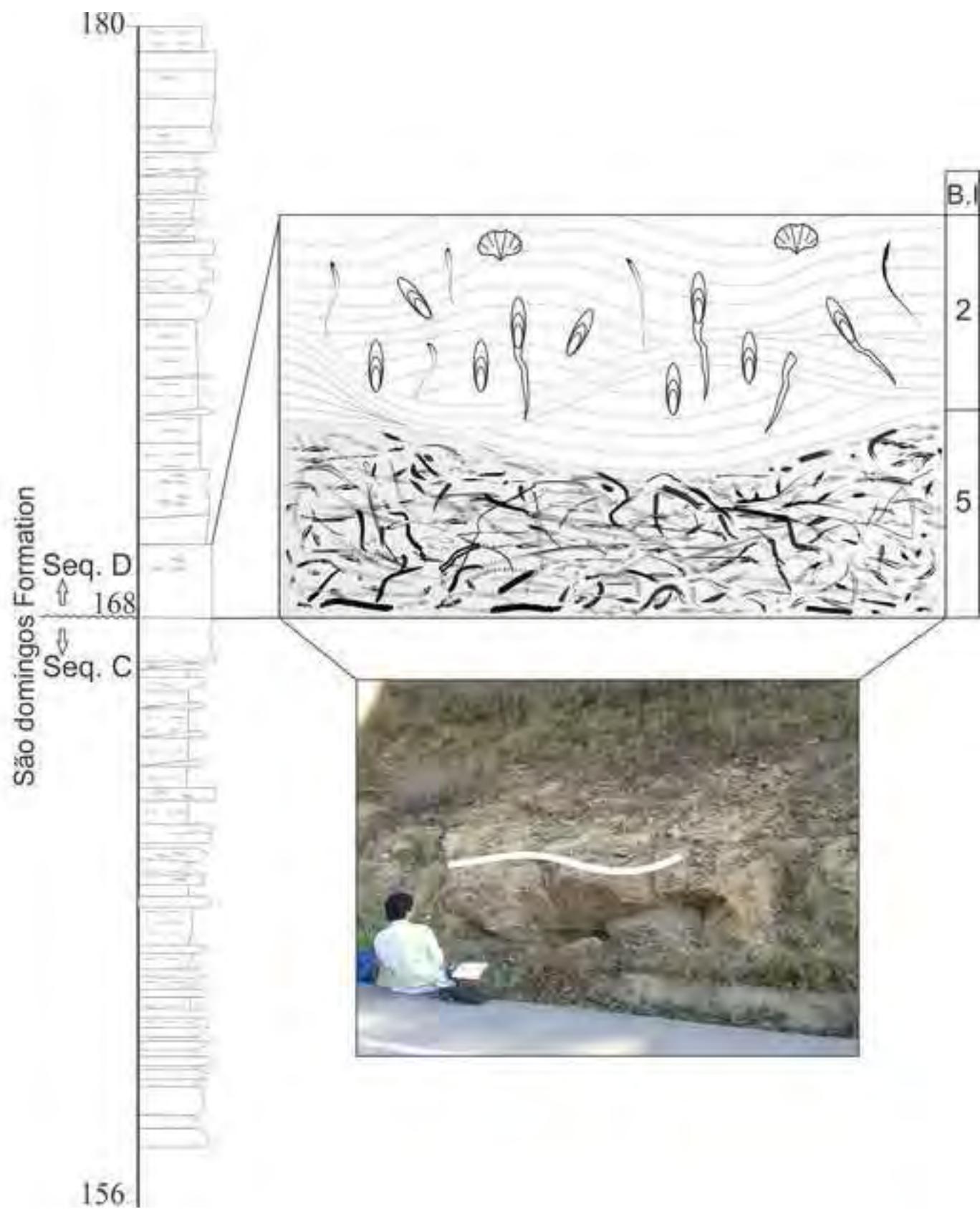
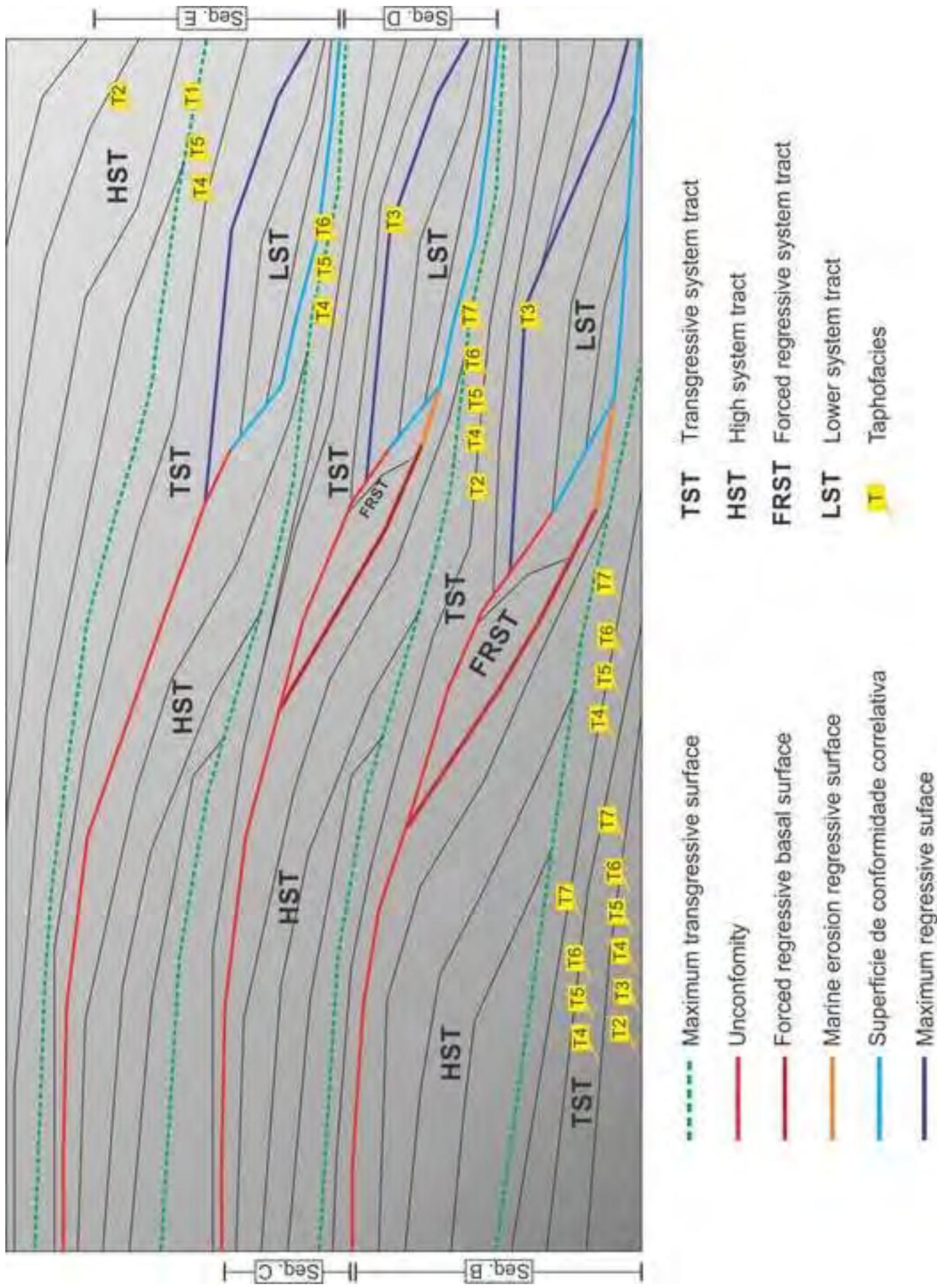


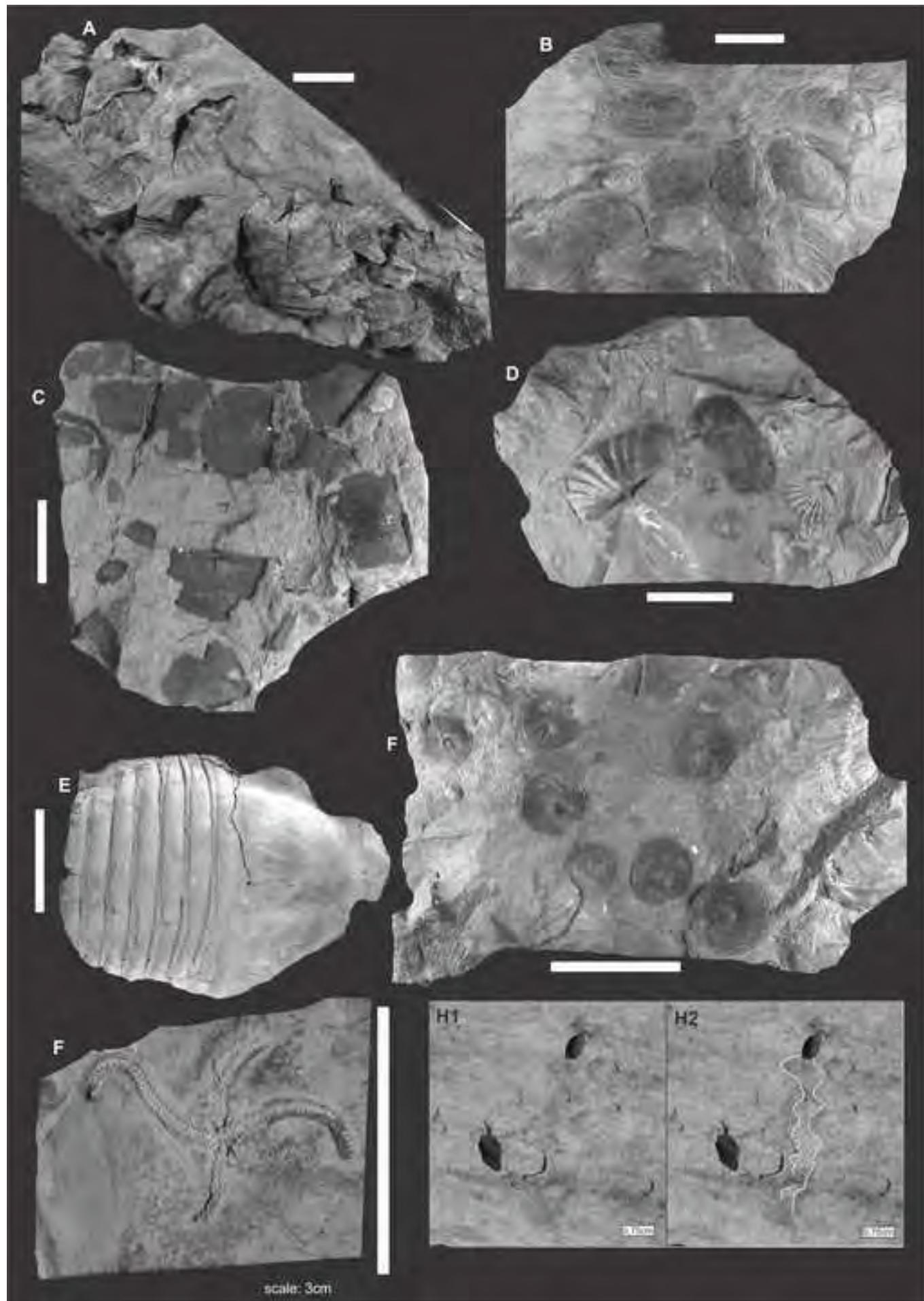
Figure 13

[Click here to download high resolution image](#)



**Figure 14**

[Click here to download high resolution image](#)



**Table 1**

[Click here to download Table: table 1.docx](#)

Tibagi-Ventania Section			
T	Level	Taxa	Taphonomic features
1	247m	-(T) Conulatae	Bioclasts very ripped, disarticulated, flattened and chaotically distributed in the matrix.
2	11,30m	-(B) <i>Schuchertella</i> sp., (B) <i>Australocoelia palmata</i> , (B) Infaunal Lingulids	Bioclasts disarticulated and parallel to the bedding plane. No fragmentation, corrosion, abrasion or bioerosion.
3	1m 7m	-(B) Infaunal Lingulids -(B) Infaunal Lingulids	Entire and articulated bioclasts, vertically positioned in the bedding plane.
4	245m to 246m	- (M) <i>Metacryphaeus australis</i> , (M) <i>Maretocrinus</i> aff. <i>M.</i> sp. C	Trilobites can occur in three distinct taphonomic classes: (a) entire, articulated and extended, parallel to the bedding plane; (b) thorax-pygidium articulated; and (c) isolated cephalon, thorax and pygidia. Crinoid bioclasts occur disarticulated, in the form of isolated columnals or small pluricolumnals.
5	3,5m 15,70m 161m 232,80m 240m 246,50m 261m	-(B) infaunal lingulids - (B) infaunal lingulids, (M) Calmonidae, (M) Ophiuroidea -(B) <i>Orbiculoidea</i> sp.(M) <i>Paulinites paranaensis</i> -(U) <i>Tentaculites</i> sp. - (U)? <i>Ctenoceras</i> - (M) <i>Metacryphaeus australis</i> , (M) <i>Calmonia</i> sp., (M) <i>Maretocrinus</i> aff. <i>M.</i> sp. C, (M) <i>Placocystella africana</i> , (B) <i>Derbyina whitiorum</i> , (B) <i>Australocoelia palmata</i> - (M) <i>Maretocrinus</i> aff. <i>M.</i> sp. C	Bivalve bioclasts are positioned parallel to the bedding plane, occurring a mixing of articulated and disarticulated valves. Univalve skeletons are entire and parallel to the bedding plane. Multielement skeletons: trilobites occur entire or with partial disarticulation (cephalous, thorax or pygidium); ophiuroids occur with partial disarticulation (isolated arms, or connected to the central disc) and parallel to the bedding plane; <i>Placocystella</i> occurs entire and parallel to the bedding plane; Crinoids occur very disarticulated, with only isolated columnals or pluricolumnals. Fragmentation, corrosion, abrasion or bioerosion of any kind are absent.
	20m	- (B) infaunal lingulids (B) <i>Orbiculoidea</i> sp., (B) <i>Lingulepiswagoneri</i> , (B)	Bivalve bioclasts are oriented parallel to the bedding plane. In the association there is a mixing of articulated and disarticulated

6	150,20m	<i>Edmondiasp.</i> -(B) <i>Edmondiasp.</i>	valves. Fragmentation, corrosion, abrasion and bioerosion are absent.
---	---------	---	---

**Table 2**

[Click here to download Table: table 2.docx](#)

Barreiro Section			
T	Level	Taxa	Taphonomic features
2	2,5m	-(B) <i>Australospirifer iheringe</i> , <i>Schuchertella cf. agassizzi</i> , <i>Orbiculoidea</i> sp.	Disarticulated bioclasts, positioned parallel to the bedding plane. No fragmentation, corrosion, abrasion and bioerosion.
6	7,5m 24- 30m	- (B) Infaunal Lingulids -(B) Infaunal Lingulids, <i>Nuculana ? viator</i> , <i>Derbyina whitiorum</i> , <i>Australocoelia palmata</i> , <i>Schuchertella cf. agassizzi</i> , Ostracoda indet., <i>Orbiculoidea baini</i> , <i>O. excentrica</i> , (T) <i>Conularia quichua</i> , <i>Paraconularia ulrichana</i> , (M) <i>Pennaia pauliana</i> . (U) ?Ctenoceras	The bioclasts are positioned parallel to the bedding plane. Articulated and disarticulated bioclasts are mixed in the association. Univalve skeletons are entire and parallel to the bedding plane. Multielement: trilobites occur entire or with partial disarticulation (cephalon, thorax or pygidia); the cnidarians are partially ripped and disarticulated. Fragmentation, corrosion, abrasion or bioerosion are absent from all skeletal types. There is the remarkable presence of <i>Phycosiphonisp</i> .

Table 3

[Click here to download Table: table 3.docx](#)

Tibagi- Alto do Amparo Section			
T	Level	Taxa	Taphonomic features
2	155m	-(U) <i>Tentaculites</i> sp., (B) <i>Orbiculoides</i> sp.	Bivalve bioclasts entire, disarticulated and parallel to the bedding plane. Univalve skeletons entire, chaotically distributed and parallel to the bedding plane. No corrosion, abrasion or bioerosion is present.
3	134m	-(B) Infaunal Lingulids	Entire bioclasts, articulated, and vertically oriented in relation to the bedding plane.
4	104m to 102m 150m	-(B) <i>Australospirifer iheringi</i>  - (B) <i>Australospirifer iheringi</i> , <i>Derbyina withiorun</i> , <i>Schuchertella</i> sp., <i>Australocoelia palmata</i> , <i>Australostrophia mesembria</i> , <i>Orbiculoides</i> sp.; (M) <i>Crinoidea</i> , <i>Echinasterella</i>	Dense pavements of entire and articulated shells, associate to a few disarticulated. Fragmentation, corrosion, abrasion and bioerosion are absent. Crinoids are abundant and occur in the form of large pluricolumnals. <i>Echinasterella</i> is also abundant and complete. <i>Rosselia</i> isp. is present in the lower packet.
5	43m 49m 53m 80m 124m 157m 170m	- (B) infaunal lingulids, <i>Edmondia</i> sp.; (U) <i>Tentaculites</i> sp.  -(B) infaunal lingulids, <i>Orbiculoides</i> sp., <i>Edmondia</i> sp.; (M) <i>Paulinites paranaensis</i>  -(B) infaunal lingulids, <i>Orbiculoides</i> sp., <i>Schuchertella</i> sp., <i>Derbyina withiorun</i> , <i>Edmondia</i> sp., <i>Australospirifer</i> sp.; (M) <i>Paulinites paranaensis</i>  -(B) infaunal lingulids  - (B) <i>Schuchertella</i> sp., (M) <i>Calmonidae</i>  - (B) <i>Orbiculoides</i> sp., <i>Derbyina</i> <i>withiorun</i>  - (B) infaunal lingulids, <i>Orbiculoides</i> sp., <i>Australocoelia</i> <i>palmata</i> , <i>Derbyina withiorun</i> , <i>Edmondia</i> sp.; (M) <i>Calmonidae</i> , <i>Homalonotidae</i> ; (U) <i>Tentaculites</i> sp.	Bivalve bioclasts are oriented parallel to the bedding plane. A mixing of articulated and disarticulated valves occur in the assemblage. Bioerosion is present in some bivalve mollusks. The trilobites occur with partial disarticulation (thorax) and scolecodonts are completely disarticulated. Univalve skeletons are entire, and can occur isolated or clustered, with no preferential orientation. The bioclasts show neither corrosion nor abrasion.
6	45m 65m	- (B) infaunal lingulids, <i>Orbiculoides</i> sp., <i>Derbyina withiorun</i> , <i>Australocoelia palmata</i> , <i>Edmondia</i> sp.; (M) <i>Calmonidae</i> ; (U) <i>Tentaculites</i> sp.  - (B) infaunal lingulids, <i>Orbiculoides</i> sp., <i>Edmondia</i> sp.	Bivalve bioclasts are positioned parallel to the bedding plane. Articulated and disarticulated valves are mixed in the association. At 165m the lingulids are preserved in concretions. <i>Australospirifer</i> brachid are recorded in the 153 m level. Trilobites are very poorly preserved; sometimes occurring totally articulated or partially disarticulated (thorax or pygidium). The univalves occur dispersed, entire and

	152m 153m  165m to 166m  189m	- (B) infaunal lingulids, <i>Orbiculoides</i> sp  - (B) infaunal lingulids, <i>Orbiculoides</i> sp., <i>Schuchertella</i> sp., <i>Edmondia</i> sp., <i>Australospirifer iheringi</i>  - infaunal lingulids  - (B) Infaunal lingulids; (M) <i>Paulinites paranaensis</i>	parallel to the bedding plane. Fragmentation, corrosion, abrasion and bioerosion are absent. Some pebbles and <i>Australospirifer</i> brachids occur in the 153m level. <i>Zoophycus</i> present between 152m and 153m.
7	154m  263m	- (B) <i>Edmondia</i> sp.  - (U) ? <i>Ctenoceras</i>	Bivalves occur dispersed, entire, articulated with the valves closed, and oblique to parallel with the bedding plane. The univalves occur dispersed, entire and with no preferential orientation.

**Table 4**

[Click here to download Table: table 4.docx](#)

Tibagi-Telêmaco Borba Section			
T	Level	Taxa	Taphonomic features
3	90m	-(B) Infaunal Lingulids	Bioclasts entire, articulated and vertically oriented in relation to the bedding plane. Vertical bioturbations, with the remarkable presence of <i>Lingulichnus</i> also occur.
	164m	-(B) Infaunal Lingulids	
5	230m	- (B) infaunal lingulids, <i>Orbiculoides</i> sp., <i>Australocoelia palmata</i> , <i>Australospirifer antarcticus</i>	Bivalve bioclasts are entire and parallel to the bedding plane. Articulated and disarticulated bioclasts occur mixed in the association. Trilobites occur with partial disarticulation (thorax). Univalve bioclasts occur entire, dispersed and with no preferential orientation. The bioclasts show no fragmentation, corrosion or abrasion.
	225m	-(B) <i>Orbiculoides</i> sp., <i>Australocoelia palmata</i> , (U) ?Ctenoceras	
	223m	- (B) <i>Orbiculoides</i> sp., (M) <i>Pennaia pauliana</i>	
	222m	- (B) <i>Orbiculoides</i> sp., (U) <i>Tentaculites</i> sp., ?Ctenoceras	

### **Parte III**

Anexo das cartas de submissão dos artigos.

[Home](#)

<b>Manuscript #</b>	14-021
<b>Current Revision #</b>	0
<b>Submission Date</b>	25th Feb 14 08:14:21
<b>Current Stage</b>	Initial QC Started
<b>Title</b>	MARINE INVERTEBRATE TAPHOFACIES CONTROLLED BY STORM AND WAVE BASE LEVEL (DEVONIAN OF THE APUCARANA SUB-BASIN, PARANÁ BASIN, BRAZIL)
<b>Running Title</b>	MARINE INVERTEBRATE TAPHOFACIES
<b>Manuscript Type</b>	RESEARCH ARTICLE
<b>Special Section</b>	N/A
<b>Corresponding Author</b>	Rodrigo Horodyski (Universidade Federal do Rio Grande do Sul)
<b>Contributing Authors</b>	Elvio Bosetti , Sandro Scheffler , Renato Ghilardi , Roberto Iannuzzi
<b>Associate Editor</b>	Not Assigned
<b>Keywords</b>	taphonomy, latest Pragian to early Givetian, paleoenvironmental reconstitution, malvinokaffric fauna, Gondwana
<b>Ethics statement agreement</b>	Yes
<b>Copyright Release Date</b>	Not Received

## Manuscript Items

1. Author Cover Letter [PDF \(9KB\)](#) [Small PDF \(12KB\)](#) [Source File \(DOCX\) 13KB](#)
2. Merged File containing manuscript text, 7 Figure files and 1 Table file. [PDF \(1153KB\)](#)
  - a. Article File [PDF \(194KB\)](#) [Small PDF \(145KB\)](#) [Source File \(DOCX\) 71KB](#)
  - b. Figure 1 [PDF \(84KB\)](#) [Small PDF \(73KB\)](#) [Source File \(JPG\) 522KB](#)
  - c. Figure 2 [PDF \(115KB\)](#) [Small PDF \(349KB\)](#) [Source File \(JPG\) 288KB](#)
  - d. Figure 3 [PDF \(179KB\)](#) [Small PDF \(492KB\)](#) [Source File \(JPG\) 1081KB](#)
  - e. Figure 4 [PDF \(167KB\)](#) [Small PDF \(138KB\)](#) [Source File \(JPG\) 1779KB](#)
  - f. Figure 5 [PDF \(135KB\)](#) [Small PDF \(111KB\)](#) [Source File \(JPG\) 1297KB](#)
  - g. Figure 6 [PDF \(113KB\)](#) [Small PDF \(288KB\)](#) [Source File \(JPG\) 300KB](#)
  - h. Figure 7 [PDF \(158KB\)](#) [Small PDF \(494KB\)](#) [Source File \(JPG\) 478KB](#)
  - i. Table 1 [PDF \(14KB\)](#) [Small PDF \(30KB\)](#) [Source File \(DOCX\) 15KB](#)

## Manuscript Tasks

[Send Manuscript Correspondence](#)

[Check Status](#)

For assistance, please contact the editorial office. E-mail: [PALAIOS](#)  
[Allen Press, Inc.](#). Copyright © [AllenTrack](#) by Allen Press, Inc.



Rodrigo Geo &lt;rodrigo.geo@gmail.com&gt;

---

## Acknowledgement of receipt of your submitted article

1 mensagem

**Palaeo-3** <palaeo-eo@elsevier.com>

Para: rshorodyski@gmail.com, rodrigo.geo@gmail.com

24 de fevereiro de 2014 17:38

Dear Dr. Horodyski,

Your submission entitled "CHARACTERISTICS OF LOWER-MIDDLE DEVONIAN STORM DEPOSITS OF SOUTHERN GONDWANA (PARANÁ STATE, BRAZIL)" has been received by Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.

Your paper will be considered as belonging to the category Research Paper. Please contact us if this is not correct.

Please note that submission of an article is understood to imply that the article is original and is not being considered for publication elsewhere. Submission also implies that all authors have approved the paper for release and are in agreement with its content.

Your manuscript will be given a reference number in due course.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

Elsevier Editorial System  
Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

**ANEXO I**

Título da Dissertação/Tese:

**"ANÁLISE TAFONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA E PALEOAMBIENTAL DOS INVERTEBRADOS MARINHOS DA REGIÃO DE TIBAGI –PR) DEVONIANO INFERIOR E MÉDIO DA BACIA DO PARANÁ"**

Área de Concentração: Paleontologia

Autora: RODRIGO SCALISE HORODYSKI

Orientador: Prof. Dr. Roberto Iannuzzi

Examinador: Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi

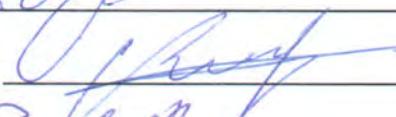
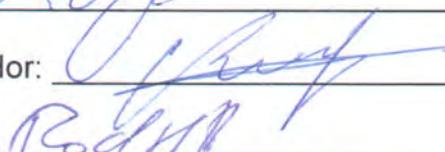
Data: 25/03/2014

Conceito:

A

PARECER:

- A apresentação deixa a desejar com apresentação  
de 3 trabalhos científicos que relatam de forma  
análoga e real o trabalho desenvolvido pelo autor.  
- O trabalho apresenta pequenos faltas de culto,  
que não desvirtuam a integridade da qualidade  
expositiva do trabalho.

Assinatura:	
Data:	21/3/2014
Ciente do Orientador:	
Ciente do Aluno:	

**ANEXO I**

Título da Dissertação/Tese:

**"ANÁLISE TAFONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA E PALEOAMBIENTAL DOS INVERTEBRADOS MARINHOS DA REGIÃO DE TIBAGI –PR) DEVONIANO INFERIOR E MÉDIO DA BACIA DO PARANÁ"**

Área de Concentração: Paleontologia

Autora: RODRIGO SCALISE HORODYSKI

Orientador: Prof. Dr. Roberto Iannuzzi

Examinador: Prof. Dr. Antonio Carlos Sequeira Fernandes

Data:

21/03/14

Conceito:

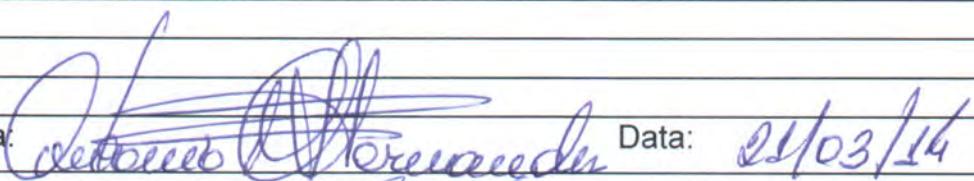
A (Excedente)

PARECER:

Trabalho escrito bem executado que demonstra a capacidade do candidato de desenvolver projetos de grande envergadura envolvendo atividades de campo, observações仔细 e descrições detalhadas das áreas em estudo. A Tese apresenta-se bem elaborada, tendo o candidato atingido os objetivos propostos, resultando nela três artigos, sendo um já publicado, que representam interligações de grande importância científica. O tópico, abrangente, poderia ter sido mais específico, levantando-se os "Tafofósies da região..." e o aspecto geral não definido no texto. Boas

Observações, acréscimos, etc) afazem o  
reconhecimento geral dado à Tese, seja elabora-  
ção e trabalhos executados que sejam  
apropriados a indicação do grau de  
doutor ao candidato.

Assinatura:

 Data: 21/03/14

Ciente do Orientador:



Ciente do Aluno:



**ANEXO I**

Título da Dissertação/Tese:

**"ANÁLISE TAFONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA E PALEOAMBIENTAL DOS  
INVERTEBRADOS MARINHOS DA REGIÃO DE TIBAGI –PR) DEVONIANO  
INFERIOR E MÉDIO DA BACIA DO PARANÁ"**

Área de Concentração: Paleontologia

Autora: **RODRIGO SCALISE HORODYSKI**

Orientador: Prof. Dr. Roberto Iannuzzi

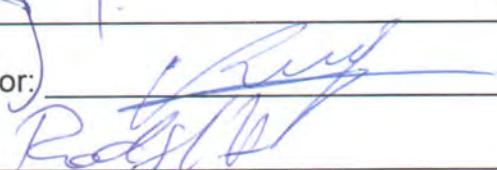
Examinadora: Profa. Dra. Renata Guimarães Netto

Data: 21/03/2014

Conceito: A

PARECER:

Em anexo.

Assinatura:	Data: 21/03/2014
Ciente do Orientador:	
Ciente do Aluno:	

## PARECER DE AVALIAÇÃO DE TESE DE DOUTORADO

**Tese:** Análise tafonômica, bioestratigráfica e paleoambiental dos invertebrados marinhos da região de Tibagi – PR (Devoniano inferior e médio da bacia do Paraná)

**Autor:** Rodrigo Scalise Horodyski

**Programa:** Programa de Pós-graduação em Geociências UFRGS

**Avaliador:** Dra. Renata Guimarães Netto – PPGeo UNISINOS

### PARECER GERAL:

A tese aqui avaliada demonstra o forte empenho do aluno durante a realização de seu programa de doutoramento na busca de formação qualificada e no exercício da pesquisa autônoma. Trata-se de trabalho altamente qualificado, com conteúdo sólido bem caracterizado e discutido, onde as hipóteses de trabalho foram testadas dentro dos ditames das ciências históricas e a análise dos dados obtidos durante a pesquisa permitiram interpretações coerentes e bem embasadas, a partir da literatura especializada disponível. A apresentação dos principais resultados e suas respectivas análises na forma de três artigos bem embasados, um dos quais já publicado e os outros dois submetidos a periódicos de ampla abrangência e respeitados nas áreas em que o trabalho se insere atesta não só a qualidade do trabalho realizado, mas a maturidade do doutorando. Por essas razões, entendo que Rodrigo atingiu plenamente os objetivos do doutorado.

### ASPECTOS ESPECÍFICOS:

#### a. Técnicos:

a.1 – Uso do termo *taxa* – desnecessário, pois já existe o equivalente em português: táxons.

a.2 – Uso de regras ortográficas antigas – apesar de não estarem fora de vigência, fica parecendo que o texto foi redigido há alguns anos atrás e não foi revisado. Por exemplo:

- ✓ seqüênciа (p. 13, 39, 40) não possui mais trema no u;
- ✓ Mesozóico (p. 21), amonóide (p. 29), blastóides, cistóides (p. 34), Paleozóico (p. 38), Paleozóica (p. 39), idéia (p. 47) não possuem mais acento no ditongo aberto

a.3 – Erros de digitação, falta/sobra de palavras e espaços, vírgulas desnecessárias após citações, acentos gráficos obsoletos, variação no tamanho da fonte, frases sem sentido – sugerem que a revisão final não foi tão cuidadosa quanto se espera de um trabalho que é o passaporte para o título de doutor, em especial num texto tão bem escrito. Exemplo de frases sem sentido:

- ✓ As justificativas para isso têm várias razões. (p. 24)
- ✓ Esta formação é bastante fossilífera, mas em comparação com a formação subjacente, é muito menor. (p. 29)
- ✓ Wavy of micro-hummocky structures are present. (p. 10 artigo 3)

a.4 – Uso do termo *habitat* – o termo correto em português é hábitat.



✓ Holz & Simões, 2004 (p. 32)

a.10 – O inglês do segundo artigo precisa ser ainda melhorado. É possível que o manuscrito, se recomendado para publicação, venha com a aceitação final condicionada a uma revisão consistente do inglês no que tange ao uso de palavras mais técnicas e de estilo mais aguçado. Pode acontecer também de os revisores ficarem limitados na apreciação dos manuscritos em função do estilo redacional adotado, que segue mais o inglês coloquial, ou de produção textual mais simples.

a.11 – Uso de bioturbations nos artigos – bioturbation é uma palavra que não aceita plural.

a.12 – A qualidade das ilustrações na tese em si está muito aquém daquilo que seria esperado. Mesmo que a tese seja em formato de artigos e que os mesmos contenham as ilustrações que os compõem, estas vieram com uma resolução de impressão baixa e as imagens, em sua maioria, em preto e branco. Poderia ter sido agregado material ilustrativo dos fósseis e icnofósseis mais farto e com fotos de maior tamanho, para facilitar a visualização do que está dito no texto. Senti muita falta de fotos das rochas descritas nas tafofácies. Sem fotos, o leitor tem que confiar que as estruturas sedimentares descritas estão corretas e que os tipos de acúmulos são aqueles como relatados pelo autor.

**b. Científicos:**

b.1 – ... folhelhos [...], argilitos maciços ou **laminados** e siltitos, intercalados por pacotes arenosos ou lentes de areia, **com wavy ou estruturas do tipo hummocky**. (p. 28) – Há várias questões aqui.

- ✓ O que quis dizer com argilitos laminados? Se quis dizer que tem aspecto laminado = folhelhos. Se usou **laminado** com o sentido de laminação, argilitos se depositam por decantação e laminações são feições de processos trativos. Rever!
- ✓ Quem possui **wavy** ou “estruturas do tipo **hummocky**”, os pacotes ou lentes arenosas ou os argilitos e siltitos? Se os arenitos, OK. Mas cuidado! **Wavy** é um tipo de acamadamento, portanto a denominação correta é acamadamento **wavy** (ou onulado, em português). E “estruturas sedimentares do tipo **hummocky**” podem ser qualquer coisa que tenha concavidade ou convexidade como as de uma rede de dormir. Já a estrutura **sedimentar** é expressa pelo termo estratificação cruzada **hummocky**. Na p. 29, acamadamento **wavy** é usado de forma correta, mas “estruturas sedimentares do tipo **hummocky**”, está incorreto, assim como nas p. 41 e 42, nesta última mencionada apenas como “estrutura **hummocky**”. Na p. 50, por fim, é utilizada corretamente a terminologia estratificação cruzada **hummocky**.

b.2 – Na consideração final # 8 é dito que os dados do trabalho remetem ao entendimento que “a ação de ondas normais, de correntes e de ondas de tempestades foi responsável pela geração de grande parte do registro fóssil”. Bom, geração do registro fóssil significa geração dos acúmulos fossilíferos? Se sim, OK, mas, nesse caso seria uma assinatura indireta da ação desses processos deposicionais em ambientes onde os depósitos por eles gerados

trabalho de cunho essencialmente sedimentológico e estratigráfico. Contudo, não é do que se trata. Taofácies deveria aparecer em algum lugar do título. Além disso, a bacia do Paraná, e em especial seu depocentro no Devoniano, não se localizam exatamente no Gondwana sul, e sim na porção oeste do Gondwana.

b.8 – A taofacies 7, apresentada e discutida no terceiro artigo, é interpretada como *offshore* dominado por tormentas. Por definição, o *offshore* é a zona da plataforma onde o fundo não é mais afetado pela ação das ondas, mesmo as de tempestades. Então como justifica um *offshore* dominados por ondas de tempestades?

b.9 – Na taofacies 2, terceiro artigo, está dito que ocorrem wavy bedding ou HCS e, ao final, diz que a taofacies ocorre no LST na sequência 1 da seção de Barreiro. Ação de ondas como processo para gerar acúmulo fossilífero seriam esperadas no TST ou no HST (como assumido para essa taofacies nas outras sessões), mas não no LST. Como explica isso?

b.10 – Na interpretação da taofacies 3 no terceiro artigo, ao final (p. 10), é dito que a presença de bioturbação vertical e de *Lingulichnus* isp. indicaria uma tentativa da infauna em escapar da suposta turbulência que é assumida para a zona onde essa taofacies se forma. Por que seria uma tentativa de escape? Por que não podem estar em seus habitats e estar refletindo seus nichos ecológicos?

b.11 – Artigo 3, taofacies 4: "Vertical and horizontal bioturbation occur associated." Associadas com que? Entre si? Com outros fósseis?

b.12 – Artigo 3, taofacies 6: há uma interpretação de que a ação de ondas de tempestade no *offshore* é atestada pela presença de discretas lentes arenosas com seixos e habitantes de zonas rasas. Na verdade, essas feições atestam que houve ação de tormentas, mas não que as mesmas impactaram diretamente o *offshore*: elas são reflexo do impacto das ondas de tempestade no *shoreface* inferior. Lembra que no *offshore*, por definição, não há ação de ondas de nenhum tipo junto ao fundo.

b.13 – Artigo 3, conclusões (p. 21, linhas 518-19): "The data presented here indicate the fair-weather waves, currents and storm waves were the main responsible for a large part of the fossil preservation." Responsável pela **preservação** dos fósseis ou pelo seu **acúmulo**?

#### COMENTÁRIO FINAL

Feita minha avaliação, parabenizo ao doutorando e ao orientador pelo trabalho realizado, o qual certamente configurará uma excelente contribuição para a paleontologia brasileira.



Renata G. Netto  
Porto Alegre, 21/03/2014

