



Caio Bittencourt Guedes

**TAXONOMIA E TAFONOMIA DE CONULARÍDEOS (CNIDARIA) DO
DEVONIANO DA BORDA NOROESTE DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL**

**Trabalho Final de Curso
(Geologia)**

UFRJ
Rio de Janeiro
2022



UFRJ

Caio Bittencourt Guedes

**TAXONOMIA E TAFONOMIA DE CONULARIÍDEOS (CNIDARIA) DO
DEVONIANO DA BORDA NOROESTE DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL**

Trabalho Final de Curso de Graduação em Geologia do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), apresentado como requisito necessário para obtenção do grau de Geólogo.

Orientadores:

Prof. Dra. Kátia Leite Mansur

Prof. Dr. Sandro Marcelo Scheffler

Rio de Janeiro

Dezembro de 2022

GUEDES, Caio Bittencourt

**TAXONOMIA E TAFONOMIA DE CONULARÍDEOS
(CNIDARIA) DO DEVONIANO DA BORDA NOROESTE
DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL / Caio Bittencourt Guedes**

- - Rio de Janeiro: UFRJ / IGeo, 2022. xv, 64 p.

Trabalho de conclusão de curso (graduação) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Departamento de Geologia, 2022.

Orientadores: Kátia Leite Mansur; Sandro Marcelo Scheffler.

1. Geologia. 2. IGEO – Trabalho de Conclusão de Curso. I. Kátia Leite Mansur, Sandro Marcelo Scheffler, UFRJ. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Departamento de Geologia. III. Taxonomia e tafonomia de conularídeos (Cnidaria) do Devoniano da borda noroeste da Bacia do Paraná, Brasil

Caio Bittencourt Guedes

**TAXONOMIA E TAFONOMIA DE CONULARIÍDEOS (CNIDARIA) DO
DEVONIANO DA BORDA NOROESTE DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL**

Trabalho Final de Curso de Graduação em Geologia do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, apresentado como requisito necessário para obtenção do grau de Geólogo.

Orientadores:

Dra. Kátia Leite Mansur (UFRJ)

Dr. Sandro Marcelo Scheffler (MN/UFRJ)

Aprovado em: 20/12/2022

Por:

Orientadora: Prof. Dra. Kátia Leite Mansur (UFRJ)

Coorientador: Prof. Dr. Sandro Marcelo Scheffler (MN/UFRJ)

Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho (UFRJ)

Dra. Fernanda Neves Siviero

Dedico este trabalho à minha família, em especial meus pais Adriana Bittencourt e Octavio Guedes, por incentivarem minhas escolhas que levaram à minha felicidade e apoiarem meus estudos. Ao meu irmão, Tito Guedes, pelo companheirismo ao longo de toda minha vida. À minha namorada, Maria Eduarda Verbicario, pelo constante apoio em todos os momentos ao longo de minha graduação. Por fim, aos meus amigos, que me fazem enxergar a vida de forma mais leve e divertida.

Agradecimentos

Aos professores do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, em especial à professora Kátia Leite Mansur, por todos os ensinamentos que contribuíram na minha formação como geólogo e como cidadão.

À Coordenação do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro.

Ao Setor de Paleontologia do Museu de Ciências da Terra do Serviço Geológico do Brasil, através do paleontólogo Dr. Rafael Costa da Silva, que disponibilizou o material de conulariídeos de sua coleção para a realização deste trabalho, além da infraestrutura necessária para análise.

Ao Setor de Paleoinvertebrados do Museu Nacional (UFRJ) pela utilização de seus espécimes neste trabalho, pela utilização de materiais para realizar as análises necessárias e pela infraestrutura cedida.

À Dra. Fernanda Siviero, pela utilização de sua ampla bibliografia e pelos ensinamentos passados acerca desse enigmático grupo de cnidários fósseis.

Aos meus colegas de curso, especialmente Felipe Dib, Jonathan Mattos, Rafael Cappelli, Pedro Alves e Pedro Carvalho, pelas ajudas nos trabalhos de campo, discussões geológicas e trocas de conhecimento e experiências, que foram essenciais para minha formação como geólogo.

Ao meu orientador Prof. Dr. Sandro Marcelo Scheffler, por ter me introduzido na área da paleontologia, pelo constante incentivo à busca do conhecimento e ao crescimento pessoal e profissional e pela enorme contribuição à minha formação acadêmica.

Resumo

Guedes, Caio Bittencourt. **Taxonomia e tafonomia de conulariídeos (Cnidaria) do Devoniano da borda noroeste da Bacia do Paraná, Brasil.** 2022, 64p. Trabalho de Conclusão de Curso (Geologia) – Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

Os conulariídeos (Cnidaria) devonianos da Bacia do Paraná são estudados desde 1913, quando a fauna composta por *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856), *Conularia quichua* Ulrich, 1890 e *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913) foi descrita pela primeira vez. Desde então, foram feitos muitos trabalhos envolvendo a tafonomia, taxonomia e paleobiologia desses conulariídeos. No entanto, a área de estudo esteve restrita à borda leste da bacia. Portanto, há uma falta de estudo de conulariídeos provenientes da borda noroeste da Bacia do Paraná, especialmente do Mato Grosso do Sul, onde não há descrições formais desse grupo. Logo, o objetivo do trabalho foi realizar as primeiras descrições desses organismos provenientes do Devoniano do Mato Grosso do Sul, além da descrição de espécimes provenientes dos estados de Goiás e Mato Grosso, adequando-os aos novos métodos de descrição e identificação taxonômica do grupo e estabelecendo uma padronização dos termos morfológicos em português. Além disso, foi feita uma análise tafonômica básica dos conulariídeos coletados no estado do Mato Grosso do Sul. Os fósseis se encontram depositados nas coleções de paleoinvertebrados do Museu Nacional (UFRJ) e de paleontologia do Museu de Ciências da Terra (CPRM). No total, foram analisados dois exemplares da coleção do Museu de Ciências da Terra e 14 exemplares do Museu Nacional, sendo preparados com o auxílio de sondas odontológicas e pincéis, para análise em estereomicroscópio. Os fósseis coletados no Mato Grosso do Sul provêm dos afloramentos denominados MS14 e MS65 e seguiram um protocolo de controle tafonômico no momento da coleta. Foram descritas as seguintes espécies: *Conularia quichua*, *Paraconularia africana*, *Paraconularia ulrichana*, *?Paraconularia* sp., *Reticulaconularia* sp. nov., e *Reticulaconularia baini*. Portanto, a diversidade da fauna da borda noroeste da bacia é maior que da borda leste, onde não há ocorrência do gênero *Reticulaconularia* e a espécie *Paraconularia ulrichana* ainda carece de confirmação. Além disso, os dados tafonômicos sugerem que os exemplares coletados no afloramento MS14, do Mato Grosso do Sul, constituem registros parautóctones em ambientes de águas rasas, enquanto os coletados no afloramento MS65 constituem registros autóctones a parautóctones em ambientes de águas mais profundas. Por fim, os dados sugerem que a Bacia do Paraná poderia

manter conexões com os mares devonianos da Bolívia, pelo menos nos momentos de aumento do nível do mar, por conta da similaridade da fauna devoniana.

Palavras-chave: Conulariídeos, sistemática, tafonomia.

Abstract

Guedes, Caio Bittencourt. **Taxonomy and taphonomy of conulariids (Cnidaria) from the Northwest border of Paraná Basin, Brazil.** 2022, 64p. Trabalho de Conclusão de Curso (Geologia) – Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

The Devonian conulariids (Cnidaria) from Paraná Basin have been studied since 1913, when the fauna composed of *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856), *Conularia quichua* Ulrich, 1890 and *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913) was first described. Since then, much work has been done involving taphonomy, taxonomy and paleobiology of these conulariids. However, the study area was restricted to the eastern border of the basin. Thus, there is a lack of study of conulariids from the northwest border of Paraná basin, especially in Mato Grosso do Sul, where there is no formal description of these organisms. Therefore, the purpose of the research was to carry out the first morphological descriptions of these organisms from the Devonian of Mato Grosso do Sul, in addition to the descriptions of specimens from the states of Goiás and Mato Grosso, adapting them to the new methods of description and taxonomic identification of the group and establishing a standard model of morphological terms in Portuguese. Moreover, it was performed a basic taphonomic analysis of conulariids collected in the state of Mato Grosso do Sul. The fossils are deposited in paleoinvertebrate collection of the Museu Nacional (UFRJ) and the paleontology collection of the Museu de Ciências da Terra (CPRM). In total, two specimens from the collection of the Museu de Ciências da Terra and 14 specimens from the Museu Nacional were analyzed, being prepared with dental probes and brushes, for analysis under stereomicroscope. Fossils collected in Mato Grosso do Sul come from outcrops named MS14 and MS65 and followed a taphonomic control protocol at the time of collection. The following species have been described: *Conularia quichua*, *Paraconularia africana*, *Paraconularia ulrichana*, *?Paraconularia* sp., *Reticulaconularia* sp. nov., and *Reticulaconularia baini*. Therefore, the conulariid fauna diversity from the northwest border of the basin is greater than in the eastern border, where there is no occurrence of the genus *Reticulaconularia* and the species *Paraconularia ulrichana* still needs confirmations. Furthermore, the taphonomic data suggests that the specimens from MS14 outcrop, from Mato Grosso do Sul, are parautochthonous records in shallow water environments, while those collected at the MS65 outcrop constitute autochthonous to parautochthonous records in deeper water environments. Moreover, the data suggests that the Paraná Basin could have fragile

connections with Devonian seas of Bolivia, at least in some moments of sea level rise, due to the similarity of Devonian fauna.

Keywords: Conulariids, systematic, taphonomy.

Lista de Quadros

Quadro 1 - Procedência das amostras analisadas.....	37
--	-----------

Lista de Figuras

Figura 1 - Domínios paleobiogeográficos no Devoniano Inferior. Fonte: modificado de Dowding e Ebach (2018).....	23
Figura 2 Províncias do Domínio Malvinocáfrico e as ocorrências de conulariídeos no Devoniano das bacias sedimentares brasileiras. Fonte: Leme <i>et al.</i> (2015), modificado de Eldredge e Ormiston (1979).	24
Figura 3 - Caracteres morfológicos da teca dos conulariídeos, seguindo os termos utilizados por Leme (2002, 2006) e Leme <i>et al.</i> (2004).	25
Figura 4- Possíveis trajetórias tafonômicas dos conulariídeos, de acordo com sua classe tafonômica e resolução paleoecológica do registro preservado. Fonte: Rodrigues <i>et al.</i> (2003).	27
Figura 5 - Mapa geológico simplificado da Bacia do Paraná. Fonte: Milani e Ramos (1998).28	
Figura 6 - Distribuição geográfica das rochas devonianas aflorantes na borda leste e noroeste da Bacia do Paraná. Fonte: Scheffler <i>et al.</i> (2020).....	30
Figura 7 - Relações estratigráficas entre as unidades geológicas devonianas das bordas leste e noroeste da Bacia do Paraná. Fonte: Carbonaro e Ghilardi (2016), modificado de Grahm <i>et al.</i> (2013).	32
Figura 8 - Perfil estratigráfico do afloramento "Estância Nhecolândia" (MS14). As setas indicam os níveis onde foram encontrados conulariídeos. Os três espécimes utilizados na presente pesquisa provêm do nível de conulariídeos no topo do perfil.....	34
Figura 9 - Perfil estratigráfico do afloramento "Ribeirão do Monte" (GO-15). Fonte: modificado de Carbonaro <i>et al.</i> (2018).....	35
Figura 10 - A-B Mapa de localização dos afloramentos do estado do Mato Grosso do Sul onde foram encontrados conulariídeos. Fonte: A: adaptado de Grahm <i>et al.</i> (2013); B: adaptado de Scheffler <i>et al.</i> (2020).....	38
Figura 11 - A-C, <i>Conularia quichua</i> , MN12040-I: A, visão geral do espécime com suas duas faces preservadas; B, Cordões contínuos na linha mediana e nodos presentes; C, Cordões arqueados levemente em direção à abertura na linha mediana.....	43
Figura 12 - A-C, <i>Paraconularia africana</i> : A, MN12038-I, espécime muito bem preservado em concreção, com seus cordões alternados na linha mediana e articulação do tipo gótico curvo; B, MN12037-I, sulco da aresta com cordões alternados e entrelaçados; C, MN12044-I, face com cordões grossos, bem espaçados, sem cristas ou nodos, característicos da espécie.....	45

- Figura 13 - A-C, *Paraconularia ulrichana*: A, MCT.I.1993, uma face e sulco da aresta preservados. Articulação do tipo circular curvo ao longo de todo exemplar; B, MN-PRO-2-I, uma face com a estrutura de septo preservada ao longo da linha mediana; C, MN-PRO-3-I, sulco da aresta preservado com cordões alternados e entrelaçados.....46
- Figura 14 - ?*Paraconularia* sp.1, MN12036-I: uma face mal preservada em arenito, com padrão de articulação mais anguloso na base e circular curvo no topo. Poucas feições morfológicas preservadas.47
- Figura 15 - *Reticulaconularia baini*, MCT.I.346: duas faces achatadas com articulação dos cordões do tipo gótico curvo e cristas alinhadas longitudinalmente formando um característico padrão reticulado.49
- Figura 16 - A-C, *Reticulaconularia* sp. nov, MN12043-I: A, Cordões alternados na linha mediana e ornamentados por cristas longas e alinhadas longitudinalmente; B, uma face e um sulco da aresta preservados. Padrão reticulado da teca pelo alinhamento longitudinal das cristas e nodos; C, molde de nodos e cristas pouco espaçados.....50
- Figura 17 - A-C, fragmentos isolados de conulariídeos, com ausência do ápice, abertura e somente uma ou duas faces preservadas.....52
- Figura 18 - A-B, espécimes inflados, completos, preservados em concreções carbonáticas...53

Sumário

1. INTRODUÇÃO	16
2. OBJETIVOS	18
3. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	19
3.1 Afinidade taxonômica	19
3.2 Histórico de pesquisa no Brasil	20
3.3 Domínio Malvinocáfrico	22
3.4 Glossário de termos morfológicos	25
3.5 Classes Tafonômicas	26
4. CONTEXTO GEOLÓGICO	28
4.1 Bacia do Paraná	28
4.2 Devoniano da Bacia do Paraná	29
4.3 Geologia dos afloramentos estudados	32
5. MATERIAIS E MÉTODOS	37
5.1 Procedência do Material	37
5.2 Resgate dos exemplares	39
5.3 Preparação e análise do material	40
6. RESULTADOS	42
6.1 Sistemática Paleontológica	42
6.2 Tafonomia dos conulariídeos do Mato Grosso do Sul	50
6.2.1 AFLORAMENTO MS14	51
6.2.2 AFLORAMENTO MS65	52
7. DISCUSSÕES	54
7.1 Diversidade e afinidades dos conulariídeos da Formação Ponta Grossa	54
7.2 Aplicação das classes tafonômicas	55
8. CONCLUSÃO	56

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. INTRODUÇÃO

Conulariídeos são um grupo extinto de cnidários marinhos bentônicos, sésseis de epifauna, presentes no registro fossilífero desde o Ediacarano até o Triássico (Van Iten *et al.*, 2006; Leme *et al.*, 2022). Eles são caracterizados por possuírem uma teca fosfática, piramidal e alongada com três a seis faces (Babcock, 1991; Van Iten, 1991a; Leme, 2002; Leme *et al.*, 2008). Há registros de sua ocorrência em todos os continentes, com exceção da Antártica (Lucas, 2012).

Seu posicionamento filogenético já foi bastante discutido na literatura. O grupo já foi considerado molusco, afim aos cefalópodes, anelídeos, vertebrados primitivos e até mesmo um novo e diferente filo (*e.g.*, Eichwald, 1840; Vanuxem, 1842; Ruedemann, 1896a, b; Termier e Termier, 1949, 1953; Babcock e Feldmann, 1986a). No entanto, atualmente a hipótese de que os conulariídeos são cnidários, afins aos cifozoários, proposta por Kiderlen (1937) é a mais aceita.

Na América do Sul, há importantes ocorrências desses cnidários fósseis na Argentina (*e.g.*, Leme *et al.*, 2003), Uruguai (*e.g.*, Mendéz-Alzola e Sprechmann, 1973), Peru (*e.g.*, Steinmann, 1930), Paraguai (*e.g.*, Babcock *et al.*, 1990), Bolívia (*e.g.*, Babcock *et al.*, 1987b) e Brasil (*e.g.*, Clarke, 1913; Kozłowski, 1913; Simões *et al.*, 2000; Leme, 2002; Rodrigues, 2002; Siviero, 2002; Leme *et al.*, 2004, 2022). Eles são elementos comuns da fauna malvinocáfrica devoniana, como nas famosas camadas de conulariídeos da Bolívia, em que foram identificadas seis diferentes espécies por Babcock *et al.* (1987b): *Conularia albertensis* Reed, 1925, *Conularia quichua* Ulrich, 1890, *Malvinoconularia cahuanotensis* (Branisa & Vanek, 1973), *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856), *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913) e *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892).

No Brasil, os conulariídeos foram encontrados nas formações Pitinga e Maecuru, da Bacia do Amazonas (*e.g.*, Derby, 1878; Clarke, 1899; Katzer, 1933; Fonseca e Costa, 1999; Siviero, 2002), na Formação Ponta Grossa da Bacia do Paraná (*e.g.*, Clarke, 1913; Petri, 1948; Lange, 1954; Simões *et al.*, 2000, 2003; Siviero, 2002; Leme, 2002; Leme *et al.*, 2004; Rodrigues *et al.*, 2003, 2006), nas formações Pimenteira e Itaim, da Bacia do Parnaíba (*e.g.*, Kegel, 1953; Andrade Ramos e Barbosa, 1967; Siviero, 2002) e na Formação Tamengo do Grupo Corumbá (*eg.*, Leme *et al.*, 2022).

Sua primeira ocorrência no Brasil foi registrada por Derby (1878), que coletou fósseis em rochas do Siluriano da Bacia do Amazonas. No entanto, os conulariídeos devonianos da Bacia do Paraná, alvos do presente estudo, só começaram a ser estudados em 1913. Clarke (1913)

identificou as espécies *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856), *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913) e *Conularia quichua* Ulrich, 1890, nas localidades de Ponta Grossa, Tibagi e Jaguariaíva. Além disso, neste mesmo trabalho foi citada a ocorrência de *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892) na Chapada dos Guimarães, no estado do Mato Grosso, porém este exemplar não foi descrito em seu trabalho. Posteriormente, foram feitos poucos trabalhos que citaram a presença de conulariídeos na Bacia do Paraná (e.g., Oliveira, 1937; Roxo, 1937; Petri, 1948; Lange, 1954). Somente no início do século XXI os estudos envolvendo conulariídeos da bacia foram retomados, com enfoque na tafonomia, paleobiologia, paleoecologia e sistemática desse grupo (e.g., Simões *et al.*, 2000, 2003; Leme, 2002; Leme *et al.*, 2004; Rodrigues *et al.*, 2003, 2006).

No entanto, todos esses trabalhos possuem um enfoque sobre os conulariídeos que ocorrem na borda leste da Bacia do Paraná. Dessa forma, há uma carência de estudos sobre esses cnidários fósseis da borda noroeste da bacia, principalmente no estado do Mato Grosso do Sul, onde não há descrição formal de conulariídeos.

Portanto, foram feitas descrições e identificações taxonômicas de 16 espécimes coletados nos estados do Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás, além de uma análise tafonômica básica dos espécimes provenientes do Mato Grosso do Sul. Estes exemplares estão depositados na Coleção de Paleoinvertebrados do Museu Nacional (UFRJ) e na Coleção de Paleontologia do Museu de Ciências da Terra (CPRM). Por fim, esse trabalho possui grande potencial de contribuição para discussões e investigações que abordem a sistemática e distribuição paleobiogeográfica dos conulariídeos na Bacia do Paraná.

2. OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho foi realizar as primeiras descrições de conulariídeos devonianos provenientes do estado do Mato Grosso do Sul, além da descrição de espécimes provenientes dos estados de Goiás e Mato Grosso, adequando-os aos novos métodos de descrição e identificação taxonômica do grupo. Ademais, foi feita uma análise tafonômica básica dos conulariídeos coletados no estado do Mato Grosso do Sul.

3. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

3.1 Afinidade taxonômica

Ao longo dos anos de estudo dos conulariídeos, diversas discussões e proposições foram feitas em relação à sua afinidade taxonômica. Inicialmente, esses organismos fósseis foram considerados moluscos, afins aos cefalópodes. Essas interpretações foram feitas baseadas na semelhança com as conchas dos nautilóides e na presença da parede apical (Eichwald, 1840; Vanuxem, 1842). Posteriormente, Lindström (1884) os classificou como pterópodes, pela semelhança da morfologia da teca dos conulariídeos e da concha de pterópodes atuais.

A partir de outra abordagem, Ruedemann (1896a, b) considerou os conulariídeos como do filo Annelida, a partir da análise de espécimes do Ordoviciano de Nova Iorque. No entanto, posteriormente esses espécimes foram classificados como *Sphenothallus* Hall, 1847 (Feldmann *et al.*, 1986), então a hipótese da afinidade com os anelídeos foi descartada, visto que o gênero *Sphenotallus* foi considerado como afim aos cnidários (Van Iten *et al.*, 1992c).

Termier e Termier (1949, 1953) sugeriram em seus trabalhos uma afinidade dos conulariídeos com hemicordados (Pterobranchia), pela interpretação de características morfológicas internas e externas da teca que seriam homólogas entre esses grupos, como a ornamentação dos cordões, que seria um reflexo da presença de tecido fuselar, como nos pterobrânquios. Além disso, Steul (1984) examinou exemplares classificados como *Conularia* e concluiu que em alguns deles estavam preservadas partes moles piritizadas homólogas às estruturas internas e órgãos de vertebrados, tornando-os, dessa forma, afins aos vertebrados.

Em 1986, Babcock e Feldmann (1986a) propõe a existência de um filo distinto, o Filo Conulariida. Segundo os autores, a morfologia dos conulariídeos é diferente de qualquer outro ser conhecido, possibilitando a criação de um novo filo. Babcock e Feldmann (1986a, b) estabeleceram que para um organismo ser considerado do Filo Conulariida ele deve possuir um exoesqueleto com simetria bilateral composto de cordões (*rods*) de fosfato de cálcio (em camadas) e tegumento proteico.

No entanto, a ideia de que os conulariídeos na realidade são cnidários, afins aos cifozoários, proposta por Kiderlen (1937) é atualmente a mais aceita. Suas afirmações decorrem da observação da simetria tetrâmera e da presença de quatro septos mineralizados interradiais da espécie *Eoconularia loculata*. Além disso, ele reconstruiu o modo de vida desses organismos, que possuiriam uma fase inicial polipóide, seguida de uma fase medusóide, livre-natante com

tentáculos. Knight (1937) apoiou a hipótese da afinidade com os cnidários, ao reportar a presença de tentáculos em *Conchopeltis* Walcott, 1876 do Ordoviciano de Nova Iorque, que foi designado por ele como pertencente ao grupo dos conulariídeos. Desde então, inúmeros autores (e.g., Knight, 1937; Moore e Harrington, 1956a, b; Bischoff, 1978; Van Iten, 1991a, 1992a, b; Leme, 2002; Leme *et al.*, 2004, 2008; Rodrigues *et al.*, 2006) trabalharam com conulariídeos e levantaram informações taxonômicas, paleobiológicas e paleoecológicas que condizem com a hipótese de afinidade com os cifozoários, como a teca composta por uma camada externa não mineralizada e uma interna mineralizada, o provável modo de reprodução assexuado por brotamento, o modo de vida sésil e a morfologia dos cordões, cristas, linhas medianas e sulco das arestas, por exemplo. Portanto, o presente trabalho segue o que foi amplamente revisado e aceito na literatura, ao considerar os conulariídeos como cnidários.

3.2 Histórico de pesquisa no Brasil

No Brasil, já foram reportadas ocorrências de conulariídeos nas formações Pitinga e Maecuru, da Bacia do Amazonas (e.g., Derby, 1878; Clarke, 1899; Katzer, 1933; Fonseca e Costa, 1999; Siviero, 2002), na Formação Ponta Grossa da Bacia do Paraná (e.g., Clarke, 1913; Petri, 1948; Lange, 1954; Simões *et al.*, 2000, 2003; Siviero, 2002; Leme, 2002; Rodrigues *et al.*, 2003, 2006; Leme *et al.*, 2004), nas formações Pimenteira e Itaim, da Bacia do Parnaíba (e.g., Kegel, 1953; Andrade Ramos e Barbosa, 1967; Siviero, 2002) e na Formação Tamengo do Grupo Corumbá (e.g., Leme *et al.*, 2022).

A primeira ocorrência no Brasil foi registrada por Derby (1878), que coletou fósseis na cachoeira Vira-Mundo no rio Trombetas, que corresponde a rochas do Siluriano da Bacia do Amazonas. Ele citou, entre os fósseis, a presença do gênero *Conularia* Sowerby, 1820. Posteriormente, Clarke (1899) estudou o conulariídeo coletado por Derby (1878) e classificou-o como *Conularia amazonica* Clarke, 1899 dando ênfase na sua semelhança com a espécie *Conularia niagarensis* Hall. Somente em 1999, Fonseca e Costa (1999) registraram uma nova ocorrência de conulariídeo na Bacia do Amazonas, na Formação Maecuru, em que não foi possível determinar o gênero do espécime. Logo depois, Siviero (2002) fez uma revisão sistemática desses cnidários fósseis e identificou duas espécies: *Conularia amazonica* na Formação Pitinga e *?Paraconularia* sp. nov. na Formação Maecuru. No ano seguinte, Ramos *et al.* (2003) identificou a espécie *Conularia quichua* na Formação Manacapuru (Lochkoviano Inferior). Por fim, o último registro de conulariídeos na Bacia do Amazonas foi feito por Leme

et al. (2015) que cita a ocorrência da espécie *Conularia quichua* na Formação Maecuru, em afloramento na fronteira dos estados do Pará e Amapá.

Na Bacia do Parnaíba, a primeira menção aos conulariídeos foi feita por Kegel (1953) nas formações Pimenteira e Itaim (a qual era considerada como Membro Ipiranga da Formação Cabeças), que identificou *Conularia* cf. *C. africana* (Sharpe, 1856) na primeira e *Conularia undulata* Conrad, além de outras espécimes não identificados na segunda. Andrade Ramos e Barbosa (1967) identificaram a presença de *Conularia* sp. na Formação Pimenteira, na borda oeste da bacia. Mais recentemente, Siviero (2002) descreveu duas possíveis novas espécies para a bacia, sendo “*Conularia*” sp. nov. na Formação Itaim e *Conularia* sp. nov. 2, na Formação Pimenteira. A autora destacou a possibilidade de “*Conularia*” sp. nov. pertencer a um novo gênero do grupo.

Os conulariídeos da Bacia do Paraná são os mais estudados no Brasil. Clarke (1913) fez as primeiras descrições desses organismos fósseis da Formação Ponta Grossa, nas localidades de Ponta Grossa, Tibagi e Jaguariaíva. Ele identificou as espécies *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856), *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913) e *Conularia quichua* Ulrich, 1890. Além disso, neste mesmo trabalho foi citada a ocorrência de *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892) na Chapada dos Guimarães, no estado do Mato Grosso, porém este exemplar não foi descrito no trabalho de Clarke (1913). Já Oliveira (1937) cita a presença de *Paraconularia ulrichana* em Goiás, próximo à Caiapônia. No mesmo ano, Roxo (1937) relacionou fósseis que ocorrem na Chapada dos Guimarães, e dentre eles foi reportada a presença de *Paraconularia africana*. Mais de uma década depois, Petri (1948) identificou, em seu estudo sobre a Formação Ponta Grossa, que os conulariídeos ocorriam somente em alguns níveis específicos, se distribuindo de forma aparentemente agregada. Enquanto isso, Lange (1954) revisou as descrições de Clarke (1913) e identificou três espécies de conulariídeos: *Mesoconularia africana*, *Plectoconularia quichua* e *Conularia ulrichana*, sendo as duas primeiras espécies citadas sinônimos de *Paraconularia africana* e *Conularia quichua*.

Estudos envolvendo conulariídeos da Bacia do Paraná foram retomados no século XXI, com enfoque não só na sistemática, mas também na tafonomia, paleobiologia e paleoecologia desses organismos. Simões *et al.* (2000) e Simões *et al.* (2003) estudaram os níveis de conulariídeos da Formação Ponta Grossa com ênfase em sua tafonomia, e os utilizaram como uma ferramenta de análise paleoambiental. Rodrigues *et al.* (2003) seguiram com os estudos tafonômicos das camadas de conulariídeos, identificando três classes tafonômicas e fazendo inferências paleoambientais a partir dessas classificações. Já Leme (2002) e Leme *et al.* (2004) focaram na taxonomia dos conulariídeos da borda leste da Bacia do Paraná, identificando as

espécies *Paraconularia africana* e *Conularia quichua*, sendo a última a mais abundante. Siviero (2002) seguiu a mesma linha de pesquisa ao realizar uma revisão sistemática desse grupo. Na Bacia do Paraná ela identificou quatro espécies diferentes: *Paraconularia ulrichana*, *Conularia* sp. 1, *Conularia* sp. nov. 1 e *Reticulaconularia baini* e foram descritas, com dúvidas em sua identificação, ?*Paraconularia* indet., ?*Paraconularia* sp.1. e *Conulariida* indet. Na mesma década, Rodrigues *et al.* (2006) estudou um agrupamento de *Conularia quichua* na Formação Ponta Grossa, na região de Jaguariaíva, no estado do Paraná, e revelou que esses seres podem apresentar um modo de vida tanto solitário, como agrupado. Este se configura como um dos últimos estudos paleobiológicos dos conulariídeos provenientes da Bacia do Paraná.

Por fim, Leme *et al.* (2022) descreveram uma nova espécie de conulariídeo para a Formação Tamengo do Grupo Corumbá: *Paraconularia ediacara*. Esta espécie se configura como o mais antigo conulariídeo documentado até então.

3.3 Domínio Malvinocáfrico

O Devoniano é caracterizado pela existência de grandes áreas contendo invertebrados marinhos endêmicos. Nesse período, existiam três domínios paleobiogeográficos (Figura 1) denominados Américas Orientais (Siluriano – Carbonífero), Velho Mundo (Devoniano Inferior – Carbonífero) e Malvinocáfrico (Praguiano – Givetiano) (Boucot *et al.*, 1969), que são bem definidos por suas faunas de trilobitas e braquiópodes (Boucot, 1974, 1985). O Domínio Malvinocáfrico, proposto por Richter e Richter (1942), englobava mares epicontinentais periglaciais, com águas frias e com grande quantidade de sedimentos terrígenos. O domínio abrangeria áreas do Brasil (bacias do Paraná e Parecis), Bolívia, Argentina, Ilhas Malvinas, sul do Peru, Paraguai, Antártica, África do Sul e provavelmente Gana e Chile (Melo, 1985; Isaacson e Sablock, 1988; Melo, 1988; Presser *et al.*, 2004; Bosetti, 2010a; Torsvik e Cocks, 2013; Boucot *et al.*, 2013; Penn-Clarke e Harper, 2021).

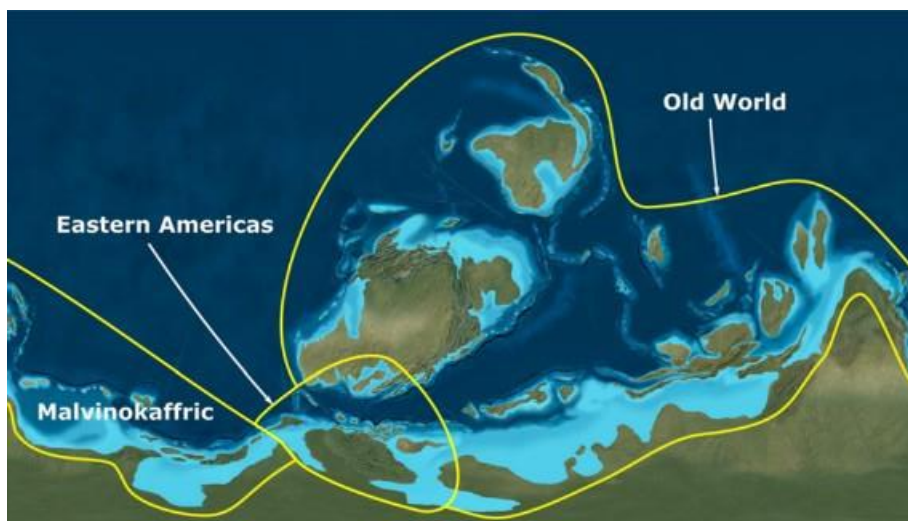


Figura 1 - Domínios paleobiogeográficos no Devoniano Inferior. Fonte: modificado de Dowding e Ebach (2018).

No entanto, recentemente está sendo debatida a classificação e hierarquização dos Domínios paleobiogeográficos do Devoniano. Penn-Clarke e Harper (2021), em concordância com a hipótese de Dowding e Ebach (2018), sugeriram que apenas o Domínio Malvinocáfrico (chamado de *Malvinohosan*, pelos mesmos) é válido como área biogeográfica (excluindo as Américas Orientais e Velho Mundo). Isso implicaria em uma redução do Domínio Malvinocáfrico para um *status* biogeográfico indeterminado e ainda deve ser aprofundado para ser amplamente aceito e utilizado na literatura internacional.

Eldredge e Ormiston (1979) realizaram um estudo acerca da ocorrência de trilobitas da América do Sul e propuseram fazer uma subdivisão do Domínio Malvinocáfrico em três províncias: Província Andina, Brasileira e Malvinocáfrica sul-africana (Figura 2). A Bacia do Paraná é a maior e principal área de ocorrência da fauna malvinocáfrica da Província Brasileira, denominada a partir da ocorrência de trilobitas e braquiópodes característicos na Formação Ponta Grossa. Cooper (1977) e Eldredge e Ormiston (1979), no entanto, chegaram à conclusão que as faunas de trilobitas e braquiópodes da Formação Ponta Grossa são menos diversificadas que as pertencentes a outras áreas do Domínio Malvinocáfrico, como na Bolívia.

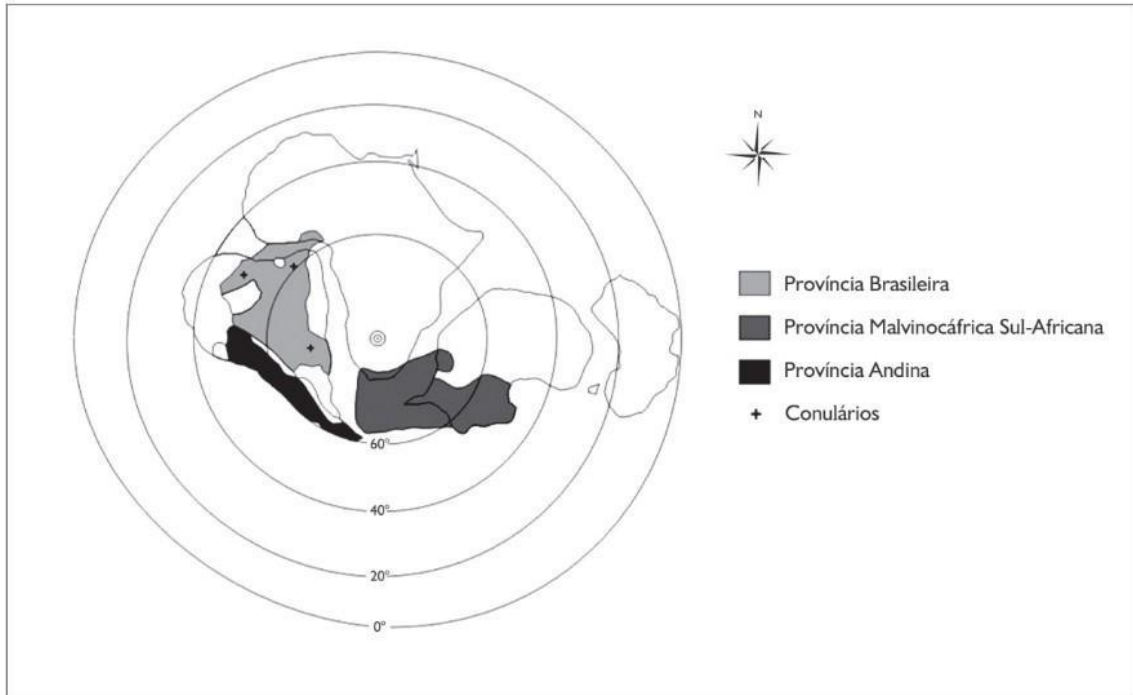


Figura 2 Províncias do Domínio Malvinocáfrico e as ocorrências de conulariídeos no Devoniano das bacias sedimentares brasileiras. Fonte: Leme *et al.* (2015), modificado de Eldredge e Ormiston (1979).

Leme *et al.* (2015) também verificaram a baixa diversidade da fauna da Província Brasileira em comparação com a Província Andina, a partir do estudo de conulariídeos das duas regiões. Eles afirmam que a ocorrência de somente três espécies nas bacias paleozóicas brasileiras (*Conularia quichua*, *Paraconularia africana* e *Paraconularia ulrichana*) todas pertencentes a gêneros e espécies cosmopolitas, em comparação com a diversa fauna boliviana, composta por cinco espécies (*Conularia quichua*, *Conularia albertensis*, *Paraconularia ulrichana*, *Paraconularia africana* e *Reticulaconularia baini*), caracteriza a Província Brasileira como uma versão menos diversificada da Província Andina.

Vale ressaltar que nesse período a Bacia do Paraná se encontrava entre as paleolatitudes 70°-80° Sul (Scheffler, 2010), enquanto os conulariídeos da Bolívia estariam vivendo em paleolatitudes 45°-50° Sul (Leme *et al.*, 2015). Portanto, as espécies que colonizavam a Bacia do Paraná viviam em ambientes de águas muito mais frias que na Bolívia. Segundo Leme *et al.* (2015), essa grande diferença climática pode ter sido um dos fatores que explica a menor diversidade de conulariídeos da Bacia do Paraná. Além disso, Leme *et al.* (2015) constatam que a ocorrência dos gêneros *Conularia* e *Paraconularia* nos Domínios do Velho Mundo e das Américas Orientais, que possuíam zonas tropicais, pode indicar que as espécies *P. ulrichana*, *P. africana* e *C. quichua* eram euritérmicas. Logo, essas espécies não seriam úteis para caracterizar as províncias do Domínio Malvinocáfrico.

3.4 Glossário de termos morfológicos

Ao longo dos anos de estudo de conularídeos no Brasil e no mundo inúmeros termos foram utilizados para descrever seus caracteres morfológicos. Muitas vezes, nomes diferentes foram propostos para a mesma estrutura, tanto na literatura nacional (*e.g.*, Fonseca e Costa, 1999; Leme, 2002; Siviero, 2002; Leme *et al.*, 2004), como na internacional (*e.g.*, Babcock e Feldmann, 1986b; Van Iten, 1992b; Brood, 1995; Leme *et al.*, 2008). Portanto, neste trabalho os caracteres morfológicos seguem a nomenclatura exposta nos trabalhos de Leme (2002, 2006) e Leme *et al.* (2004) (Figura 3), visando uma padronização dos termos na língua portuguesa.

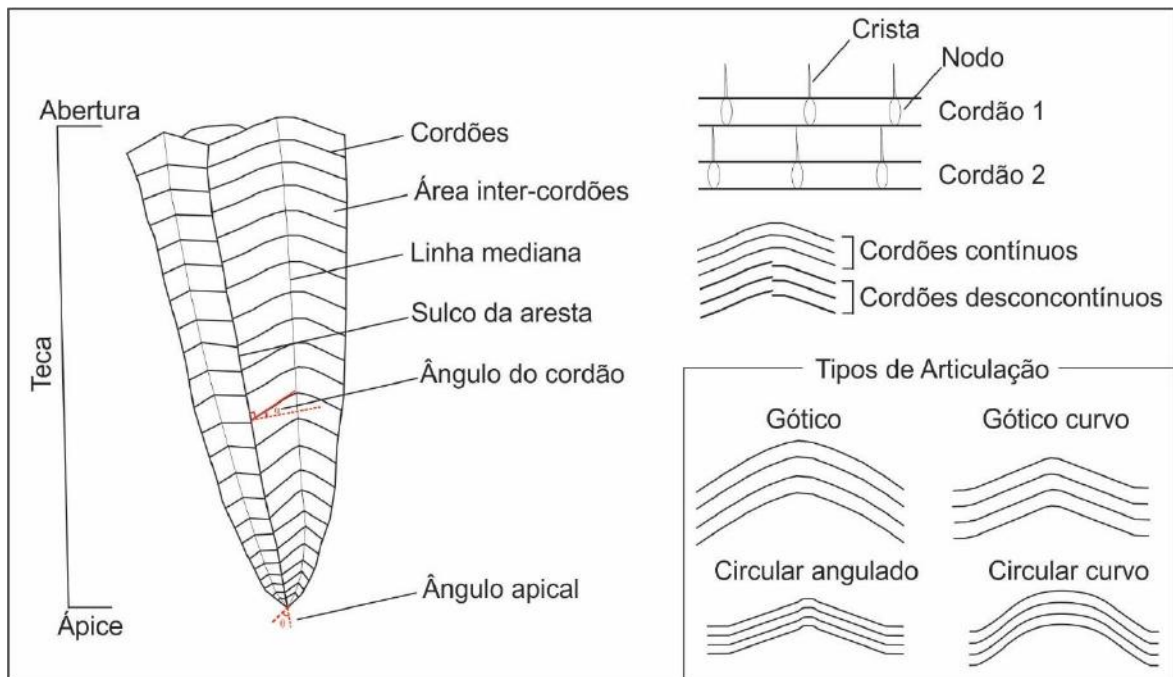


Figura 3 - Caracteres morfológicos da teca dos conularídeos, seguindo os termos utilizados por Leme (2002, 2006) e Leme *et al.* (2004).

Abertura: abertura na extremidade mais larga do exoesqueleto, delimitada pelas faces (Babcock e Feldmann, 1986b).

Ângulo apical: ângulo formado na interseção das arestas no ápice (Babcock e Feldmann, 1986b).

Ângulo do cordão: ângulo medido entre uma linha que cruza os dois pontos mais distantes de um cordão e uma linha hipotética perpendicular ao sulco da aresta (Babcock e Feldmann, 1986b).

Ápice: terminação estreita do exoesqueleto, onde todas as faces se unem (Babcock e Feldmann, 1986b).

Área inter-cordões: espaço na teca entre dois cordões. Pode ser ornamentada por cristas.

Carena: Invaginação dos cordões no sulco da aresta, que causa um espessamento longitudinal no interior do exoesqueleto (Van Iten, 1992b).

Cordão: espessamento transversal fosfático que cruza a face do sulco da aresta até a linha mediana. Pode apresentar ornamentações (como cristas, nodos ou tubérculos) ou não (Van Iten, 1992b; Leme, 2006; Vinn, 2022).

Crista: projeções verticais da teca ao longo dos cordões, em direção à abertura (Leme, 2006).

Face: porção do exoesqueleto delimitada lateralmente por dois sulcos da aresta e verticalmente pela abertura e ápice (Babcock e Feldmann, 1986b).

Linha mediana: área central da face onde os cordões adjacentes se encontram, de forma contínua ou alternada. Essa área pode ficar demarcada por uma linha ou um sulco longitudinal (Babcock e Feldmann, 1986b).

Nodo: espessamentos semi-descontínuos arredondados sobre os cordões (Jerre, 1993; Babcock e Feldmann, 1986b; Leme, 2006).

Sulco da aresta: invaginação longitudinal da teca, que separa as diferentes faces. Ela pode ser arredondada, angulada ou com dobra (Babcock e Feldmann, 1986b; Leme, 2006).

Septo: estrutura longitudinal na linha mediana, que se projeta para o interior da testa (Van Iten, 1992b).

3.5 Classes Tafonômicas

Rodrigues *et al.* (2003) realizou uma análise tafonômica de alta resolução para conulariídeos da Formação Ponta Grossa, da Bacia do Paraná, no estado do Paraná. O estudo foi baseado nas ocorrências desse grupo fóssil em siltitos do Membro Jaguariaíva. Foram utilizados quatro critérios para a análise: atitude em relação ao plano de acamamento; ocorrência de indivíduos isolados ou agrupados; o grau de bioturbação dos estratos; o grau e tipo de deformação das tecas. Com isso, foram estabelecidas três classes tafonômicas (Figura 4):

- Classe tafonômica 1: conulariídeos isolados e agrupados, verticalmente orientados (90° a 70° de inclinação) com a região da abertura orientada para o topo, inflados e completos (região da abertura, mediana e ápice preservados), às vezes, com icnofósseis isolados e discretos.
- Classe tafonômica 2: conulariídeos isolados e agrupados, inclinados (60° a 20° de inclinação) com a região da abertura orientada para o topo, inflados e completos, com icnofósseis isolados ou com zonas de generalizada bioturbação.

- Classe tafonômica 3: conulariídeos isolados, horizontalmente orientados, com quatro subclasses distintas, que incluem tanto conulariídeos completos e inflados, como incompletos e achatados.
 - Subclasse I: espécimes inflados ou achatados lateralmente, completos, ocorrendo em zonas intensamente bioturbadas.
 - Subclasse II: espécimes inflados ou pouco comprimidos lateralmente, na maioria das vezes completos, ocorrendo em rochas com estruturas sedimentares geradas por fluxo oscilatório.
 - Subclasse III: espécimes incompletos, com as tecas rasgadas e muito achatadas.
 - Subclasse IV: espécimes incompletos, com a teca muito comprimida, ocorrendo em rochas intensamente bioturbadas, com marcas onduladas.

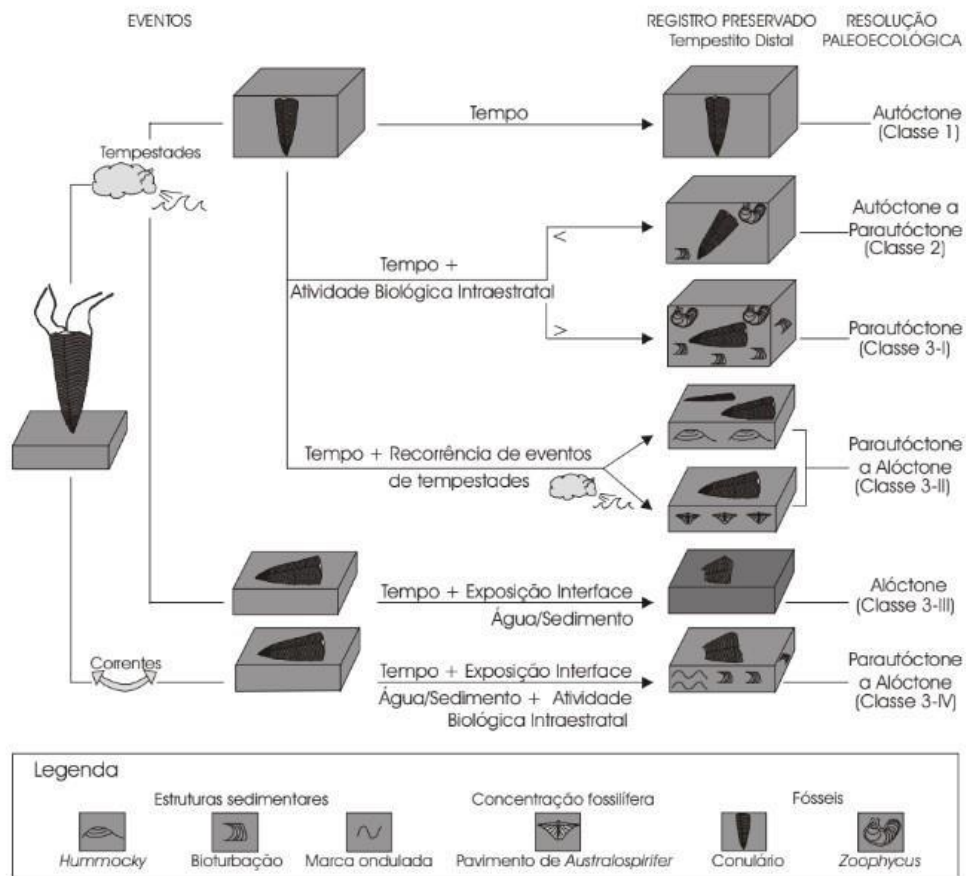


Figura 4- Possíveis trajetórias tafonômicas dos conulariídeos, de acordo com sua classe tafonômica e resolução paleoecológica do registro preservado. Fonte: Rodrigues *et al.* (2003).

Essa análise, associada a informações sedimentológicas e estratigráficas, permite inferir a história tafonômica de cada fóssil, bem como sua resolução paleoecológica. Constituindo, dessa forma, um importante elemento de análise paleoambiental.

4. CONTEXTO GEOLÓGICO

4.1. Bacia do Paraná

A Bacia do Paraná é uma bacia paleozoica de interior cratônico que abrange parte do território brasileiro, o Paraguai oriental, o nordeste da Argentina e o norte do Uruguai, cobrindo uma área aproximada de 1.5 milhão de quilômetros quadrados (Milani *et al.*, 2007). No Brasil, abrange sobretudo a região centro-sul do país, desde o estado do Mato Grosso ao Rio Grande do Sul. A bacia é limitada a nordeste pelo Arco do Alto do Paranaíba; a leste pelo Arco de Ponta Grossa; a sul pelo Arco do Rio Grande; a noroeste pelo Arco de São Vicente; e a oeste pelo Arco de Assunção (Figura 5).

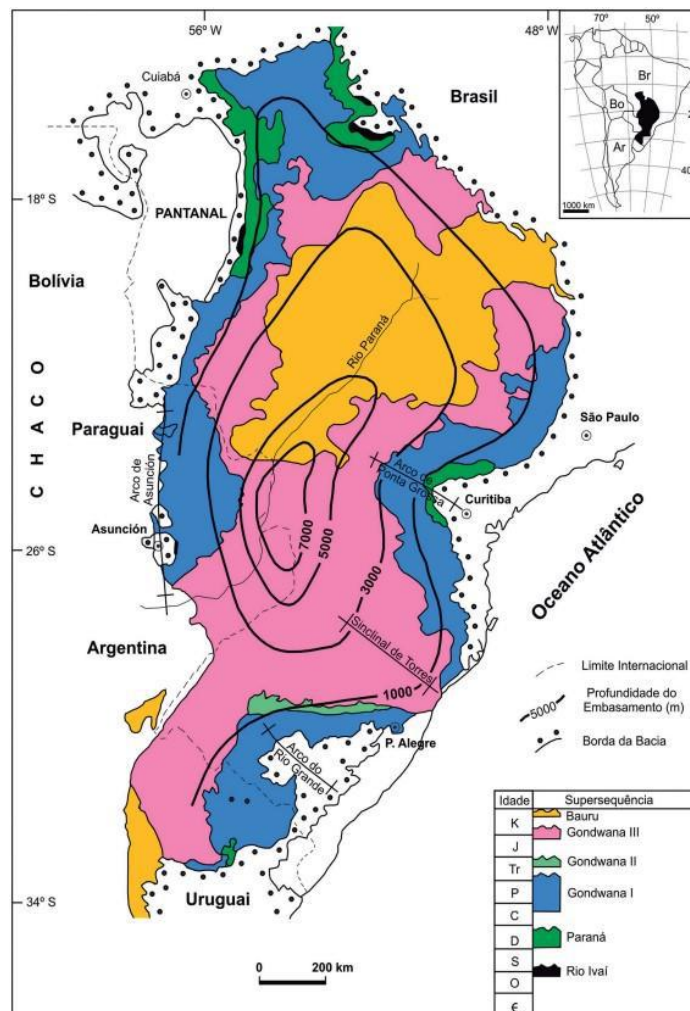


Figura 5 - Mapa geológico simplificado da Bacia do Paraná. Fonte: Milani e Ramos (1998).

Em relação a origem da bacia, ou seja, os processos responsáveis pela sua subsidência inicial, há diferentes interpretações. Milani (1997) enfatiza uma história de subsidência flexural

da crosta, associada ao crescimento litosférico resultante de ciclos orogênicos no domínio de antepaís (Gondwana ocidental). Ele apontou uma relação entre os ciclos de criação de espaço deposicional na área intracratônica e os episódios orogênicos. Tais episódios são resultado da relação de convergência entre o Gondwana e a litosfera oceânica do Panthalassa (Milani *et al.*, 2007). Enquanto isso, Zalán *et al.* (1990) atribuíram à fenômenos de resfriamento litosférico que teriam sucedido os fenômenos tectono-magmáticos do Ciclo Brasileiro, embora a possibilidade de um episódio de estiramento crustal como promotor da subsidência inicial da sinéclise não fosse descartada.

O registro estratigráfico da bacia compreende um pacote sedimentar-magmático com até sete mil metros de espessura, que possui um registro temporal posicionado entre o Neo-Ordoviciano e o Neo-Cretáceo, registrando quase 400 milhões de anos de história geológica fanerozoica desta região (Milani e Ramos, 1998). Seu registro é compreendido por supersequências que são distribuídas de forma descontínua e não representam toda esta extensão cronológica, visto que há lacunas entre as sequências e hiatos intra-sequências (Bergamaschi, 1999).

Milani (1997) dividiu esses pacotes rochosos em seis supersequências, sendo elas: Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano); Paraná (Siluriano-Devoniano, *sensu* Sedorko *et al.*, 2017); Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico); Gondwana II (Meso a Neotriássico); Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo); Bauru (Neocretáceo). Três dessas supersequências correspondem a ciclos transgressivo-regressivos paleozóicos, enquanto as demais são pacotes sedimentares continentais mesozóicos com rochas ígneas associadas (Milani e Ramos, 1998). As rochas da Supersequência Paraná, mais especificamente das formações Ponta Grossa e São Domingos, são o alvo da presente pesquisa. Essas rochas datam do Devoniano e são representadas por sucessões sedimentares que definem ciclos transgressivos-regressivos ligados a oscilações do nível relativo do mar no Paleozóico.

4.2. Devoniano da Bacia do Paraná

As rochas devonianas da Bacia do Paraná afloram nos estados do Paraná, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás (Figura 6). A sucessão litoestratigráfica devoniana da bacia foi formalizada por Lange e Petri (1967), que propuseram, em ordem ascendente, a Formação Furnas e a Formação Ponta Grossa, esta última contendo três membros: Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos. Mais recentemente, Grahn (1992), Grahn *et al.* (2000), Grahn *et al.* (2002), Grahn *et al.* (2010), Bosetti *et al.* (2012) e Grahn *et al.* (2013) utilizaram uma nova subdivisão

do Devoniano da bacia, que seria, em ordem ascendente, composta pela Formação Furnas, Formação Ponta Grossa (correlata ao Membro Jaguariaíva) e Formação São Domingos (correlata aos membros Tibagi e São Domingos). Esta última proposição foi utilizada para o presente trabalho.

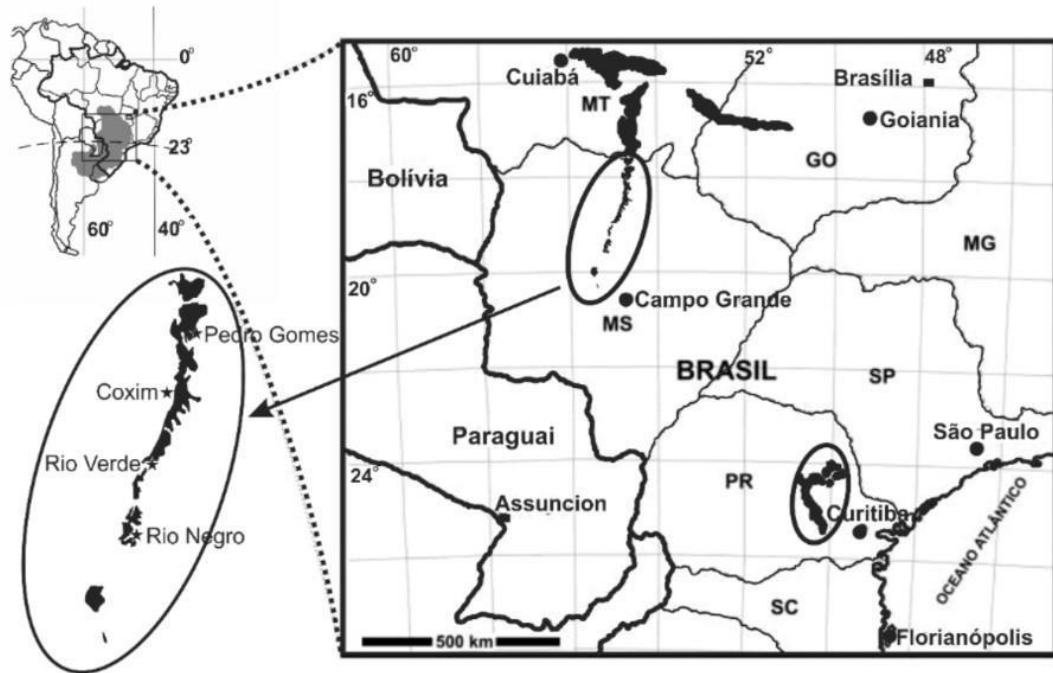


Figura 6 - Distribuição geográfica das rochas devonianas aflorantes na borda leste e noroeste da Bacia do Paraná. Fonte: Scheffler *et al.* (2020).

Além disso, vale ressaltar que a posição cronoestratigráfica da Formação Furnas foi revisada por Sedorko *et al.* (2017) a partir de icnofósseis com valor estratigráfico. De acordo com os autores, as unidades inferior e mediana da formação datam do Siluriano Inferior, enquanto a unidade superior data do Devoniano Inferior. Portanto, a Supersequência Paraná na realidade é uma sucessão litoestratigráfica siluro-devoniana.

A Supersequência Paraná inicia-se com uma seção psamítico/ psefítica continental, que gradativamente começa a comportar sedimentos litorâneos e marinhos de água rasa, compondo a parte basal de um grande ciclo transgressivo-regressivo (Formação Furnas). O empilhamento é retrogradacional culminando com o recobrimento por uma seção predominantemente pelítica marinha (Formação Ponta Grossa), que é caracterizada por folhelhos cinzentos marinhos, com intercalações de arenitos finos retrabalhados por ondas em plataforma terrígena rasa (Assine *et al.*, 1994; Grahn *et al.*, 2013). Após um hiato deposicional depositam-se os arenitos de um evento regressivo progradacional (Membro Tibagi) gradando para um novo evento de

inundação marinha no limite Eifeliano-Givetiano, dentro da Formação São Domingos (Grahm *et al.*, 2013).

No entanto, há uma discussão acerca da nomenclatura estratigráfica utilizada sobre as rochas devonianas das bordas leste e noroeste da Bacia do Paraná. Isso porque, segundo Northfleet *et al.* (1969) e Assine (1996), a bacia estava tectonicamente compartimentada durante o Devoniano. Dados de isópacas indicam a existência de dois depocentros durante esse período, um ao sul e outro ao norte e essas regiões são consideradas duas sub-bacias, chamadas de Apucarana e Alto Garças, respectivamente. Milani e Ramos (1998) também apresentaram essa subdivisão da Bacia do Paraná, em que as duas sub-bacias estariam separadas pelos arcos de Campo Grande e Três Lagoas. Portanto, segundo Melo (1988), o termo Grupo Chapada denominado por Evans (1894), subdividido em Chapada 1 a 4 por Andrade e Camarço (1978, 1980), seria a nomenclatura correta para ser usada na borda noroeste, visto que os sedimentos da borda noroeste possuem um caráter muito mais arenoso no Devoniano e essa diferenciação litofaciológica, em conjunto com a diferenciação estrutural, justificam a diferença na nomenclatura geológica. Nesse caso, a Unidade I do Grupo Chapada seria similar à Formação Furnas da Sub-bacia Apucarana, a Unidade II, separada por um hiato deposicional seria correlata à Formação Ponta Grossa e Formação São Domingos e a Unidade IV à Formação São Domingos (Grahm *et al.*, 2013), como pode ser visto na figura 7.

Idade	Bacia do Paraná	
	Sub-bacia Apucarana	Sub-bacia Alto Garças
Franiano		
Givetiano	Formação São Domingos	Unidade 4 do Grupo Chapada
Eifetiano		Unidade 2 do Grupo Chapada
		Unidade 3 do Grupo Chapada
Emsiano	Mb. Tibagi ?	?
	Formação Ponta Grossa	Unidade 2 do Grupo Chadapa
Praguiano		
	?	?
Lochkoviano	Formação Furnas	Unidade 1 do Grupo Chapada

Figura 7 - Relações estratigráficas entre as unidades geológicas devonianas das bordas leste e noroeste da Bacia do Paraná. Fonte: Carbonaro e Ghilardi (2016), modificado de Grahn *et al.* (2013).

No entanto, Sedorko *et al.* (2018) e Scheffler *et al.* (2020) indicaram que as similaridades das fácies, das icnofácies e do conteúdo de macrofósseis sugerem que essas sub-bacias talvez não estivessem completamente individualizadas até o Emsiano tardio. Além disso, as mesmas sequências deposicionais foram encontradas no Mato Grosso do Sul (Scheffler *et al.*, 2020), justificando a utilização da mesma terminologia da borda leste também na borda noroeste.

4.3. Geologia dos afloramentos estudados

Os fósseis utilizados na presente pesquisa foram coletados em quatro afloramentos, sendo dois do estado do Mato Grosso do Sul, um de Mato Grosso e um de Goiás. Os afloramentos do Mato Grosso do Sul foram denominados Estância Nhecolândia (MS14) e Corredeira do Caeté (MS65). O afloramento de Goiás já é conhecido na literatura e foi denominado “Ribeirão do Monte” por Carvalho *et al.* (1987) e GO 15 por Grahn *et al.* (2016), Carbonaro e Ghilardi (2016) e Carbonaro *et al.* (2018). O espécime provindo do estado do Mato Grosso se encontrava na Coleção de Paleontologia do Museu de Ciências da Terra e não possuía localização exata da coleta, somente indicando que foi realizada na Chapada dos Guimarães.

O afloramento MS14 (Figura 8) possui aproximadamente 20,5 metros de altura, onde predominam arenitos finos a médios intercalados com camadas de argilito e siltito. Os arenitos

apresentam marcas de onda, laminação plano-paralela, estruturas *hummocky* e estrutura maciça. Os argilitos e siltitos apresentam principalmente laminação plano-paralela. Nas primeiras camadas do perfil há uma sequência de intercalação de sedimentos finos e grossos, em que é comum a presença de marcas de onda nos arenitos. A partir da segunda metade do perfil os arenitos começam a predominar, com ocorrência de estruturas *hummocky*, laminação plano-paralela e estrutura maciça. Analisando o empilhamento vertical das camadas, suas litologias e estruturas é possível sugerir que há um processo de predomínio de ambientes mais rasos em direção ao topo. Além disso, a desarticulação dos fósseis encontrados no afloramento e sua aparente para-autoctonia indicam um ambiente de alta energia, incluindo tempestades. As rochas do afloramento foram datadas através de palinologia, indicando que são do Praguiano ou Emsiano inicial e pertencentes à Formação Ponta Grossa.

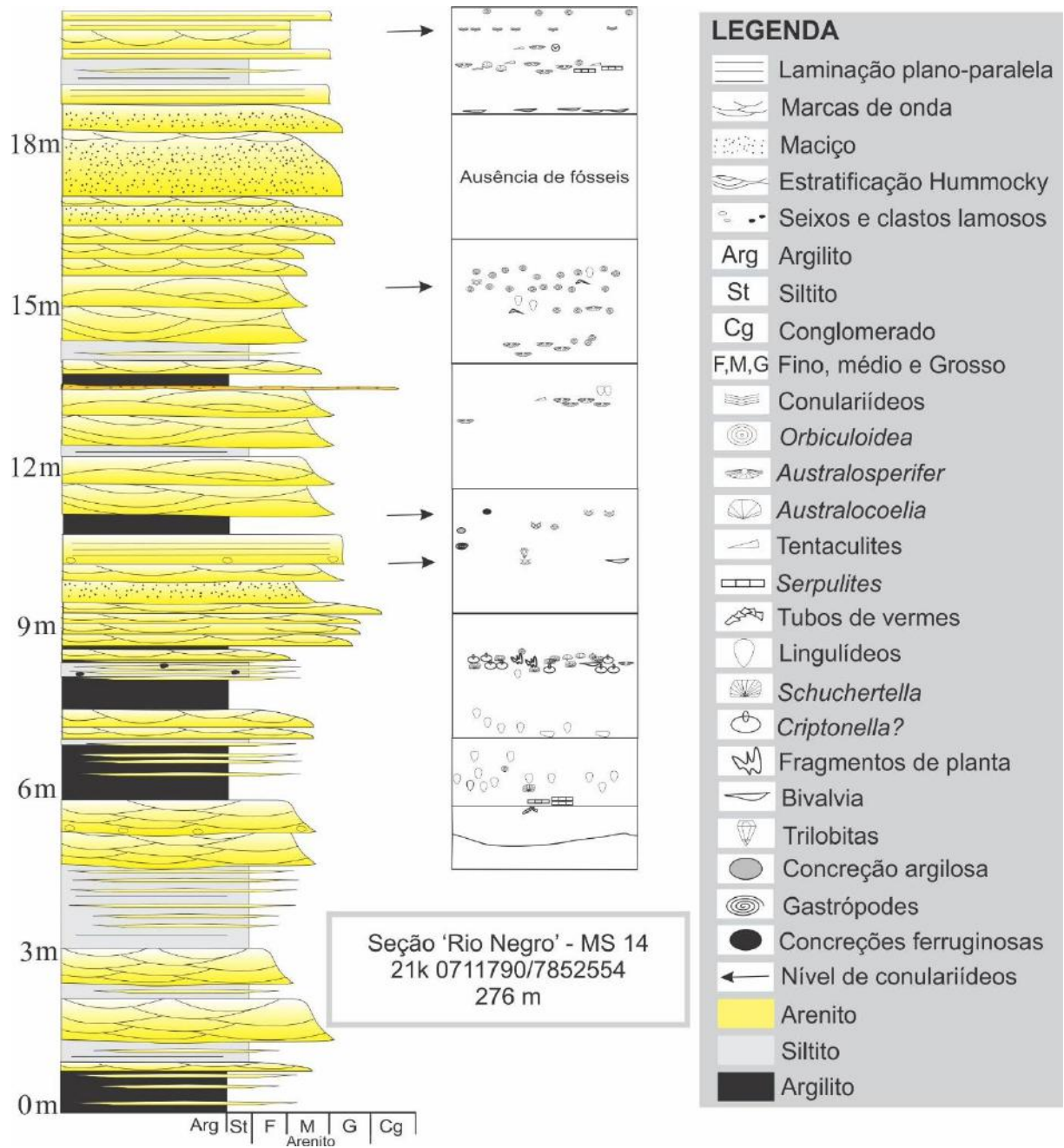


Figura 8 - Perfil estratigráfico do afloramento "Estância Nhecolândia" (MS14). As setas indicam os níveis onde foram encontrados conulariídeos. Os três espécimes utilizados na presente pesquisa provêm do nível de conulariídeos no topo do perfil.

O afloramento MS65 ocorre como lajedo no leito do Rio Taquari, na Corredeira do Caeté. Portanto, não foi possível o levantamento de perfil estratigráfico. O afloramento é composto por arenitos finos a muito finos, subangulosos, bem selecionados, com laminação horizontal pouco evidente. Os espécimes fósseis encontrados nesse afloramento se encontram preservados em concreções dispostos ao longo das camadas de arenitos. As rochas do afloramento foram

datadas por palinologia, indicando que são do Praguiano-Emsiano inicial e pertencentes à Formação Ponta Grossa.

O afloramento GO-15 (Figura 9) possui aproximadamente três metros de altura. A base do afloramento é composta por camadas de folhelhos que se estendem até metade do afloramento. Logo acima há uma intercalação de siltitos arenosos e arenitos, de onde foi coletado o exemplar fóssil. No topo do afloramento há predominância de argilitos. Grahn *et al.* (2016) realizaram a datação das rochas do afloramento, a partir da coleta e identificação dos acritarcos *Duvernaysphaera angelae* (Deunff, 1964) e quitinozoários *Alpenachitina eisenacki* (Dunn e Miller, 1964), *?Ancyrochitina flexuosa* (Burjack, 1996) e *Eisenackitina aranea* (Urban, 1972), indicando que as rochas são do Givetiano inicial e pertencentes à Formação São Domingos.

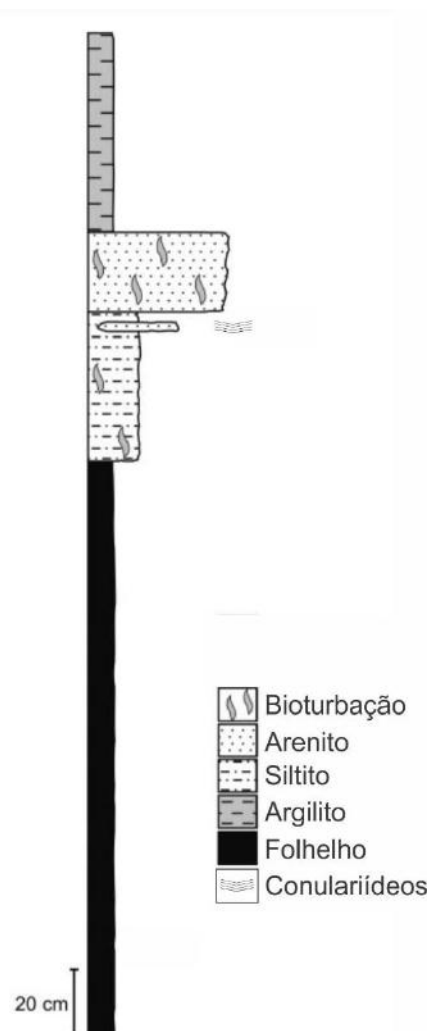


Figura 9 - Perfil estratigráfico do afloramento "Ribeirão do Monte" (GO-15). Fonte: modificado de Carbonaro *et al.* (2018).

Como dito anteriormente, não foi possível identificar a localização exata de coleta do espécime proveniente do estado do Mato Grosso. Existe somente a informação que provém da

Chapada dos Guimarães e estratigraficamente foi coletado em rochas da Formação Ponta Grossa.

5. MATERIAIS E MÉTODOS

5.1. Procedência do Material

O presente trabalho envolveu a análise de 14 espécimes provenientes da Formação Ponta Grossa, da Bacia do Paraná, em afloramentos no estado do Mato Grosso do Sul, que se encontram depositados na Coleção de Paleoinvertebrados do Museu Nacional (UFRJ). Assim como outros dois obtidos da Coleção de Paleontologia do Museu de Ciências da Terra (CPRM), que foram coletados nos estados de Mato Grosso e Goiás, sendo provenientes da Formação Ponta Grossa e São Domingos, respectivamente (Quadro 1).

Quadro 1 - Procedência das amostras analisadas.

Instituição	Exemplar	Procedência	Unidade Litoestratigráfica
Museu Nacional (UFRJ)	MN12036-I / MN-PRO-2-I / MN-PRO-3-I	MS14 (afloramento Estância Nhecolândia) - 19°24'41.91"S; 54°58'59.92"O	Fm. Ponta Grossa
	MN12037-I / MN12038-I / MN12039-I / MN12040-I / MN12041-I / MN12042-I / MN12043-I / MN12044-I / MN12045-I / MN12046-I / MN12047-I	MS65 (afloramento Corredeira do Caeté) - 18°18'31.06"S; 54°36'30.60"O	Fm. Ponta Grossa
Museu de Ciências da Terra (Serviço Geológico do Brasil)	MCT.I.346 (antigo DGM 346-I)	Município de Chapada dos Guimarães, estado do Mato Grosso	Fm. Ponta Grossa

Instituição	Exemplar	Procedência	Unidade Litoestratigráfica
	MCT.I.1993 (antigo DGM 1993-I)	Ribeirão do Monte, município de Caiapônia, estado de Goiás - 16°55'53"S; 51°49'15"O	Fm. São Domingos

O material do Mato Grosso do Sul foi coletado pela equipe do Laboratório de Paleoinvertebrados do Museu Nacional (LAPIN/MN) em trabalhos de campo, em que foram levantados cerca de 70 afloramentos fossilíferos do Devoniano no estado. O material analisado na presente pesquisa provém de dois deles, nomeados MS14 (Afloramento Estância Nhecolândia) e MS65 (Afloramento Corredeira do Caeté) (Figura 10).

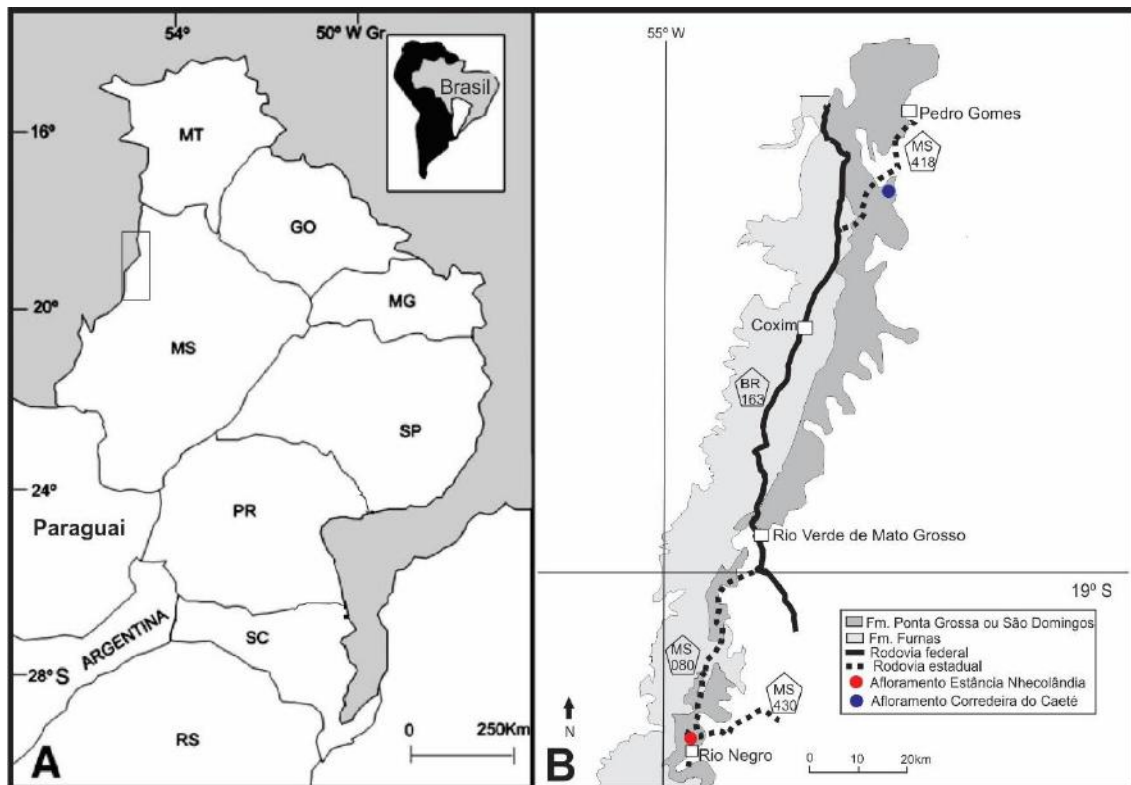


Figura 10 - A-B Mapa de localização dos afloramentos do estado do Mato Grosso do Sul onde foram encontrados conulariídeos. Fonte: A: adaptado de Grahn *et al.* (2013); B: adaptado de Scheffler *et al.* (2020).

O afloramento MS 14 (Afloramento Estância Nhecolândia) está localizado em um corte da rodovia MS-080, 2 km em direção a Rio Verde de Mato Grosso, em frente à Estância

Nhecolândia, no município de Rio Negro, Mato Grosso do Sul (19°24'41.91"S; 54°58'59.92"O; elevação 252 m). Nesse afloramento foi realizado o levantamento de um perfil estratigráfico (Figura 8) e a coleta de fósseis, em que foi seguido o protocolo definido por Simões e Ghilardi (2000), para que houvesse um controle tafonômico sobre os exemplares. Foram delimitadas oito quadrículas para coleta e pavimentos estratigráficos foram definidos e descritos detalhadamente da base para o topo. Cada amostra foi propriamente identificada para manutenção de um controle sobre seu posicionamento estratigráfico. No entanto, o incêndio ocorrido em 2018 no Museu Nacional destruiu o registro dessas amostras. Porém, foi possível identificar que os exemplares de conulariídeos resgatados do incêndio provinham do nível mais ao topo do afloramento, em que se tinha uma camada de arenito com acumulações de conulariídeos.

O afloramento MS 65 (afloramento Correideira do Caeté) está localizado na corredeira Caeté do rio Taquari, a montante da cachoeira das Palmeiras, município de Coxim, Mato Grosso do Sul (18°18'31.06"S; 54°36'30.60"O; elevação 224m). As rochas afloram como um lajedo no leito do Rio Taquari, portanto não foi possível realizar o levantamento de um perfil estratigráfico. No entanto, os espécimes desse afloramento se encontram preservados em concreções dispostos ao longo das camadas de arenitos, e foi possível retirar importantes informações tafonômicas sobre seu modo de preservação.

Já os espécimes depositados na Coleção de Paleontologia do Museu de Ciências da Terra provêm de dois afloramentos distintos. O exemplar 346-I foi coletado em Santana da Chapada, hoje conhecido como Chapada dos Guimarães, no estado do Mato Grosso, em afloramento da Formação Ponta Grossa. No entanto, não há um registro da localização exata deste afloramento.

Já o exemplar 1993-I provém do município de Caiapônia, antigo município de Rio Bonito, no afloramento conhecido como “Ribeirão do Monte” por Carvalho *et al.* (1987), na ponte que vai para Baliza do Araguaia, no estado de Goiás (16°55'53"S; 51°49'15"O). Afloramento pertencente à Formação São Domingos.

5.2. Resgate dos exemplares

O material que foi coletado no estado do Mato Grosso do Sul encontrava-se no Laboratório de Paleoinvertebrados do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional (MN/UFRJ) quando houve o trágico incêndio que afetou a instituição em 2018. Portanto, foi necessária a realização de um levantamento dos exemplares resgatados nas ruínas do palácio e suas condições gerais. No total, foram recuperados 14 exemplares de conulariídeos

provenientes do Mato Grosso do Sul, em boas condições de preservação, possibilitando sua utilização na pesquisa.

É importante salientar que não foi possível resgatar o número-tombo original de dois exemplares de conulariídeos. Portanto, foi designado um código provisório para esses dois exemplares, até que eles sejam devidamente identificados. Os códigos provisórios irão constar no livro-tombo, para que haja um controle do estudo do material. Os acrônimos escolhidos para esse código se referem ao Museu Nacional (MN), código provisório (PRO), o número da amostra (1 a 21) e coleção de paleoinvertebrados (I).

5.3. Preparação e análise do material

Após o levantamento do material resgatado do incêndio no Museu Nacional, as amostras precisaram ser preparadas mecanicamente para que pudessem ser analisadas. O objetivo do preparo foi retirar ao máximo a matriz rochosa com o intuito de expor o fóssil. Para limpar as amostras foram utilizados estiletes, sondas odontológicas, agulhas, pincéis e micro retífica (no caso das concreções). Todo o processo de limpeza foi feito com o auxílio de um estereomicroscópio (modelo M80 da marca Leica), para garantir que não houvesse nenhum dano ao fóssil.

Após o preparo do material, os exemplares foram observados novamente sob o auxílio do estereomicroscópio para descrição morfológica. As descrições foram feitas com base nos trabalhos de Leme (2002, 2006), Siviero (2002), Babcock e Feldmann (1987b) e Moore e Harrington (1956b). Foram utilizados caracteres usualmente adotados na literatura para identificação taxonômica de conulariídeos, como a ornamentação externa da teca, o espaçamento relativo entre os cordões, a proporção relativa de cordões que são contínuos e que se alternam na linha mediana e no sulco da aresta, a presença ou ausência de ornamentação no sulco da aresta, a disposição da ornamentação no sulco da aresta (caso presente), a forma do sulco da aresta, a presença ou ausência de nodos e cristas, a presença ou ausência de septo, ângulos apicais, padrão de articulação dos cordões e ângulo dos cordões. Além disso, procurou-se estabelecer uma padronização dos termos morfológicos em português, baseada na nomenclatura adotada por Leme (2002, 2006) e Leme *et al.* (2004).

No entanto, vale ressaltar que as sugestões feitas no trabalho de Leme (2002) foram respeitadas, visto que os caracteres biométricos como a medição de ângulos e espaçamento relativo dos cordões, por exemplo, podem ser alterados por causas tafonômicas e diagenéticas.

Portanto, tais caracteres foram utilizados somente em espécimes muito bem preservados, que não se encontravam horizontalmente compactados ou muito fragmentados.

Além disso, as análises tafonômicas e a determinação das classes tafonômicas dos exemplares do Mato Grosso do Sul foram feitas com base no trabalho de Rodrigues *et al.* (2003), utilizando-se das classes tafonômicas estabelecidas pelos autores para os siltitos do Membro Jaguariaíva da borda leste da Bacia do Paraná.

O próximo passo consistiu em fotografar as amostras com a câmera MC170 HD, da marca Leica, acoplada ao estereomicroscópio. Essas fotografias foram editadas no software CorelDraw.

6. RESULTADOS

6.1 Sistemática Paleontológica

Filo Cnidaria Verrill, 1865

Sub-filo Medusozoa Peterson, 1979

Classe Scyphozoa Götte, 1887

Ordem Conulariida Miller and Gurley, 1896

Familia Conulariidae Walcott, 1886

Gênero *Conularia* Sowerby, 1820

Espécie-tipo. *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1820.

Conularia quichua Ulrich, 1890

(Figura 11)

Conularia quichua, Steinmann & Döderlein, 1890, p. 343, fig. 395d-e.

Conularia quichua, Clarke, 1913, p. 163.

Mesoconularia quichua, Sinclair, 1948, p.119

Plectoconularia quichua, Lange, 1954, p.34

Conularia quichua, Babcock *et al.*, 1987b, p. 218, fig.4.

Conularia quichua, Leme, 2002, p. 33, est. 1 e 2.

Conularia quichua, Leme *et al.*, 2004, p. 217, fig.4.

Material tipo. Holótipo perdido (Babcock *et al.*, 1987b). YPFB 3432 e USNM 409818 (Neótipos).

Material. Duas faces de um espécime preservadas em concreção; MN12040-I.

Ocorrência. Corredeira do Caeté (Praguiano – Emsiano inicial).

Descrição. Teca piramidal, medindo 17 mm de comprimento. As faces adjacentes possuem largura similar. Os cordões são contínuos na linha mediana e se arqueiam levemente em direção à abertura. As faces possuem uma articulação do tipo gótico na zona apical e circular angulado nas outras regiões do exoesqueleto. No sulco da aresta os cordões são contínuos. Além disso, os cordões são pouco espaçados (27 a 33 por cm) e são ornamentados por nodos, espaçados em 4 a 5 por mm.

Discussão. Nesse exemplar não foi possível observar algumas características mais complexas presentes na teca dos espécimes de *Conularia quichua*, como pontuações musculares e septos

na linha mediana, por conta de sua preservação. No entanto, o espécime apresenta características diagnósticas suficientes para ser classificada como *Conularia quichua*, como a distribuição do padrão de articulação dos cordões ao longo da teca, a continuidade dos cordões tanto na linha mediana como no sulco da aresta, os cordões pouco espaçados ornamentados por nodos e o arqueamento dos cordões em direção à abertura.

No trabalho de ampla revisão taxonômica de conulariídeos da borda leste da Bacia do Paraná, Leme (2002) afirmou que a fauna desses organismos na bacia é amplamente dominada por *Conularia quichua*. No entanto, somente um exemplar da espécie foi encontrado na borda noroeste. Além disso, na revisão feita por Siviero (2002) não foi encontrada *Conularia quichua*. Portanto, a dominância da espécie observada por Leme (2002) não pode ser estendida para toda bacia.

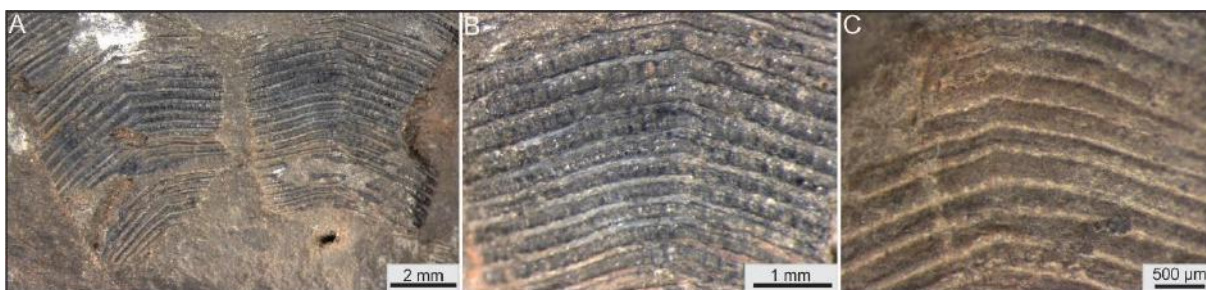


Figura 11 - A-C, *Conularia quichua*, MN12040-I: A, visão geral do espécime com suas duas faces preservadas; B, Cordões contínuos na linha mediana e nodos presentes; C, Cordões arqueados levemente em direção à abertura na linha mediana.

Gênero *Paraconularia* Sinclair, 1940

Espécie-tipo. *Conularia inaequicostata* Koninck, 1883

Paraconularia africana (Sharpe, 1856)

(Figura 12)

Conularia africana, Sharpe, 1856, p. 214, est. 27, figs. 13a-b.

Mesoconularia africana, Lange, 1954, p. 34.

Paraconularia africana, Babcock *et al.*, 1987b, p. 221, fig. 7.

Paraconularia africana, Leme, 2002, p. 42, est. 3.

Paraconularia africana, Leme *et al.*, 2004, p. 218, fig. 5.

Material tipo. BM (NH) 4279 (Lectótipo) e BM (NH) 4278 (Paralectótipo).

Material. Exemplares preservados em concreções; MN12037-I / MN12038-I / MN12039-I / MN12041-I / MN12042-I / MN12044-I / MN12045-I / MN12046-I / MN12047-I.

Ocorrência. Corredeira do Caeté (Praguiano – Emsiano inicial).

Descrição. Espécimes com até 75 mm de comprimento, apresentando largura similar entre as faces. Sulco da aresta com presença de reforço da carena e ornamentado com cordões alternados e entrelaçados. Na linha mediana, os cordões também se alternam e apresentam articulação do tipo gótico curvo. Os cordões são bem espaçados (28 por cm na região apical e 12 a 20 nas outras porções da teca) e não apresentam nodos ou cristas. Os ângulos apicais variam entre 10° e 25° e os ângulos dos cordões entre 13° e 20°.

Discussão. *Paraconularia africana* difere de todas as outras espécies por possuir reforço da carena no sulco da aresta. Além disso, o conjunto de características diagnósticas como os cordões bem espaçados, a ausência de nodos ou cristas e articulação do tipo gótico curvo são essenciais para sua identificação correta.

Ao redescobrir espécimes de *Paraconularia africana* Leme *et al.* (2004) realizaram uma emenda à diagnose da espécie, identificando que a articulação predominante dessa espécie seria do tipo gótico. No entanto, os espécimes aqui descritos seguem o que foi visto por Babcock *et al.* (1987b), em que a articulação predominante da espécie é do tipo gótico curvo. Isso pode ocorrer devido a variações morfológicas da própria espécie.

Vale ressaltar que nos trabalhos de Leme (2002) e Leme *et al.* (2004) o material de Clarke (1913) foi analisado e a presença de cordões finos e pouco espaçados indicaram que os exemplares não foram corretamente atribuídos à espécie *Paraconularia africana*. Além disso, Siviero (2002) realizou uma revisão e redescrição do material do Clarke (1913) e também não identificou a espécie. Isso indica que a primeira ocorrência de *Paraconularia africana* na Bacia do Paraná foi reportada no trabalho de Roxo (1937), ao analisar fósseis da Chapada dos Guimarães. Portanto, o trabalho de Leme (2002) foi o primeiro a identificar a espécie para a borda leste da bacia e o presente trabalho é o segundo a identificar a espécie para a borda noroeste da bacia.

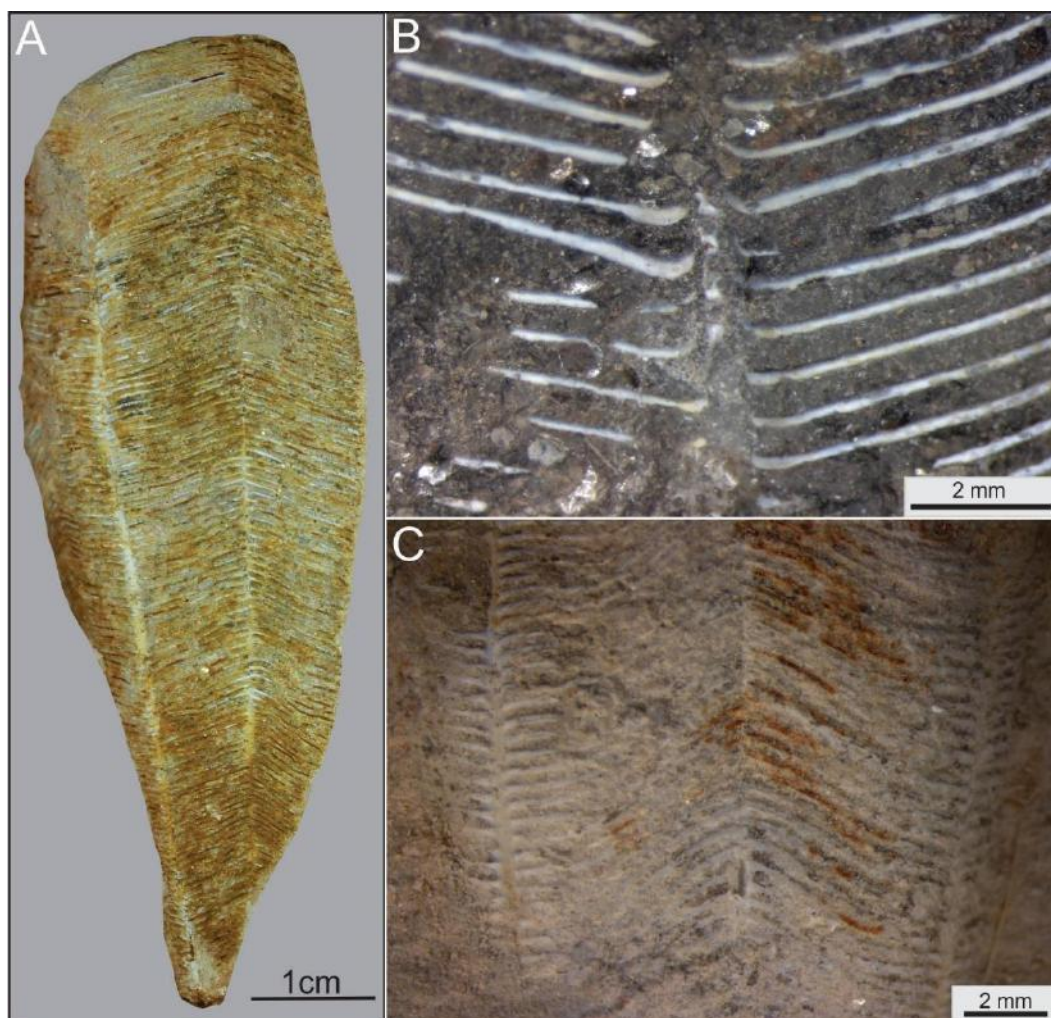


Figura 12 - A-C, *Paraconularia africana*: A, MN12038-I, espécime muito bem preservado em concreção, com seus cordões alternados na linha mediana e articulação do tipo gótico curvo; B, MN12037-I, sulco da aresta com cordões alternados e entrelaçados; C, MN12044-I, face com cordões grossos, bem espaçados, sem cristas ou nodos, característicos da espécie.

Paraconularia ulrichana (Clarke, 1913)

(Figura 13)

Conularia cf. *acuta* (Roemer), Ulrich, 1892, p. 30, fig. 5a, 5b.

Conularia ulrichana, Clarke, 1913, p. 161, est. VIII, fig. 16-21.

Paraconularia ulrichana, Babcock *et al.*, 1987b, p. 223, fig. 8.

Paraconularia ulrichana, Sivieiro, 2002, p. 47, est. I, II, figs. 1-8, 1-10.

Material Tipo. DGM 93-I (Lectótipo); DGM 91-I, DGM 92-I, DGM 94-I, DGM 95-I (Paralectótipos).

Material. Molde preservado; MN-PRO-2-I / MN-PRO-3-I / MCT.I.1993 (antigo DGM 1993-I).

Ocorrência. Estância Nhecolândia (Praguiano – Emsiano inicial); Ribeirão do Monte, município de Caiapônia, estado de Goiás.

Descrição. Os espécimes MN-PRO-2-I e MN-PRO-3-I possuem aproximadamente 1 cm de comprimento, enquanto o espécime 1993-I possui 3.1 cm. Os cordões se alternam e entrelaçam no sulco da aresta, e aparentemente não há um reforço de carena. Na linha mediana, os cordões em sua maioria também se alternam e apresentam uma articulação do tipo circular curvo. Além disso, há presença do septo no interior da linha mediana, sem ornamentação. Os cordões são espaçados em 13 a 17 por cm, com ausência de nodos ou cristas.

Discussão. Essa espécie é bem diferente de todas as outras descritas na literatura. É a única com articulação do tipo circular curvo em todo espécime, ausência de nodos e cristas e presença de septo na região da linha mediana. As descrições seguem o que foi visto na Bolívia (Babcock *et al.*, 1987b) e Brasil (Sivieiro, 2002).

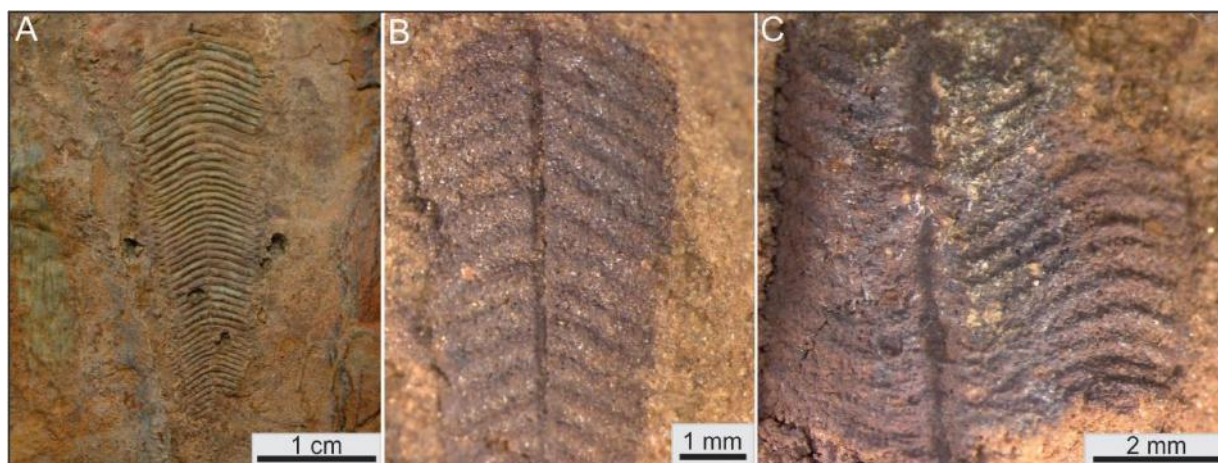


Figura 13 - A-C, *Paraconularia ulrichana*: A, MCT.I.1993, uma face e sulco da aresta preservados. Articulação do tipo circular curvo ao longo de todo exemplar; B, MN-PRO-2-I, uma face com a estrutura de septo preservada ao longo da linha mediana; C, MN-PRO-3-I, sulco da aresta preservado com cordões alternados e entrelaçados.

?Paraconularia sp.

(Figura 14)

Material. Molde de uma face preservado em arenito; MN12036-I.

Ocorrência. Estância Nhecolândia (Praguiano – Emsiano inicial).

Descrição. O exemplar consiste em um molde de 1,4 cm em arenito com suas estruturas pobremente preservadas. 50% dos cordões são alternados na linha mediana e 50% contínuos. O sulco da aresta não se encontra preservado. Os cordões são mais angulosos na base do

exemplar e mais curvos para o topo, sugerindo uma articulação do tipo gótico na base e circular curvo no topo. Estão presentes algumas pontuações ornamentando os cordões, indicando a ocorrência de possíveis nodos, pouco espaçados (4 por mm). Já os cordões são bem espaçados (18 por cm).

Discussão. A amostra está mal preservada e as poucas estruturas passíveis de identificação não são suficientes para indicar uma classificação a nível de espécie. Apesar disso, o exemplar possivelmente é do gênero *Paraconularia* pela presença de cordões bem espaçados e grossos. A ausência de septo na linha mediana, presença de nodos e articulação dos cordões do tipo gótico na base excluem a possibilidade de ser *Paraconularia ulrichana*, que foi a outra espécie identificada no mesmo nível do afloramento. Além disso, o tipo de articulação gótico na base e circular curvo no topo não são característicos da *Paraconularia africana*, que é a outra espécie do gênero na Bacia do Paraná. Como as feições morfológicas do espécime se encontram muito mal preservadas, não é possível denotar uma nova espécie.



Figura 14 - ?*Paraconularia* sp.1, MN12036-I: uma face mal preservada em arenito, com padrão de articulação mais anguloso na base e circular curvo no topo. Poucas feições morfológicas preservadas.

Gênero *Reticulaconularia* Babcock & Feldmann, 1986

Espécie-tipo. *Conularia penouili* Clarke, 1907

Reticulaconularia baini (Ulrich, 1892)

(Figura 15)

Conularia baini, Clarke, 1913, p. 73 e 83.

?*Conularia africana*, Melo, 1985, p. 458a, est. 26, fig. 6.

Reticulaconularia baini, Babcock *et al.*, 1987b, p. 224-225, fig.9 a-b.

Reticulaconularia baini, Siviero, 2002, p.57, est. IV, fig. 9.

Material-tipo. USNM 409833 (Neótipo).

Material. Molde externo e contra-molde de duas faces achatadas; MCT.I.346 (antigo DGM 346-I).

Ocorrência. Município de Chapada dos Guimarães, estado do Mato Grosso.

Descrição. O espécime possui 2,5 cm de comprimento e encontra-se com duas faces adjacentes preservadas. 60% dos cordões se alternam na linha mediana e formam um padrão de articulação do tipo gótico curvo. No sulco da aresta, os cordões se curvam levemente em direção à abertura e se alternam e entrelaçam. A teca também é ornamentada por cristas que preenchem toda a área inter-cordões e se alinham longitudinalmente, dando ao espécime um padrão reticulado. Os cordões possuem um espaçamento de 21 a 30 por cm, enquanto as cristas estão espaçadas em 3 por mm. O ângulo dos cordões é de 10° a 16° e o ângulo apical medido é de 33°.

Discussão. O exemplar segue o que foi descrito por Babcock *et al.* (1987b) para o Devoniano da Bolívia. A espécie *Reticulaconularia baini* possui o padrão de articulação dos cordões do tipo gótico curvo, como a *Paraconularia africana*, mas o espaçamento dos cordões e a presença de cristas alinhadas longitudinalmente as diferencia. Além disso, *Reticulaconularia baini* possui características marcantes que a diferencia das outras duas espécies do gênero: *Reticulaconularia penouili* (Clarke, 1907) e *Reticulaconularia sussexensis* (Herpers, 1949).

Reticulaconularia penouili possui os padrões de articulação dos cordões circular curvo e circular angulado, ao contrário do padrão gótico curvo da *Reticulaconularia baini*, e os cordões e cristas são muito mais espaçados (12 a 21 cordões por cm e 1 a 2 cristas por mm). Já a *Reticulaconularia sussexensis* também possui o padrão de articulação dos cordões gótico curvo, porém o espaçamento dos cordões ao longo da teca é muito maior (14 a 18 por cm) e seus cordões geralmente são contínuos ao longo da linha mediana.



Figura 15 - *Reticulaconularia baini*, MCT.I.346: duas faces achatadas com articulação dos cordões do tipo gótico curvo e cristas alinhadas longitudinalmente formando um característico padrão reticulado.

Reticulaconularia sp. nov.

(Figura 16)

Diagnose. Teca com cristas longas, finas, alinhadas longitudinalmente e pouco espaçadas (4 a 6 por mm). Cordões sempre se alternam na linha mediana, formando um arco gótico e espaçados em 16 a 17 por cm. Ornamentação entrelaçada no sulco da aresta.

Material. Espécime preservado em concreção. MN12043-I.

Ocorrência. Corredeira do Caeté (Praguiano – Emsiano inicial).

Descrição. Espécime medindo 1,3 cm de comprimento. Os cordões se alternam na linha mediana, exibindo uma articulação do tipo gótico e arqueando-se em direção à abertura. No sulco da aresta, os cordões se alternam e entrelaçam e não há reforço da carena. Os cordões são espaçados em 16 a 17 por cm e ornamentados por nodos e cristas alinhados longitudinalmente e espaçados em 4 a 6 por mm, exibindo um característico “padrão reticulado”. Suas cristas são pontiagudas e muito evidentes ao longo de todo cordão do espécime.

Discussão. O espécime possui todas as características definidas por Babcock *et al.* (1987b) e Leme (2006) para o gênero. No entanto, não pode ser correlacionada com a única espécie do gênero descrita para o Domínio Malvinocáfrico, a *Reticulaconularia baini*. O espécime descrito possui articulação do tipo gótico e nodos e cristas espaçadas de 4 a 6 por mm, enquanto a

Reticulaconularia baini possui articulação do tipo gótico curvo e nodos e cristas espaçados em 2 a 3 por mm. Outras duas espécies descritas para o gênero, *Reticulaconularia penouli* (Clarke, 1907) e *Reticulaconularia sussexensis* (Herpers, 1949) também se diferem do espécime aqui descrito, pelo padrão de articulação dos cordões, alternância dos cordões na linha mediana e pelo espaçamento dos nodos e cristas.

Reticulaconularia penouli possui dois padrões de articulação ao longo da teca: circular curvo na região apical e na abertura e circular angulado no meio do espécime. Os dois padrões não estão presentes na *Reticulaconularia* sp. nov. Além disso, o espaçamento entre as cristas e nodos na *Reticulaconularia penouli* é muito maior (1 a 2 por mm). A outra espécie descrita para o gênero, *Reticulaconularia sussexensis*, se diferencia da *Reticulaconularia* sp. nov. pelo seu padrão de articulação gótico curvo, seus cordões são contínuos na linha mediana e seus nodos e cristas estão espaçados em 2 por mm.

Além disso, o exemplar não pertence a espécie *Paraconularia africana* pela presença de cristas e nodos pouco espaçados ornamentando todos os seus cordões ao longo da teca e alinhados longitudinalmente formando um padrão reticulado característico do gênero *Reticulaconularia*.

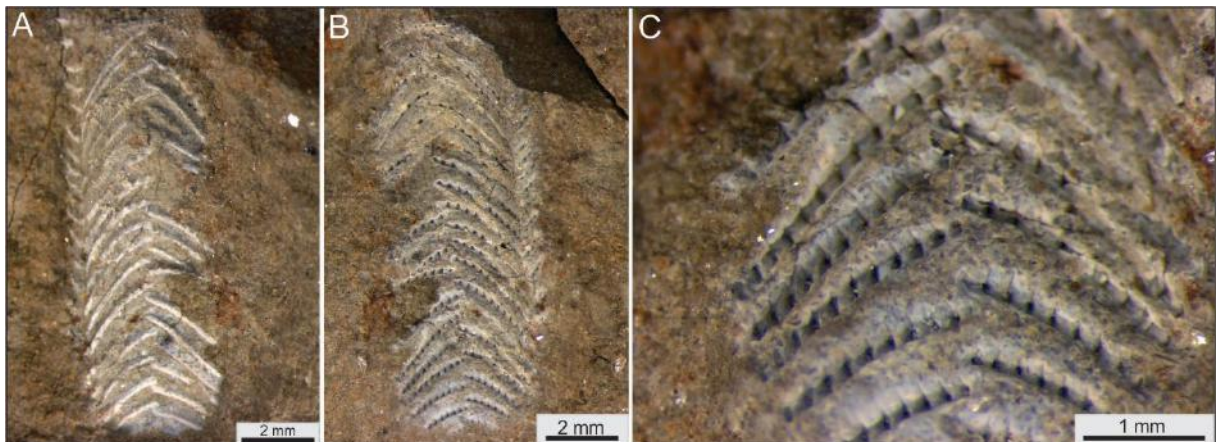


Figura 16 - A-C, *Reticulaconularia* sp. nov, MN12043-I: A, Cordões alternados na linha mediana e ornamentados por cristas longas e alinhadas longitudinalmente; B, uma face e um sulco da aresta preservados. Padrão reticulado da teca pelo alinhamento longitudinal das cristas e nodos; C, molde de nodos e cristas pouco espaçados.

6.2 Tafonomia dos conulariídeos do Mato Grosso do Sul

Os conulariídeos coletados no estado do Mato Grosso do Sul possuem dois modos de preservação principais: compactados e incompletos em arenitos e, principalmente, inflados e completos no interior de concreções de carbonato de cálcio. Este último se configura como um

ótimo meio de preservação do material esquelético dos organismos fósseis, visto que os protegem de processos de transporte e intemperismo.

Não foram observadas marcas de reparo de danos causados à teca dos conularídeos, como as ilustradas por Babcock *et al.* (1987a). Além disso, não há marcas de esfoliação da teca causadas pelo intemperismo, como reportado por Rodrigues (2002) para espécimes provenientes da Formação Ponta Grossa, facilitando, dessa forma, a visualização de caracteres morfológicos externos, como cristas e nodos.

Cada exemplar foi examinado e classificado de acordo com as classes tafonômicas estabelecidas por Rodrigues *et al.* (2003). No afloramento MS14, foi observada a classe tafonômica 3, subclasse IV. Já no afloramento MS65, foi observada a classe tafonômica 2.

6.2.1 AFLORAMENTO MS14

Os espécimes coletados nesse afloramento estão isolados e incompletos, faltando a região da abertura, o ápice e somente uma ou duas faces preservadas (Figura 17). As tecas desses conularídeos se encontram comprimidas, com exceção do exemplar MN-PRO-3-I, que se encontra inflado, apesar de bastante incompleto. Além disso, todos se encontravam horizontalmente orientados no plano de acamamento. Eles ocorrem em arenitos bastante bioturbados (índice de bioturbação 3, Reineck, 1963) com marcas de onda. Portanto, de acordo com as classes tafonômicas estabelecidas por Rodrigues *et al.* (2003), os exemplares desse afloramento podem ser classificados como pertencentes à classe tafonômica 3, subclasse IV.

Essa classificação é indicativa, de acordo com Rodrigues *et al.* (2003), de águas mais rasas, junto ou acima do nível de base de ondas de tempo bom. Essas tecas foram transportadas e retrabalhadas, antes de sua deposição final, constituindo registros parautóctones.

A interpretação paleodeposicional com base nas classes tafonômicas de Rodrigues *et al.* (2003) concorda com a interpretação estabelecida a partir da análise do perfil estratigráfico do afloramento MS14 (Figura 7). Os fósseis foram coletados nas camadas de arenitos do topo do afloramento, interpretados como sendo característicos de ambientes mais rasos, de alta energia, com marcas de onda do *shore-face*. Portanto, os espécimes são parautóctones, tendo sido rasgados pela ação das ondas.

Suas características morfométricas, como ângulo apical e ângulo dos cordões, não puderam ser medidas, devido à fragmentação da teca. No entanto, o espaçamento dos cordões não sofreu alterações, visto que a compactação ocorreu lateralmente ao maior eixo da teca.



Figura 17 - A-C, fragmentos isolados de conulariídeos, com ausência do ápice, abertura e somente uma ou duas faces preservadas.

6.2.2 AFLORAMENTO MS65

Os conulariídeos no afloramento MS65 ocorrem no interior de concreções carbonáticas (Figura 18), dispostas ao longo de camadas de arenitos pouco bioturbados, muito finos a finos, com laminação horizontal pouco evidente. Os icnofósseis ocorrem entre os níveis de bioturbação 1 e 2 da classificação de Droser e Bottjer (1986, 1987).

Os exemplares abrangem indivíduos isolados, com a teca inflada e completa, ou seja, com as regiões da abertura, mediana e do ápice muito bem preservadas. Além disso, o eixo maior da teca está inclinado em relação ao plano de acamamento. Portanto, de acordo com a classificação de Rodrigues *et al.* (2003), os exemplares se enquadram na classe tafonômica 2. Essa classificação é indicativa de águas mais profundas, abaixo do nível de base de ondas de tempo bom (NBOTB), em que houve pouco transporte e retrabalhamento antes da deposição final da teca, constituindo registros autóctones a parautóctones.

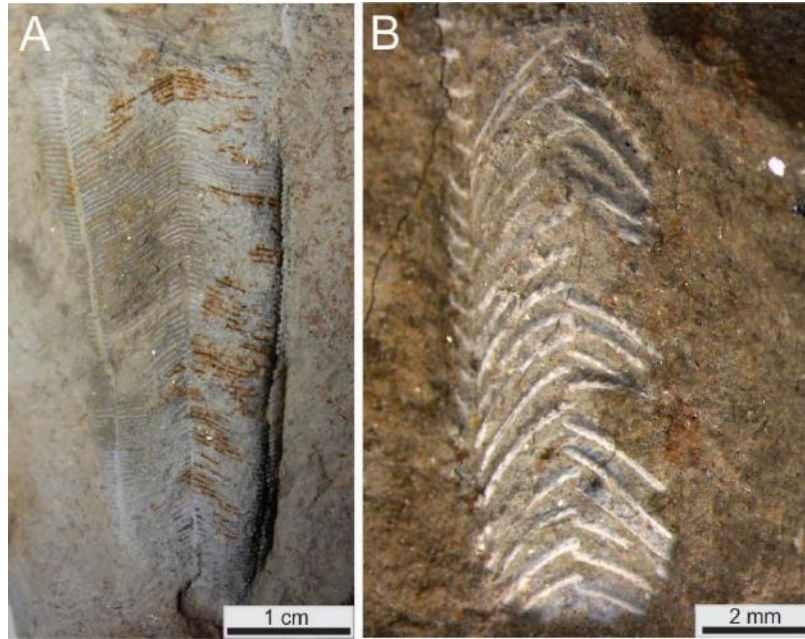


Figura 18 - A-B, espécimes inflados, completos, preservados em concreções carbonáticas.

7. DISCUSSÕES

7.1 Diversidade e afinidades dos conulariídeos da Formação Ponta Grossa

Em sua ampla revisão da fauna de conulariídeos da Formação Ponta Grossa, da Bacia do Paraná, Leme (2002) conclui que ela é pouco diversificada, sendo constituída das espécies *Paraconularia africana* e *Conularia quichua*, esta última em maior número. Além disso, a espécie *Paraconularia ulrichana*, descrita por Clarke (1913), não foi identificada nesse estudo. No entanto, vale ressaltar que apesar de o trabalho de Leme (2002) abranger um grande número de espécimes, todos foram coletados em uma área restrita: somente na borda leste da bacia, na região de Ponta Grossa e Jaguariaíva. Por isso, o estudo de exemplares providos de rochas devonianas de outras regiões da bacia é essencial para o entendimento da real diversidade da fauna de conulariídeos.

As espécies identificadas no presente trabalho permitem concluir que a diversidade desses cnidários extintos é maior na borda noroeste da Bacia do Paraná do que na borda leste. Isso porque foram identificadas cinco diferentes espécies para a borda noroeste, sendo duas delas pertencentes ao gênero *Reticulaconularia*, que nunca foi mencionado para a borda leste. Essa ocorrência, além de constituir um novo elemento da fauna malvinocáfrica da bacia, mostra uma afinidade com a fauna boliviana.

A influência boliviana sobre a borda noroeste da bacia durante o Devoniano é sugerida desde Caster (1947) e a ocorrência das mesmas espécies nessas duas localidades se estende a alguns gêneros de braquiópodes, como *Scaphiocoelia* (Boucot e Caster, 1984), *Babinia*, *Kentronetes*, *Saniuanetes* e *Chonostrophia* (Videira-Santos e Scheffler, 2022), bivalves (Caster, 1947), entre outros. Melo (1988) sugere que existia uma conexão marinha, pelo menos do Emsiano ao Givetiano, entre a Sub-bacia Alto Garças e a Bolívia, explicando a similaridade de faunas entre essas regiões. Eldredge e Ormiston (1979) corroboram com essa teoria, ao sugerir a ocorrência de uma migração das espécies de trilobitas da Província andina para a Bacia do Paraná.

Portanto, a existência de uma fauna de conulariídeos da borda noroeste da Bacia do Paraná muito similar à da Bolívia, apesar de menos diversificada, corrobora com a teoria de que havia conexões entre os mares devonianos da Bolívia e a Sub-bacia Alto Garças, possibilitando a migração de espécies.

Ademais, os dados gerados no presente trabalho também corroboram com a ideia postulada por Leme *et al.* (2015) de que os conulariídeos da Bacia do Paraná eram seres

euritêrmicos. Isso porque, eles viviam tanto em águas mais quentes da Bolívia, como em águas frias polares da Bacia do Paraná. Inclusive, essa diferença climática pode ter sido um dos fatores que possibilitou somente algumas poucas espécies terem migrado da Bolívia para a Bacia do Paraná. Isso porque somente as espécies capazes de migrar e se adaptar a baixas temperaturas conseguiram prosperar nos mares devonianos da Bacia do Paraná. Mesmo aquelas que adentraram a Bacia do Paraná, nem todas chegaram à borda leste, de mais altas latitudes que a borda noroeste.

Vale notar, que a descrição de uma nova espécie, *Reticulaconularia* sp. nov., encontrada somente no Mato Grosso do Sul, pode indicar que esta seria endêmica da Bacia do Paraná e adaptada a águas frias.

7.2 Aplicação das classes tafonômicas

As classes tafonômicas estabelecidas por Rodrigues *et al.* (2003) foram elaboradas a partir de ocorrências de conulariídeos em siltitos do Membro Jaguariaíva. Portanto, sua utilização em arenitos da Formação Ponta Grossa provenientes do estado do Mato Grosso do Sul foi testada no presente trabalho.

No caso do afloramento MS14, as classes se mostraram úteis na identificação dos processos tafonômicos atuantes sobre os fósseis, indicando que as tecas foram transportadas e retrabalhadas, antes de sua deposição final, constituindo registros parautóctones em ambientes de águas mais rasas. A ocorrência de bioturbação e estruturas sedimentares como marcas de onda auxiliaram na sua classificação, pois foram fatores que influenciaram na orientação horizontal da teca em relação ao plano de acamamento.

No entanto, no afloramento MS65 os fósseis estão preservados em concreções, e as classes não abrangem toda a complexidade de preservação desses fósseis. Isso porque, a preservação em concreção pode ter ocorrido logo após a morte do organismo, levando a uma ótima preservação de sua teca. Porém, essas concreções podem ser retrabalhadas posteriormente, sem deixar marcas de transporte no fóssil, já que ele se encontra protegido pela concreção. Portanto, o retrabalhamento pode alterar a disposição do eixo de inclinação dos conulariídeos, sem afetar sua preservação, impedindo a indicação da classe tafonômica correta. Logo, para realizar uma análise tafonômica desses organismos preservados em concreções, deve-se levar em conta, além dos pontos estabelecidos por Rodrigues *et al.* (2003), o grau de transporte sofrido pela concreção. No presente estudo, as concreções não sofreram transporte, facilitando sua classificação tafonômica, que indica autoctonia a parautoctonia.

8. CONCLUSÃO

Este trabalho se configura como o primeiro estudo taxonômico e tafonômico de conulariídeos devonianos do estado do Mato Grosso do Sul. As seguintes espécies foram identificadas para a borda noroeste da Bacia do Paraná: *Conularia quichua*, *Paraconularia africana*, *Paraconularia ulrichana*, ?*Paraconularia* sp., *Reticulaconularia baini* e *Reticulaconularia* sp. nov. Portanto, há a confirmação da presença do gênero *Reticulaconularia* na borda noroeste da bacia, que já foi mencionada por Clarke (1913) e Siviero (2002). Logo, a diversidade de conulariídeos da borda noroeste é maior que da borda leste, em que não há registro da ocorrência do gênero *Reticulaconularia* e a espécie *Paraconularia ulrichana* foi posta como dúvida por Leme (2002).

Além disso, os dados levantados sugerem que a Bacia do Paraná não estava completamente isolada das outras bacias da América do Sul, pelo menos no Devoniano Inferior, pela ocorrência das mesmas espécies de conulariídeos no Devoniano da Bolívia, como *Paraconularia africana*, *Paraconularia ulrichana*, *Conularia quichua* e *Reticulaconularia baini* (Babcock *et al.*, 1987b). Além disso, o aparecimento dessas espécies tanto em águas mais quentes na Bolívia, como em águas frias da Bacia do Paraná, indica que essas espécies eram euritêrmicas.

A análise tafonômica básica, baseada nas classes estabelecidas por Rodrigues *et al.* (2003), indicam que no afloramento MS14 os conulariídeos pertencem à classe 3, subclasse IV e foram transportados e retrabalhados, antes de sua deposição final, constituindo registros parautóctones em ambiente de águas rasas, junto ou acima do nível de base de ondas de tempo bom. Já no afloramento MS65, os conulariídeos pertencem à classe 2, em que se encontram inflados e completos, indicando pouco transporte e retrabalhamento antes da deposição final, constituindo registros autóctones a parautóctones em ambientes de águas mais profundas, abaixo do nível de base de ondas de tempo bom.

Por fim, para trabalhos posteriores, é recomendado que seja feita uma nova coleta de conulariídeos na borda noroeste da Bacia do Paraná, para expandir o conhecimento acerca da diversidade desse grupo fóssil nessa localidade e as relações com o Devoniano da Bolívia. Além disso, sugere-se que sejam feitos novos trabalhos desses organismos procedentes das Bacias do Amazonas e Paranaíba, visto que não há trabalhos recentes envolvendo os conulariídeos dessas bacias, com aplicação dos novos métodos de descrição e identificação taxonômica do grupo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRADE RAMOS, J. R.; BARBOSA, R. A. Geologia e petrografia de Porto Nacional a Miracema do Norte, rio Tocantins. *In: I Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 1967, Belém. **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica**. Belém: Atas, 1967. v. 1, p. 387-401.

ANDRADE S.M., CAMARÇO P. E. N. **Mapeamento Geológico a Leste das Cidades de Iporá-Amorinópolis**. Relatório Final da Nuclebrás. Goiânia, p. 32. 1978.

ANDRADE S.M., CAMARÇO P. E. N. Estratigrafia dos sedimentos devonianos do flanco nordeste da Bacia do Paraná. *In: XXXI Congresso Brasileiro de Geologia*, 1980, Balneário Camboriú. **Anais do XXXI Congresso Brasileiro de Geologia**. Balneário Camboriú: 1980, p. 2828-2834.

ASSINE, M. L.; SOARES, P.C.; MILANI, E.J. Seqüências tectono-sedimentares mesopaleozóicas da Bacia do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 24 (2), p. 77-89, 1994.

ASSINE, Mario L. **Aspectos da estratigrafia de seqüências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil**. 207 p. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar) - Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996.

BABCOCK, L. E. The Phylum Conulariida. *In: HOFFMANN, A.; NITECKI, M. H.* **Problematic fossil taxa**. Oxford: Oxford University Press, 1986a. p. 135-147.

BABCOCK, L. E.; FELDMANN, R. M. Devonian and Mississippian Conulariids of North America. Part A. General Description and Conularia. **Annals of Carnegie Museum**, v. 55, p. 349-410, 1896b.

BABCOCK, L.E.; FELDMANN, R.M.; WILSON, M.T. Teratology and pathology of some Paleozoic conulariids. **Lethaia**, v. 20, p. 93-105, 1987a.

BABCOCK, L. E. *et al.* Devonian Conulariids of Bolivia. **National Geographic Research**, v. 3, p. 210-231, 1987b.

BABCOCK, L. E. *et al.* First Silurian conulariids from Paraguay. **Journal of Paleontology**, v. 64(6), p. 897-902, 1990.

BABCOCK, L. E. The enigma of conulariids affinities. *In: SIMONETTA, A. M.; MORRIS, S. C.* **The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 133-143.

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

BISCHOFF, G. C. O. Internal structures of conulariid tests and circonulariina n. suborder (Cnidaria, Scyphozoa). **Senckenbergiana Lethaea**, v. 59, p. 275-327, 1978.

BOSETTI, E.P. *et al.* An earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 85, p. 49-65, 2010a.

BOSETTI, E.P. *et al.* The first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 37, p. 1-14, 2012.

BOUCOT, A. J.; JOHNSON, J. G.; TALENT, J. A. Early Devonian Brachiopod Zoogeography. **Geological Society of America, Special Paper**, v. 119, p. 1-113, 1969.

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

BOUCOT, A. J.; CASTER, K. E. First occurrence of Scaphiocoelia (Brachiopoda, Terebratulida) in the Early Devonian of the Paraná Basin, Brazil. **Journal of Paleontology**, v. 58(6), p. 1354-1359, 1984.

BOUCOT, A. J. Late Silurian-early Devonian biogeography, provincialism, evolution and extinction. **Philosophical Transaction of the Royal Society of London B**, v. 309 (1138), p. 323-339, 1985.

BOUCOT, A. J. *et al.* **Phanerozoic paleoclimate: an atlas of lithologic indicators of climate**. Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 2013. 349 p.

BROOD, K. Morphology, structure, and systematics of the conulariids. **Geologiska Foreningens i Stockholm Forhandlingar**, v. 117, p. 121-137, 1995.

CARBONARO, F.A.; GHILARDI, R.P. Fósseis do Devoniano de Goiás, Brasil (Sub-bacia Alto Garças, Bacia do Paraná). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 56(11), p. 135-149, 2016.

CARBONARO, F.A. *et al.* Orbiculoidea baini and Orbiculoidea excentrica (Brachiopoda, Discinidae) from the Middle Devonian (Alto Garças Sub-basin, Paraná Basin) of Caiapônia, Goiás (Brazil). **Geologia USP. Série Científica**, v. 18(4), p. 11-20, 2018.

CARVALHO, M.G.P.; MELO, J.H.G.; QUADROS, L.P. Trilobitas Devonianos do flanco noroeste da Bacia do Paraná. *In*: X Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1987, Rio de Janeiro. **Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Rio de Janeiro: 1987. p. 545-565.

CASTER, K. E. Expedição Geológica em Goiás e Mato Grosso. **Mineração e Metalurgia**, v. 12, p. 126-127, 1947.

CLARKE, J. M. A Fauna Siluriana Superior do Rio Trombetas, Estado do Pará. **Archivos do Museu Nacional**, v. 10, p. 1-48, 1899.

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

COOPER, P. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 21(3), p. 165-207, 1977.

DERBY, Orville A. Contribuições para a geologia da região do Baixo Amazonas. **Archivos do Museu Nacional**, v. II, p. 77-104, 1878.

DOWDING, E.M.; EBACH, M.C. An interim global bioregionalisation of Devonian areas. **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments**, v. 98, p. 527-547, 2018.

DROSER, M.L.; BOTTJER, D.J. A semiquantitative field classification of ichnofabric. **Journal of Sedimentary Petrology**, v. 56, p. 558-559, 1986.

DROSER, M.L.; BOTTJER, D.J. Development of ichnofabric indices for strata deposited in high energy nearshore terrigenous clastic environments. *In*: BOTTJER, D.J. **New Concepts in the Use of Biogenic Sedimentary Structures for Palaeoenvironmental Interpretation**. Los Angeles: SERM Pacific Section, 1987. p. 29-33.

EICHWALD, C. E. Lethaea Rossica, ou Paleontologie de la Russie. **L'Ancienne Period**, v. 2, p. 681-1657, 1840.

ELDREDGE, N.; ORMISTON, L. Biogeography of Silurian and Devonian trilobites of the Malvinokaffric Realm. *In*: BOUCOT, A.J.; GRAY, J. **Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment**. Corvallis: Oregon State University Press, 1979. p. 147-167.

EVANS, J.W. The Geology of Matto Grosso (particularly the region drained by the Upper Paraguay). **Quarterly Journal of the Geological Society of London**, v. 50(2), p. 85-104, 1894.

FELDMANN, R. M.; HANNIBAL, J. T.; BABCOCK, L. E. Fossil worms from the Devonian of North America (Sphenothallus) and Burma ("Vermes") previously identified as phyllocarid arthropods. **Journal of Paleontology**, v. 60(2), p. 341-346, 1986.

FONSECA, V. M. M.; COSTA, D. M. M. Primeira ocorrência de Conulariida no Devoniano médio da Bacia do Amazonas (Formação Maecuru), Estado do Pará, Brasil. **Boletim do Museu Nacional**, v. 48, p. 1-11, 1999.

GRAHN, Yngve. Revision of Silurian and Devonian strata of Brazil. **Palynology**, v. 16, p. 35-61, 1992.

GRAHN, Y.; PEREIRA, E.; BERGAMASCHI, S. Silurian and lower Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. **Palynology**, v. 24(1), p. 147-176, 2000.

GRAHN, Y.; BERGAMASCHI, S.; PEREIRA, E. Middle and Upper Devonian chitinozoan biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. **Palynology**, v. 26, p. 135-165, 2002.

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

GRAHN, Y. *et al.* Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Subbasin (Paraná Basin, south Brazil): additional data and correlation. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 198, p. 27-44, 2013.

GRAHN, Y. *et al.* A marine connection between Parnaíba and Paraná Basins during the Eifelian/Givetian transition: review and new data. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 19(3), p. 357-366, 2016.

ISAACSON, P.E.; SABLOCK, P.E. Devonian System in Bolivia, Peru and Northern Chile. *In*: MCMILLAN, N.J.; EMBRY, A.F.; GLASS, D.J. **Devonian of the World**. Calgary: Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 14, 1988. p. 719-728.

JERRE, F. Conulariid microfossils from the Silurian lower Visby beds of Gotland, Sweden. **Palaeontology**, v. 36(2), p. 403-424, 1993.

KATZER, F. Geologia do Estado do Pará. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi de História Natural e Etnografia**, v. 9, p. 1-269, 1933.

KEGEL, W. **Contribuição para o estudo do Devoniano da Bacia do Parnaíba**. Rio de Janeiro: Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, 1953. 48 p. (Boletim 141).

KIDERLEN, H. Die Conularien: Über Bau und Leben der ersten Scyphozoa. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaontologie**, v. 77, p. 113-169, 1937.

KNIGHT, J. B. Conchopeltis Walcott, an Ordovician genus of the Conulariida. **Journal of Paleontology**, v. 11(3), p. 186-188, 1937.

KOZLOWSKI, R. Fossiles Devoniens de l'État de Paraná (Brésil). **Annales de Paleontologie**, v. 8(1/2), p. 14-19, 1913.

LANGE, F. W. Paleontologia do Paraná. *In*: LANGE, F. W. **Paleontologia do Paraná. Volume Comemorativo do 1º Centenário do Estado do Paraná**. Curitiba: Comissão de Comemorações do Centenário do Paraná, 1954. p. 1-105.

LANGE, F. W.; PETRI, S. The Devonian of the Paraná Basin. *In*: BIGARELLA, J. J. **Problems in Brazilian Devonian Geology**. Curitiba: Boletim Paranaense de Geociências, 1967. p. 5-55.

LEME, Juliana de Moraes. **Revisão Sistemática dos Conulatae Collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná, Brasil: implicações paleobiogeográficas e comentários sobre as relações filogenéticas**

entre os Conulatae. 100 p. Dissertação (Mestrado em Geologia Sedimentar) – Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.

LEME, J. M. *et al.* Teresconularia Gen. Nov. from the Lower Ordovician of the Cordillera Oriental of Salta (NW Argentina): The oldest Conulariid (Cnidaria) from South America. **Revista Española de Micropaleontología**, v. 35(3), p. 265-273, 2003.

LEME, J. M. *et al.* Sistemática dos conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), do Estado do Paraná, Bacia do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7(2), p. 213-222, 2004.

LEME, Juliana de Moraes. **Análise cladística de Conulariidae Walcott (Neoproterozóico-Triássico): caracterizando e definindo um grupo de cnidários extintos.** 94p. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar) – Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

LEME, J. M. *et al.* Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1986 (Cnidaria, Scyphozoa; Vendian-Triassic). **Palaeontology**, v. 51(3), p. 649-662, 2008.

LEME, J. M.; GHILARDI, R. P.; BISSARO JÚNIOR, M. C. Conulários do Devoniano do Brasil: importância paleobiogeográfica. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, v. 10(1), p. 83-90, 2015.

LEME, J. M.; VAN ITEN, H.; SIMÕES, M. G. A. New Conulariid (Cnidaria, Scyphozoa) From the Terminal Ediacaran of Brazil. **Frontiers in Earth Science**, v. 10, p. 777746, 2022.

LINDSTROM, G. On the Silurian Gastropoda and Pteropoda of Gotland. **Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens, Handlingar**, v. 19(6), p. 1-250, 1884.

LUCAS, S. G. The extinction of the conulariids. **Geosciences**, v. 2, p. 1-10, 2012.

MELO, José Henrique G. **A Província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil: estado atual dos conhecimentos.** 890p. Dissertação (Mestrado em Geologia) – Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1985.

MELO, J.H.G. The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. *In*: MCMILLAN, N.J.; EMBRY, A.F.; GLASS, D.J. **Devonian of the World.** Calgary: Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 14, 1988. p. 669-703.

MENDÉZ-ALZOLA, R.; SPRECHMANN, P.G. Fauna del Devonico Temprano del Uruguay, II. Sobre representantes de Conularia y Mesoconularia (Conulariidae, Conulariinae). **Revista de Biología del Uruguay**, v. 1(2), p. 129-138, 1973.

MILANI, E. J. **Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul-ocidental.** 255p. Tese (Doutorado em Geociências) – Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997.

MILANI, E. J.; RAMOS, V. A. Orogenias Paleozóicas no Domínio Sul-Occidental do Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 28(4), p. 473-484, 1998.

MILANI, E. J. *et al.* Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15 (2), p. 265-287, 2007.

MOORE, R. C.; HARRINGTON, H. J. Scyphozoa. *In*: MOORE, R. C. **Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata**. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press, 1956a. p. F27-F38.

MOORE, R. C.; HARRINGTON, H. J. Conulata. *In*: MOORE, R. C. **Treatise on Invertebrate paleontology, Part F, Coelenterata**. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press, 1956b. p. F54-F66.

NORTHFLEET, A.A.; MEDEIROS, R.A.; MULHMANN, H. Reavaliação dos dados geológicos da Bacia do Paraná. **Boletim Técnico da Petrobrás**, v. 12(3), p. 291-346, 1969.

OLIVEIRA, E. **Fósseis devonianos de Goyaz**. Rio de Janeiro: Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, p. 2-4, 1937. (Notas Preliminares e Estudos).

PENN-CLARKE, C. R.; HARPER, D. A. Early–Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitude: a case study from southwestern Gondwana. **GSA Bulletin**, v. 133, p. 819-836. 2021.

PETRI, S. **Contribuição ao estudo do Devoniano Paranaense**. Rio de Janeiro: Departamento Nacional da Produção Mineral/Divisão de Geologia e Mineralogia, 1948. 125 p. (Boletim 129).

PRESSER, J. L. B. *et al.* Algunos antecedentes paleontológicos de Paraguay. **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay**, v. 15, p. 95-110, 2004.

RAMOS, M. I. F. *et al.* Systematics of conulariids (Cnidaria) from the Manacapuru Formation, Amazon Basin, Brazil, and their paleozoogeographic importance. *In*: 18º Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2003, Brasília. **Boletim de Resumos do Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Brasília: Sociedade Brasileira de Paleontologia. 2003. p. 229-230.

RICHTER, R.; RICHTER, E. Die Trilobiten der Weismer-Schichten am Hohen Venn, mit Bemerkung über die Malvinocaffrisch Provinz. **Seckenbergiana**, v. 25, p. 156-179, 1942.

RODRIGUES, Sabrina C. **Tafonomia comparada dos Conulatae Collins, et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), bacia do Paraná: implicações paleoautocológicas e paleoambientais**. 100p. Dissertação (Mestrado em Geologia Sedimentar) – Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.

RODRIGUES, S. 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**, v. 33(4), p. 381-390, 2003.

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

ROXO, M. G. O. **Notas geológicas sobre a Chapada do Mato Grosso**. Rio de Janeiro: Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, p. 4-7, 1937 (Notas Preliminares e Estudos).

RUEDEMANN, R. Note on the discovery of a sessile *Conularia*. Article I. **American Geologist**, v. 17, p. 158-165, 1896a.

RUEDEMANN, R. Note on the discovery of a sessile *Conularia*. Article II. **American Geologist**, v. 18, p. 65-71, 1896b.

SCHEFFLER, Sandro M. **Crinóides e Blastóides do Devoniano brasileiro**. 288p. Tese (Doutorado em Geologia) – Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2010.

SCHEFFLER, S. M.; SILVA, R. C.; SEDORKO, D. O Devoniano no Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil: nova área de distribuição e presença de típica fauna malvinocáfrica. **Estudos Geológicos**, v. 30(2), p. 38-76, 2020.

SEDORKO, D. *et al.* Chronostratigraphy and environment of Furnas Formation by trace fossil analysis: Calibrating the lower Paleozoic Gondwana realm in the Paraná Basin (Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 487, p. 307-320, 2017.

SEDORKO, D. *et al.* Paleoenvironments of a regressive Devonian section from Paraná Basin (Mato Grosso do Sul state) by integration of ichnologic, taphonomic and sedimentologic analyses. **Brazilian Journal of Geology**, v. 48(4), p. 805-820, 2018.

SIMÕES, M. G. *et al.* Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30(4), p. 757-762, 2000.

SIMÕES, M. G. *et al.* Some Middle Paleozoic Conulariids (Cnidaria) as Possible Examples of Taphonomic Artifacts. **Journal of Taphonomy**, v. 1(3), p. 165-186, 2003.

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**, v. 27, p. 3-13, 2000.

SIVIERO, Fernanda N. **Revisão sistemática das conulárias brasileiras**. 80p. Dissertação (Mestrado em Geologia) – Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2002.

STEINMANN, G. **Geologie von Perú**. Heidelberg: Carl Winters Universitätsbuchhndlung, 1930. 448 p.

STEUL, H. Die systematische Stellung der Conularien. **Giessener Geologische Schriften**, v. 37, p. 117, 1984.

TERMIER, H.; TERMIER, G. Position systématique et biologie des conulaires. **Revue Scientifique**, v. 86, p. 711-722, 1949.

TERMIER, H.; TERMIER, G. Les Conularides. *In*: PIVETEAU, Jean **Traité de Paléontologie, Onychophores, Arthropodes, Echinodermes, Stomocordes**. Paris: Masson et cie, v. 3, 1953. p. 1006-1013.

TORSVIK, T.H.; COCKS, L.R.M. Gondwana from top to base in space and time. **Gondwana Research**, v. 24, p. 999-1030, 2013.

VAN ITEN, H. Evolutionary affinities of conulariids. *In*: SIMONETTA, Alberto M.; MORRIS, Simon C. **The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991a. p. 145-155.

VAN ITEN, H. Morphology and phylogenetic significance of the corners and midlines of the conulariid test. **Paleontology**, v. 35, p. 335-358, 1992a.

VAN ITEN, H. Microstructure and growth of the conulariid test: implications for conulariid affinities. **Paleontology**, v. 35, p. 359-372, 1992b.

VAN ITEN, H.; COX, R. S.; MAPES, R. H. New data on the morphology of Sphenothallus Hall: implications for its affinities. **Lethaia**, v. 25, p. 135-144, 1992c.

VAN ITEN, H. *et al.* Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Ediacaran-Triassic) within the subphylum medusozoa (phylum cnidaria). **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 4(2), p. 109-118, 2006.

VANUXEM, L. **Geology of New York. Survey of Third Geological District**. Albany: C. Van Benthuisen, v. 3, 1842.

VIDEIRA-SANTOS, R.; SCHEFFLER, S. M. New occurrences of Malvinokaffric Chonetoidea (Brachiopoda) in the Paraná Basin, Devonian, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 25(1), p. 3-23, 2022.

VINN, O. Phosphatic Biomineralization in Scyphozoa (Cnidaria): a Review. **Minerals**, v. 12, p. 1316, 2022.

ZALÁN, P.V. *et al.* The Paraná Basin, Brazil. *In*: LEIGHTON, M. W., *et al.* **Interior cratonic basins**. Tulsa: American Association of Petroleum Geologists, Memoir 51, 1990. p. 681-708.