

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SETOR DE CIÊNCIAS DA TERRA
CURSO DE GEOLOGIA

MALTON CARVALHO FRAGA

TAFONOMIA DE OFIUROIDES DO DEVONIANO DA BACIA DO PARANÁ

CURITIBA

2022

MALTON CARVALHO FRAGA

TAFONOMIA DE OFIUROIDES DO DEVONIANO DA BACIA DO PARANÁ

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Geologia, do Setor de Ciências da Terra, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do grau de Bacharel em Geologia.

Orientadora: Profa. Dra. Cristina Silveira Vega

CURITIBA
2022

AGRADECIMENTOS

Pelo auxílio no acesso bibliográfico:

ANDERSON SANTANA

AUDREY HEUN

ELVIO BOSETTI

GORDON HENDLER

MARCIA LONGHIM

MARIA MARANHÃO & RAÍSSA FONTANELLI

PETTER MÜLLER & MARKUS POSCHMANN

STEPHEN DONOVAN

YOSHIAKI ISHIDA

-

Pela disponibilização dos acervos paleontológicos:

CRISTINA VEGA & ROBSON BOLZON | LABPALEO (UFPR)

DIEGO GROLA & ROGÉRIO RIBEIRO | MUGEO (IG-SP)

LUIZ WEINSCHÜTZ | CENPALEO (UNC)

MARISA MESQUITA | MUGEPALEO (UNG)

-

Pela ampla assistência em atividades de campo:

CRISTINA VEGA, JENNYFER PIETSCH & RAÍSSA FONTANELLI

DHIEGO CUNHA & FRANCINE KURZAWA

LAUDICÉIA FRAGA, MAURO FRAGA & REBECCA FRAGA

-

Pela colaboração na produção do material de divulgação:

DOUGLAS PACINI

FABRÍCIO MENDES

LÍLIAN ASSIS

MAURO FRAGA

RODRIGO GUIMARÃES

-

Pelo apoio em tarefas laboratoriais:

CRISTINA VEGA

DHIEGO CUNHA

JENNYFER PIETSCH

RAÍSSA FONTANELLI

-

Pelo suporte com a logística de viagens:

Central de Transportes (CENTRAN) | UFPR

Pela condução das técnicas analíticas:

CENTRO DE MICROSCOPIA ELETRÔNICA (CME) | UFPR
LABORATÓRIO DE ANÁLISES DE MINERAIS E ROCHAS (LAMIR) | UFPR
LABORATÓRIO DE MATERIAIS E ESTRUTURAS (LAME) | LACTEC
LABORATÓRIO DE IMAGEM (LABIM) | UFPR

-

Pela concessão de espaço e ferramentas de pesquisa:

LABORATÓRIO DE PALEONTOLOGIA (LABPALEO) | UFPR

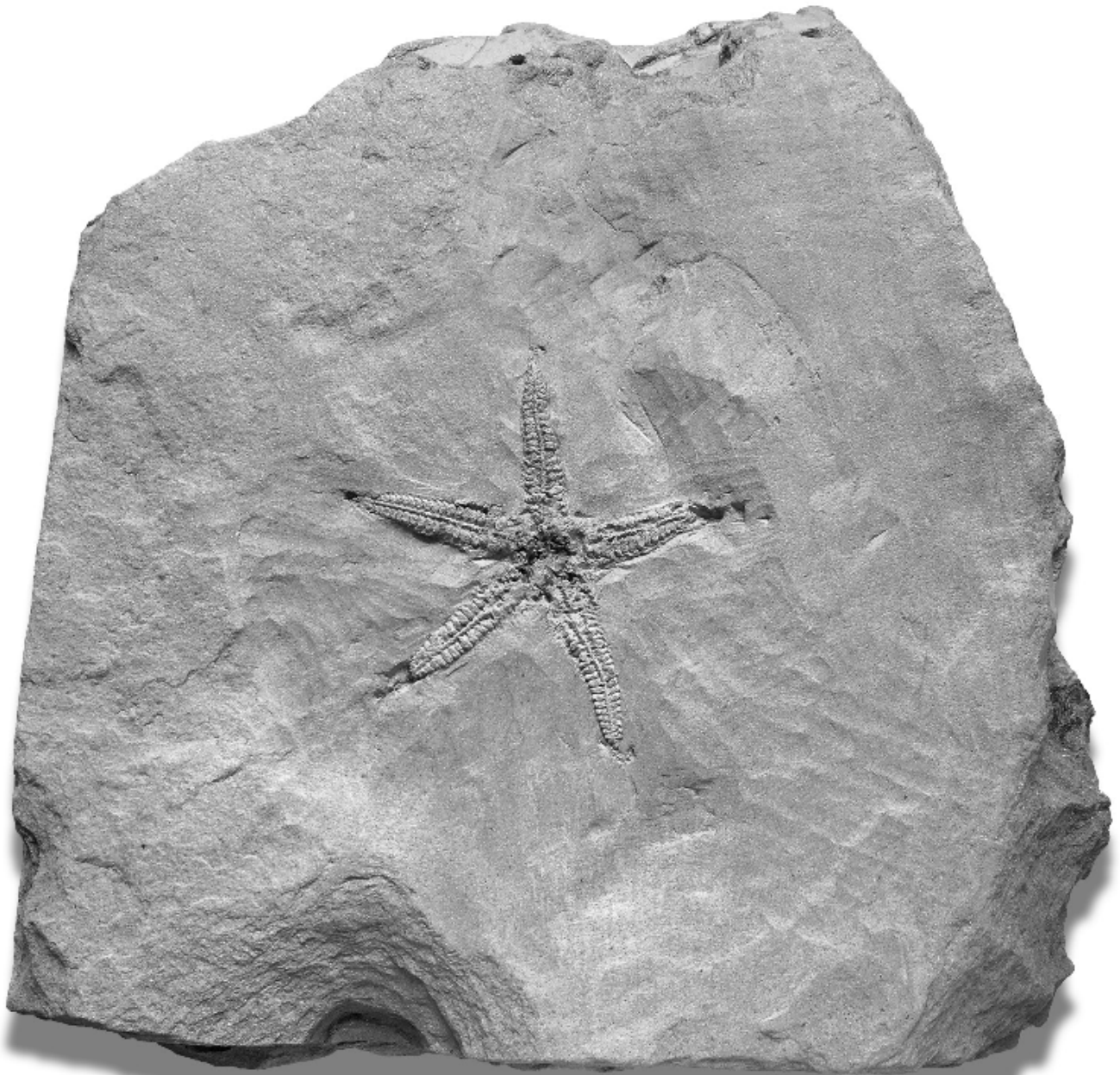
-

Pelo suporte técnico-científico:

ÂNGELA FERNANDES | Universidade Federal do Paraná
ARIADNE BORGIO | Universidade Federal do Paraná
BERTRAND LEFEBVRE | Université Claude Bernard Lyon 1
CAMERON PENN-CLARKE | University of the Witwatersrand
CARLOS GUEDES | Universidade Federal do Paraná
CAROLINA AQUINO | Universidade Federal do Paraná
CRISTINA VEGA | Universidade Federal do Paraná
DANIEL BLAKE | University of Illinois
DANIEL SEDORKO | Universidade Federal do Rio de Janeiro
GORDON HENDLER | Natural History Museum of Los Angeles County
JEANNINNY COMNISKEY | Universidade Estadual de Ponta Grossa
JOÃO REZENDE | Universidade do Estado do Rio de Janeiro
JULIANA LEME | Universidade de São Paulo
MARISA MESQUITA | Universidade Guarulhos
MARCELLO SIMÕES | Universidade Estadual Paulista
ROBERTO VIDEIRA-SANTOS | Universidade Estadual de Goiás
ROBSON BOLZON | Universidade Federal do Paraná
SANDRO SCHEFFLER | Universidade Federal do Rio de Janeiro
THIAGO MORAES | Centro de Tecnologia da Informação Renato Archer

-

A Deus e a todos vocês, que de muitas formas contribuíram
nessa fantástica jornada pelos mares devonianos,
meu sincero obrigado!



*O que mais está escondido da minha visão por
conta das minhas próprias suposições?*

↔ SARAH T. STEWART ↔

RESUMO

Devido ao baixo potencial de preservação de seus esqueletos multi-elementais, fósseis articulados de ofiuroides podem ser usados como um guia tafonômico apurado de condições excepcionais de fossilização. Fundamentado nesse princípio, o objetivo do trabalho é investigar a história tafonômica dos leitos produtores de ofiuroides ao longo de três sítios paleontológicos do leste do estado do Paraná, no Brasil, onde sequências devonianas epicontinentais da Formação Ponta Grossa são bem representadas. Através de investigação de campo, de análises tomográficas e da descrição de 218 amostras, cinco graus tafonômicos foram elencados para retratar as histórias deposicionais desses leitos de ofiuroides na Formação Ponta Grossa. Três graus tafonômicos de alta ordem (A1-A3) refletem ofiuroides repentinamente soterrados em vida. O grau A1 abrange esqueletos esparsos de ofiuroides articulados e orientados em posturas normais, paralelas ao plano de acamamento. O grau A2 agrupa aglomerados de ofiuroides articulados orientados em horizontes específicos, por vezes com espécimes em posturas invertidas. O grau A3 compreende esqueletos completos a incompletos de ofiuroides em posturas de escape, inclinadas em baixos ângulos nos planos de acamamento, ocasionalmente com evidências de braços autotomizados. Por sua vez, dois graus tafonômicos de ordem mais baixa (B1-B2) incluem um número limitado de esqueletos desarticulados, refletindo espécimes de ofiuroides soterrados entre horas a poucos dias após a morte. O grau B1 é constituído por ofiuroides desarticulados em uma sequência normal de degradação *post-mortem*, com pontas dos braços ausentes ou dissociadas próximo no sedimento. O grau B2 reúne ofiuroides em um padrão seletivo de desarticulação, com mistura de segmentos intactos e porções dissociadas no sedimento, sugerindo perturbação macrobentônica das carcaças. Esses registros indicam que descargas fluviais foram os mecanismos primários de soterramento de ofiuroides na Formação Ponta Grossa, visto que podem transportar grandes volumes de sedimentos ricos em água doce para zonas distais de bacias marinhas, favorecendo um entorpecimento em massa de equinodermos errantes. Enquanto isso, tempestades provavelmente foram apenas um processo subordinado de soterramento, levando em conta que remobilizam sedimentos sem um anestésico-chave. Além disso, com o auxílio de microscopia eletrônica de varredura, compressões carbonáceas foram registradas pela primeira vez em equinodermos fósseis, ressaltando a querogenização de órgãos viscerais do disco de alguns ofiuroides, aparentemente com piritização associada. Considerando a associação com variados litotipos e comunidades bentônicas, é provável que os ofiuroides tenham prosperado em diferentes fundos marinhos ao longo da Formação Ponta Grossa, embora sendo preservados apenas sob uma janela tafonômica restrita, especialmente em regiões marinhas distais livres da interferência de ondas, correntes e grupos bioturbadores. Essa janela preservacional parece ter sido potencializada em sistemas regressivos devido ao aumento gradual da influência fluvial sobre o antigo mar epicontinental da formação. Portanto, diante da presença de ofiuroides excepcionalmente articulados e com restos orgânicos conservados, a Formação Ponta Grossa pode ser devidamente classificada como um Konservat-Lagerstätte de equinodermos do Devoniano do Brasil.

Palavras chave: Equinodermos, Graus tafonômicos, Turbiditos extrabasinais, Compressões carbonáceas, Ponta Grossa Konservat-Lagerstätte.

ABSTRACT

Due to the low preservation potential of their multi-elemental skeletons, articulated ophiuroid fossils can be used as an accurate taphonomic guide to exceptional fossilization conditions. Based on this principle, the objective of this work is to investigate the taphonomic history of ophiuroids-producing beds across three paleontological sites in eastern Paraná state, Brazil, where epicontinental Devonian sequences from the Ponta Grossa Formation are well represented. Through fieldwork, tomographic analysis, and description of 218 samples, five taphonomic grades were listed to represent the depositional histories of these ophiuroid beds in the Ponta Grossa Formation. Three high-order taphonomic grades (A1-A3) reflect ophiuroids suddenly buried in life. Grade A1 encompasses sparse skeletons of ophiuroids articulated and oriented in normal postures, parallel to the bedding planes. Grade A2 groups clusters of articulated ophiuroids oriented in specific horizons, sometimes with specimens in inverted postures. Grade A3 comprises complete to incomplete skeletons of ophiuroids in escape postures, inclined at low angles in the bedding planes, occasionally with evidence of autotomized arms. In turn, two lower-order taphonomic grades (B1-B2) include a limited number of disarticulated skeletons, reflecting ophiuroid specimens buried between hours to a few days after death. Grade B1 consists of disarticulated ophiuroids in a normal *post-mortem* degradation sequence, with arms tips absent or dissociated close in the sediment. Grade B2 combines ophiuroids in a selective disarticulation pattern, with the mixing of intact segments and dissociated portions in the sediment, suggesting macrobenthic disturbance of the carcasses. These records indicate that fluvial discharges were the primary burial mechanisms for ophiuroids in the Ponta Grossa Formation, as they can transport large loads of freshwater-rich sediment to distal zones of marine basins, favoring mass dormancy of errant echinoderms. Meanwhile, storms were probably only a subordinate burial process, given that they remobilize sediments without a key anesthetic. Furthermore, with the aid of scanning electron microscopy, carbonaceous compressions were recorded for the first time in fossil echinoderms, highlighting the kerogenization of visceral organs of the disk of some ophiuroids, apparently with associated pyritization. Considering the association with varied lithotypes and benthic communities, it is likely that ophiuroids have thrived in different seabeds along the Ponta Grossa Formation, although being preserved only under a restricted taphonomic window, especially in distal marine regions free from the interference of waves, currents, and bioturbators. This preservation window seems to have been potentiated in regressive systems due to the gradual increase in fluvial influence over the ancient epicontinental sea of the formation. Therefore, because of the presence of exceptionally articulated ophiuroids with preserved organic remains, the Ponta Grossa Formation can be adequately classified as a echinoderm Konservat-Lagerstätte from the Devonian of Brazil.

Keywords: Echinoderms, Taphonomic grades, Extrabasinal turbidites, Carbonaceous compressions, Ponta Grossa Konservat-Lagerstätte.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa geológico da Formação Ponta Grossa no estado do Paraná.....	2
Figura 2: Visão geral dos três sítios estudados.....	7
Figura 3: Principais grupos fósseis associados a ofiuroides no Membro Jaguariaíva.....	11
Figura 4: Principais grupos fósseis associados a ofiuroides no Membro São Domingos.....	13
Figura 5: Modelo esquemático de depósitos produzidos por uma pluma hipopical.....	18
Figura 6: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico A1.....	20
Figura 7: Modelos deposicionais esquemáticos dos graus tafonômicos A.....	22
Figura 8: Padrões diagenéticos de achatamento esquelético.....	24
Figura 9: Modelo esquemático de depósitos produzidos por um fluxo hiperpical.....	26
Figura 10: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico A2.....	28
Figura 11: Reconstrução virtual de ofiuroides (APg 127) do grau tafonômico A2.....	30
Figura 12: Padrões diagenéticos de infiltração de lama e de compressão carbonácea.....	33
Figura 13: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico A3 - Parte 1.....	36
Figura 14: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico A3 - Parte 2.....	38
Figura 15: Reconstrução virtual de ofiuroide (CP/E-2085) do grau tafonômico A3.....	39
Figura 16: Reconstrução virtual de ofiuroide (UFPR 0933 PI) do grau tafonômico A3.....	40
Figura 17: Reconstrução virtual de ofiuroides (APg 11) do grau tafonômico A3.....	42
Figura 18: Modelo esquemático de depósitos produzidos por tempestades.....	44
Figura 19: Mapeamento elemental de películas carbonáceas em ofiuroides - Parte 1.....	46
Figura 20: Mapeamento elemental de películas carbonáceas em ofiuroides - Parte 2.....	47
Figura 21: Análise elemental pontual de películas carbonáceas em ofiuroides.....	48
Figura 22: Mapeamento elemental de uma infiltração lamosa em ofiuroide.....	50
Figura 23: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico B1.....	53
Figura 24: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico B2.....	58
Figura 25: Paleobiogeografia de ofiuroides no Devoniano Inferior do Gondwana.....	62
Figura 26: Ofiuroides através da estratigrafia do Devoniano da Bacia do Paraná.....	66

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Atributos relevantes para avaliação tafonômica de ofiuroides.....	9
Tabela 2: Síntese de atributos dos cinco graus tafonômicos estudados.....	17
Tabela 3: Ponta Grossa Konservat-Lagerstätte: parâmetros-chave de classificação.....	69

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. CONTEXTO GEOLÓGICO E PALEONTOLÓGICO	1
3. TAFONOMIA ATUALÍSTICA DE OFIUROIDES	4
4. MATERIAIS E MÉTODOS	6
4.1 SÍTIOS E REPOSITÓRIOS DE AMOSTRAS.....	6
4.2 TÉCNICAS LABORATORIAIS.....	8
4.3 AVALIAÇÃO TAFONÔMICA.....	9
5. RESULTADOS E DISCUSSÕES	10
5.1 SEDIMENTOLOGIA DOS DEPÓSITOS ESTUDADOS.....	10
5.1.1 Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti.....	10
5.1.2 Depósito do Rio Caniú.....	12
5.1.3 Depósito do Aeroporto Sant'Ana.....	14
5.2 GRAUS TAFONÔMICOS DE OFIUROIDES.....	15
5.2.1 Grau tafonômico A1.....	15
5.2.2 Grau tafonômico A2.....	23
5.2.3 Grau tafonômico A3.....	32
5.2.4 Grau tafonômico B1.....	51
5.2.5 Grau tafonômico B2.....	56
5.3 IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS.....	61
5.4 OFIUROIDES POR MEIO DA ESTRATIGRAFIA DE SEQUÊNCIAS.....	64
5.5 PONTA GROSSA KONSERVAT-LAGERSTÄTTE: MODELO E PERSPECTIVAS.....	67
6. CONCLUSÕES	71
REFERÊNCIAS	72
ANEXO I: Lista de amostras estudadas.....	84
ANEXO II: Coluna estratigráfica do Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti (km 3,95).....	89
ANEXO III: Coluna estratigráfica do Depósito do Rio Caniú.....	90
ANEXO IV: Coluna estratigráfica da base do Depósito do Aeroporto Sant'Ana.....	91

1. INTRODUÇÃO

Ofiuroides são um grupo de equinodermos com ocorrência historicamente conhecida nos depósitos devonianos do sul do Brasil (e.g., Derby, 1878; Clarke, 1913; Petri, 1948; Melo, 1988). Embora apenas duas espécies tenham sido descritas até agora (Clarke, 1913; Fraga & Vega, 2020a), esses equinodermos têm sido coletados ao longo de décadas de expedições de campo em sítios fossilíferos da margem sudeste da Bacia do Paraná, onde a Formação Ponta Grossa aflora. Além disso, a maioria desses fósseis é excepcionalmente articulada e preserva mesmo os elementos mais delicados, tal como os ossículos das pontas dos braços. Essa condição preservacional é um indicador tafonômico valioso porque o esqueleto dos ofiuroides é altamente vulnerável à degradação orgânica, que pode rapidamente desarticular e dispersar seus numerosos ossículos entre horas a poucos dias após a morte (Schäfer, 1972; Brett et al., 1997). Ainda no caso de equinodermos de vida livre, como os ofiuroides, a preservação de esqueletos intactos requer, portanto, um rápido aporte de sedimentos para soterrar esses animais ainda vivos ou logo após a morte (Ausich, 2021).

Portanto, em razão dessa frágil arquitetura esquelética, é adequado usar fósseis articulados de ofiuroides como rastreadores apurados de antigos leitos de soterramento episódico (Donovan, 1991; Ausich, 2021). Embasado nessa premissa, o objetivo central deste trabalho é investigar a história tafonômica de leitos produtores de ofiuroides em três afloramentos na porção leste do estado do Paraná (Figura 1), onde siltitos e folhelhos fossilíferos do Devoniano Inferior da Formação Ponta Grossa são bem representados. Em especial, esses depósitos são escolhidos aqui por terem produzido um número bastante expressivo de ofiuroides, com centenas de exemplares disseminados em coleções paleontológicas da região sul e sudeste do Brasil (e.g., Silva & Bedani, 2013; Fraga & Vega, 2020b).

Como resultado, essa pesquisa ajuda a refinar os modelos deposicionais e diagenéticos de preservação de ofiuroides, enfatizando a magnitude e a periodicidade de eventos episódicos, mesmo ao longo de sequências pelíticas aparentemente dominadas por monótonas taxas de sedimentação. Essa atribuição é útil porque a maior parte do conhecimento tafonômico da Formação Ponta Grossa provém de invertebrados de esqueleto rígido, tais como moluscos e braquiópodes (e.g., Kotzian, 1995; Zabini et al., 2010; Bosetti et al., 2012; Comiskey et al., 2016; Horodyski et al., 2019), mais resistentes a processos bioestratinômicos e episódios de retrabalhamento que o frágil arranjo multi-elemental dos ofiuroides. Diante disso, esperamos contribuir na reconstrução das dinâmicas de sedimentação do mar epicontinental do Devoniano paranaense, indicando se os ofiuroides habitaram regiões restritas ou, ainda, se prosperaram em diferentes leitos marinhos, mas somente foram preservados sob circunstâncias tafonômicas excepcionais.

2. CONTEXTO GEOLÓGICO E PALEONTOLÓGICO

As amostras disponíveis para o presente estudo originaram-se de três exposições de rochas na borda sudeste da Bacia do Paraná, no Brasil. Essa região corresponde à Formação

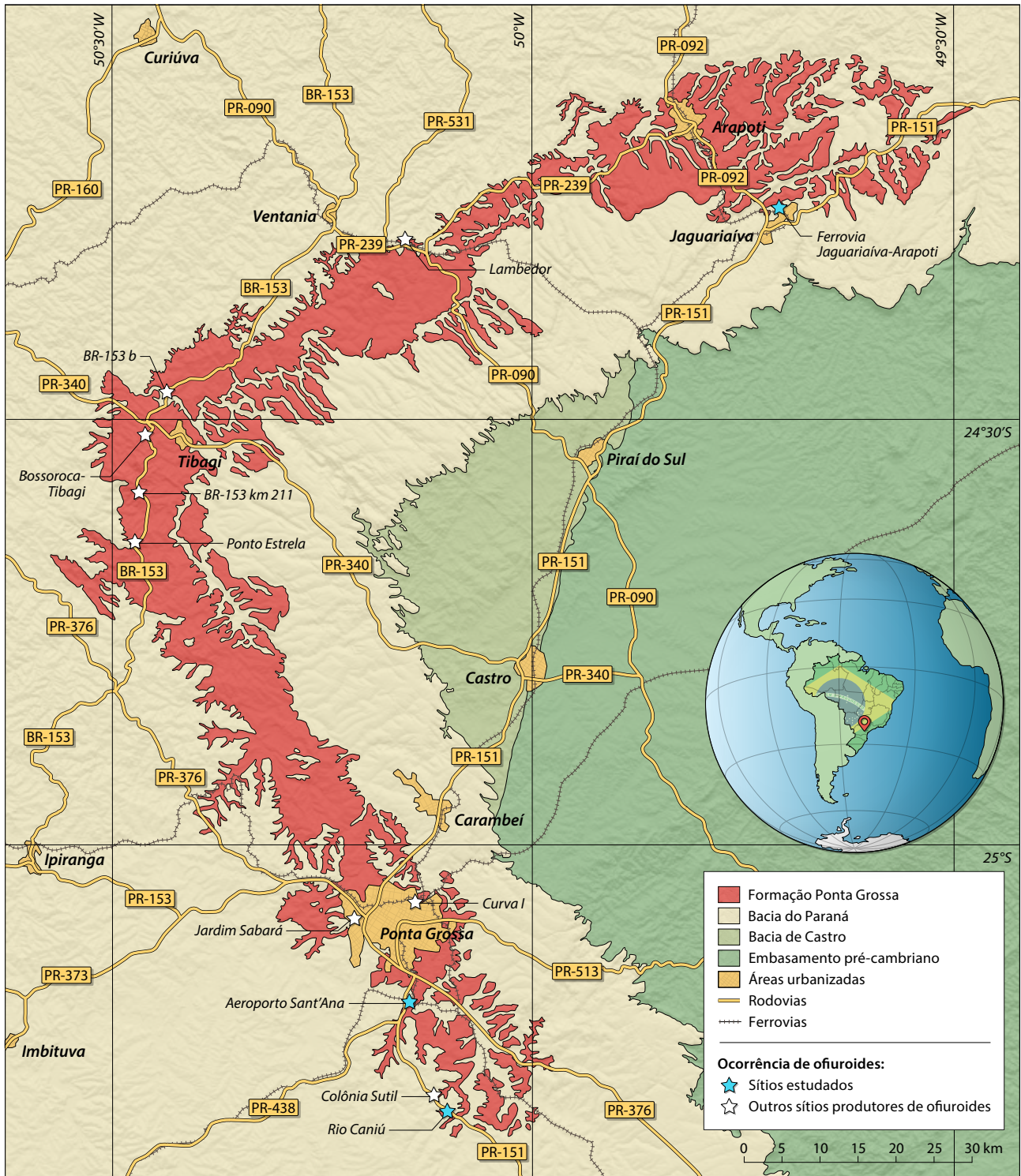


Figura 1: Mapa geológico da Formação Ponta Grossa no estado do Paraná. Registro de ofiuroides derivado de Petri (1948), Melo (1985), Bosetti (2004), Bosetti et al. (2010), Matsumura (2010), Comniskey (2011), Horodyski et al. (2019) e Fraga & Vega (2020b). A posição geográfica do sítio do Jardim Sabará é estimada. Base geomorfológica modificada de Topodata (2008).

Ponta Grossa, uma unidade litoestratigráfica devoniana composta principalmente por rochas siliciclásticas marinhas fossilíferas (Figura 1). A formação ainda é historicamente dividida entre os membros Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos (sensu Lange & Petri, 1967), que preservam

evidências de um antigo ciclo transgressivo-regressivo do Oceano Panthalassa. Essa divisão tripartite pode ser rastreada em subsuperfície ao longo da maior parte da Bacia do Paraná e é especialmente útil durante o mapeamento dos diversos pequenos afloramentos de superfície na região (Assine et al., 1998; Assine & Simões, 2018; Sedorko et al., 2021).

O Membro Jaguariaíva, datado do Pragiano tardio-Emsiano inicial, é constituído principalmente por folhelhos escuros e siltitos arenosos frequentemente bioturbados, e tem sido interpretado como uma antiga plataforma epicontinental dominada por ondas (Assine et al., 1994; Milani et al., 2007; Grahn et al., 2013). Embora a recorrente piritização dos sedimentos sugira anoxia do fundo, a abundante fauna malvinoxhosaniana (sensu Penn-Clarke & Harper, 2021) registrada nesse membro sugere que a coluna d'água foi substancialmente oxigenada sob condições climáticas normais (Ng, 2013). Apesar disso, somente alguns poucos horizontes produtores de ofiuroides foram documentados até agora ao longo de intervalos de folhelho micáceo do Membro Jaguariaíva (Petri, 1948; Fraga & Vega, 2020b).

Por sua vez, o Membro Tibagi, datado do Emsiano tardio, é constituído por uma peculiar sucessão com granocrescência ascendente de arenitos fossilíferos de granulação fina a muito fina, localmente intercalados com folhelhos siltosos, representando uma progradação deltaica das terras orientais do Gondwana (Assine et al., 1998; Grahn et al., 2013). Essa sequência progradacional tem produzido abundantes leitos de braquiópodes desarticulados, provavelmente acumulados por fluxos turbulentos ao longo de canais submarinos distais (Popp & Barcellos-Popp, 1986). De fato, Petri (1948) registrou um horizonte produtor de ofiuroides intercalado em "arenitos Tibagi". Contudo, tal atribuição estratigráfica é incerta porque considerava o Membro Tibagi apenas como uma litofácies e, portanto, passível de repetição ao longo da Formação Ponta Grossa (para mais comentários, confira Melo, 1985).

Por outro lado, o Membro São Domingos, datado do Emsiano tardio-Frasniano inicial, é caracterizado por sequências de folhelho argiloso escuro frequentemente intercaladas com finas camadas de arenito (Assine et al., 1994; Grahn et al., 2013). Esses sedimentos sinalizam um importante evento transgressivo que conectou as bacias do Paraná e do Parnaíba, promovendo um declínio de muitos grupos malvinoxhosanianos durante o Devoniano Médio (Melo, 1988; Assine, 1995; Milani et al., 2007; Grahn et al., 2016). Por conta disso, o membro abrange estratos fossilíferos dominados especialmente por moluscos bivalves e pequenos braquiópodes linguliformes, em típicas configurações de depósitos associados a tempestades (Horodyski et al., 2019). Apesar disso, a parte inferior dessa unidade ainda agrupa a maior diversidade e abundância de equinodermos devonianos conhecida no Brasil, com diferentes horizontes de ofiuroides registrados em fácies pelíticas (e.g., Petri, 1948, Melo, 1985; Bosetti & Moro, 1989; Bosetti, 2004; Matsumura, 2010; Comniskey, 2011; Fraga & Vega, 2020b).

Mais recentemente, Grahn et al. (2013) revisaram as idades desses estratos por meio de meticulosos levantamentos palinológicos, e elevaram o Membro São Domingos ao nível de formação. No entanto, como destacado por esses autores, pelo menos 52% da seção de 240 metros do paraestratotipo atribuído à "Formação São Domingos" são constituídos por rochas

similares às da própria Formação Ponta Grossa. Nesse cenário, considerando (i) que a maior parte dos afloramentos na região é restrita a pequenas exposições intemperizadas e recobertas por densa vegetação e (ii) que a margem sudeste da Bacia do Paraná é cortada por centenas de diques que podem deslocar muitas dessas exposições em superfície, a proposta de diferentes formações afeta substancialmente a mapeabilidade de superfície, condição crucial para a proposição de formações geológicas no Brasil (Petri et al., 1986). Por essas razões, apesar da diversidade litológica desses estratos devonianos, a divisão litoestratigráfica de Lange & Petri (1967) ainda é uma alternativa prática dentro do contexto regional.

3. TAFONOMIA ATUALÍSTICA DE OFIUROIDES

Nas últimas décadas, experimentos de campo e de laboratório têm registrado importantes taxas de degradação para vários grupos de equinodermos modernos (e.g., Meyer, 1971; Schäfer, 1972; Lewis, 1986; Allison, 1990; Kerr & Twitchett, 2004; Gorzelak & Salamon, 2013; Salamon et al., 2014). Particularmente, todas essas investigações chamam a atenção para o limitado potencial de fossilização dos ofiuroides, que normalmente são preservados articulados apenas sob circunstâncias bastante excepcionais. No entanto, é importante destacar que as taxas de degradação podem ter sido diferentes para ofiuroides paleozoicos uma vez que algumas variáveis são puramente especulativas para os mares antigos. Mesmo assim, muitos limites de confiança também podem ser traçados se os processos tafonômicos são conhecidos para os representantes modernos (Allison, 1990; Kroh & Nebelsick, 2010).

O endoesqueleto dos ofiuroides é formado por centenas a milhares de ossículos de carbonato de cálcio com alto teor de magnésio. Embora esses numerosos elementos esqueléticos possam ter formas bastante variáveis entre as diferentes espécies, eles são estruturas distintamente porosas, unidas por ligamentos e fibras musculares ou somente dispersas ao longo da epiderme como pequenos ossículos (Ubaghs, 1967; Lewis, 1980; Ausich, 2021). Por causa dessa delicada construção esquelética, a decomposição tem um efeito severo quando a fina camada orgânica que cobre o corpo desses animais é enfraquecida, reduzindo rapidamente carcaças articuladas a uma porção de ossículos dissociados no fundo do mar (Lewis, 1986; Kerr & Twitchett, 2004).

Esta desarticulação precoce do corpo dos ofiuroides é guiada pela concomitância de muitas variáveis ecológicas dos mares; no entanto, alguns fatores bióticos podem ser ainda mais críticos neste processo. Em sua pesquisa nas águas quentes do Mar do Caribe, Meyer (1971) documentou algumas carcaças frescas de ofiuroides sendo seletivamente atacadas por necrófagos bentônicos até serem reduzidas a segmentos de braço e ossículos desarticulados entre cerca de três a seis dias. Por outro lado, Schäfer (1972) observou ainda a desarticulação de alguns braços de ofiuroides em apenas 15 horas após a morte desses organismos nas águas frias e cheias de vida no sul do Mar do Norte. Portanto, esses dados destacam o quão rápido a desarticulação pode ser, mesmo dentro de diferentes habitats, principalmente quando necrófagos são uma das variáveis potencialmente presentes.

Alternativamente, também é essencial identificar os níveis de efeito de variáveis abióticas isoladas para estimar o período de tempo que um determinado fóssil de ofiuroides permaneceu exposto no fundo do mar antes do soterramento final. Por exemplo, Kidwell & Baumiller (1990) descreveram que as taxas de decomposição anaeróbica de tecidos moles de equinodermos são somente ligeiramente menores que aquelas de condições aeróbicas normais. Com base nisso, é improvável que apenas fundos anóxicos tenham sido uma variável eficiente para preservar esqueletos multi-elementais intactos sob sedimentação de fundo. No entanto, é adequado considerar que a escassez de necrófagos e bioturbadores em condições anóxicas pode ter ajudado a retardar sutilmente a desarticulação de carcaças de equinodermos (Brett & Baird, 1986; Donovan, 1991).

Em outros aspectos, experimentos laboratoriais também indicaram a importância da temperatura da água durante a decomposição microbiana de ofiuroides modernos. Nesse sentido, Allison (1990) registrou a degradação controlada de alguns ofiuroides a 6°C e verificou que suas carcaças podem permanecer intactas por pelo menos 11 dias em condições livres de distúrbios físicos. De forma similar, Kerr & Twitchett (2004) quantificaram que apenas a atividade microbiana já era suficiente para desassociar ossículos de ofiuroides sob leve agitação de água após cerca de 30 dias a 4°C, após 14 dias a 15°C, mas logo após 8 dias a 25°C. Consequentemente, esses experimentos reforçam as noções de Swift et al. (1979) de que as taxas de decomposição aceleram com o aumento da temperatura.

No entanto, estudos recentes também tem documentado que ofiuroides podem persistir bem articulados após a morte por pelo menos algumas horas durante significativo transporte. Em experimentos com tambores de rolamento, Gorzelak & Salamon (2013) mostraram que os braços de carcaças frescas de ofiuroides normalmente são desarticulados apenas após o primeiro dia, mas que cinco dias já são suficientes para converter algumas partes distais dos braços em ossículos dissociados durante contínua simulação de transporte. Contudo, essa desarticulação pode ser ainda mais rápida se as carcaças tiverem passado por um período de decomposição antes do transporte (Kerr & Twitchett, 2004). Além disso, apesar da baixa densidade do esqueleto dos ofiuroides, a abrasão e o arredondamento ainda podem ter um importante impacto sobre os ossículos transportados por longas distâncias (Gorzelak & Salamon, 2013; Salamon et al., 2014).

Dessa maneira, esses resultados demonstram como a condição esquelética é um indicador sensível da quantidade de tempo que os ofiuroides permaneceram expostos na zona tafonomicamente ativa, logo antes do soterramento final. No entanto, poderiam esses dados atualísticos também ser coerentes com a degradação de ofiuroides extintos? É bastante provável. Embora a arquitetura esquelética dos ofiuroides encrinasterídeos da Formação Ponta Grossa inclua alguns elementos similares aos de asteróides, tais como uma estrutura ambital alargada e ossículos laterais ventralmente dilatados com fileiras de pústulas, as pesquisas concordam que a taxa de desarticulação *post-mortem* de ofiuroides e asteróides é igualmente rápida (e.g., Schäfer, 1972; Allison, 1990; Brett et al., 1997; Gorzelak & Salamon, 2013). Sendo

assim, é correto supor que mesmo ofiuroides devonianos foram tão suscetíveis aos processos tafonômicos quanto seus representantes modernos.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 SÍTIOS E REPOSITÓRIOS DE AMOSTRAS

Esse trabalho é embasado em 218 amostras generosamente cedidas pelas coleções paleontológicas da Universidade Guarulhos (UNG), da Universidade do Contestado (UNC), da Universidade Federal do Paraná (UFPR) e do Instituto Geológico de São Paulo (IG) (Anexo I). Essas amostras foram coletadas principalmente por pesquisadores e alunos de graduação ao longo de dezenas de expedições de campo a três sítios da Formação Ponta Grossa (sensu Lange & Petri, 1967), na porção leste do Paraná (Figura 1). Todavia, devido ao caráter essencialmente didático dessas expedições, posições estratigráficas detalhadas estão disponíveis apenas para parte dos fósseis de ofiuroides. Portanto, para contornar essa limitação, 15 dias de atividades de campo foram desenvolvidas ao longo desses três respectivos sítios a fim de descrever litologias, traçar seções estratigráficas, refinar horizontes fossilíferos conhecidos e, na medida do possível, rastrear novos leitões produtores de ofiuroides.

A Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti (24°14'27.4"S, 49°43'03.6"W) agrupa um amplo trecho de rochas fossilíferas próximo ao município de Jaguariaíva, no nordeste do Paraná. O ponto investigado aqui corresponde ao km 3.95 desse corte ferroviário, onde algumas sequências basais do Membro Jaguariaíva são bem preservadas (Figuras 1; 2A). Devido à falta de miosporos, Mauller et al. (2009) e Grahn et al. (2013) propuseram uma idade pragiana tardia para as rochas desse trecho basal da ferrovia sobretudo através da análise de quitinozoários (veja biozona *Ramochitina magnifica*). Embora tal atribuição de idade seja mais antiga que outras propostas emsianas (e.g., Lange, 1967; Oliveira, 1997), ela é bastante importante por ser compatível com os dados palinológicos mais recentes de outras bacias paleozoicas ao longo da América do Sul (e.g., Daners et al., 2017; Muro et al., 2017; Rubinstein et al., 2018).

O Rio Caniú (25°18'50.9"S, 50°05'32.9"W) é um sítio historicamente conhecido localizado em um corte de rodovia da PR-151, próximo à divisa entre os municípios de Palmeira e Ponta Grossa, na porção sudeste do Paraná (Figura 1). Atualmente, apesar da seção aflorante ser bastante limitada, ela ainda abrange lajes ricamente fossilíferas da base do Membro São Domingos (Figura 2B). Por um lado, Oliveira (1997) sugeriu uma idade givetiana para este sítio com base em alguns acritarcos presumivelmente relacionados ao Devoniano Médio. Contudo, considerando que algumas dessas formas são muito pouco conhecidas (e.g., *Geron elegans*), enquanto outras foram registradas posteriormente no Devoniano Inferior (*Evittia sommeri* e *Dictyotidium cohora*), essas assembleias de acritarcos por si mesmas falham em apoiar, com segurança, idades devonianas mais jovens. Em contrapartida, Bosetti et al. (2012) indicaram uma idade emsiana tardia através da investigação de alguns marcadores palinomorfos potencialmente úteis das camadas basais do Rio Caniú (e.g., *Cordobesia orientalis* e *Acinosporites apiculatus*).



Figura 2: Visão geral dos três sítios estudados. **(A)** Sucessão de siltitos arenosos com intercalações de argilitos e folhelhos piritizados através do km 3.95 do Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti. **(B)** Pequena exposição de folhelhos e siltitos arenosos no Depósito do Rio Caniú. **(C)** Sucessão de argilitos e folhelhos intercalados com horizontes de arenito siltoso no Depósito do Aeroporto Sant'Ana.

Por fim, o Aeroporto Sant'Ana ($25^{\circ}10'50.5''S$, $50^{\circ}08'45.8''W$) é um sítio ao longo de um corte ferroviário dentro do município de Ponta Grossa, no sudeste do Paraná (Figura 1). A seção aflorante é particularmente bem marcada a cerca de 150 m a oeste do cruzamento com a PR-151, onde camadas proeminentes do Membro São Domingos aparecem (Figura 2C). Nos últimos anos, Bosetti et al. (2012) examinaram um horizonte argiloso deste afloramento e propuseram uma idade emsiana tardia fundamentada principalmente na coocorrência de alguns miosporos bioestratigraficamente relevantes (e.g., *Acinosporites apiculatus* e *Zonotriletes brevivelatus*). Em particular, este horizonte datado é interessante aqui porque corresponde justamente a um dos potenciais intervalos produtores de ofiuroides fósseis do Depósito do Aeroporto Sant'Ana (Intervalo AIII, veja a Seção 5.1.3).

4.2 TÉCNICAS LABORATORIAIS

Todas as amostras fósseis estudadas correspondem a moldes negativos de antigos esqueletos carbonáticos dissolvidos dentro do sedimento circundante, uma condição comum em meio aos fósseis de equinodermos da Formação Ponta Grossa. Por conta desse padrão de preservação, alguns aspectos tridimensionais do esqueleto podem ser obscurecidos, o que normalmente exige a confecção de contramoldes de silicone para facilitar a investigação e, em especial, a identificação taxonômica dos espécimes. No entanto, a confecção de contramoldes não é um método conveniente aqui desde que a maioria desses fósseis está preservada sobre lajes frágeis de sedimentos muito friáveis. Além disso, alguns materiais deste estudo ainda estão devidamente resguardados contra a utilização de técnicas nocivas - um incentivo adicional para a busca por alternativas não destrutivas.

Diante disso, alguns dos espécimes fósseis foram separados para serem escaneados por Tomografia Computadorizada de Raios X (TC) em um scanner i-CAT, cedido pelo Laboratório de Imagem (LABIM) do curso de Odontologia da UFPR. Curiosamente, o sistema de imagem 3D de feixe cônico deste scanner odontológico oferece uma alternativa não destrutiva bastante conveniente para a paleontologia, podendo revelar qualquer esqueleto de ofiuoide enterrado ou parcialmente obscurecido no sedimento por conta do grande contraste de densidades entre a rocha circundante e o molde esquelético negativo preenchido por ar. Todos os conjuntos de dados volumétricos produzidos por essas análises de TC foram processados e renderizados virtualmente através dos softwares RadiAnt e InVesalius.

Em contrapartida, algumas amostras de pequeno porte, com espécimes relativamente bem preservados, também foram separadas para serem analisadas sob Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) e Espectroscopia de Energia Dispersiva (EDS), com o propósito de analisar em detalhe certos aspectos preservacionais e de gerar mapas elementais de algumas películas escuras presentes sobre o molde esquelético desses ofiuoídeos. Essas análises foram realizadas por meio de um TESCAN MIRA3, um TESCAN VEGA3 e um JEOL JSM-6010LA do Laboratório de Materiais e Estruturas (LAME-LACTEC), do Centro de Microscopia Eletrônica (CME-UFPR) e do Laboratório de Análises de Minerais e Rochas (LAMIR-UFPR), na respectiva ordem. Além disso, tendo em vista a conservação dos fósseis, nenhuma metalização foi aplicada sobre as superfícies investigadas.

Por último, os espécimes fósseis representativos para cada um dos graus tafonômicos foram selecionados para serem fotografados, sob iluminação oblíqua, por meio da câmera de um iPad Pro (12 megapixels e abertura f/2.2). Um padrão semelhante de fotografia também foi utilizado para a captura de imagens das seções aflorantes. No entanto, note que a maior parte das imagens finais apresentadas aqui são um resultado de pequenos ajustes, especialmente de cor e contraste, realizados no Adobe Photoshop Lightroom. Além do mais, observe também que as ilustrações vetoriais foram produzidas aqui através de uma combinação de ferramentas do Adobe Illustrator, algumas vezes com importantes incrementos de pintura digital realizados através dos softwares Procreate e Adobe Photoshop.

4.3 AVALIAÇÃO TAFONÔMICA

Embora as amostras de ofiuroides tenham sido coletadas em diferentes regiões (Seção 4.1), a distribuição estratigráfica dos espécimes é limitada somente a determinados horizontes fossilíferos dentro dos sítios estudados. Por essa razão, o conceito de grau tafonômico (sensu Brandt, 1989) é conveniente aqui porque nos permite detalhar a história geológica ao nível de leito por leito, ou seja, ao nível de camadas fossilíferas individuais - algo geralmente muito específico para o conceito de tafofácies. Além do mais, graus tafonômicos também proporcionam um método prático para comparar faunas temporal e espacialmente divergentes, tendo em vista que leitões do mesmo grau refletem histórias deposicionais semelhantes entre si (Brandt, 1989). Dessa maneira, altos graus tafonômicos denotam assembleias fósseis bem preservadas e marcam taxas de deposição episódica, enquanto diminuições do grau tafonômico sugerem baixa preservação devido ao maior período de exposição das carcaças antes do soterramento final (Brett & Baird, 1986; Brandt, 1989).

Por outro lado, também adaptamos aqui o modelo de descrição tafonômica originalmente criado para trilobitas por Speyer & Brett (1986). Esse modelo compreende cinco tópicos sistematizados e fornece um padrão útil para análises tafonômicas focadas em um grupo fóssil específico, como os ofiuroides encrinasterídeos dessa pesquisa. A síntese dos principais atributos empregados neste levantamento tafonômico de ofiuroides é mencionada na Tabela 1. Em particular, observe que os padrões comportamentais citados são derivados das documentações de Ishida & Fujita (2001), enquanto os atributos bioestratinômicos e diagenéticos são essencialmente adaptados a partir daqueles já abordados na clássica literatura de equinodermos fósseis (e.g., Lewis, 1980; Donovan, 1991; Brett et al., 1997).

Tabela 1: Atributos relevantes para avaliação tafonômica de ofiuroides. *Tendo em vista o tamanho diminuto dos ossículos dos ofiuroides, a identificação segura de padrões de fragmentação está limitada aqui somente à observação de espinhos laterais e marginais.

Atributos tafonômicos		Principais características
Padrões comportamentais	Posturas	Posições de repouso, de caminhada ou de escape em relação à coluna de sedimentos
Padrões bioestratinômicos	Articulação	Porcentagem de esqueletos multi-elementais totalmente articulados
	Desarticulação	Proporção entre espécimes incompletos, segmentos de braço isolados e ossículos ofiuroides dissociados no sedimento
	Densidade de empacotamento	Abundância de ofiuroides (variando de aglomerados de espécimes a esqueletos esparsamente distribuídos no sedimento)
	Orientação	Tipo de arranjo esquelético em planta
		Tipo de arranjo esquelético em seção transversal
Fragmentação*	Proporção de superfícies orais do disco voltadas para cima	
Padrões diagenéticos	Achatamento	Incidência de espinhos fraturados
	Infiltração lamosa	Deformação do arranjo original das séries de ossículos
	Dissolução carbonática	Poros estereomáticos preenchidos por cimento argiloso escuro
	Compressão carbonácea	Ossículos carbonáticos preservados apenas como moldes negativos
		Superfície do disco coberta por uma película escura rica em carbono e, por vezes, substancialmente enriquecida em ferro e enxofre

5. RESULTADOS E DISCUSSÕES

5.1 SEDIMENTOLOGIA DOS DEPÓSITOS ESTUDADOS

5.1.1 Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti

O Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti compreende uma proeminente sucessão de rochas com cerca de 100 m de espessura, onde a seção tipo do Membro Jaguariaíva foi historicamente definida (*sensu* Lange & Petri, 1967). Quase toda essa sucessão é marcada pela abundante presença de braquiópodes; contudo, leitos produtores de ofiuroides são pouco conhecidos e, até agora, essencialmente confinados entre os 44 e 48 m da seção completa do depósito (ver Ciguel, 1989). Em especial, note que a seção de 4.2 m de espessura descrita aqui abrange apenas os estratos expostos no km 3.95 da ferrovia (Figura 2A; Anexo II), onde fósseis de ofiuroides foram reconhecidos anteriormente em atividades de campo. Com base nessa seção parcial, identificamos quatro intervalos litológicos e, ao menos, cinco leitos produtores de ofiuroides (Anexo II).

O primeiro intervalo (JI) é constituído por uma sequência de cerca de 1.4 m de espessura rica em estratos bioturbados de siltito arenoso micáceo (Anexo II). A maioria destes sedimentos são dispostos como corpos lenticulares cinza-amarelados com contato basal erosivo, normalmente se estendendo por algumas dezenas de metros ao longo do afloramento. Os estratos são dominados por traços fósseis, particularmente *Zoophycos*, que obscurecem a maioria das lentes arenosas presentes na matriz siltosa. Os macrofósseis são tipicamente governados por grandes formas malvinoxhosianas (*sensu* Penn-Clarke & Harper, 2021), tal como productídeos, espiriferídeos, conulariídeos e braquiópodes discinídeos, que podem aparecer sob diferentes orientações e graus de articulação dentro dessas camadas siliciclásticas. Por outro lado, a ocorrência de esqueletos multi-elementais é baixa, embora alguns trilobitas, crinoides e ofiuroides possam aparecer esporadicamente dispersos dentro de determinados leitos mais estéreis (*i.e.*, pouco fossilíferos) deste intervalo (Anexo II:E).

O segundo intervalo (JII) agrupa aproximadamente 90 cm de espessura de uma sucessão homogênea rica em folhelhos siltosos escuros intercalados com horizontes esparsos de concreções piritosas (Anexo II). Os folhelhos siltosos prevalecem na maior parte desse intervalo como leitos fossilíferos piritizados, tipicamente endurecidos em afloramento. Braquiópodes rinconelídeos geralmente são numerosos nesses folhelhos, acumulando-se sobre extensos pavimentos de conchas próximos de bivalves e tentaculídeos (Figuras 3B-C). Entretanto, alguns espécimes de ofiuroides, asteroides e estiloforídeos também podem estar associados a esses pavimentos ou aparecer como esqueletos articulados dispersos em leitos de folhelho relativamente estéril (Anexo II:C-D). Por outro lado, as concreções piritosas concentram-se em horizontes de até 7 cm de espessura, que podem se estender notavelmente ao longo do afloramento. Em especial, o núcleo das concreções pode ser maciço ou rico em macrofósseis, tais como conulariídeos e/ou aglomerados de rinconelídeos (Figura 3D).



Figura 3: Principais grupos fósseis associados a ofiuroides no Membro Jaguariaíva. **(A)** Pavimento de valvas de rinconelídeos (*Australocoelia*) e tentaculítídeos (*Tentaculites*) (NR 3880). **(B)** Aglomerados de braquiópodes rinconelídeos (*Australocoelia*) (NR 6490). **(C)** Conchas piritizadas de moluscos bivalves (*Nuculites*, *Palaeoneilo*) e braquiópodes rinconelídeos (*Australocoelia*) (NR 7244). **(D)** Conulariídeo (*Conularia*) (NR 8968). **(E)** Tentaculítídeos (*Tentaculites*) e valvas de braquiópodes (*Derbyina*) (NR 5466). **(F)** Trilobita calmoniídeo (*Paracalmonia*) e valvas de braquiópodes rinconelídeos (*Australocoelia*) (UFPR 0976 PI). Barras de escala ilustram 1 cm.

O terceiro intervalo (JIII) é bem caracterizado por uma sequência de cerca de 30 cm de pelitos fossilíferos, em especial, dominada por argilitos siltosos (Anexo II). Esses sedimentos prevalecem na base desse intervalo como camadas maciças cinza-esbranquiçadas, com algumas incidências esparsas de pequenas escavações horizontais piritizadas. De maneira geral, bivalves, trilobitas e braquiópodes rinconelídeos são numerosos dentro desses leitos,

formando notáveis concentrações fossilíferas (Figuras 3A, E-F), onde restos intactos e desarticulados de ofiuroides podem estar associados (Anexo II:A-B). No entanto, em direção ao topo desse intervalo, há um aumento substancial na ocorrência de pequenas escavações verticais dentro da matriz sedimentar. Macrofósseis tornam-se menos abundantes nesses leitos superiores e, no geral, restritos apenas a valvas desarticuladas de rinconelídeos.

Por fim, o quarto intervalo (JIV) abrange uma proeminente sucessão de cerca de 1.65 m de espessura dominada por estratos bioturbados (Anexo II). Em particular, a porção basal desse intervalo é marcada por uma fina camada de arenitos siltosos laranja-amarelados com estratificação cruzada hummocky de pequena escala, localmente rica em intraclastos de argila e fragmentos de conchas. Por sua vez, esse horizonte hummocky é sobreposto por uma notável sequência massiva de siltitos cinza-esbranquiçados, onde traços fósseis verticais podem ser abundantes. No entanto, macrofósseis normalmente são restritos somente a ocorrências esparsas de braquiópodes dentro desses leitos de siltito, como restos desarticulados de productídeos, rinconelídeos e espiriferídeos.

5.1.2 Depósito do Rio Caniú

Embora historicamente documentados mais de 5 m de espessura (ver Ciguel, 1989), décadas de mudança na paisagem reduziram o Depósito do Rio Caniú a uma pequena seção de cerca de 2.1 m, onde emergem importantes lajes de pelitos fossilíferos (Figura 2B). Mesmo assim, esse depósito ainda tem produzido um número valioso de ofiuroides encrinasterídeos, com diversos espécimes bem preservados disseminados em coleções paleontológicas da região. Entretanto, reconhecer esses mesmos leitos produtores de ofiuroides dentro do depósito pode ser um desafio porque a maioria dos fósseis disponíveis não possui registro estratigráfico exato. Apesar desta limitação, identificamos aqui 3 intervalos litológicos e, ao menos, 11 leitos de ofiuroides por meio de levantamentos de campo (Anexo III).

O primeiro intervalo (RI) abrange aproximadamente 70 cm de folhelhos siltosos escuros com algumas finas intercalações de siltitos arenosos cinza-prateados (Anexo III). Os folhelhos siltosos predominam aqui como leitos piritizados ricos em cristais micáceos, onde conchas dispersas ou localmente sobrepostas de pequenos braquiópodes discinídeos podem ser abundantes (Figura 4B). De maneira semelhante, os siltitos arenosos aparecem como lentes excessivamente ricas em cristais micáceos, embora localmente diferenciando-se pela presença de ondulações simétricas obscurecidas na matriz sedimentar (Anexo III). Em especial, o intervalo ainda é curiosamente marcado em direção ao topo pela crescente incidência de leitos produtores de aglomerados de ofiuroides, além da atípica preservação de colônias de briozoários incrustantes sobre conchas de discinídeos (Figura 4B; Anexo III:E-F).

O segundo intervalo (RII) é bem representado por uma sucessão heterolítica de cerca de 40 cm de espessura rica em siltitos micáceos e arenitos de granulação muito fina a média, normalmente arrançados como finas lentes bioturbadas cinza-amareladas (Anexo III). Grânulos

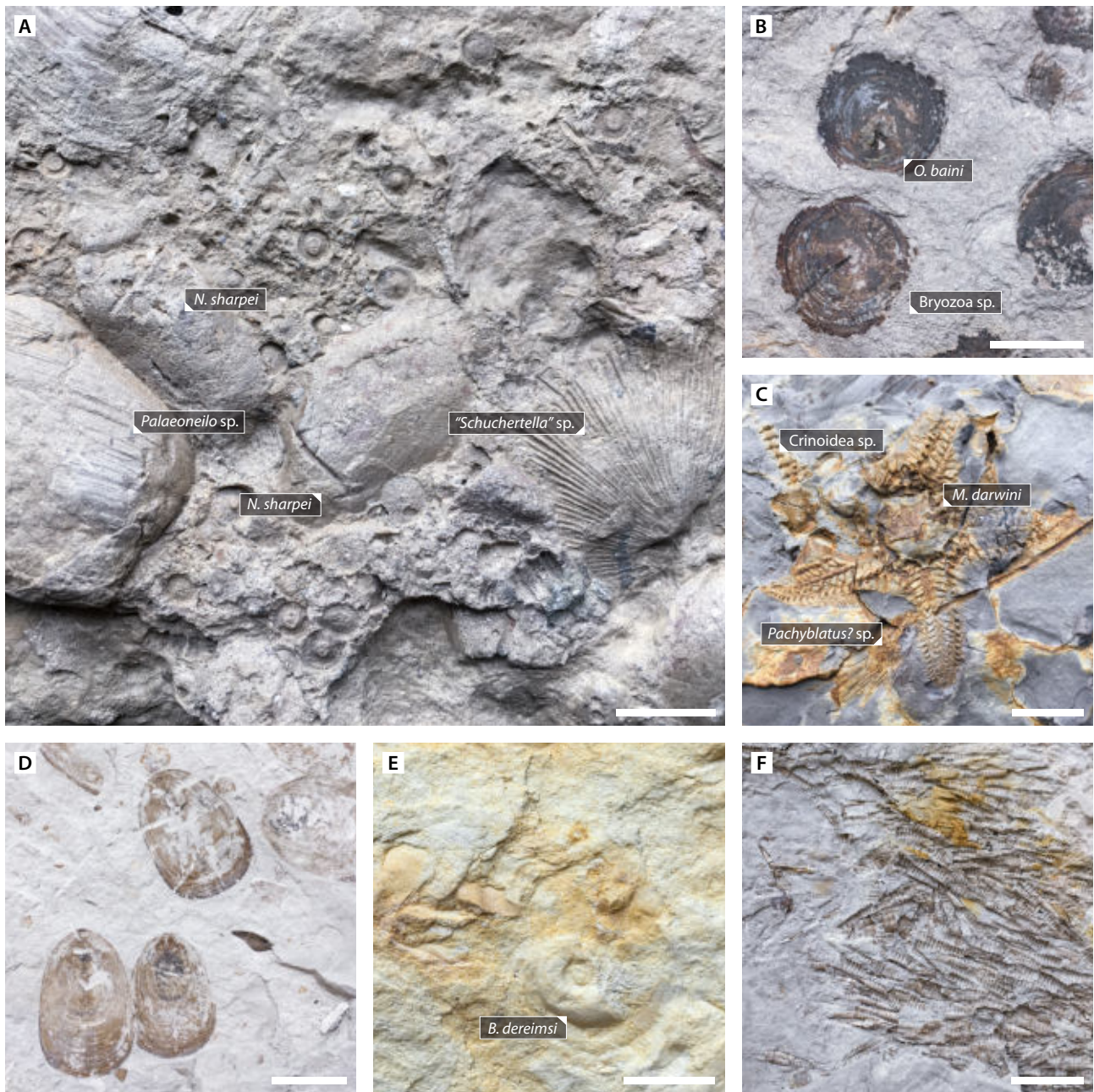


Figura 4: Principais grupos fósseis associados a ofiuroides no Membro São Domingos. **(A)** Pavimento rico em moluscos bivalves (*Nuculites*, *Palaeoneilo*), braquiópodes orthotetídeos ("*Schuchertella*") e colunais de crinoides (UFPR 0936 PI). **(B)** Pavimento de valvas de braquiópodes discinídeos (*Orbiculoidea*) e de briozoários incrustantes (APg-41). **(C)** Blastoide (*Pachyblatus?*), asteroide (*Magnasterella*) e pluricolunais de crinoides (UFPR 0344 PI). **(D)** Braquiópodes lingulídeos infaunais indeterminados (NR 6121). **(E)** Gastrópode (*Bucanella*) (NR 6765). **(F)** Aglomerados de tentaculítídeos (NR 7635). Barras de escala representam 1 cm.

e seixos de quartzo e de fragmentos líticos podem ser comuns, normalmente concentrando-se ao longo de horizontes lenticulares de até 15 cm de comprimento dentro da porção superior desse intervalo (Anexo III). Em especial, restos de tasmanitídeos podem ser numerosos em todos esses leitos; porém, a ocorrência de macrofósseis é escassa e, em parte, limitada apenas a colunais de crinoides e conchas desarticuladas de moluscos bivalves.

O terceiro intervalo (RIII) é caracterizado por uma sequência intercalada de folhelhos e siltitos arenosos com cerca de 1 m de espessura (Anexo III). Os folhelhos aparecem como lentes finas de coloração cinza escuro, com aspecto tipicamente craquelado em afloramento. Restos de bivalves e pelmatozoários são frequentes nesses folhelhos, mas esqueletos articulados de ofiuroides e asteroides também podem ocorrer sobre determinados planos de estratificação (Figura 4C; Anexo III:B-E). Por sua vez, os siltitos arenosos prevalecem no intervalo como camadas cinza-amareladas maciças e bioturbadas, ocasionalmente ricas em grânulos facetados de quartzo. Bivalves, gastrópodes e braquiópodes productídeos são relativamente abundantes nesses siltitos (Figuras 4A, E), enquanto ofiuroides são limitados a alguns esqueletos articulados e segmentos de braços desarticulados (Anexo III:A, C). Além disso, é válido ressaltar que esse intervalo ainda é marcado por alguns leitos de arenito mal selecionado, por vezes com estratificação cruzada hummocky de pequena escala, onde bivalves, ofiuroides e pluricolunais de crinoides podem estar casualmente preservados (Anexo III:D).

5.1.3 Depósito do Aeroporto Sant'Ana

O Depósito do Aeroporto Sant'Ana é constituído por uma seção de cerca de 7.8 m de espessura (Zabini et al., 2010; Bosetti et al., 2012), onde uma sucessão relativamente bem marcada de pelitos fossilíferos emerge (Figura 2C). De forma geral, moluscos bivalves e braquiópodes lingulídeos são numerosos e aparecem praticamente ao longo de toda a seção do depósito. No entanto, até agora, a distribuição vertical de ofiuroides só é conhecida em alguns horizontes ao longo dos estratos basais desse depósito que, em especial, são ilustrados aqui por uma seção de 4.2 m de espessura (Anexo IV). Desta forma, dentro desta seção basal do afloramento, reconhecemos 4 intervalos litológicos e, pelo menos, 6 leitos produtores de ofiuroides por meio de trabalho de campo e dos dados estratigráficos disponíveis.

O primeiro intervalo (AI) abrange uma sequência de cerca de 1.6 m de espessura de folhelhos argilosos intercalados com leitos de siltito micáceo (Anexo IV). Os folhelhos argilosos aparecem como grandes camadas cinza-escuras, localmente ricas em concreções piritosas e/ou finas lâminas micáceas. Bivalves e lingulídeos infaunais são abundantes nesses folhelhos, formando grandes pavimentos de concentração de conchas fragmentadas e desarticuladas. Contudo, alguns ofiuroides e lingulídeos também podem estar casualmente preservados *in situ* nesses leitos (Anexo IV:E). Por outro lado, os siltitos micáceos ocorrem como camadas cinza-amareladas de estrutura maciça a laminada, com algumas incidências pontuais de ofiuroides, lingulídeos e rinconelídeos (Anexo IV:D). Em especial, o topo do intervalo ainda é caracterizado pela presença de um horizonte lenticular cinza-amarelado de arenito siltoso bastante friável com estratificação cruzada hummocky de pequena escala, onde alguns bivalves, ofiuroides, productídeos, espiriferídeos e tentaculídeos podem estar casualmente preservados (Anexo IV:C).

O segundo intervalo (AII) é formado por uma sucessão heterolítica de 40 cm de espessura rica em siltitos micáceos intercalados com lentes de arenito siltoso (Anexo IV). Em

particular, a parte basal dessa sucessão é bem marcada por um proeminente leito piritizado de arenito de granulação fina com estratificação cruzada hummocky, que gradualmente se afunila ao longo do afloramento (Anexo IV). Os siltitos micáceos que prevalecem acima formam camadas bioturbadas acinzentadas ricas em lâminas argilosas milimétricas. A ocorrência de macrofósseis é tipicamente escassa nesses siltitos, embora alguns fragmentos de crinóides e lingulídeos possam estar localmente preservados. Por sua vez, os arenitos siltosos se concentram na parte inferior dessa sucessão principalmente como corpos lenticulares amarelados, com uma peculiar incidência de grânulos de quartzo dispersos na matriz.

O terceiro intervalo (AIII) engloba a maior sucessão do Depósito do Aeroporto Sant'Ana, com cerca de 1.9 m de espessura de leitos de pelito fossilífero (Anexo IV). Esses pelitos prevalecem na maioria do intervalo como argilitos maciços cinza-esbranquiçados, normalmente gradados e ricos em pequenos nódulos de pirita. Argilitos laminados também ocorrem localmente e são definidos pela alternância de horizontes de siltito micáceo. Lentes de arenito de granulação fina ainda ocorrem em meio a esses pelitos, algumas vezes reunindo densos pavimentos de tentaculídeos orientados (Figura 4F). Em geral, toda esta sucessão argilosa tem produzido numerosos leitos fossilíferos, variando desde bivalves articulados a fragmentos de lingulídeos, desde discinídeos dispersos a tentaculídeos sobrepostos, por exemplo. Apesar disso, a maioria dos ofiuroides preservados aqui é intacta e provém da parte inferior do intervalo, geralmente próximo a lentes de detritos esqueléticos (Anexo IV:A-B).

Por fim, o quarto intervalo (AIV) é definido por pelo menos 40 cm de camadas de arenito e siltito argiloso (Anexo IV). Em particular, esse intervalo inicia-se com uma proeminente camada laranja-amarelada de arenitos de granulação fina, com base erosiva e estratificação cruzada hummocky. Ao contrário do intervalo AII, este horizonte hummocky apresenta uma continuidade lateral relativamente bem definida ao longo do afloramento, além de preservar ocorrências pontuais de bivalves sobre algumas depressões da estratificação (i.e., swales). Alternativamente, a maioria dos siltitos argilosos que se sobrepõem acima aparece como leitos bioturbados amarelados, às vezes com lentes arenosas e/ou nódulos de pirita. No entanto, macrofósseis são escassos e quase sempre mal preservados nesses leitos siltosos.

5.2 GRAUS TAFONÔMICOS DE OFIUROIDES

5.2.1 Grau tafonômico A1

Ofiuroides: *Marginix notatus*; *Encrinaster pontis* geralmente subordinado.

Atributos tafonômicos: Esqueletos multi-elementais desarticulados excessivamente raros (<10%); espécimes em sua maioria completos (i.e., com cinco braços presentes), fracamente empacotados e dispostos em posturas de repouso, com braços radialmente estendidos; esqueletos apresentam a superfície oral do disco voltada para baixo e os segmentos do braço geralmente paralelos ao plano de acamamento; ossículos da estrutura ambital e das pontas dos braços quase sempre excepcionalmente bem preservados; pouca ou nenhuma fragmentação evidente; pares de ossículos laterais e ambulacrais normalmente achatados

nos braços proximais, com algumas bacias podiais bastante deformadas; dissolução completa do esqueleto carbonático. Difere-se dos demais graus tafonômicos pela baixa densidade de empacotamento de ofiuroides, pela predominância de espécimes articulados paralelos aos planos de acamamento e pela alta proporção de partes esqueléticas delicadas excepcionalmente bem preservadas como moldes negativos.

Sedimentos associados: Argilitos e folhelhos cinza-arroxeados a cinza-esbranquiçados, geralmente maciços e bastante friáveis em afloramento; cristais de mica e pequenos nódulos de pirita podem ser comuns em alguns horizontes; bioturbação ausente.

Fauna associada: Braquiópodes geralmente agrupam pequenos discinídeos (*Orbiculoidea*) e lingulídeos infaunais, com rinconelídeos (*Australocoelia*) localmente presentes; moluscos agrupam bivalves isolados (*Nuculites*, *Edmondia*, *Palaeoneilo*); outros grupos subordinados podem ser crinoides, ostracodes, serpulítídeos, estiloforídeos e tentaculítídeos.

Ocorrência estratigráfica: Múltiplos leitos do Depósito do Aeroporto Sant'Ana (intervalos AI e AIII); alguns poucos leitos argilosos dos depósitos da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti (intervalo JII) e do Rio Caniú (intervalo RIII, em parte).

Discussão: O grau tafonômico A1 engloba esqueletos erráticos de ofiuroides dispersos sobretudo em sequências pelíticas litologicamente homogêneas (Tabela 2). A maior parte desses estratos é constituída por leitos tabulares de argilitos e folhelhos estéreis a esparsamente fossilíferos, com continuidade lateral relativamente bem marcada e facilmente rastreável ao longo de grandes seções aflorantes (Anexos II:C; IV:A, E). No entanto, em menor proporção, algumas lentes pelíticas também podem preservar importantes sinais desse grau tafonômico dentro de seções heterogêneas e mais difíceis de rastrear lateralmente, o que é bem ilustrado no Depósito do Rio Caniú (Anexo III:B). De qualquer forma, todas essas camadas incluem tipicamente sedimentos finos bem selecionados, livres ou muito pobres em estruturas sedimentares primárias e biogênicas.

A predominância de leitos argilosos maciços e a presença de pavimentos de conchas sem seleção evidente de forma ou tamanho de bioclastos sugerem um fundo marinho lamoso extremamente calmo para esse grau tafonômico, abaixo do limite médio de base das ondas de tempestade (Figura 5A). Além do mais, a ausência de traços fósseis, a frequência de nódulos de pirita e a relativamente baixa diversidade/abundância dos grupos bentônicos associados apontam para condições inóspitas de fundo (*sensu* Raiswell & Berner, 1985), possivelmente ligadas à deficiência de oxigênio próximo à interface água-sedimento. No entanto, esses fundos ainda parecem ter sido ao menos minimamente oxigenados para sustentar uma ocorrência pontual de grupos mais resilientes de alimentadores de suspensão, tal como bivalves nuculídeos e lingulídeos infaunais preservados em aparente posição de vida.

Apesar das configurações calmas de fundo, os antigos leitos A1 provavelmente foram governados por um sistema deposicional ativo e relativamente constante de partículas finas sob condições de tempo bom. Isso é indicado pela significativa proporção de cristais finos de mica (>0.2 mm) concentrados na base dos horizontes produtores de ofiuroides, compondo até

Tabela 2: Síntese de atributos dos cinco graus tafonômicos identificados. Abundância relativa: não observado (-), raro (+), comum (+ +), abundante (+ + +). Abreviações: Ale., aleatória; Mod., moderado.

Atributos tafonômicos	A1	A2	A3	B1	B2
Postura dominante	Repouso	Caminhada	Escape	–	–
Articulação	>90%	>80%	>60%	<10%	–
Grau de empacotamento	Baixo	Mod. a alto	Baixo a mod.	Baixo a mod.	Baixo
Lados orais voltados para cima	–	10-30%	<20%	+ +	–
Inclinação em seção transversal	–	<20%	>60%	+	–
Orientação em planta	Aleatória	Aleatória	Ale. a bimodal	Aleatória	Aleatória
Fragmentação	+	–	–	–	–
Achatamento esquelético	+ + +	+	+ +	+ +	+
Infiltração lamosa	+	+ + +	+	+ +	+ +
Dissolução carbonática	Completa	Completa	Completa	Completa	Completa
Compressão carbonácea	–	–	+ +	–	–

10% da matriz de alguns folhelhos. Devido à sua natureza placoide e taxas de sedimentação limitadas, a presença de micas é um parâmetro prático para delinear áreas de deposição ativa de sedimentos de granulação fina ou, ainda, zonas livres de processos expressivos de erosão submarina (*winning*) (Doyle et al., 1968; Komar et al., 1984). Além disso, a ausência de pavimentos densos ao longo destes sedimentos reforça que a sedimentação de fundo não apenas estava presente, como também foi contínua o suficiente para diluir a maioria dos restos esqueléticos associados em alguns milímetros dentro dos planos de acamamento.

Entretanto, será que essas condições adversas de fundo poderiam ter sustentado uma população de ofiuroides? É provável que sim. Equinodermos modernos podem colonizar diferentes fundos pobres em oxigênio, tendo em vista que suas taxas metabólicas são bastante reduzidas, com consumo de oxigênio substancialmente menor e mais estável que de outros grupos bentônicos, tais como os artrópodes (Webster, 1975; Hughes et al., 2011). A título de exemplo, estudos de campo mostraram que muitos ofiuroides podem sobreviver mesmo sob condições de disoxia moderada (<1 ml DO¹ l⁻¹), e que a mortalidade drástica desses equinodermos está apenas na janela de transição para anoxia (<0,2 ml DO l⁻¹) (Riedel et al., 2012; Riedel et al., 2014). Portanto, é adequado presumir que os leitos A1 foram pelo menos capazes de suportar uma pequena população de ofiuroides encrinasterídeos.

Além disso, essa natureza autóctone das ocorrências de ofiuroides também é indicada pelo arranjo intacto de quase todos os esqueletos presentes no grau A1 (Figura 6). Mesmo os ossículos mais delicados, bastante suscetíveis à desarticulação, costumam estar presentes e bem preservados, o que é atestado pela grande incidência de pontas de braços e ossículos da estrutura ambital (Figura 6D-E). Nesse aspecto, e por conta da escassez de sinais de orientação corporal (Tabela 2), nenhum transporte de espécimes logo antes do soterramento é atribuído aqui. Sendo assim, sugerimos que os ofiuroides encrinasterídeos vagaram pelos leitos A1 como alimentadores oportunistas, possivelmente aproveitando da escassez de

1 [DO] Dissolved oxygen (oxigênio dissolvido).

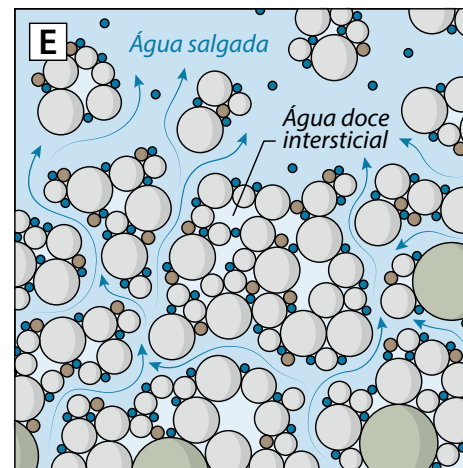
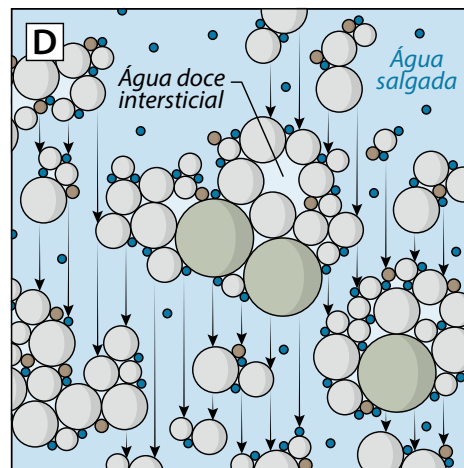
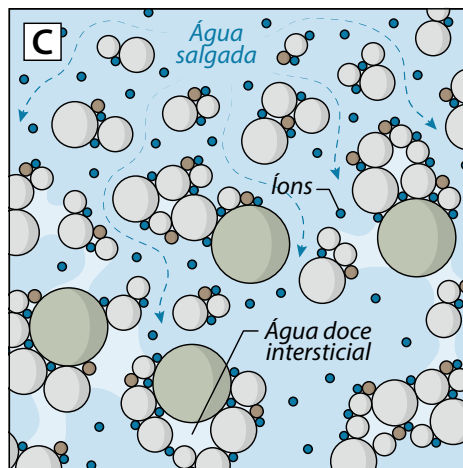
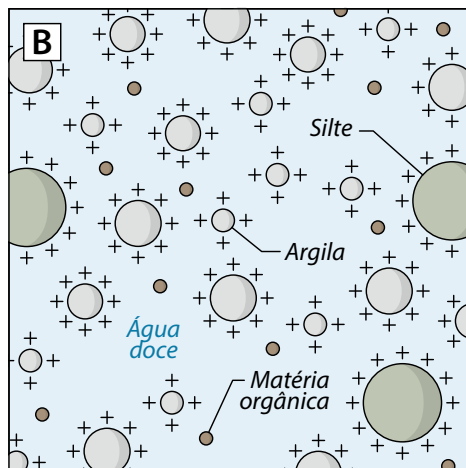
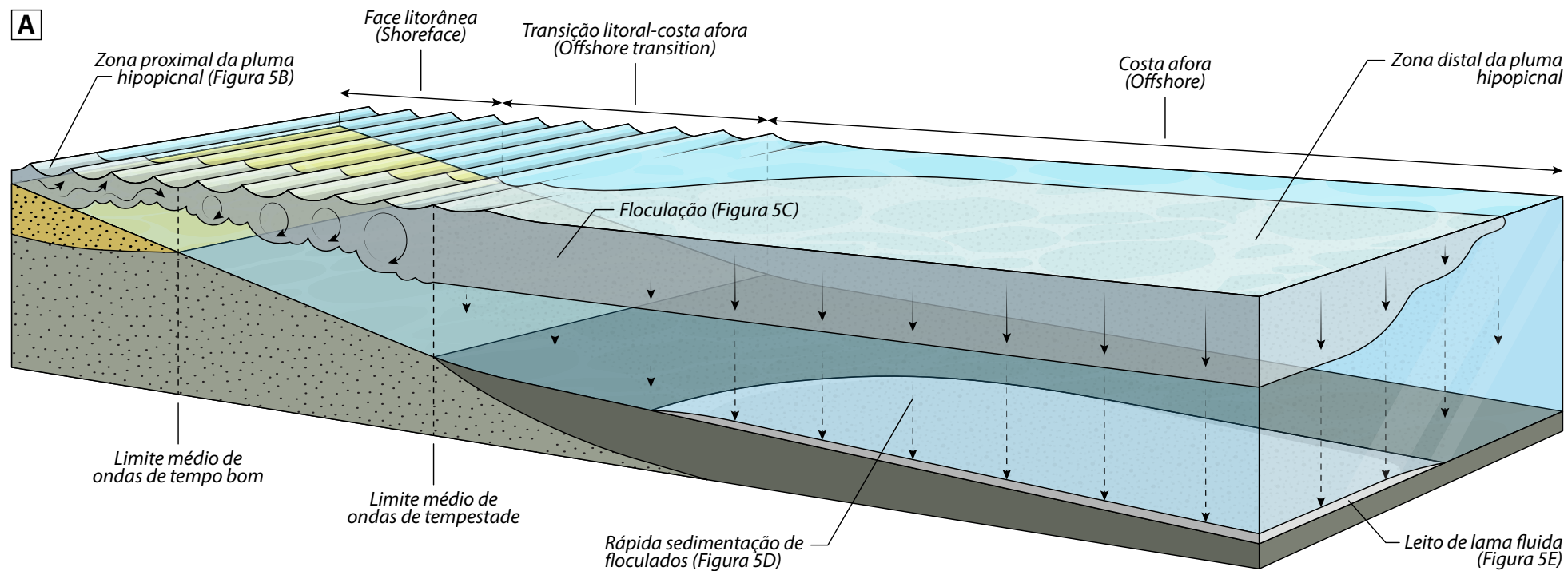


Figura 5: Modelo esquemático de depósitos produzidos por uma pluma hipopicnal. **(A)** Visão geral do desenvolvimento de uma pluma hipopicnal sobre uma bacia marinha. Observe que o rápido evento de sedimentação dos floculados acontece sobre regiões mais distais, normalmente fora da zona de intensa agitação das ondas. **(B)** Principais elementos em suspensão dentro da zona proximal da pluma. Em especial, observe que as partículas finas (silte e argila) são transportadas de maneira dispersa por conta de suas cargas repulsivas. **(C)** Detalhe do processo de floculação de partículas impulsionado pelos íons dissolvidos na água do mar. **(D)** Detalhe da zona de sedimentação dos floculados na coluna d'água. Note que flocos maiores varrem flocos menores a medida que caem, propiciando a formação de macro-flocos de argila (granulometria equivalente a areia fina). **(E)** Detalhe da lama fluida produzida pela rápida sedimentação de floculados. Perceba que a lama fluida acumula-se sob a forma de um leito temporário de alta concentração de floculados de partículas finas, em que a sedimentação é substancialmente reduzida devido ao fluxo ascendente de fluidos deslocados pela sobrecarga dos próprios flocos.

competição epibentônica por restos orgânicos depositados nesses fundos lamacentos (veja também a Seção 5.3 para mais discussões).

Por outro lado, com respeito à preservação do esqueleto, é autoexplicativo que o soterramento final desses ofiuroides reflete um evento episódico de rápida sedimentação. Na realidade, esse é um pressuposto válido para todos os fósseis articulados de asterozoários em razão dos ossículos fracamente conectados desses equinodermos (Donovan, 1991; Brett et al., 1997; Ausich, 2021). Dessa forma, apesar de sua ocorrência errática, os encrinasterídeos são marcadores tafonômicos importantes uma vez que nenhum evento episódico de deposição é claro e rastreável aqui apenas por meio da litologia ou dos resquícios de conchas bivalves e linguliformes dentro dessas amplas sequências argilosas. Pelo contrário, as investigações desses pelitos geralmente tendem a apontar inicialmente apenas para uma monótona dinâmica de sedimentação, o que obviamente não é verdade à luz dos ofiuroides.

Entretanto, como plumas argilosas puderam se depositar tão rapidamente ao ponto de preservar ofiuroides intactos sob esses leitos pelíticos? Em especial, a chave para esta questão reside no comportamento químico dos minerais de argila. Embora as partículas de argila sejam transportadas de maneira dispersa em água doce devido às suas cargas repulsivas, uma vez imersas no mar, elas são neutralizadas pelo extenso volume de íons dissolvidos na água salgada, rapidamente levando à formação de floculados de argila (Figura 5B-C) (Kranck, 1973; Schieber et al., 2007). Curiosamente, este evento de floculação modifica drasticamente a dinâmica de assentamento de plumas lamosas em água salgada. Como resultado, ao atingirem regiões mais calmas, flocos de argila podem sedimentar em taxas similares às de grãos de areia, varrendo flocos menores sob eles à medida que caem e se concentrando temporariamente no fundo da coluna de água como uma camada de alta densidade, conhecida como lama fluida (Figura 5D-E) (Nishida et al., 2013; Sutherland et al., 2014).

Aparentemente, o desenvolvimento desses horizontes de lama fluida pode ter sido decisivo aqui para a preservação excepcional de ofiuroides encrinasterídeos. Desde que a saúde da coluna de água influencia diretamente na alimentação, no movimento e nas trocas

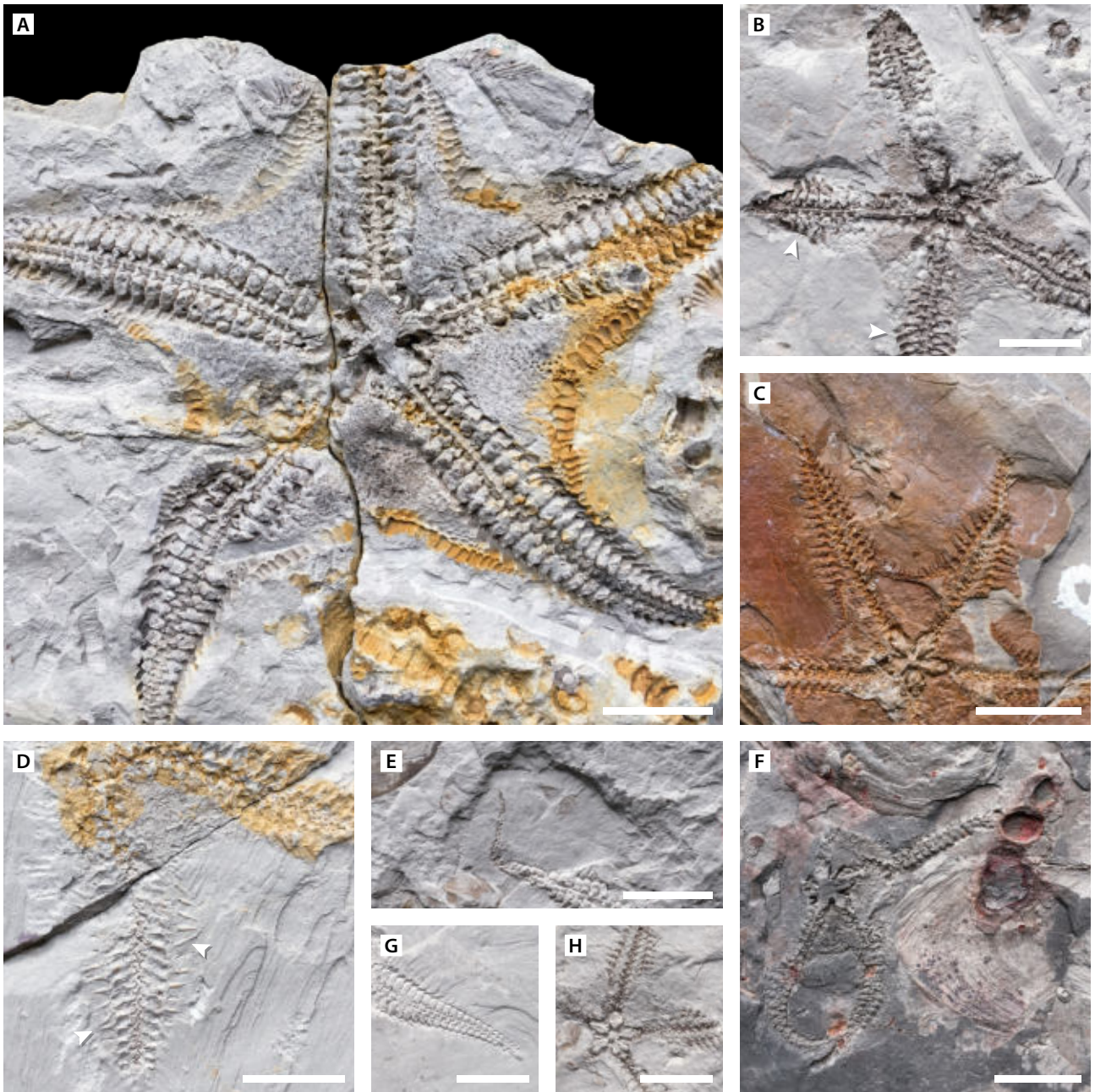


Figura 6: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico A1. **(A)** Superfície oral do holótipo de *Marginx notatus* (UFPR 0588 PI), Depósito do Rio Caniú (RIII), realçando a preservação excepcional dos delicados ossículos do esqueleto. **(B)** Superfície oral de *M. notatus* (APg-80), Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AIII); as setas indicam o forte achatamento diagenético das séries de ossículos laterais dos braços. **(C)** Superfície aboral de um espécime juvenil de *M. notatus* (APg-04), Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AI); observe a preservação intacta dos espinhos laterais e dos delicados ossículos da estrutura ambiental. **(D)** Superfície aboral de um espécime juvenil de *M. notatus* (APg-123), Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AIII); em especial, as setas marcam o sutil deslocamento de alguns espinhos laterais, talvez em resposta ao achatamento esqueletal diagenético. **(E)** Detalhe da superfície oral da parte distal de um braço de *M. notatus* (APg-68), Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AIII), ressaltando a preservação intacta dos delicados ossículos da ponta em forma de chicote. **(F)** Superfície oral de um espécime de *Encrinaster pontis* (UFPR 0603 PI), Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti? (JII?). **(G)** Detalhe da superfície oral distal de um braço de *M. notatus* (APg-45), Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AIII). **(H)** Detalhe da superfície aboral do disco de um espécime de *M. notatus* (APg-78), Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AIII). Barras de escala representam 1 cm.

gasosas de todos os equinodermos, quando circundados por lama fluida, eles podem se tornar gradualmente anestesiados devido à obstrução de seu sistema hidrovacular por partículas argilosas (Seilacher, 1982; Seilacher et al., 1985). Esse fenômeno de obstrução induz a morte por asfixia, que ainda pode ser bastante acelerada sob plumas de lama fluida rica em água doce (Rosenkranz, 1971; Schäfer, 1972; Sass & Condrate, 1995). Portanto, eventos de sufocamento por lamas argilosas parecem ter sido uma armadilha bem-sucedida para imobilizar, matar e, em seguida, soterrar carcaças articuladas de ofiuroides.

A ausência de estruturas de tração nos leitões A1 é um sinal importante dessa deposição de partículas argilosas a partir de plumas de sedimento em suspensão, tipicamente sem perturbação de fundo (Figura 5). Nessa perspectiva, sugerimos que rios de grande porte, provenientes das antigas terras orientais do supercontinente Gondwana, podem ter sido potenciais produtores de plumas hipopícnais de longa duração (Figura 5A), possibilitando a transferência de extensos volumes de componentes leves, tais como argila, silte e matéria orgânica, para as regiões mais distais da Bacia do Paraná durante o Devoniano. Além disso, tendo em vista que essas plumas lamosas são ricas em água doce intersticial derivada da própria descarga fluvial (Zavala et al., 2012), a rápida sedimentação dos floculados ainda pode ter contribuído para a imobilização em massa de ofiuroides, facilitando o processo de soterramento de esqueletos intactos mesmo ao longo de dias a semanas de suave consolidação dos horizontes de lama fluida sobre o fundo do mar.

Essa história deposicional também é demonstrada pela predominância de espécimes de *Marginix notatus* na base de camadas pelíticas estéreis e maciças, bastante disseminadas lateralmente em afloramento, o que implica em antigas interfaces água-sedimento soterradas por altas taxas de deposição de finos. Em particular, esses ofiuroides quase sempre exibem posturas de repouso com braços radialmente estendidos (sensu Ishida & Fujita, 2001), e mesmo as pontas frágeis, em forma de chicote, costumam estar paralelas ao plano de acamamento, o que pode ter sido um reflexo do relaxamento corporal durante a asfixia dos espécimes (Figuras 6C, E, G; 7A-C). Horas a alguns dias depois, com o avanço do assentamento da lama, a consolidação de camadas delgadas (3-5 cm) já pode ter sido suficiente para soterrar esses ofiuroides abaixo da zona tafonomicamente ativa (ZTA), antes do desenvolvimento de novos pavimentos de concha sobre estes fundos não perturbados (Figura 7D).

Embora essas condições favoráveis de soterramento tenham preservado esqueletos intactos, o enriquecimento diagenético foi malsucedido neste grau tafonômico. Se considerarmos o rápido soterramento, a cobertura de sedimentos finos logo induziria à decomposição anaeróbica da matéria orgânica devido à penetração limitada de oxigênio. Em tese, essa configuração manteria os ofiuroides pelo menos próximos à zona de redução do sulfato (ZRS), o que, por sua vez, teria beneficiado a mineralização precoce dessas carcaças com pirita. Entretanto, não há sinais de piritização em ofiuroides dentro do grau A1. Isso é curioso porque nódulos de pirita framboidal e moldes de braquiópodes piritizados podem ser abundantes em alguns desses mesmos leitões, enfatizando que elementos-chave para a gênese da

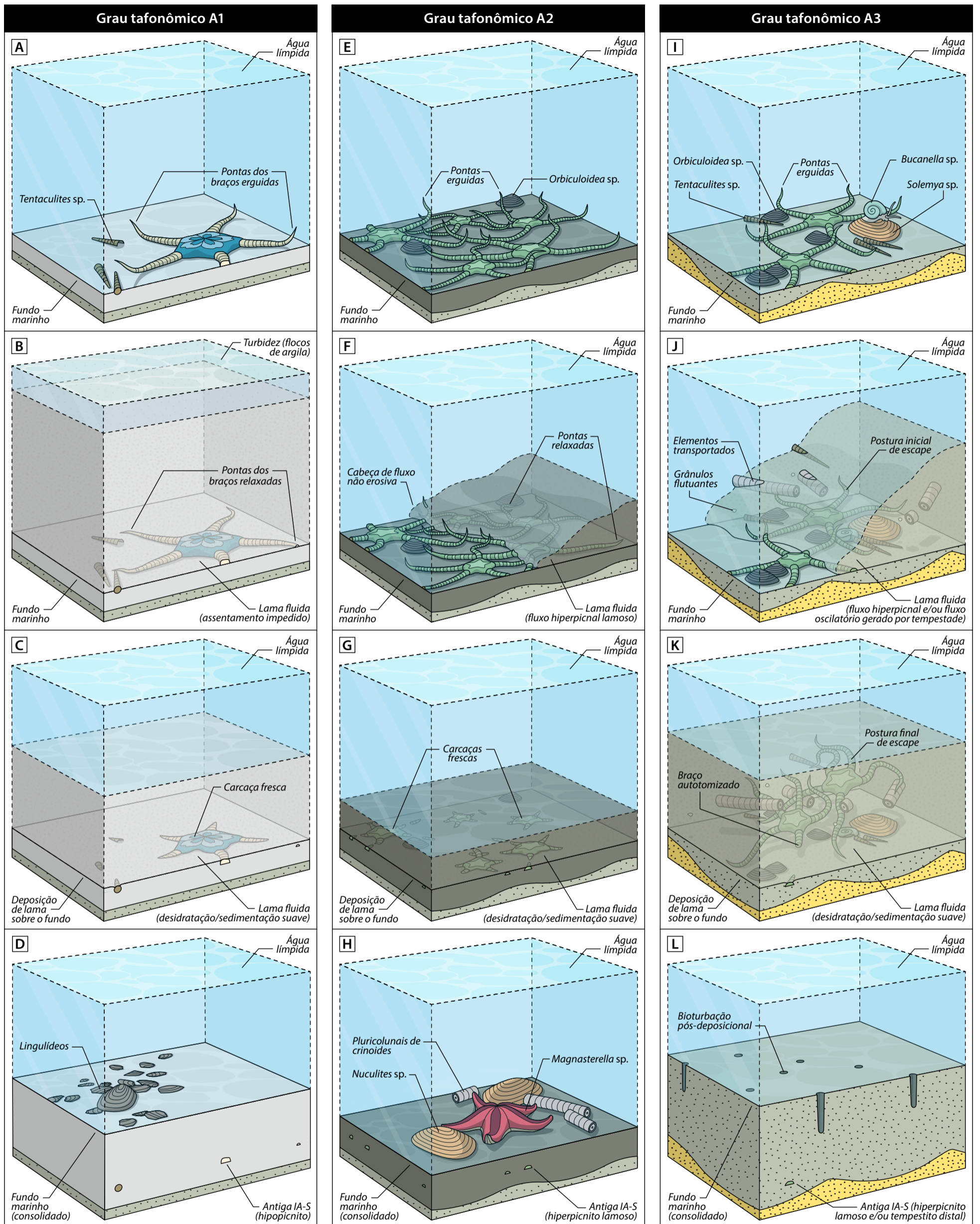


Figura 7: Modelos deposicionais idealizados dos graus tafonômicos A. **(A-D)** Grau A1. **(A)** *Marginix notatus* em postura de repouso; pontas dos braços erguidas em um hábito de alimentação por suspensão. **(B)** Leito de lama fluida gerado pelo colapso de flocos de argila suspensos; observe que a alta concentração de flocos impede que as partículas se assentem prontamente sobre o fundo, sufocando o ofiuoide. **(C)** A carcaça fresca começa a ser soterrada com a suave sedimentação da lama fluida. **(D)** Geração de um novo pavimento de conchas sobre o leito de evento. **(E-H)** Grau A2. **(E)** Pequeno aglomerado de *Encrinaster pontis* em posturas de repouso e caminhada. **(F)** Entorpecimento dos espécimes por um fluxo hiperpicnal lamoso, rico em água doce, durante a fase final de uma descarga fluvial; note que a cabeça do fluxo é lenta, não erosiva e, portanto, incapaz de remobilizar os ofiuoide. **(G)** Após a estagnação do fluxo, as carcaças começam a ser soterradas com a deposição da lama fluida. **(H)** Formação de um pavimento de conchas após a consolidação da lama; note a espessura limitada do leito final de evento. **(I-L)** Grau A3. **(I)** Espécimes de *E. pontis* ao longo de um pavimento de conchas. **(J)** Rápido soterramento do fundo por um fluxo turbulento de sedimentos areno-siltosos. **(K)** Preservação dos ofiuoide em posturas de escape, como um reflexo de tentativas frustradas de escavar para fora do sedimento; observe ainda que o esforço drástico de escape algumas vezes pode induzir a autotomia de braços. **(L)** Desenvolvimento de bioturbações esparsas após a consolidação do leito de evento. Abreviação: IA-S, interface água-sedimento.

pirita existiram. Mas se essa premissa foi verdadeira, o que então inibiu a piritização direta das carcaças de ofiuroides nos leitos A1?

Apoiado na pergunta acima, existem pelo menos dois cenários oportunos. O primeiro seria de que a degradação orgânica dos ofiuroides aconteceu dentro da ZRS; no entanto, a pirita não mostrou nenhum interesse particular por essas carcaças. Casos similares normalmente têm sido atribuídos a fundos anóxicos, onde a pirita aparece dispersa ou como concreções, mas sem qualquer afinidade por fósseis, uma vez que o teor de matéria orgânica é relativamente alto e uniforme dentro do sedimento (Fisher & Hudson, 1985; Canfield & Raiswell, 1991). O segundo cenário seria de que a persistência de altas taxas de sedimentação sobre a região restringiu o tempo de permanência dos ofiuroides dentro da ZRS, reprimindo a piritização precoce dessas carcaças. Em particular, é presumível que este último caso tenha prevalecido nos leitos A1 uma vez que a maior parte da pirita associada ocorre como pequenos nódulos dispersos no sedimento, indicando uma dinâmica deposicional ativa e constante, provavelmente com tempo insuficiente para enriquecimento diagenético.

Por outro lado, o regime deposicional ainda teve um papel importante na história diagenética tardia do grau tafonômico A1. Devido à decomposição dos tecidos orgânicos, certos arranjos esqueléticos desses ofiuroides gradualmente tornaram-se instáveis com a sobrecarga da coluna de sedimentos, o que é observado pelo achatamento fraco a forte dos componentes proximais dos braços de *M. notatus* (Figura 6B, D). Como principal efeito, muitos ossículos laterais e ambulacrais, originalmente opostos em pares, são deslocados e comprimidos juntos, deformando as áreas das largas bacias podiais presentes entre eles (Figura 8A-C). Curiosamente, pouco ou nenhum achatamento é perceptível ao longo dos frágeis ossículos do disco e das pontas dos braços. Dessa maneira, é provável que os grandes ossículos proximais dos braços tenham sido mais suscetíveis à deformação tendo em vista que muito mais espaço é liberado entre eles após a degradação orgânica.

5.2.2 Grau tafonômico A2

Ofiuroides: Normalmente *Encrinaster pontis* apenas.

Atributos tafonômicos: Alta fração de esqueletos multi-elementais articulados (>80%), embora muitas vezes obscurecidos no sedimento; espécimes normalmente completos e sobrepostos em agrupamentos multi-etários; significativa ocorrência de esqueletos com superfície oral do disco voltada para cima (10-30%); segmentos de braços quase sempre paralelos aos planos de acamamento (>80%), com sinais de posturas de caminhada ou repouso; espinhos, ossículos do disco e pontas dos braços em forma de chicote muitas vezes mal preservados; nenhuma fragmentação aparente; ossículos laterais algumas vezes adradialmente achatados, deformando sutilmente as áreas das grandes bacias podiais; dissolução completa do esqueleto carbonático, no entanto, malhas/películas escuras de argila podem evidenciar os antigos poros estereomáticos de alguns espinhos e/ou ossículos. Semelhante ao grau tafonômico A1, embora diferenciado pela maior frequência de posturas de caminhada, pela importante porção de

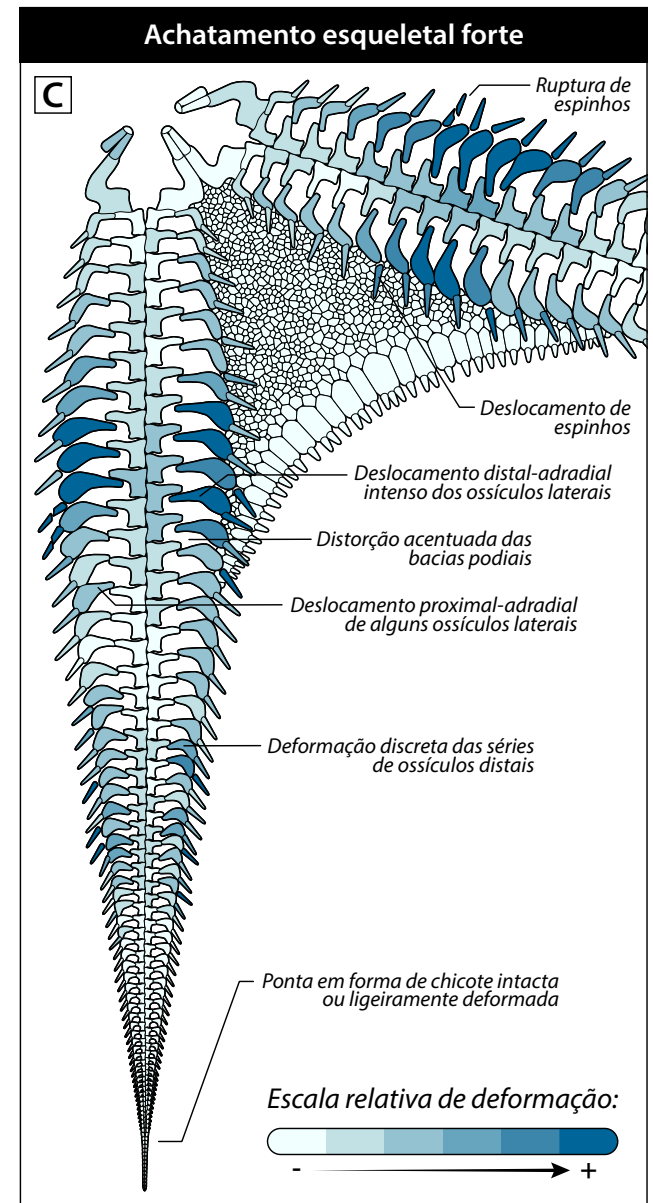
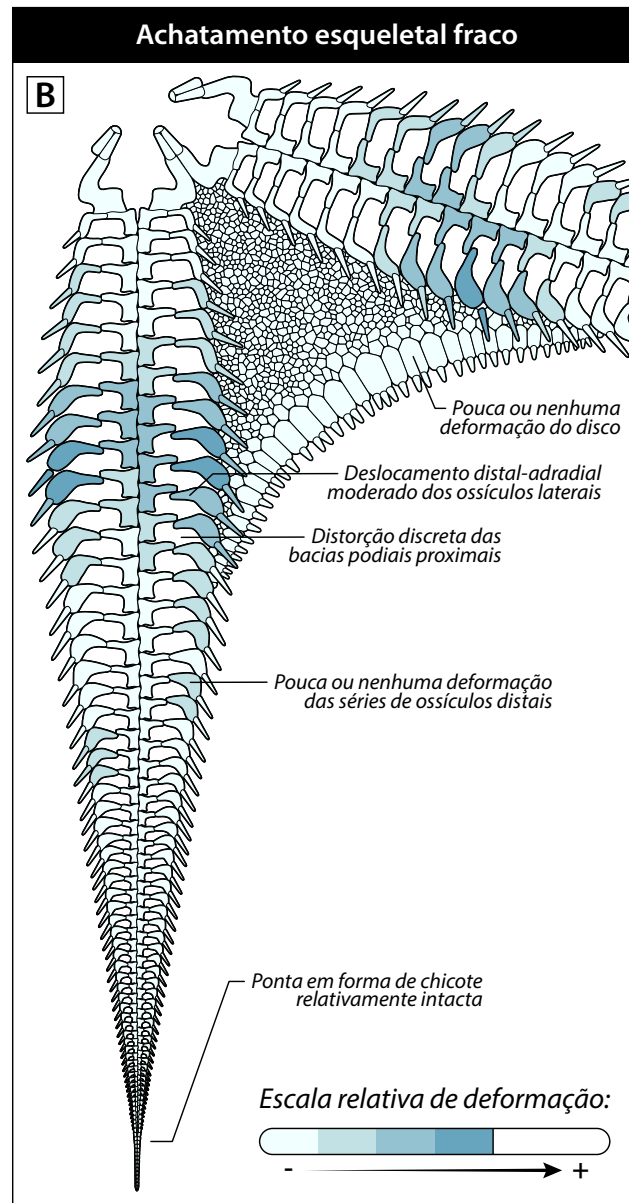
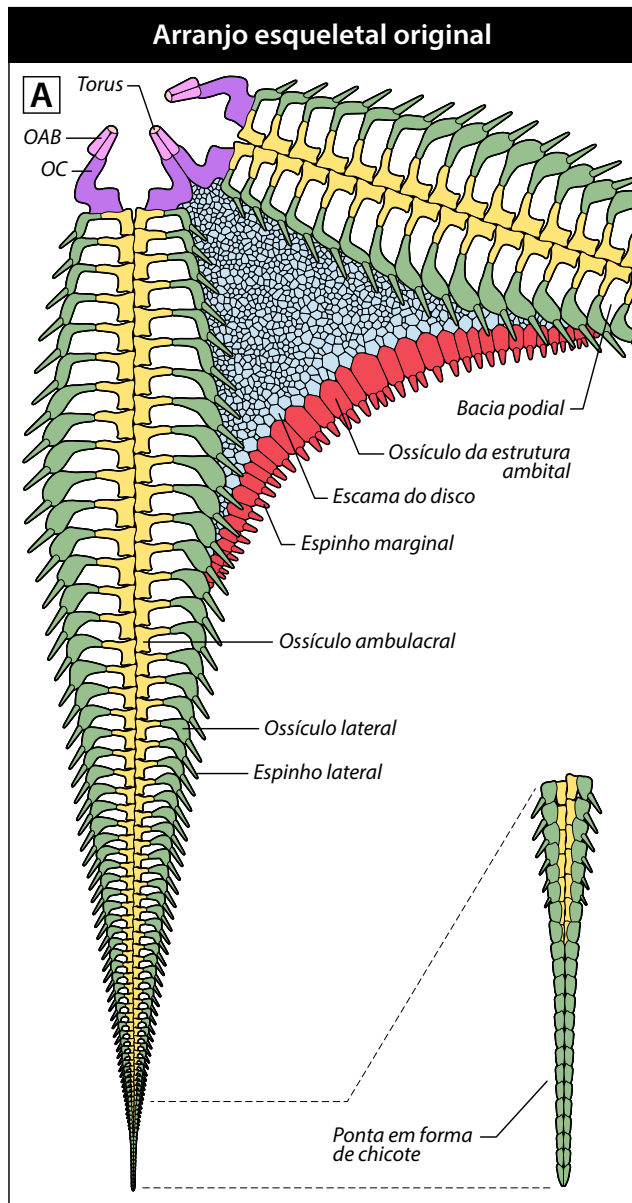


Figura 8: Padrões diagenéticos de achatamento esquelético. **(A)** Seção oral parcial de um braço idealizado de *Marginix notatus*; observe que a delicada articulação entre os ossículos depende da presença e integridade dos tecidos musculares e ligamentos de colágeno. **(B)** Seção oral parcial "A" após soterramento e acentuado período de degradação das partes orgânicas, mostrando o fraco achatamento do esqueleto devido à sobrecarga moderada da coluna de sedimentos. **(C)** Seção oral parcial "B" após forte achatamento esquelético em consequência da longevidade de um regime deposicional ativo; observe que a sobrecarga crescente da coluna de sedimentos deforma sobretudo os grandes componentes proximais dos braços, ocasionalmente desarticulando ossículos e fragmentando espinhos. Abreviações: OC, ossículo circumoral; OAB, ossículo de ângulo da boca.

superfícies orais voltadas para cima e pela relativamente alta densidade de espécimes articulados confinados ao longo de um mesmo plano de acamamento.

Sedimentos associados: Folhelhos argilosos escuros a camadas cinza-amareladas de siltitos e/ou folhelhos siltosos, tipicamente dispostas sobre uma discreta superfície erosiva; fragmentos de plantas e cristais de mica do tamanho de areia grossa podem ser excessivamente abundantes na matriz; bioturbação geralmente ausente.

Fauna associada: Braquiópodes normalmente restritos a pequenos discinídeos (*Orbiculoidea*), mas lingulídeos infaunais também podem estar localmente associados; moluscos compreendem bivalves desarticulados (*Nuculites*, *Palaeoneilo*), por vezes formando importantes pavimentos de conchas; outros grupos de equinodermos podem ser blastoides (*Pachyblastus?*), asteroides (*Magnasterella*) e/ou colunais e pluricolunais de crinoides; anelídeos poliquetos são representados por incidências pontuais de escolecodontes (*Paulinites*); tentaculítídeos (*Tentaculites*) ocasionalmente presentes.

Ocorrência estratigráfica: Múltiplos horizontes ricos em discinídeos (intervalo RI) e alguns poucos leitões heterolíticos (intervalo RIII, em parte) do Depósito do Rio Caniú.

Discussão: Em especial, os leitões A2 são caracterizados por ocorrências inusitadas de espécimes articulados de ofiuroides arrançados como aglomerados moderada a densamente empacotados (Tabela 2), o que contrasta com a baixa incidência de ofiuroides normalmente presente nos outros graus tafonômicos A. Apesar de sua distribuição estratigráfica limitada, esses leitões são relativamente bem conhecidos dentro do Depósito do Rio Caniú, sobretudo ao longo de alguns horizontes tabulares a lenticulares de siltitos intercalados em sequências de folhelho ricas em valvas de discinídeos (Anexo III:E). Em geral, não há vestígios de traços fósseis nesses leitões e estruturas sedimentares primárias são limitadas apenas a intervalos normalmente gradados de partículas de silte e argila.

Devido à falta de estruturas indicativas de fluxo oscilatório, os leitões A2 provavelmente se desenvolveram protegidos da interferência diária das ondas de tempo bom e, também, da maior parte das ondas de tempestade (Figura 9). Além disso, esse contexto de baixa energia ainda é refletido pela geometria e integridade dos pavimentos de concha associados, que não mostram sinais de fragmentação pré-deposicional ou orientação de partes duras em relação aos planos de acamamento. Por sua vez, a ausência de traços fósseis e a predominância de

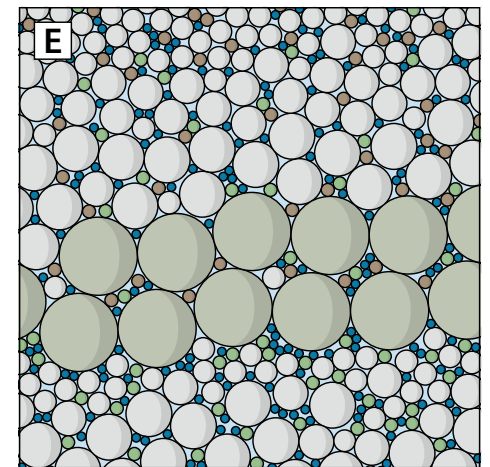
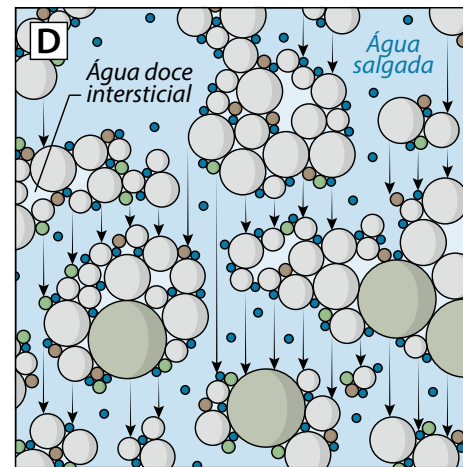
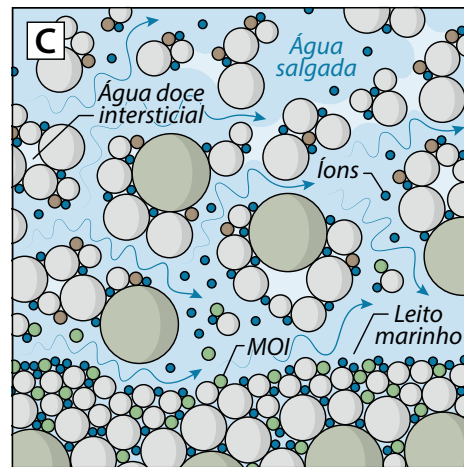
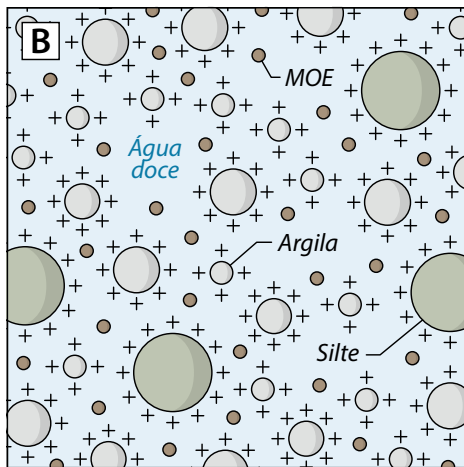
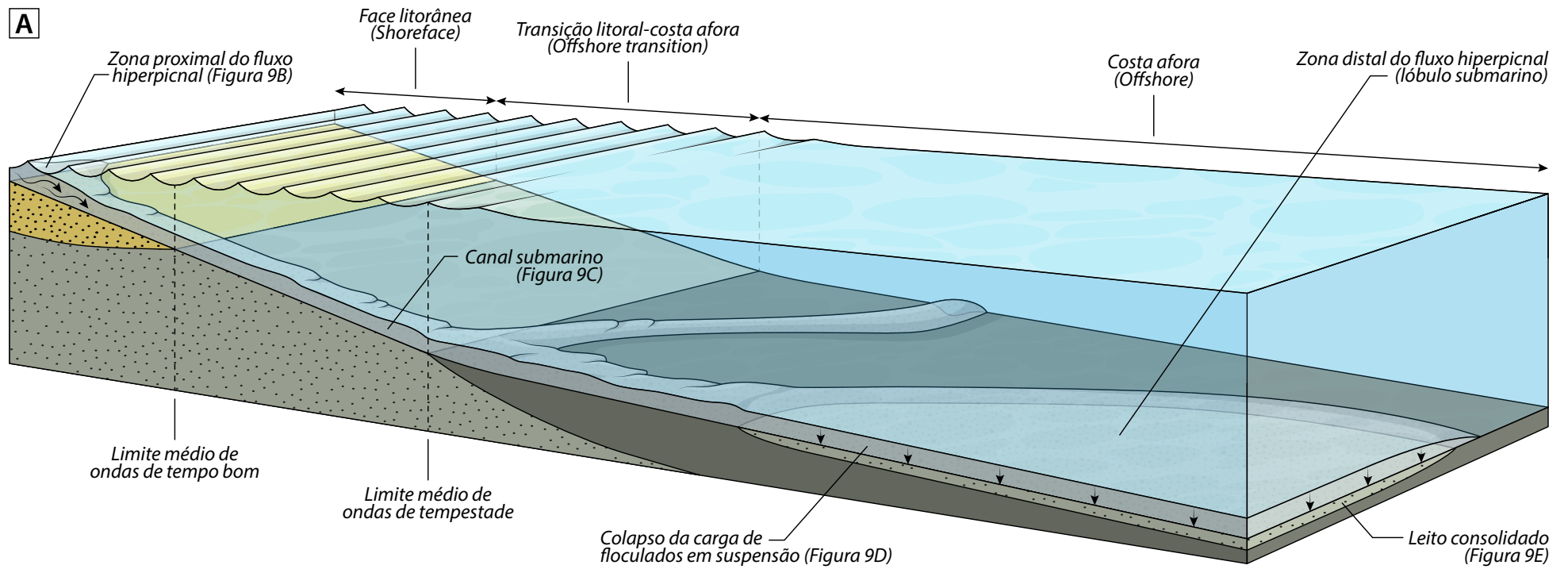




Figura 9: Modelo esquemático de depósitos produzidos por um fluxo hiperpicnal. **(A)** Visão geral do desenvolvimento de um fluxo hiperpicnal lamoso (turbidito extrabasinal) ao longo de uma plataforma marinha epicontinental. Observe que o movimento do fluxo é lento, embora sustentado pela duração da própria descarga fluvial. **(B)** Detalhe dos principais componentes em suspensão dentro da zona proximal do fluxo lamoso. **(C)** Detalhe do canal submarino. Em particular, observe que apesar da floclulação, o fluxo tende a permanecer em constante movimento sobre o fundo por conta da turbulência e da alta densidade da carga em suspensão. **(D)** Detalhe da zona de colapso dos floclados devido à diminuição da descarga fluvial e à estagnação completa do fluxo de lama fluida. **(E)** Detalhe do leito final (hiperpicnito lamoso) distribuído na forma de um horizonte normalmente gradado de silte-argila, com base sutilmente erosiva, rico em uma mistura de componentes intra e extrabasinais. Abreviações: MOE, matéria orgânica extrabasinal; MOI, matéria orgânica intrabasinal.

grupos epibentônicos, tal como ofiuroides e discinídeos, apontam para sedimentos de fundo relativamente pobres em oxigênio. Entretanto, a incidência pontual de bivalves nuculídeos e a própria presença dos aglomerados de encrinasterídeos parecem sinalizar que esses leitos oscilaram pelo menos entre condições de fundo inóspitas e restritas (sensu Raiswell & Berner, 1985), possivelmente em resposta a eventos euxínicos de curta duração.

Além do mais, os leitos A2 ainda parecem ter sido sobretudo governados por um sistema deposicional ativo de partículas finas. Essa dinâmica é indicada pela notável abundância de cristais de mica do tamanho de areia grossa, que podem compreender até 40% da matriz de alguns leitos de folhelhos siltosos (Figura 10B, E, G). Em especial, esse conteúdo de mica é um sinal importante de que esses fundos podem ter sido livres de processos pronunciados de erosão submarina (*winnowing*) e que, sob condições normais, provavelmente foram dominados pela sedimentação de partículas de silte devido à sua equivalência hidráulica com cristais de mica do tamanho de areia (Doyle et al., 1983). Contudo, é importante considerar que o grau A2 também preserva determinados pavimentos de concha bem definidos ao longo dos planos de acamamento (Figura 10A), indicando que alguns estágios de relativa diminuição no aporte de sedimentos podem ter existido entre diferentes pulsos de deposição de silte.

Consequentemente, esse contexto de águas calmas pode ter sido um refúgio atraente para alguns grupos mais resistentes de alimentadores de depósito e de detritos em suspensão. A sedimentação relativamente persistente de plumas nefeloides pode ter dispersado cargas consideráveis de partículas orgânicas nesses fundos lamosos durante descargas fluviais ou no estágio final de tempestades, suportando importantes zonas de atividade epibentônica. Às vezes, pelmatozoários parecem ter tirado vantagem especial de pavimentos esparsos de discinídeos e bivalves nuculídeos para se ancorarem mesmo nesses fundos lamosos. Por sua vez, grupos errantes, tal como ofiuroides e poliquetas, podem ter sido mais favorecidos neste cenário uma vez que normalmente são mais hábeis em escapar de finas camadas de soterramento, migrando para novas áreas quando as taxas de sedimentação oscilam desfavoravelmente (Nichols et al., 1978; Brett et al., 1997).

Em qualquer caso, os aglomerados esqueletais são aqui evidências valiosas da natureza autóctone dos ofiuroides encrinasterídeos dentro desses leitos siltosos. Apesar do

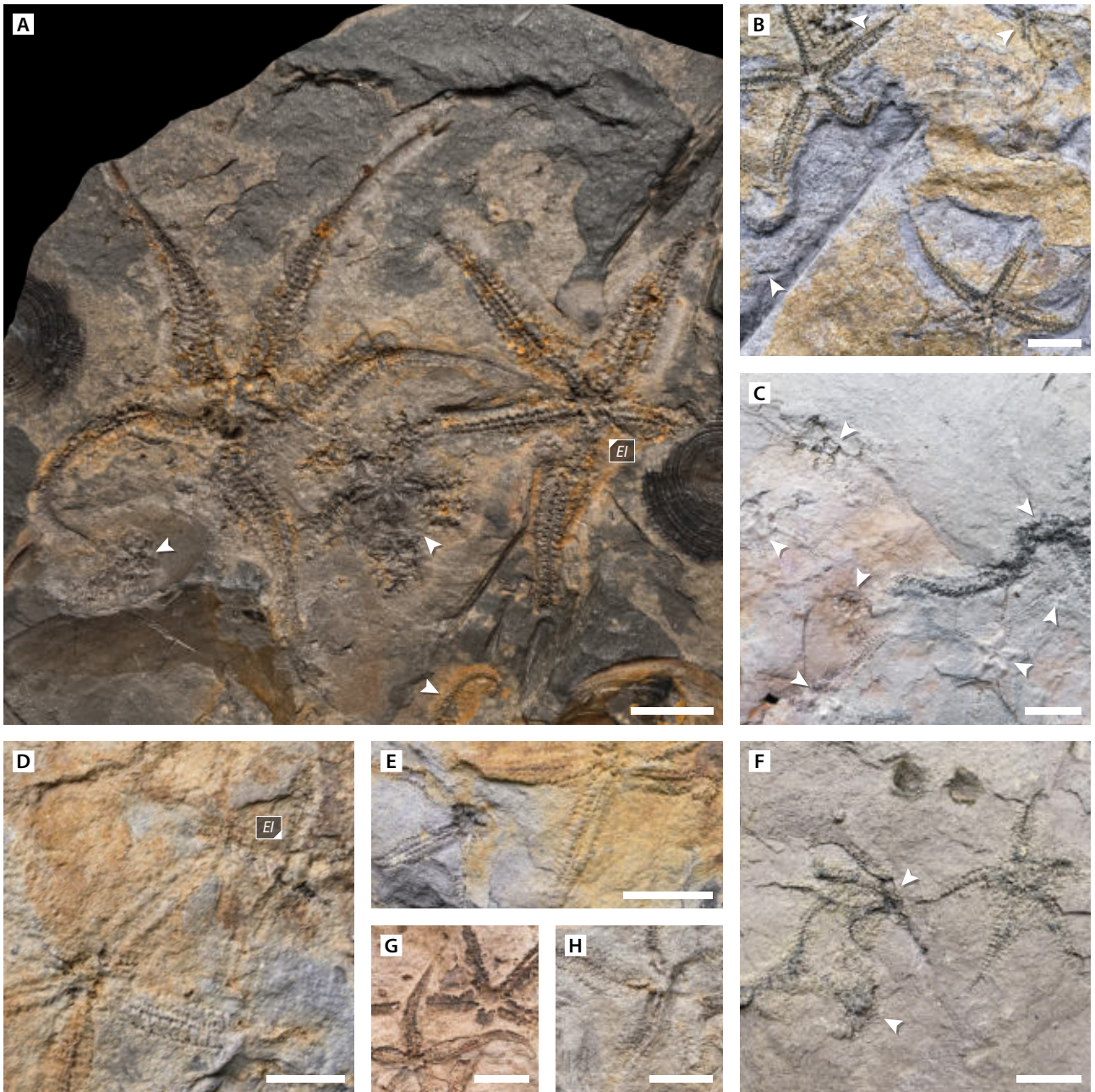


Figura 10: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico A2. **(A)** Pequeno agrupamento de *Encrinaster pontis* (74 l) ao longo de um pavimento fossilífero, Depósito do Rio Caniú (RI?); observe também a presença de um espécime invertido (i.e., com a superfície oral voltada para cima). **(B)** Agrupamento de espécimes articulados de *E. pontis* (UFPR 0616 PI), Depósito do Rio Caniú (RI); em particular, note a película escura bem marcada sobre a superfície dos esqueletos como um resultado da infiltração de lama nos ossículos dos braços. **(C)** Agrupamento multi-etário de *E. pontis* (UFPR 0598 PI), Depósito do Rio Caniú (RIII); em particular, observe a infiltração de lama escura destacada sobre um dos espécimes. **(D)** Espécimes articulados de *E. pontis* (APg-131), Depósito do Rio Caniú (RI?); observe também o espécime invertido. **(E)** Superfícies orais de espécimes articulados de *E. pontis* (APg-127), Depósito do Rio Caniú (RI); confira a Figura 11 para uma avaliação tomográfica da mesma amostra. **(F)** Espécimes juvenis de *E. pontis* (UFPR 0629 PI), Depósito do Rio Caniú (RIII). **(G)** Superfícies orais de espécimes de *E. pontis* (APg-131) em sobreposição, Depósito do Rio Caniú (RI). **(H)** Detalhe da superfície aboral de um espécime articulado de *E. pontis* (UFPR 0644 PI), Depósito do Rio Caniú (RI?). Setas indicam espécimes ou segmentos de braço obscurecidos. Abreviação: EI, espécime invertido. Barras de escala representam 1 cm.

tamanho limitado das amostras disponíveis, isso é bem representado por *Encrinaster pontis* arranjado ao longo de pequenos agrupamentos multietários, que podem englobar cerca de quatro a uma dezena de esqueletos articulados (Figuras 10A-H; 11). No geral, esses grupos monoespecíficos preservam bons sinais de posturas de caminhada ou repouso (sensu Ishida & Fujita, 2001), com braços radialmente estendidos ou bilateralmente curvados em ângulos análogos. Curiosamente, alguns poucos ofiuroides também podem apresentar superfície oral do disco voltada para cima dentro desses agrupamentos (Figura 10A, D). Porém, é bastante improvável que esses espécimes invertidos sejam um resultado da reorientação por transporte e/ou por tentativas malsucedidas de escape de soterramento porque eles normalmente são orientados paralelamente aos planos de acamamento, na base dos leitos de evento. Em compensação, é mais provável que esses pequenos aglomerados de ofiuroides representem antigos comportamentos de alimentação por suspensão em zonas onde o suprimento de alimento foi mais apropriado ou, ainda, dentro de regiões protegidas contra intensas pressões de predação, como indicado para alguns hábitos similares observados em grupos de ofiuroides modernos (Warner, 1971; Aronson, 1989; Bowden et al., 2001; Ishida & Fujita, 2001; consulte também a Seção 5.3 para mais comentários).

Embora notáveis em si mesmas, essas peculiares agregações de ofiuroides levantam uma questão tafonômica inevitável. Como essas assembleias poderiam ter sido preservadas intactas sob leitos de evento tão finos? Mesmo considerando a compactação dos sedimentos, essa é uma questão intrigante porque os horizontes A2 são tipicamente sobrepostos somente por finas camadas de pelitos siltosos (1-3 cm de espessura) e, ainda assim, os encrinasterídeos presentes quase sempre parecem representar assembleias vivas repentinamente soterradas, sem evidências pronunciadas de posturas de escape no sedimento. A título de comparação, outras densas populações de ofiuroides fósseis também foram registradas em diferentes formações geológicas (e.g., Kesling, 1969; Haude & Thomas, 1983; Meyer, 1984; Aronson et al., 1997; Ishida & Fujita, 2001; Donovan et al., 2002), embora muitas vezes interpretadas como assembleias alóctones associadas a depósitos produzidos por fluxos turbidíticos intrabasinais. Contudo, tendo em vista que a Formação Ponta Grossa se depositou sob condições majoritariamente epicontinentais, em plataforma rasa e de baixo gradiente topográfico, é improvável que o colapso de sedimentos ao longo de taludes instáveis tenha sido uma potencial armadilha de soterramento para o grau A2.

Em vista disso, há pelo menos dois processos deposicionais apropriados para os leitos A2. O primeiro seria de que mesmo finas camadas de silte, remobilizadas por tempestades, atuaram como bons obstruidores do sistema hidrovacular dos encrinasterídeos, entorpecendo a maioria de seus instintos de escape. Entretanto, se a deposição de lamelas siltosas foi por si só um processo letal para os ofiuroides, então eles deveriam ser mais frequentes no registro fóssil, dada a diversidade e abundância de sequências siltosas fossilíferas ao longo da Formação Ponta Grossa - e de muitas outras unidades geológicas. Em contrapartida, a segunda alternativa seria de que as lamelas siltosas de soterramento transportavam um

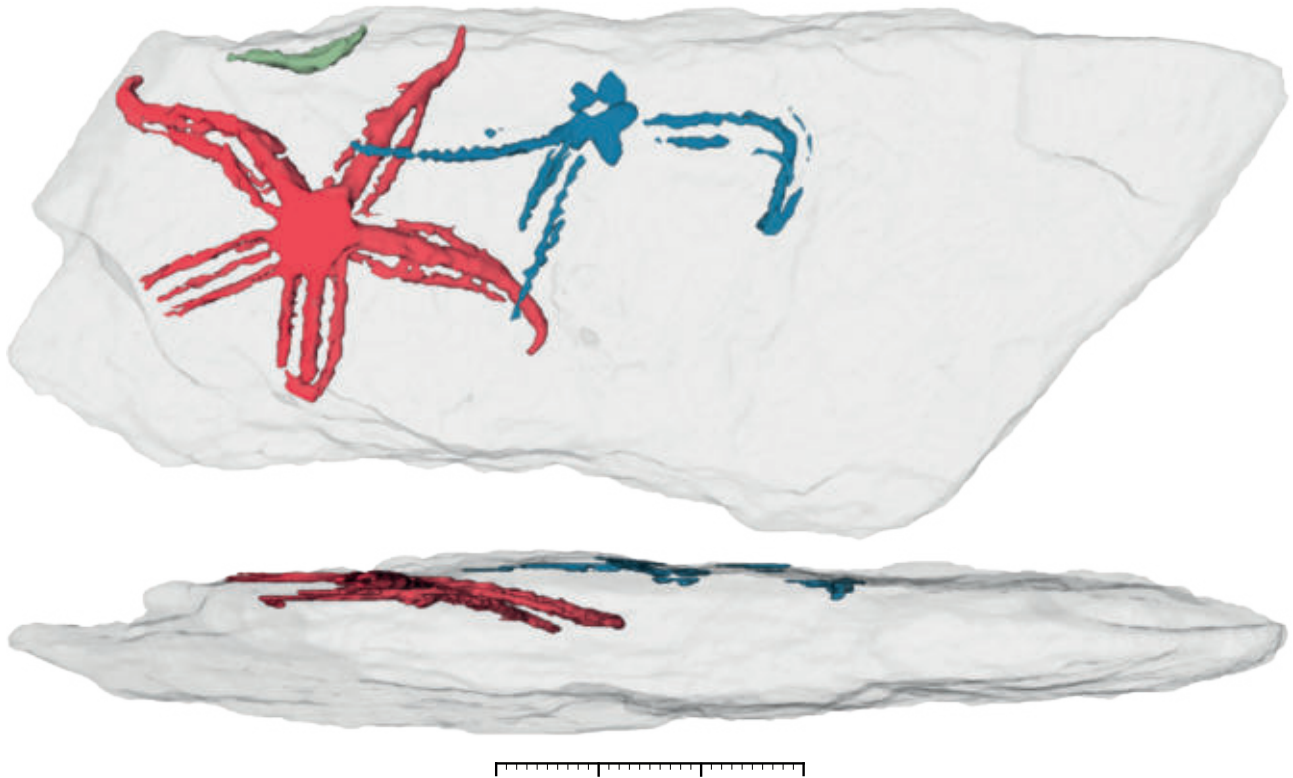


Figura 11: Reconstrução virtual de ofiuroides (APg-127) do grau tafonômico A2. Visão em planta é representada na porção superior, enquanto a visão lateral da mesma amostra é representada na porção inferior. Cores indicam espécimes diferentes. Embora o espécime vermelho apresente dois braços sutilmente inclinados na matriz ($<20^\circ$), note que seu disco e demais braços são relativamente concordantes ao plano de acamamento - talvez como uma postura de escape precocemente interrompida. Barra de escala representa 3 cm.

componente chave que potencializou a mortalidade em massa desses invertebrados marinhos. Em particular, isso seria bastante pertinente se o processo de soterramento fosse diretamente derivado de descargas fluviais, uma vez que são conhecidas pela extraordinária capacidade de transferir água doce intersticial para as áreas mais distais ao longo de muitas bacias marinhas modernas (Zavala et al. 2012; Zavala, 2020).

Devido à limitada osmorregulação dos equinodermos, a presença de água doce intersticial pode ter desempenhado um papel crucial na imobilização dessas agregações de ofiuroides do grau A2. Uma analogia a esse processo é particularmente bem conhecida na indústria da aquicultura durante períodos de prolongada descarga fluvial, que podem levar a mortalidade em massa de muitos grupos de equinodermos epifaunais devido às alterações repentinas de salinidade nas águas marinhas da costa (Drouin et al., 1985; Lawrence, 1996; Turner, 2007; Unuma et al., 2015). De forma semelhante, a água doce também tem sido relatada em estudos curatoriais como um eficiente anestésico de equinodermos, ajudando a imobilizar e a matar grandes espécimes de asterozoários dentro de algumas dezenas de minutos (Saldanha, 1972; Lincoln & Sheals, 1979; Hendler et al., 1995). Sendo assim, é adequado considerar que lamas siltosas ricas em água doce intersticial poderiam ter rapidamente anestesiado esses antigos aglomerados de encrinasterídeos, reprimindo a maioria das tentativas de fuga

mesmo sob delgados leitos de soterramento (Figura 11) - o que parece um mecanismo mais plausível que somente a obstrução do sistema hidrovacular por lamas siltosas.

Fundamentado nesse cenário, sugerimos que fluxos hiperpicnais lamosos foram processos deposicionais bem-sucedidos para a preservação de ofiuroides ao longo do grau tafonômico A2. Esses fluxos extrabasinais podem produzir verdadeiros rios submarinos, transferindo grandes cargas de lama, água doce e partículas orgânicas da costa para a bacia marinha (Zavala & Arcuri, 2016; Zavala, 2020). Além disso, diferente dos turbiditos intrabasinais, os fluxos hiperpicnais ainda são capazes de viajar lentamente mesmo sobre plataformas de baixo gradiente topográfico, uma vez que são sustentados pela duração da própria descarga fluvial (Otharán et al., 2018). Em especial, esse modelo deposicional é bem representado nos leitos A2 na forma de intervalos normalmente gradados de silte-argila, ricos em fragmentos de plantas, repousando sobre bases sutilmente erosivas, o que parece indicar erosão por fluxos lamosos de movimento lento, cobrindo passivamente o fundo submarino com uma complexa mistura de lama fluida e elementos intra e extrabasinais.

Essa percepção é uma alternativa interessante porque muitos desses mesmos leitos produtores de ofiuroides podem ser indevidamente interpretados como depósitos relacionados a tempestades, que também são bastante comuns na Formação Ponta Grossa (e.g., ver Horodyski et al., 2019). No entanto, embora os sedimentos ressuspensos por ondas de tempestades também ocasionem potenciais eventos de rápido soterramento, o fluido intersticial presente nesses sedimentos é a própria água do mar, incluindo parâmetros semelhantes aos da água ambiente (Zavala et al., 2012). Em consequência, durante tempestades normais (sem toxinas), não há um componente-chave para o entorpecimento em massa de assembleias de equinodermos de vida livre, o que deveria induzir comportamentos de escape em ofiuroides, ainda mais sob camadas tão finas de lama siltosa. Além disso, de forma diferente dos leitos A2, tempestitos lamosos normalmente são mais empobrecidos em restos de plantas, considerando que remobilizam sedimentos pré-depositados em regiões proximais, mais oxigenadas, onde a matéria orgânica está muito mais sujeita à diluição e à degradação por conta da intensa atividade microbiana aeróbia (Otharán et al., 2018).

Dessa forma, o colapso de fluxos hiperpicnais lamosos parece ter sido um mecanismo excepcionalmente adequado para gerar verdadeiros retratos ecológicos dessas assembleias de ofiuroides. Apesar da espessura limitada desses depósitos de sufocamento (*obruption deposits*), os parâmetros de fundo marinho no grau A2 desempenharam um importante papel em preservar as carcaças frescas de ofiuroides fora dos efeitos destrutivos da ZTA (Figura 7H). Por um lado, a baixa oxigenação do sedimento e das águas de fundo serviu como uma barreira favorável contra a intensa bioturbação pós-deposicional, retendo o arranjo original articulado dos delicados esqueletos multi-elementais. Por outro lado, as condições relativamente profundas da plataforma marinha também foram bem-sucedidas em manter essas carcaças de ofiuroides logo abaixo da zona de perturbação física do sedimento, evitando a exumação e a desarticulação induzidas por correntes e ondas de tempestade (Figura 9A).

Enquanto isso, à medida que a deterioração dos tecidos moles progredia rapidamente, a microestrutura carbonática porosa (*stereom*) dos esqueletos dos ofiuroides logo se tornou vulnerável à percolação da lama fluida circundante. Em consequência, fluidos mais argilosos foram capazes de penetrar na rede estereomática dos encrinasterídeos por meio de difusão, preenchendo os espaços vazios, produzidos pela decomposição orgânica, com uma delicada malha tridimensional de lama argilosa escurecida (Figuras 10B-C, F-G; 12B), o que parece ter sido um mecanismo diagenético precoce comum ao longo do grau A2 - talvez em um processo semelhante ao descrito para alguns pedúndulos fossilizados de crinoides (Roux, 1975; Donovan, 1991). Embora seja um atributo rotineiramente perdido², essa infiltração lamosa é um marco valioso aqui porque indica que (i) os esqueletos carbonáticos dos ofiuroides persistiram relativamente intactos pelo menos durante a história diagenética precoce desses estratos e que (ii) a dissolução carbonática acentuada, que afetou todos esses equinodermos fósseis, foi aparentemente apenas um evento regional tardio ao longo dos sedimentos do Devoniano da Bacia do Paraná.

Curiosamente, nenhum aprimoramento diagenético relevante é observado nesses encrinasterídeos. Portanto, embora bem-sucedida do ponto de vista da preservação de esqueletos articulados, é bastante provável que a pequena espessura dos horizontes de soterramento A2 não tenha sido suficiente para conservar as carcaças de ofiuroides dentro da ZRS, mas presumivelmente acima dela e, conseqüentemente, fora de gradientes geoquímicos adequados, suprimindo mineralizações precoces. Além do mais, essa trajetória diagenética desfavorável também é suportada pela baixa incidência de séries achatadas de ossículos de ofiuroides e pela relativamente alta frequência de pavimentos de concha desenvolvidos logo acima dos leitos A2 (Figura 7H), indicando que intervalos de inanição na sedimentação ocorreram após os eventos hiperpicnais lamosos, retendo esses aglomerados de ofiuroides soterrados por bastante tempo em zonas rasas, onde o enriquecimento diagenético foi infrutífero.

5.2.3 Grau tafonômico A3

Ofiuroides: *Encrinaster pontis*; *Marginix notatus* localmente presente.

Atributos tafonômicos: Proporção relativamente alta de esqueletos multi-elementais articulados (>60%); restos desarticulados geralmente restritos a espécimes incompletos (i.e., com pelo menos um braço ausente) e/ou segmentos de braços isolados; densidade de empacotamento comumente baixa, mas alguns pequenos aglomerados de idades específicas (e.g., apenas espécimes juvenis) podem estar esporadicamente associados e, às vezes, bimodalmente orientados em planta; esqueletos principalmente com superfície oral do disco voltada para baixo (>80%) e segmentos de braço flexionados em U, com pontas inclinadas em baixos ângulos (10-30°) em relação ao plano de acamamento (>60%), em típicas posturas de escape; certos espécimes ainda podem exibir braços drasticamente dobrados sob o próprio disco, em

² Durante a limpeza de amostras recentemente coletadas, a delicada malha de lama pode ser despropositadamente removida com pincéis a fim de melhor expor a superfície do molde esquelético.

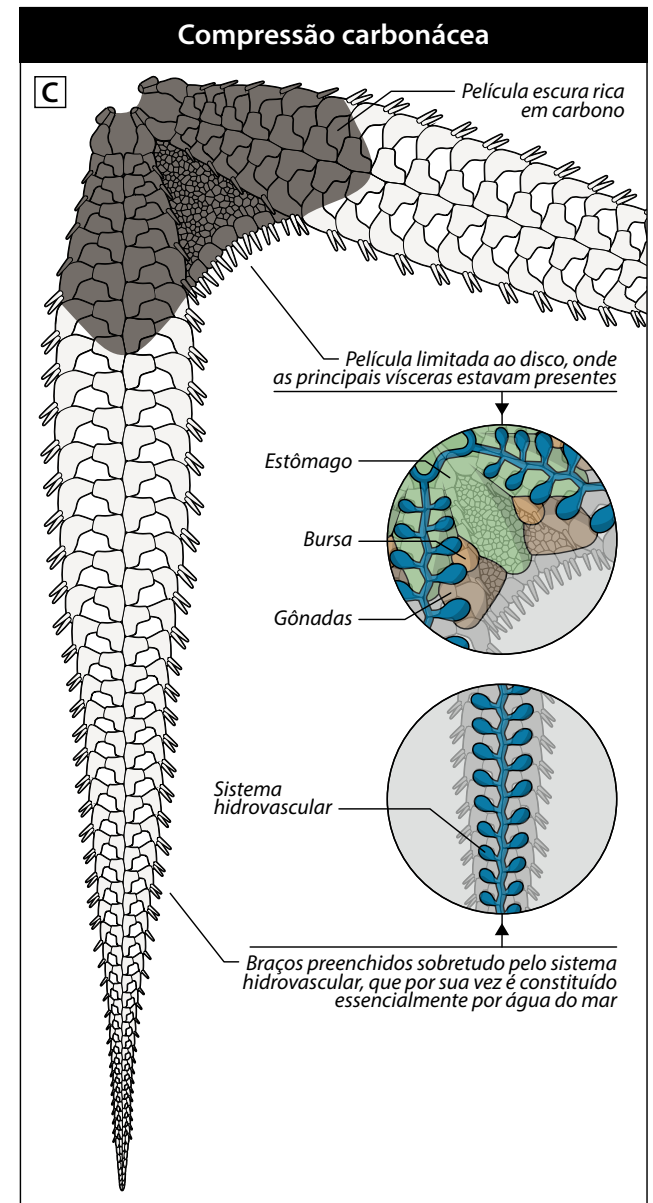
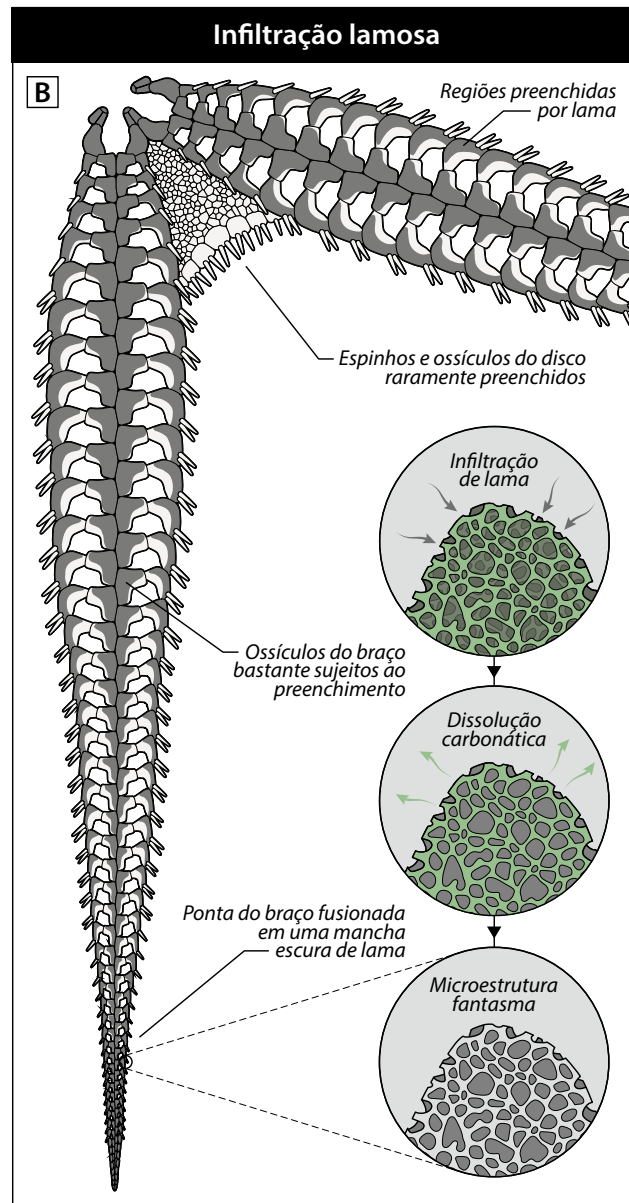
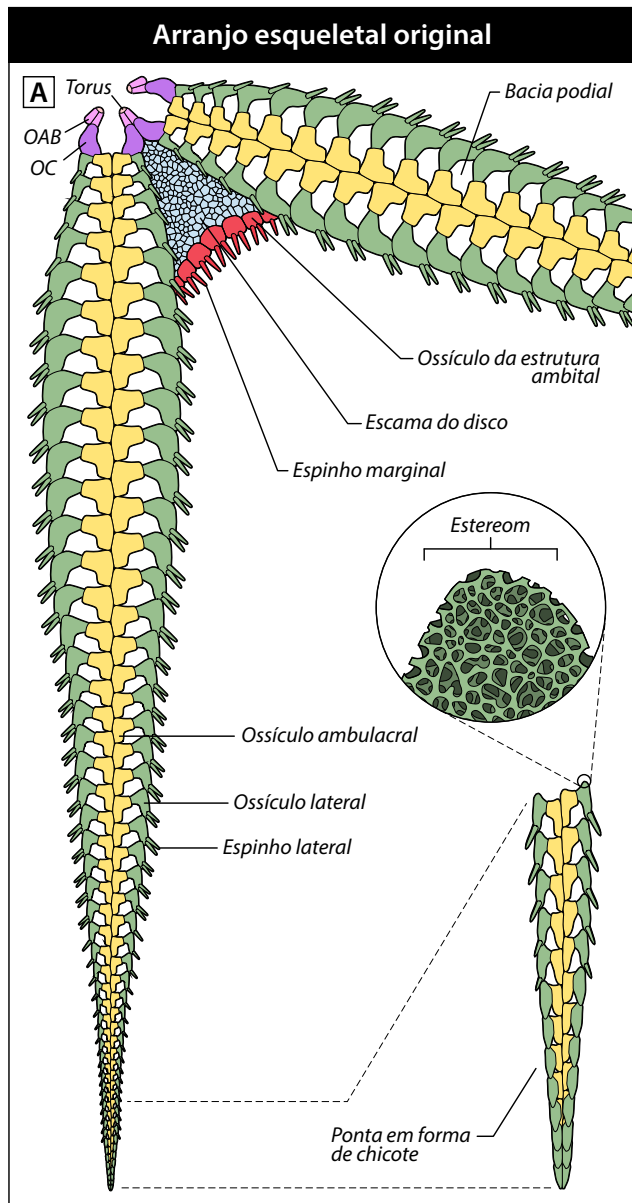


Figura 12: Padrões diagenéticos de infiltração de lama e de compressão carbonácea. **(A)** Seção parcial de um esqueleto oral esquemático de *Encrinaster pontis*; observe que os ossículos são formados por uma microestrutura porosa semelhante a uma esponja (embora preenchida com células vivas) denominada estereom (*stereom*). **(B)** Seção parcial "A" após prolongada permanência sob um horizonte de lama fluida, mostrando a infiltração de argila nos poros estereomáticos produzidos pelo avanço da decomposição orgânica; note também que as regiões preenchidas com argila não compreendem necessariamente toda a superfície dos ossículos, mas muitas vezes apenas parte delas. **(C)** Seção parcial "A" após o soterramento de uma carcaça fresca, destacando o desenvolvimento de uma fina película (compressão) escura, enriquecida em carbono, sobre a superfície do disco devido à intensa sobrecarga da coluna de sedimentos; note que a compressão carbonácea é um reflexo da preservação de traços orgânicos dos órgãos viscerais do disco, como as gônadas e o estômago, enquanto os braços são pouco sujeitos a compressão desde que são preenchidos essencialmente pelos canais do sistema hidrovascular. Abreviações: OC, ossículo circumoral; OAB, ossículo de ângulo da boca.

posições semelhantes a guarda-chuvas; espinhos, ossículos do disco e pontas dos braços em forma de chicote podem variar de obscurecidas a bem preservadas; nenhuma fragmentação aparente; fraco a forte achatamento das séries de ossículos proximais dos braços, deformando sutilmente as áreas originais das bacias podiais; dissolução completa do esqueleto carbonático, mas algumas redes/películas escuras de argila podem ressaltar os antigos poros estereomáticos da superfície de determinados espinhos e ossículos; órgãos viscerais do disco algumas vezes preservados como um filme carbonáceo escuro, facilmente distinguível da matriz circundante. Difere-se dos demais graus tafonômicos pela relevante parcela de braços desarticulados, pela alta frequência de posturas de escape inclinadas nos planos de acamamento e pela presença excepcional de traços orgânicos preservados como compressões carbonáceas.

Sedimentos associados: Estratos tabulares esbranquiçados a cinza-amarelados de argilitos e siltitos maciços ou, ainda, camadas lenticulares amareladas de arenitos siltosos com estratificação cruzada (*hummocky*, marcas onduladas); cristais de mica normalmente disseminados de forma bastante abundante ao longo do sedimento; fragmentos de plantas localmente presentes; grânulos de quartzo e pequenos seixos líticos também podem ser comuns ao longo de algumas lentes arenosas ou de pavimentos de restos de conchas; bioturbação geralmente ausente ou limitada a traços fósseis esparsos (*Skolithos*, *Zoophycos*).

Fauna associada: Braquiópodes normalmente compreendem restos desarticulados de discinídeos (*Orbiculoidea*) e rinconelídeos (*Australocoelia*), com algumas incidências pontuais de obolídeos (*Lingulepis*), espiriferídeos (*Australospirifer*), productídeos (*Australostrophia*) e/ou lingulídeos infaunais indeterminados; moluscos podem compreender bivalves (*Solemya*, *Nuculites*, *Palaeoneilo*), gastrópodes (*Bucanella*) e/ou tentaculítídeos (*Tentaculites*, *Homocentrus*); trilobitas calmoniídeos (*Paracalmonia*) ocasionalmente presentes; colunais e pluricolunais de pelmatozoários algumas vezes densamente empacotados.

Ocorrência estratigráfica: Horizontes produtores de trilobitas do Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti (intervalos JI e JIII, em parte); camadas siltosas maciças e horizontes lenticulares arenosos com marcas onduladas do Depósito do Rio Caniú (intervalo RIII, em parte);

pelo menos um horizonte hummocky, além de alguns poucos leitos de argilito do Depósito do Aeroporto Sant'Ana (intervalos AI e AIII, em parte).

Discussão: Em oposição aos demais graus tafonômicos, onde os ofiuroides são preservados diretamente abaixo dos leitos de evento (i.e., nas antigas interfaces água-sedimento soterradas), o grau A3 compreende os ofiuroides disseminados dentro dos próprios leitos de evento, na maioria das vezes, em posturas inclinadas em relação aos planos de acamamento (Tabela 2). Em geral, isso é bem representado aqui tanto na forma de pequenos agrupamentos de encrinasterídeos dispersos a poucos centímetros acima de pavimentos de conchas como na forma de espécimes articulados de ofiuroides disseminados dentro de camadas estéreis (Anexos II:A, E; III:C; IV:B-D). Em todo caso, os sedimentos associados são tipicamente aqueles do episódio final de soterramento desses equinodermos, muitas vezes conservando pistas dos últimos padrões etológicos manifestados por esses organismos.

No entanto, por conta da estrutura preservacional, a avaliação dessas assembleias de ofiuroides normalmente recorre a uma questão chave: teriam sido esses espécimes soterrados próximos ao ambiente de vida ou teriam sido incorporados e transportados por fluxos de sedimentos antes da deposição final dos leitos de evento? Embora a maior parte dos ofiuroides do grau A3 ainda esteja articulada, a questão acima é interessante porque alguns experimentos tem demonstrado que carcaças frescas de ofiuroides podem permanecer articuladas mesmo após considerável transporte e que, portanto, a preservação excepcional de esqueletos multi-elementais não é por si só um atestado definitivo de soterramento autóctone (Brett & Baird, 1993; Gorzelak & Salamon, 2013). Ainda assim, um teste importante para essa questão está relacionado com a composição taxonômica dessas camadas, ou seja, se restos dispersos e desarticulados de ofiuroides são encontrados nos sedimentos que circundam as camadas de evento ou se as espécies em questão são exclusivas de certas litofácies e encontradas apenas dentro dos próprios horizontes de evento (Brett et al., 1997).

Fundamentado nessa ideia, é intelectualmente certo indicar que os espécimes de ofiuroides dos leitos A3 representam sobretudo assembleias autóctones/parautóctones tendo em vista que esqueletos articulados (graus A1 e A2) e restos desarticulados (e.g., veja as seções 5.2.4 e 5.2.5) desses mesmos equinodermos também são encontrados ao longo de diferentes litologias e horizontes estratigráficos dos depósitos aqui estudados. Além do mais, a presença de determinados agrupamentos monoespecíficos de *Encrinaster pontis* é um indício importante do soterramento *in situ* desses equinodermos (Figuras 13A; 14A), uma vez que tais associações não poderiam ter sido mantidas se houvesse transporte prolongado dos espécimes. Por outro lado, a própria ausência de classificação hidrodinâmica ao longo dos demais bioclastos associados nesses leitos ainda é um sinal relevante do tempo de permanência mais limitado desses elementos dentro dos fluxos de sedimentos, o que conseqüentemente vai contra uma origem puramente alóctone para os ofiuroides ali preservados.

Por essas razões, é possível presumir que as assembleias de ofiuroides dos leitos A3 tenham sido derivadas de uma gama de padrões paleoecológicos bastante similares a aqueles

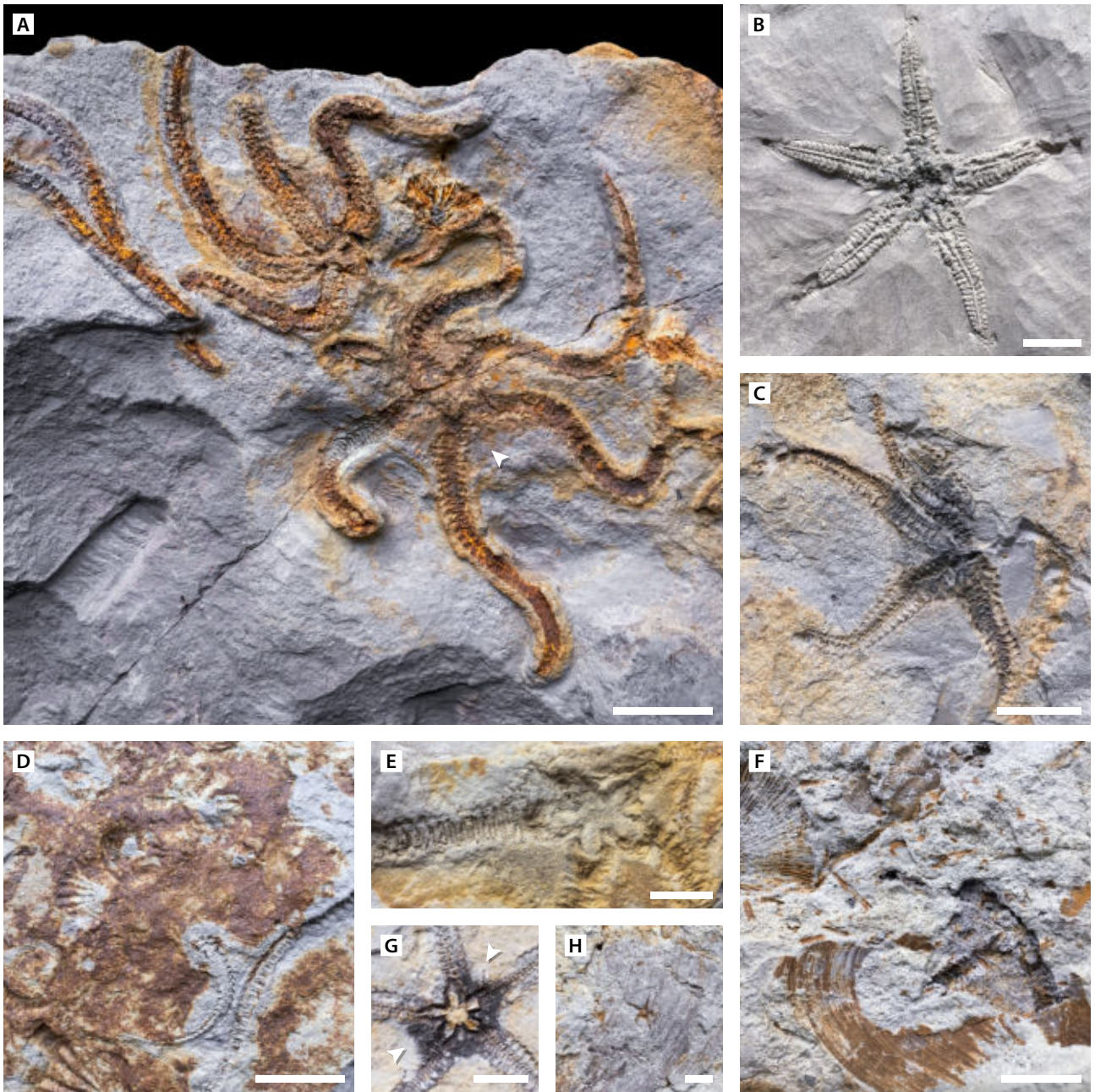


Figura 13: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico A3 - Parte 1. **(A)** Pequeno agrupamento de espécimes adultos de *Encrinaster pontis* (UFPR 0596 PI) em posturas típicas de escape, Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AI); confira também a presença de um espécime invertido (seta). **(B)** Superfície oral de um espécime de *E. pontis* (CP/E-2085), Depósito do Rio Caniú (RIII?); confira a Figura 15 para uma avaliação tomográfica da amostra. **(C)** Superfície aboral de um espécime de *E. pontis* (CP.I 6430), Depósito do Rio Caniú (RI?); observe a compressão carbonácea cinza-escura preservada sobre o disco. **(D)** Segmentos de braços desarticulados de *E. pontis* (UFPR 0624 PI) dispersos sobre um pavimento de conchas, Depósito do Rio Caniú (RIII). **(E)** Detalhe da superfície aboral de um espécime de *E. pontis* (APg-64), Depósito do Rio Caniú (RIII?); observe os numerosos micronódulos marcados por toda a extensão do disco. **(F)** Superfície aboral de um espécime adulto de *E. pontis* (UFPR 0933 PI) em um leito hummocky rico em restos de conchas, Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AI); veja a Figura 16 para uma avaliação tomográfica da amostra. **(G)** Detalhe da compressão carbonácea sobre a superfície aboral do disco de um espécime de *E. pontis* (UFPR 0621 PI), Depósito do Rio Caniú (RIII); setas destacam os dois interraios analisados em EDS na Figura 19. **(H)** Espécime juvenil de ofiuoide (UFPR 0934 PI), Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AI). Barras de escala representam 1 cm **(A-F)** e 4 mm **(G-H)**.

descritos para os demais graus tafonômicos A. Portanto, em teoria, os horizontes A3 poderiam ter sido gerados tanto através do rápido soterramento de espécimes errantes disseminados em condições de fundo mais restritas, em analogia ao grau A1, quanto de pequenos agregados de espécimes de ofiuroides hospedados em regiões relativamente mais favoráveis, como aqueles bem registrados no grau A2 (Figura 7I). Contudo, o ponto-chave aqui é que a preservação dos ofiuroides nos leitos A3 foi governada pela ação de processos deposicionais diferenciados e malsucedidos em reprimir o desenvolvimento acentuado de posturas de escape.

Em particular, essas posturas de escape são observadas em pelo menos três padrões ao longo do grau A3. O primeiro deles abrange os espécimes preservados em posições normais, ou seja, com superfície oral do disco tipicamente voltada para baixo. No geral, os discos desses espécimes podem ser orientados tanto de maneira paralela (Figuras 13B-C, G; 14F-H; 15; 17) como de maneira inclinada em baixos ângulos ($<20^\circ$) em relação aos planos de acamamento (Figuras 13A, E-F; 14A, C-D; 16). Por sua vez, os braços podem apresentar desde uma simetria radial, com pontas ligeiramente ancoradas abaixo do disco (Figuras 15; 17), a relativamente bilateral, com alguns braços curvados em forma de U e pontas obliquamente inclinadas na coluna de sedimentos (Figuras 13A; 14C, F; 16). Portanto, é provável que essa amplitude de arranjos esqueléticos em posições normais seja um reflexo de diferentes estágios de tentativas de escape logo após o soterramento dos espécimes (Figura 7J-K), de forma muito semelhante ao descrito para outras assembleias de ofiuroides cenozoicos do Japão (Ishida & Fujita, 2001) e também para determinados registros bem preservados de ofiuroides paleozoicos dos Estados Unidos e da África do Sul (Taylor & Brett, 1983; Reid et al., 2019b).

Em contrapartida, o segundo padrão de postura de escape compreende alguns poucos espécimes preservados em posições invertidas no sedimento, ou seja, com a superfície oral do disco tipicamente voltada para cima. Apesar da falta de orientação de coleta ao longo de muitas das amostras estudadas, tais espécimes invertidos são prontamente reconhecidos dentro de alguns aglomerados de ofiuroides (Figura 13A), uma vez que contrastam com a orientação normal dos demais espécimes associados. De forma geral, essas posições invertidas envolvem discos inclinados em baixos ângulos no sedimento ($10-30^\circ$), enquanto os braços podem variar desde relativamente ondulados a extensivamente flexionados em forma de U, em analogia com as posturas invertidas de escape documentadas para *Ophiura sarsii sarsii* no Japão (Ishida & Fujita, 2001). Apesar dos ângulos mais baixos de inclinação no sedimento, essas posturas são também similares a aquelas observadas ao longo de uma densa acumulação de espécimes de *Gamiroaster tempestatis* no Devoniano da África do Sul (Reid et al., 2019b), refletindo, sobretudo, comportamentos mais drásticos de fuga do soterramento.

Por fim, o terceiro padrão de postura de escape abrange um número limitado de espécimes preservados em posições relativamente semelhantes a guarda-chuvas. Interessantemente, tais posições fazem alusão à clássica orientação azimutal registrada para muitos asterozoários do Devoniano da Alemanha, que apresentam alguns dos braços dobrados sobre o corpo (e.g., veja Müller, 1979: Figura 28D), supostamente como um produto da ação de correntes sutis em

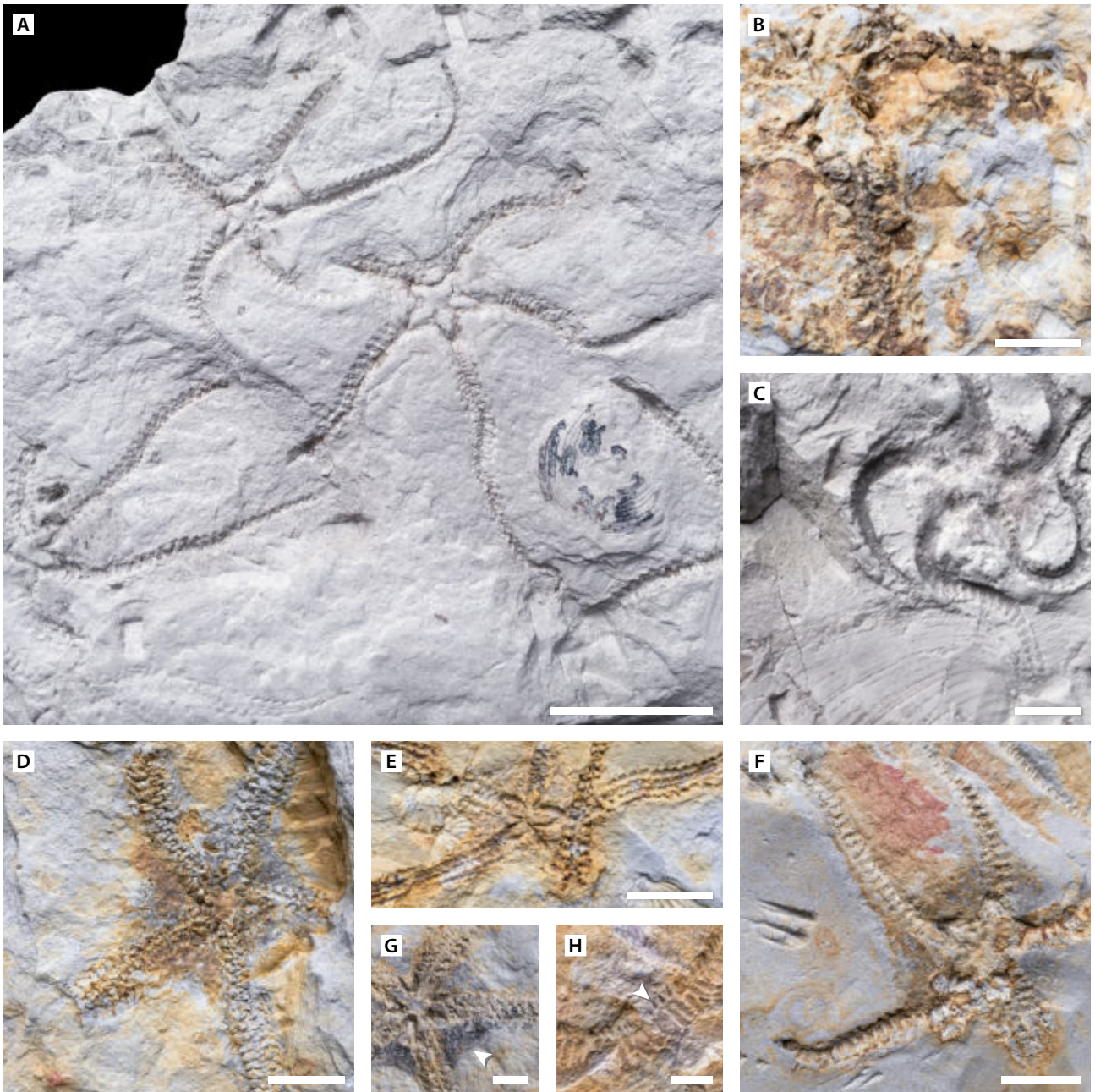


Figura 14: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico A3 - Parte 2. **(A)** Pequeno agrupamento de espécimes juvenis de *Encrinaster pontis* (UFPR 0587 PI) em posturas típicas de escape, Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AIII). **(B)** Superfície oral de um espécime de *Marginix notatus* (UFPR 0602 PI), Depósito do Rio Caniú (RIII). **(C)** Superfície aboral de um espécime de *E. pontis* (UFPR 0604 PI), Depósito do Aeroporto Sant'Ana (AIII); atente para a flexão acentuada de alguns dos braços. **(D)** Superfície oral de um espécime de *E. pontis* (APg-17), Depósito do Rio Caniú (RIII); note a compressão carbonácea cinza-amarronzada preservada sobre a superfície do disco. **(E)** Detalhe da superfície aboral de um espécime de *E. pontis* (UFPR 0597 PI), Depósito da Ferrovia Jaguariáiva-Arapoti (JIII); observe que um dos braços é drasticamente curvado sobre o próprio disco, em posição similar a "guarda-chuva". **(F)** Superfície aboral de um espécime adulto de *E. pontis* (APg-11), Depósito do Rio Caniú (RIII); confira também a Figura 17 para uma avaliação tomográfica da amostra. **(G)** Detalhe da compressão carbonácea sobre a superfície oral do disco de um espécime de *E. pontis* (APg-38), Depósito do Rio Caniú (RIII); seta indica a área analisada em EDS na Figura 20. **(H)** Detalhe da infiltração lamosa sobre espinhos e ossículos da superfície oral do disco de um espécime de *M. notatus* (APg-23), Depósito do Rio Caniú (RIII?); a seta indica as áreas analisadas em EDS na Figura 22. Barras de escala representam 1 cm (**A-F**) e 4 mm (**G-H**).

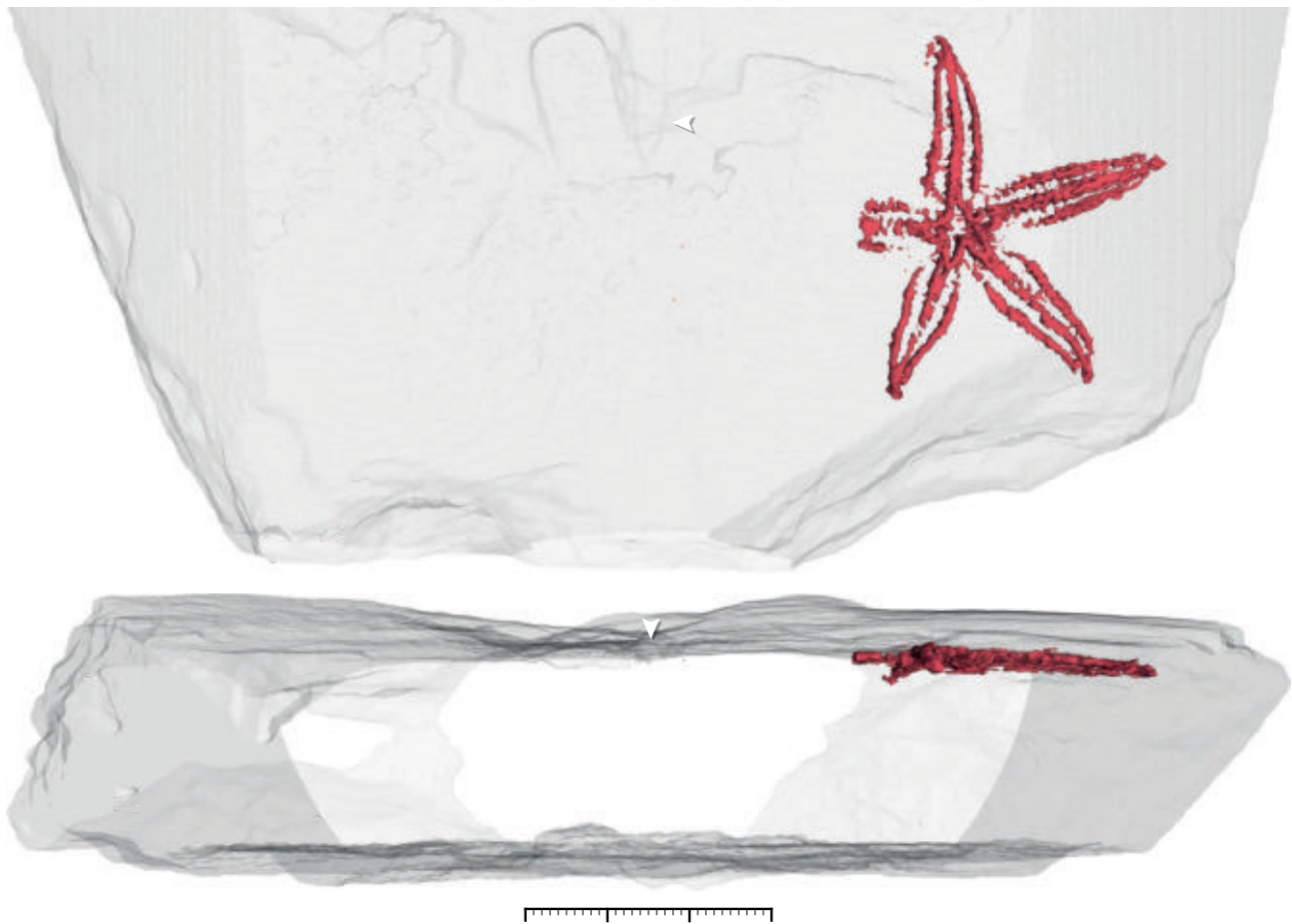


Figura 15: Reconstrução virtual de ofiuoide (CP/E-2085) do grau tafonômico A3. Visão em planta é parcialmente ilustrada na porção superior, enquanto a visão lateral da mesma amostra é apresentada na porção inferior. Setas indicam um dos braços de um espécime de *E. pontis* exposto na superfície da amostra (Figura 13B). O espécime destacado em vermelho está completamente oculto no sedimento, mas é facilmente individualizado na reconstrução tridimensional da amostra. Em especial, observe também que um dos braços do espécime vermelho está incompleto, aparentemente como um resultado de autotomia durante uma tentativa malsucedida de escape do leito de soterramento. Barra de escala representa 3 cm.

carcaças frescas ancoradas sobre o fundo marinho. Então, de forma relativamente equivalente, essas posições são refletidas aqui através de espécimes articulados em que ao menos um dos braços é radicalmente curvado sob ou sobre a própria superfície do disco (Figura 14E). Porém, tendo em vista que os demais segmentos de braços desses mesmos espécimes costumam ser radialmente estendidos, não há qualquer suporte para que essa "posição guarda-chuva" tenha sido aqui um resultado direto da reorientação por correntes. Pelo contrário, é mais provável que esse arranjo atípico dos braços tenha sido uma consequência do esforço drástico de ofiuoídeos que rastejaram através dos planos de acamamento até ficarem presos e morrerem sufocados sob os sedimentos de soterramento.

Além dessas posturas de escape, um aspecto interessante está relacionado a presença de espécimes incompletos e segmentos isolados de braço em determinados leitos A3 (Figuras 13D; 15; 16). De fato, esses elementos desarticulados podem insinuar, em um primeiro olhar, a



Figura 16: Reconstrução virtual de ofiuoide (UFPR 0933 PI) do grau tafonômico A3. Visão em planta é ilustrada na porção superior, enquanto a visão lateral é indicada na porção inferior. Note que o espécime representado em vermelho está parcialmente oculto no sedimento (confira a Figura 13F para referência). Observe que o disco está sutilmente inclinado na matriz ($\pm 10^\circ$), mas que alguns dos braços são inclinados em ângulos relativamente mais altos ($\pm 20^\circ$) ao longo desse leito hummocky, em típica postura de escape. Setas especificam uma possível ponta de braço autotomizada. Barra de escala representa 3 cm.

existência de um período de decomposição logo antes do soterramento final dos espécimes. Entretanto, é fundamental considerar que os equinodermos são bem conhecidos pela inusitada capacidade de autotomia, ou seja, de automutilação de partes corporais em resposta a estímulos externos adversos (Wilkie, 1978; Donovan, 1991; Ausich, 2021). Em vista disso, a presença de fósseis incompletos de ofiuroides deve ser avaliada com atenção, uma vez que pode refletir, na verdade, episódios de autotomia entre espécimes logo após o soterramento, voluntariamente liberando segmentos de braços na tentativa de se desprender da sobrecarga de sedimentos e escapar escavando através da camada recém-depositada.

Apoiado nessa questão, uma evidência importante de autotomia é suportada aqui pela análise tomográfica de um espécime incompleto de *E. pontis* paralelamente orientado ao longo de um leito relativamente estéril de siltito (Figura 15). Em especial, o exemplar mostra um braço desarticulado próximo ao sétimo par de ossículos das séries lateral e ambulacral, enquanto os demais segmentos de braços são aparentemente intactos. Considerando que a região do disco em *E. pontis* costuma se estender até o quinto par de ossículos lateral/ambulacral (Figura 12A; confira também Fraga & Vega, 2020b), a desarticulação seletiva demonstrada por esse braço é compatível com um padrão natural de autotomia, tendo em vista que conservaria a integridade dos órgãos vitais do espécime, tipicamente alojados na cavidade celômica do disco central em ofiuroides. Além dessa ocorrência, outros indícios de autotomia também podem ser observados em segmentos isolados de braço, com pontas de chicote bem preservadas, dispersos ao longo de alguns pavimentos de conchas (Figuras 7K; 13D), possivelmente insinuando partes remanescentes de espécimes que escavaram acima no sedimento.

No entanto, diferentemente dos graus tafonômicos A1 e A2, por que posturas de escape são tão evidentes ao longo dos leitos A3? Esse é um tema intrigante porque, embora os fatores intrínsecos aos próprios ofiuroides - tais como idade, nutrição e disposição física dos espécimes - também desempenhem um papel importante, é muito provável que algumas variáveis abióticas tenham exercido uma influência crucial no desenvolvimento acentuado desses comportamentos de fuga. Diante desse cenário, uma interpretação plausível seria de que os leitos de evento A3 foram pelo menos temporariamente favoráveis ao escape para determinados grupos bentônicos errantes logo antes de alcançarem um ponto crítico, rapidamente sufocando a maior parte dos espécimes dentro do próprio sedimento. Para tal fim, há especialmente duas variáveis abióticas que poderiam ter exercido um controle sobre essas posturas de escape nas camadas de evento: (i) a granulometria do sedimento associado e (ii) a proporção total de água doce intersticial presente nos episódios de soterramento.

Em primeiro lugar, a granulometria é um fator relevante por influenciar na tixotropia do sedimento, ou seja, na capacidade de repentinamente diminuir sua viscosidade em resposta a perturbações físicas (Barnes, 1997; Mewis & Wagner, 2009). No geral, quanto maior o conteúdo de partículas finas, mais marcante será a propriedade tixotrópica de sedimentos em ambientes aquosos (Müller, 1979). Nesse sentido, a deposição de lamas fluidas tixotrópicas provavelmente foi uma eficiente armadilha de soterramento para ofiuroides vivos, tendo em vista que agitações

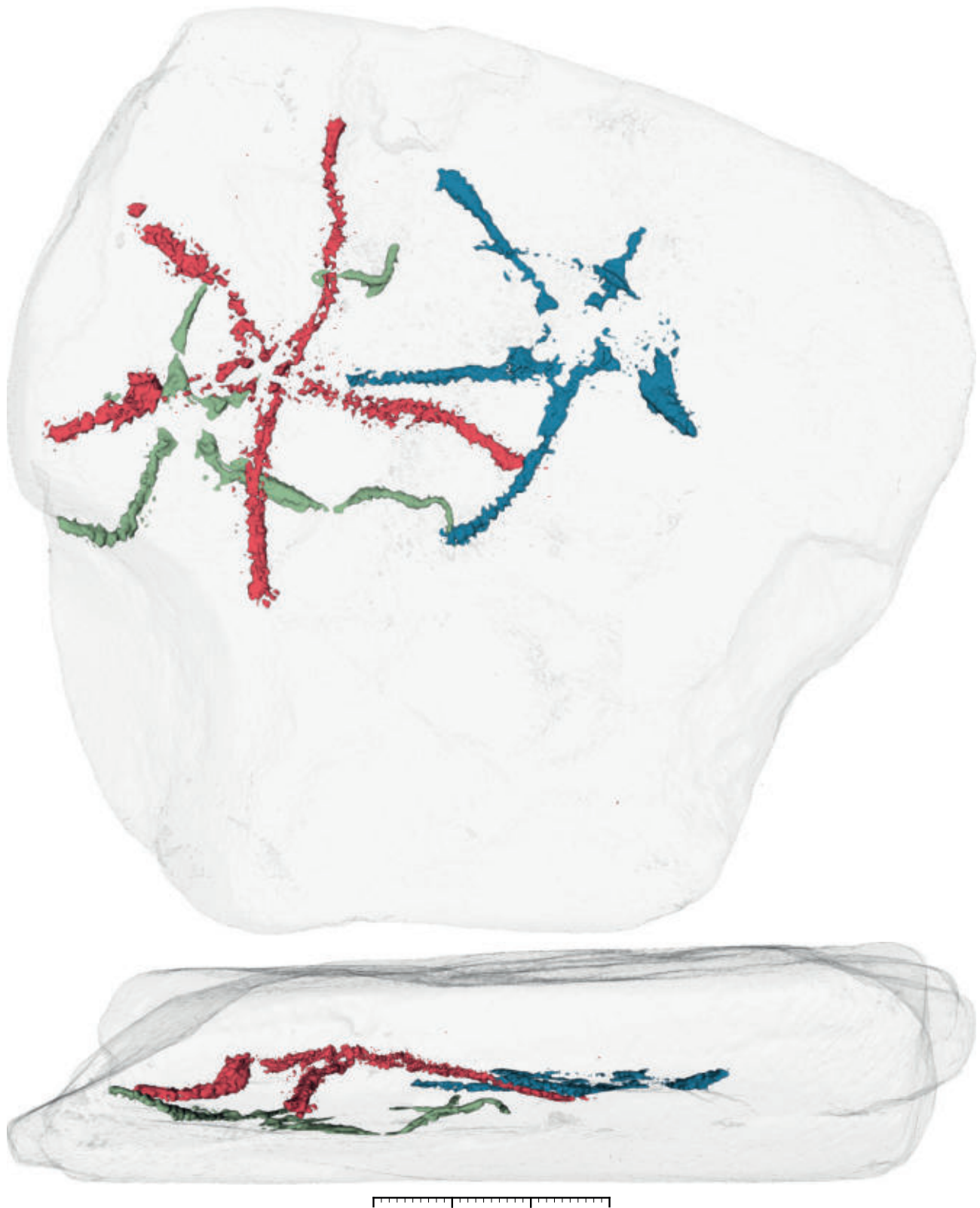


Figura 17: Reconstrução virtual de ofiuroides (APg-11) do grau tafonômico A3. Visão em planta está representada na porção superior, enquanto a visão lateral da mesma amostra é indicada na porção inferior. Em particular, note que o espécime vermelho está totalmente oculto dentro do sedimento, enquanto os espécimes azul e verde são expostos na superfície da amostra (veja também a Figura 14F para referência do espécime verde). Observe que os braços do espécime vermelho são sutilmente ancorados abaixo da superfície do disco, em típicas posturas de escape no sedimento. Barra de escala representa 3 cm.

de escape produzidas pelos espécimes reduziram drasticamente a viscosidade do leito depositado, afundando ainda mais os espécimes no sedimento. Por outro lado, a deposição de fluxos de sedimentos silto-arenosos poderia ter apresentado características tixotrópicas substancialmente menores que aquelas documentadas para lamas argilosas. Em consequência, isso poderia ter dado uma breve vantagem de escape aos ofiuroides soterrados por fluxos mais arenosos, permitindo a esses espécimes escavarem significativamente através do sedimento antes de serem vencidos pela exaustão física sob camadas mais espessas (Figura 7I-K).

Em segundo lugar, a presença de água doce também é uma variável considerável por provocar um processo de entorpecimento em muitos grupos de equinodermos (e.g., Saldanha, 1972; Lincoln & Sheals, 1979; Drouin et al., 1985; Hendler et al., 1995; Lawrence, 1996; Turner, 2007; Unuma et al., 2015). Desse modo, fluxos de sedimento com grandes proporções de água doce intersticial tenderiam a anestésiar mais rapidamente espécimes de ofiuroides, restringindo as chances de escape bem-sucedido do soterramento, em certa analogia com o discutido para os graus A1 e A2. De qualquer forma, é bom ressaltar que a presença de água doce intersticial não necessariamente impediria a preservação de posturas de fuga no sedimento, uma vez que seu efeito anestésico não é imediato, mas sim gradual em equinodermos, ocorrendo ao longo de poucas dezenas de minutos (Saldanha, 1972; Lincoln & Sheals, 1979; Hendler et al., 1995). Portanto, até atingir esse ponto crítico de entorpecimento, é possível que ofiuroides soterrados em sedimentos ricos em água doce ainda pudessem desenvolver posturas pronunciadas de escape antes de serem paralisados e morrerem sufocados sob os leitos de evento. No entanto, detalhar esses efeitos combinados da água doce (e.g., com a espessura do leito e com a tixotropia do sedimento) em posturas de escape de equinodermos está muito além dos objetivos deste trabalho - embora servindo de incentivo para novas pesquisas no tema.

Diante dessas diferentes circunstâncias, nós sugerimos que os ofiuroides do grau A3 poderiam ter sido soterrados por sedimentos remobilizados tanto por fluxos hiperpicnais como por ondas de tempestades, além de uma combinação de ambos os processos. Mesmo assim, é bastante provável que fluxos hiperpicnais tenham tido uma influência dominante na geração dos leitos A3, levando em consideração que podem transportar grandes volumes de água doce intersticial (Figura 9C-D) e que são muito aptos em difundir lamas fluidas para zonas distais em bacias marinhas epicontinentais (Figura 9A) (Zavala et al. 2012; Zavala & Arcuri, 2016; Otharón et al., 2018; Zavala, 2020). Esse contexto deposicional é representado aqui pela alta proporção de ofiuroides do grau A3 preservados em leitos tipicamente maciços de argilito e siltito arenoso, com contato basal sutilmente erosivo e cristais de mica disseminados de forma abundante na matriz, indicando a deposição por fluxos densos de fundo, abaixo do limite médio de base das ondas de tempestade (Figuras 13A-B, E, G; 14A-H).

Todavia, algumas vezes tempestades ainda tiveram um papel notavelmente importante na preservação de ofiuroides do grau A3. Em particular, isso é bem caracterizado aqui através de um horizonte de arenito siltoso com estratificação cruzada hummocky de pequena escala do Depósito do Aeroporto Sant'Ana (Anexo IV:C), onde ofiuroides são preservados em posturas

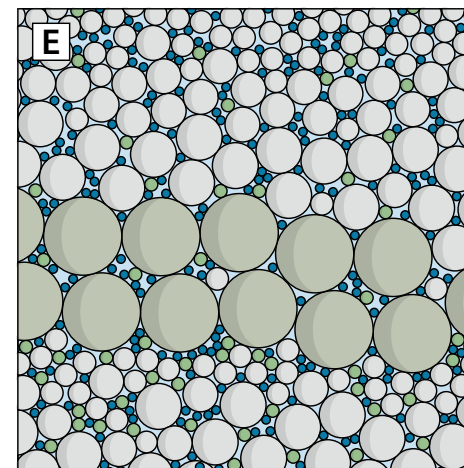
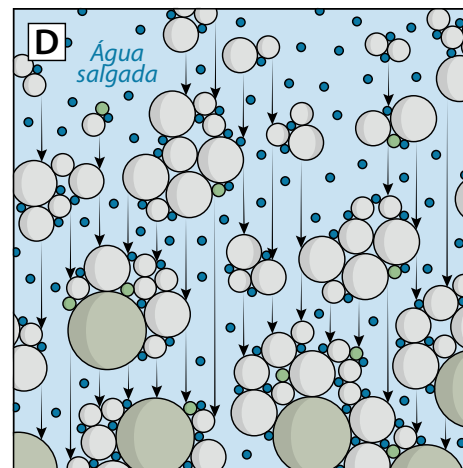
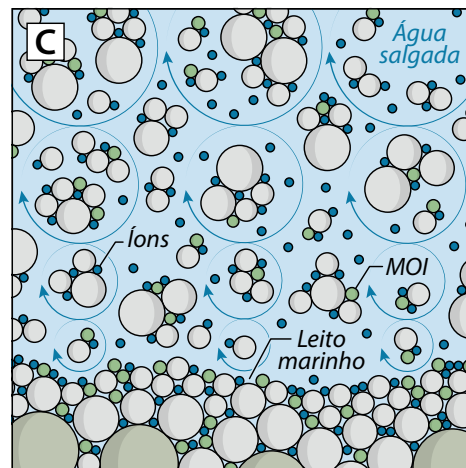
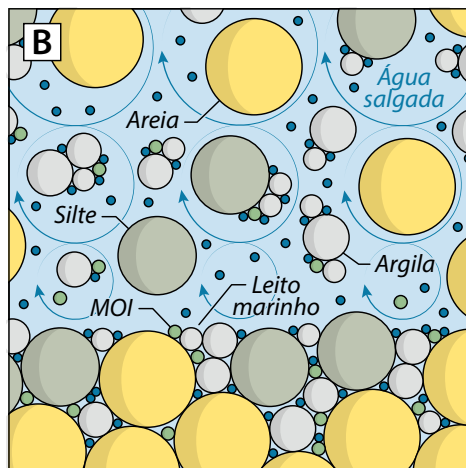
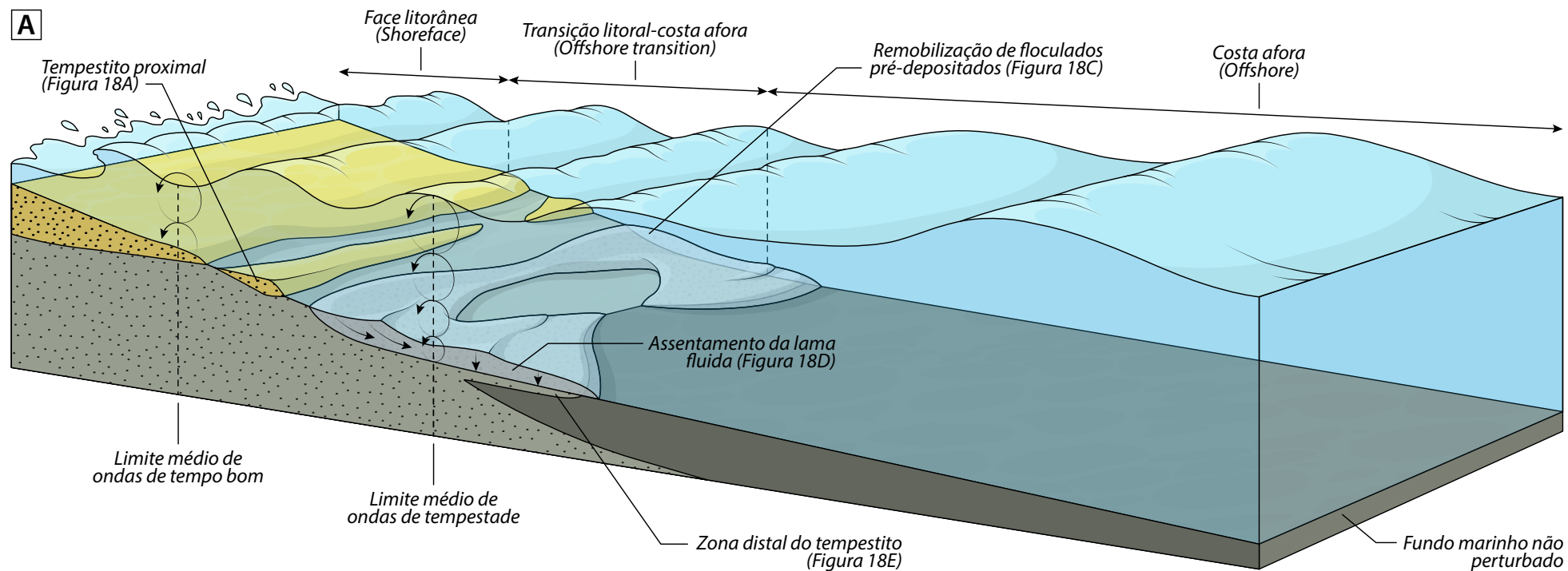


Figura 18: Modelo esquemático de depósitos produzidos por tempestades. **(A)** Visão geral da ação de ondas de tempestade ao longo de uma plataforma marinha epicontinental. Observe que a faixa de interação com o fundo é limitada à zona proximal da plataforma, acima do limite médio de ondas de tempestade. Perceba também que a natureza dos depósitos gerados varia com a proximidade da costa. **(B)** Detalhe dos principais elementos remobilizados ao longo das áreas mais proximais. **(C)** Detalhe dos principais componentes remobilizados ao longo das regiões mais distais. Note que a interferência das ondas ressuspende os flocos de argila e silte pré-depositados, levando à formação de fluxos de lama fluida. **(D)** Detalhe da zona de colapso da lama fluida logo abaixo do limite médio das ondas de tempestade, tendo em vista que a plataforma é plana demais para sustentar as correntes de turbidez. Em particular, repare que o fluido intersticial dos floculados é a própria água do mar. **(E)** Detalhe do leito final (tempestito distal) caracterizado por um discreto horizonte normalmente gradado de silte-argila. Abreviação: MOI, matéria orgânica intrabasinal.

de escape em meio a lentes densamente fossilíferas. Dentro desse horizonte, alguns espécimes de ofiuroides são curiosamente orientados sob a superfície de grandes valvas de moluscos bivalves (Figuras 13F, H; 16), potencialmente indicando tentativas de fuga congestionadas por grandes bioclastos remobilizados pelo sedimento, em analogia com o observado para alguns ofiuroides triássicos da Alemanha (Müller, 1979).

Apesar disso, ainda há poucas evidências claras de espécimes articulados de ofiuroides associados a depósitos produzidos por tempestades ao longo da Formação Ponta Grossa. No entanto, esse fato pode ser adequadamente justificado pela janela limitada entre o potencial de geração e o potencial de preservação de tempestitos, que é tipicamente regida pela posição do nível de base das ondas de tempestade dentro das bacias marinhas (Jelby et al., 2020). Então, por um lado, embora o aporte sedimentar e a espessura dos leitos de evento sejam comumente maiores em regiões marinhas proximais, as carcaças de ofiuroides soterradas nessas regiões também estão altamente vulneráveis à exumação e desarticulação causadas pelo constante retrabalhamento pós-deposicional em novos episódios de tempestade. Por outro lado, embora o potencial de preservação de tempestitos cresça ao longo de áreas marinhas distais, o aporte sedimentar e a espessura dos leitos de evento gerados nessas áreas são muito mais limitados, além de não carregarem um ingrediente-chave de entorpecimento (Figura 18C-D), tornando os ofiuroides mais bem-sucedidos em escapar do soterramento e, portanto, reduzindo as chances de preservação dos espécimes no registro sedimentar. Dessa forma, quando não há estruturas diretas da ação de tempestades (e.g., estratificação cruzada hummocky), os horizontes siltosos maciços A3 parecem refletir melhor hiperpicnitos lamosos do que tempestitos distais.

No entanto, além dessas histórias deposicionais, os leitos A3 ainda são intrigantes por conservarem evidências singulares de enriquecimento diagenético em ofiuroides. Em particular, isso é bem caracterizado aqui pela presença de moldes de espécimes articulados de *E. pontis* recobertos por uma película preto-acastanhada, que se estende tipicamente sobre a superfície do disco, contrastando com a coloração dos sedimentos circundantes (Figuras 13C, G; 14D, G, F). Devido a essa distribuição restrita ao fóssil, é improvável que tais películas escuras tenham sido apenas um produto intempérico da percolação de fluidos, tendo em vista que a precipitação

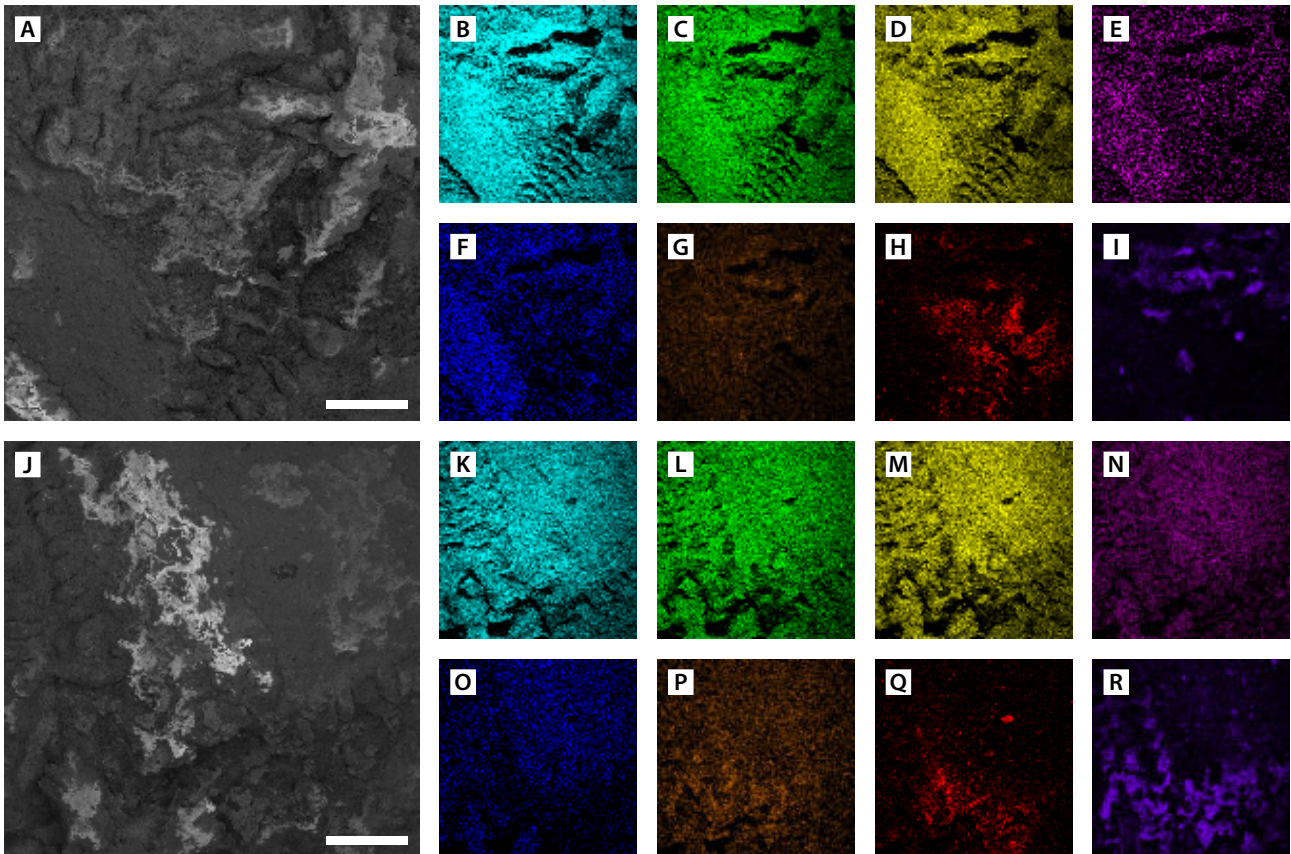


Figura 19: Mapeamento elemental de películas carbonáceas em ofiuroides - Parte 1. (A) Mapa de elétrons retro-espalhados (BSE) da superfície aboral de um interraio de *Encrinaster pontis* (UFPR 0621 PI); confira a Figura 13G (seta inferior) para referência. (B-I) Mapas elementais de espectroscopia por energia dispersiva (EDS) da superfície apresentada em "A". (B) Oxigênio. (C) Alumínio. (D) Silício. (E) Magnésio. (F) Potássio. (G) Enxofre. (H) Carbono. (I) Ferro. (J) Mapa de elétrons retro-espalhados (BSE) da superfície aboral de um segundo interraio de *E. pontis* (UFPR 0621 PI); veja a Figura 13G (seta superior) para referência. (K-R) Mapas elementais de espectroscopia por energia dispersiva (EDS) da região indicada em "J". (K) Oxigênio. (L) Alumínio. (M) Silício. (N) Magnésio. (O) Potássio. (P) Enxofre. (Q) Carbono. (R) Ferro. Barras de escala figuram 1 mm.

de óxidos é disseminada aleatoriamente nesses leitos intemperizados (e.g., veja a Figura 13A). Além disso, tais películas também não são um artefato da preparação porque nenhuma dessas amostras foi submetida à confecção de contramoldes de látex ou silicone. Então, seriam essas películas escuras autênticas compressões carbonáceas em ofiuroides fósseis? É provável que sim. Curiosamente, essa é uma interpretação intrigante porque compressões carbonáceas não foram registradas até agora para nenhum equinodermo fóssil (B. Lefebvre, 2020, comunicação pessoal), embora tenham sido um dos principais mecanismos de preservação de tecidos moles ao longo do registro geológico (Gaines et al., 2008; Cai et al., 2012; Zhang et al., 2021).

Reforçando tal interpretação, a análise de mapeamento elemental ao longo de algumas dessas compressões mostrou que, além de um alto teor de carbono (Figuras 19H, Q; 20H, Q; 21), confinado à região dos interraio e dos braços proximais, a película escura ainda engloba traços elevados de ferro em relação aos sedimentos circundantes (Figuras 19I, R; 20I, R). No geral, há também um sutil enriquecimento em enxofre dentro de certas partes das compressões

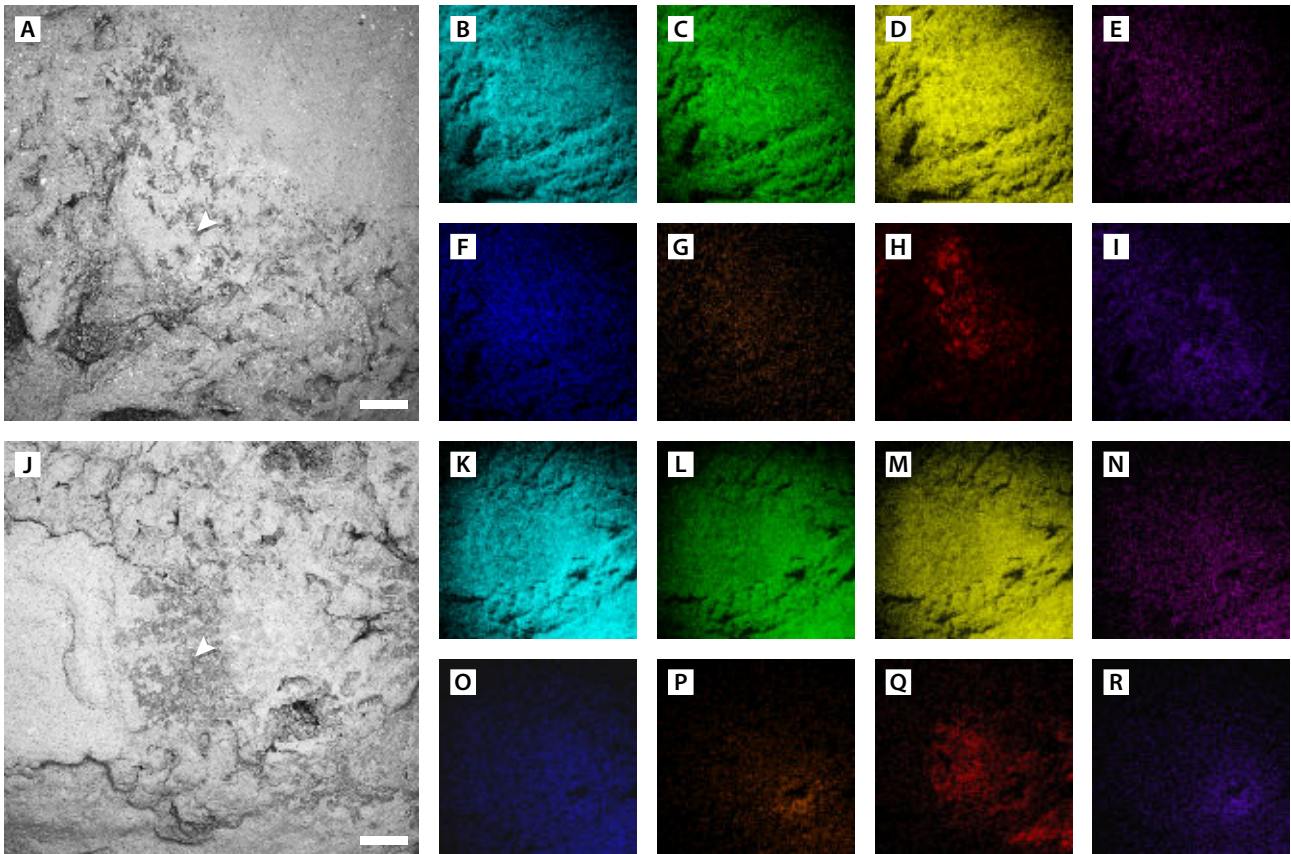


Figura 20: Mapeamento elemental de películas carbonáceas em ofiuroides - Parte 2. (A) Mapa de elétrons retro-espalhados (BSE) da superfície oral de um interraio de *Encrinaster pontis* (APg-38); veja também a Figura 14G para referência. (B-I) Mapas elementais de espectroscopia por energia dispersiva (EDS) da superfície indicada em "A". (B) Oxigênio. (C) Alumínio. (D) Silício. (E) Magnésio. (F) Potássio. (G) Enxofre. (H) Carbono. (I) Ferro. (J) Mapa de elétrons retro-espalhados (BSE) da superfície oral de um interraio de *E. pontis* (UFPR 0587 PI). (K-R) Mapas elementais de espectroscopia por energia dispersiva (EDS) da região destacada em "J". (K) Oxigênio. (L) Alumínio. (M) Silício. (N) Magnésio. (O) Potássio. (P) Enxofre. (Q) Carbono. (R) Ferro. Setas assinalam os pontos espectrais analisados na Figura 21. Barras de escala representam 1 mm.

(Figuras 19G, P; 20P), mas outros elementos mais abundantes na matriz, como silício, potássio e magnésio, podem ser notavelmente empobrecidos ao longo dessas películas escuras (Figuras 19D-F, M-O), destacando o contorno do disco dos espécimes nos mapas EDS. Além disso, a distribuição das películas é compatível com as fases mais escuras da escala de cinza ilustradas pelas imagens de elétrons retro-espalhados (Figuras 19A, J; 20A, J), que apontam para uma concentração de substâncias com número atômico médio baixo ao longo das superfícies dos interraioes e dos braços proximais nos espécimes analisados.

Diante disso, nós sugerimos que essas películas enriquecidas em carbono representam autênticas compressões carbonáceas em ofiuroides. Tal interpretação é suportada mesmo por uma investigação mais detalhada das manchas escuras, que tendem a exibir um importante conteúdo de carbono e uma aparência tipicamente cerosa (Figura 21), característica do querogênio maduro (e.g., veja Anderson et al., 2021). Dessa maneira, é muito provável que a origem dessas compressões esteja diretamente ligada à preservação de traços orgânicos dos grandes

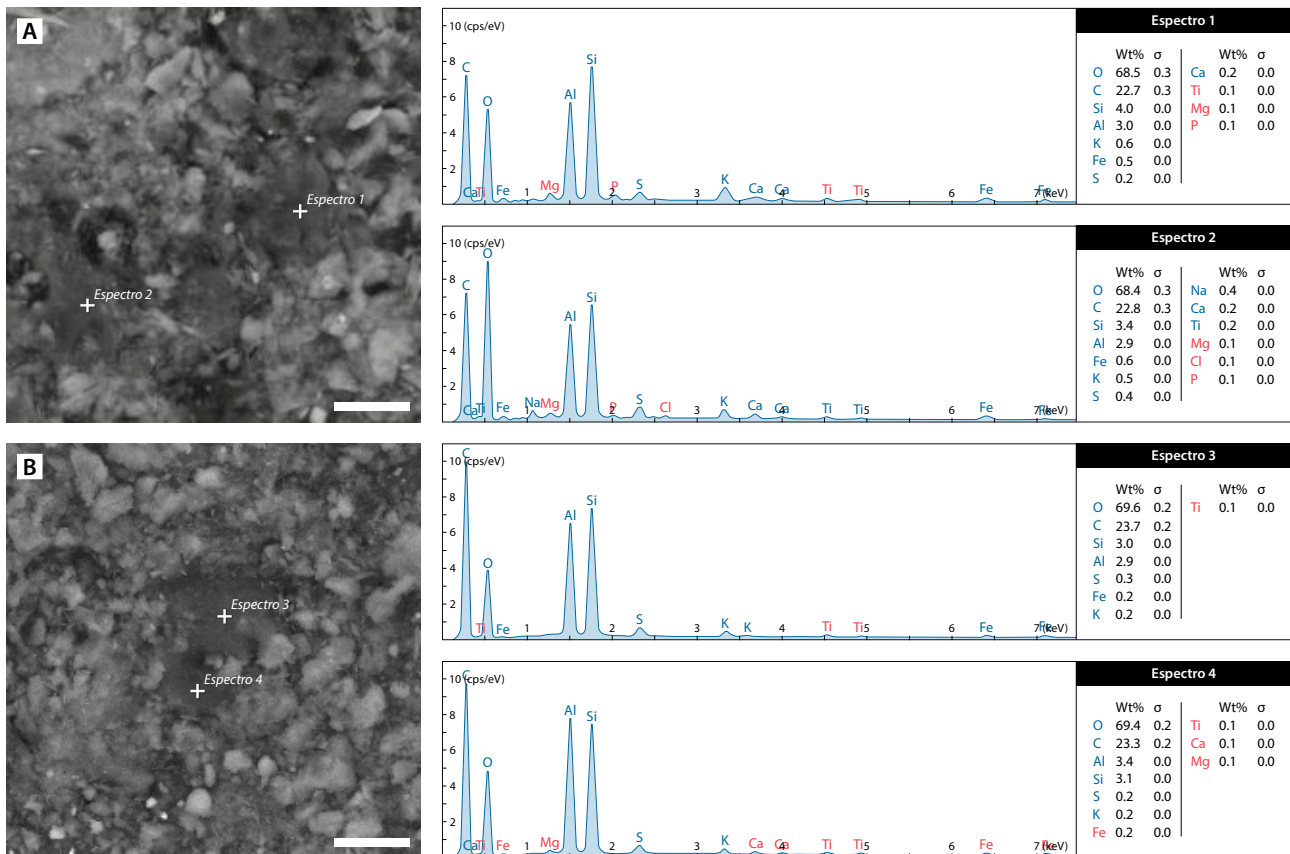


Figura 21: Análise elementar pontual de películas carbonáceas em ofiúroides. **(A)** Imagem de elétrons retro-espalhados (BSE) com foco no aspecto ceroso de uma película carbonácea de *Encrinaster pontis* (APg-38); veja a Figura 20A para referência. **(B)** Imagem de elétrons retro-espalhados (BSE) com foco no aspecto ceroso de uma película carbonácea de um segundo espécime de *Encrinaster pontis* (UFPR 0587 PI); confira a Figura 20B para referência. Em especial, note os altos teores de carbono destacados pelas análises elementares de ponto EDS. Barras de escala representam 10 μm .

órgãos viscerais desses espécimes, tal como o estômago e as gônadas, que são alojados na cavidade celômica do disco central em ofiúroides (Figura 12C) (Ruppert et al., 2004). Por essa razão, é amplamente aceitável que as compressões tenham sido limitadas sobretudo à superfície do disco desses encrinasterídeos, onde a maior parte do volume orgânico estava alojada. Por outro lado, isso também justifica a ausência de compressões ao longo de segmentos mais distais dos braços, levando em conta que essas áreas são preenchidas essencialmente por diminutos nervos e músculos, além da própria água do mar contida na rede de canais do sistema hidrovacular (Figura 12C).

No entanto, o alto teor de ferro presente nessas compressões também chama a atenção para uma questão particular: seria esse ferro derivado de mineralizações autigênicas ou simplesmente um fruto da ação intempérica nesses sedimentos? Essa questão é interessante pois nem sempre há correspondência explícita entre a distribuição do ferro e enxofre ao longo das compressões carbonáceas (e.g., Figura 19G, I, P, R); então, é difícil estipular até que ponto isso pode ser um reflexo (i) da oxidação de cristais autigênicos de pirita ou (ii) da precipitação de óxidos de ferro durante o intemperismo químico dos leitos. Por um lado, o acúmulo de ferro ao

longo das cavidades do molde esquelético, como nos ossículos laterais e circumorais (Figura 19R), parece sinalizar que ele não reproduz nenhuma anatomia particular e que, portanto, está inteiramente relacionado à precipitação de óxidos (e.g., goethita, hematita) durante o intemperismo, de maneira similar ao descrito para um espécime de eocrinoide ordoviciano de Marrocos (Saleh et al., 2020).

Contudo, a distribuição do ferro não é meramente condicionada pela topografia nessas amostras, mas aparentemente limitada à extensão da própria compressão carbonácea. Então, apesar de seu perceptível acúmulo nos baixos topográficos, o ferro ainda se distribui mesmo ao longo das regiões mais planas do molde esquelético, como na faixa dos interraios (Figuras 19I; 20I). Enquanto isso, os teores de ferro também são substancialmente menores na matriz circundante e nas porções distais dos segmentos de braço (Figuras 19I, R; 20I, R), o que não condiz com um padrão aleatório de distribuição produzido pela atividade intempérica. De fato, a diminuição súbita nos teores de ferro em um dos braços analisados (Figura 19I) é estranha, mas também é improvável que tenha sido mascarada pela presença de uma fina cobertura de sedimentos, uma vez que nenhum dos teores de elementos abundantes na matriz demonstra aumento ao longo dessa mesma região (Figura 19B-F). Diante disso, é relativamente possível que pelo menos parte dos teores de ferro presentes nessas compressões carbonáceas tenha sido um produto da piritização autigênica de certos tecidos moles, seguida pela oxidação da pirita e consequente geração de óxidos de ferro durante o intemperismo recente desses leitos A3. Em especial, esse cenário é corroborado pelo sutil co-enriquecimento em enxofre na zona proximal de certos interraios (Figuras 19P; 20P), apoiando a ideia da existência de uma potencial mineralização autigênica em pirita.

Portanto, esses registros são valiosos por mostrarem, pela primeira vez, o aprimoramento diagenético ao longo de ofiuroides fósseis da Formação Ponta Grossa. Processos semelhantes também são bem observados em fósseis de depósitos do tipo Folhelho Burgess, onde a querogenização desempenhou um papel dominante na preservação das compressões carbonáceas, enquanto a piritização teve uma função complementar na conservação de estruturas orgânicas frágeis logo após o rápido soterramento das carcaças (Gaines et al., 2008; Cai et al., 2012). No geral, essa combinação de estilos preservacionais é resultante da complexa história diagenética das camadas de soterramento, envolvendo diferentes reações, zonas microbianas e gradientes geoquímicos (Muscente et al. 2017). Interessantemente, não parece existir nenhuma correlação intensa entre as litologias e as compressões carbonáceas do grau tafonômico A3, embora elas sejam habituais ao longo de certos pelitos maciços, como alguns leitos siltosos do Depósito do Rio Caniú (Anexo III:C) e determinados horizontes argilosos do Depósito do Aeroporto Sant'Ana (Anexo IV:B, D-E). Em alguns casos, as camadas ainda podem apresentar esparsa bioturbação pós-deposicional (i.e., de cima para baixo) (Figuras 7L; 14D, F), em conformidade com o entendimento de que o enriquecimento diagenético é potencializado pela combinação de episódios de rápido soterramento seguidos por interrupções na sedimentação, retendo as carcaças em zonas geoquímicas favoráveis à mineralização (Brett et al., 2012).

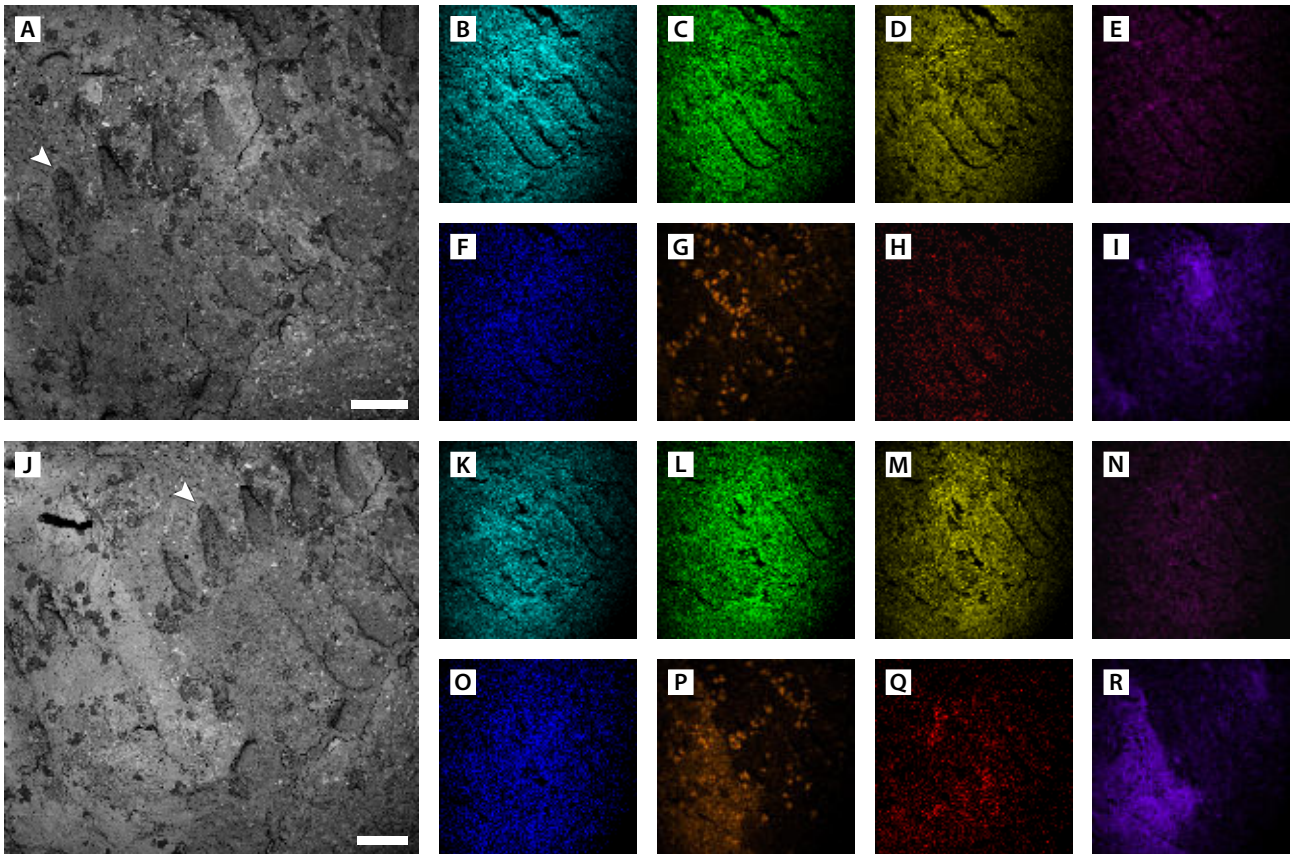


Figura 22: Mapeamento elemental de uma infiltração lamosa em ofiuroide. (A) Mapa de elétrons retro-espalhados (BSE) da margem do disco de *Marginix notatus* (APg-23). (B-I) Mapas elementais de espectroscopia por energia dispersiva (EDS) da região indicada em "A". (B) Oxigênio. (C) Alumínio. (D) Silício. (E) Magnésio. (F) Potássio. (G) Enxofre. (H) Carbono. (I) Ferro. (J) Mapa suplementar de elétrons retro-espalhados (BSE) da margem do disco de *Marginix notatus* (APg-23). (K-R) Mapas elementais de espectroscopia por energia dispersiva (EDS) da área evidenciada em "J". (K) Oxigênio. (L) Alumínio. (M) Silício. (N) Magnésio. (O) Potássio. (P) Enxofre. (Q) Carbono. (R) Ferro. Setas destacam um espinho comum em ambas as regiões analisadas; veja também a Figura 14H para referência. Note que as áreas obscurecidas em ambos os mapas EDS (B-I, K-R) provavelmente são um resultado das variações topográficas ao longo da superfície da amostra, que podem inibir o feixe de atingir o local durante a varredura elemental. Barras de escala representam 1 mm.

Além desses padrões diagenéticos, os leitos A3 também podem preservar bons indícios da infiltração lamosa em ofiuroides fósseis (Figura 12B). Em particular, esse processo é curioso por marcar o molde esquelético com uma película escura, visualmente semelhante com aquela gerada pela compressão carbonácea, embora diferenciada por sua ampla distribuição ao longo dos ossículos, mesmo nos segmentos distais dos braços. Além disso, a infiltração lamosa não exibe diferenças composicionais claras com os sedimentos circundantes, o que é bem ilustrado aqui através dos mapas EDS e das imagens de elétrons retro-espalhados da estrutura ambiental de um espécime de *Marginix notatus* (Figuras 14; 22A-R). De fato, há um enriquecimento muito tênue em carbono próximo às bordas de alguns dos moldes dos ossículos da estrutura ambiental (Figura 20Q), mas é difícil avaliar se isso pode ser um vestígio de uma compressão carbonácea associada ou apenas um reflexo pontual da presença de sedimentos enriquecidos em carbono.

A distribuição irregular dos teores de ferro e enxofre na amostra também é interessante por não replicar nenhuma estrutura particular do fóssil (Figura 22G, I, P, R), revelando um típico produto da ação do intemperismo no sedimento. Todavia, a concentração anômala de enxofre ao longo de certos microagregados na amostra ainda é curiosa (Figura 22G, P), sobretudo por não exibir correlação evidente com nenhum outro elemento detectado pela análise, o que pode ter sido relacionado com a precipitação de enxofre em sua forma nativa durante o forte intemperismo químico registrado por essas rochas.

5.2.4 Grau tafonômico B1

Ofiuroides: *Encrinaster pontis*; *Marginix notatus* normalmente raro a ausente; algumas porções esqueléticas indiferenciadas de ofiuroides podem ser localmente comuns.

Atributos tafonômicos: Parcela muito baixa de esqueletos multi-elementais articulados (<10%); restos desarticulados muito abundantes, englobando sobretudo espécimes incompletos (i.e, com parte dos braços ausente) e segmentos isolados de braços; ossículos dissociados de ofiuroides podem ser localmente comuns; densidade de empacotamento baixa a relativamente moderada; restos esqueléticos dispersos de maneira aleatória no sedimento, geralmente orientados paralelamente aos planos de acamamento (>90%); alguns segmentos desarticulados de braço ainda podem apresentar superfície oral voltada para cima; espinhos, ossículos do disco e ossículos das pontas dos braços raramente preservados; nenhuma fragmentação aparente; achatamento fraco a forte das séries de ossículos de espécimes incompletos e de alguns segmentos isolados de braço, por vezes deformando drasticamente o arranjo original do esqueleto; dissolução completa do estereom, mas a infiltração de lama pode ressaltar os antigos poros da superfície dos ossículos. Difere-se dos outros graus tafonômicos pela alta fração de esqueletos desarticulados e pela escassez de partes esqueléticas delicadas preservadas.

Sedimentos associados: Leitos tabulares rosados, amarelados e cinza-esbranquiçados de folhelhos piritosos a siltitos arenosos micáceos; grânulos e pequenos seixos de quartzo e/ou fragmentos líticos podem ser localmente comuns; fragmentos vegetais algumas vezes abundantes na matriz; bioturbação ausente ou restrita a traços fósseis esparsos.

Fauna associada: Braquiópodes abrangem principalmente rinconelídeos (*Australocelia*), com ocorrências pontuais de orthotetídeos (*Schuchertella*) e terebratulídeos (*Derbyina*); moluscos podem compreender bivalves (*Solemya*, *Nuculites*, *Palaeoneilo*), gastrópodes (*Bucanella*) e tentaculídeos (*Tentaculites*); cnidários consistem especialmente de conulariídeos (*Conularia*); artrópodes incluem ostracodes e raros segmentos torácicos desarticulados de trilobitas; colunais e pluricolunais de pelmatozoários localmente abundantes.

Ocorrência estratigráfica: Folhelhos piritosos e algumas poucas camadas de argilito do Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti (intervalos JII e JIII, em parte); horizontes siltosos endurecidos do Depósito do Rio Caniú (intervalo RIII, em parte).

Discussão: Diferente dos leitos A, onde os ofiuroides apresentam bons sinais de soterramento em vida, o grau tafonômico B1 abrange uma parcela de horizontes fossilíferos com

espécimes de ofiuroides soterrados somente após a morte, evidenciando, portanto, diferentes períodos de degradação das carcaças na interface água-sedimento. Em especial, esse cenário é bem representado aqui através da predominância de espécimes desarticulados, que podem incluir desde esqueletos incompletos a pequenos aglomerados de ossículos ofiuroides disseminados no sedimento (Tabela 2). Em todo caso, o padrão de desarticulação registrado pelos leitos B1 é tipicamente pervasivo, dissociando de forma relativamente uniforme e sistemática as delicadas séries de ossículos do esqueleto desses equinodermos.

Embora a distribuição estratigráfica dos leitos B1 ainda seja pouco documentada dentro da Formação Ponta Grossa, os depósitos da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti e do Rio Caniú têm produzido certos registros interessantes desse grau tafonômico (Anexos II:C, D; III:A), que podem servir como um parâmetro útil na identificação de vestígios similares de equinodermos em outros sítios e unidades geológicas. No geral, os restos de encrinasterídeos são dispersos próximo de pavimentos de conchas (Figura 23A-B) e, normalmente, são orientados de forma concordante aos planos de acamamento. Além do mais, estruturas sedimentares trativas são raras nessas camadas pelíticas, e não há indícios de orientação preferencial em planta ou de seleção hidrodinâmica dos restos esqueletais (Figura 23A-F), o que descarta qualquer transporte expressivo dessas carcaças de ofiuroides. Portanto, é provável que os leitos B1 representem sobretudo espécimes autóctones/parautóctones de encrinasterídeos que morreram em meio a comunidades bentônicas desenvolvidas em fundos marinhos calmos, abaixo do limite médio de base das ondas de tempestade.

No entanto, que fatores poderiam ter levado à morte desses ofiuroides antes do soterramento final dos leitos B1? Esse é um tema intrigante porque sinais inequívocos das causas de morte em equinodermos desarticulados podem ser notoriamente difíceis de se rastrear no registro fóssil. Mesmo assim, a análise dos sedimentos associados e dos próprios esqueletos ofiuroides ainda pode fornecer pistas relevantes sobre os principais processos necrológicos que afetaram esses encrinasterídeos. Nesse cenário, uma interpretação plausível seria de que a maioria dos restos de ofiuroides preservados nos leitos B1 foi gerada a partir da morte natural por senescência de espécimes, o que é apoiado pelo tamanho das partes esqueletais observadas nesse grau tafonômico, refletindo sobretudo indivíduos mais senis (Figura 23A-F). Curiosamente, essa restrição etária contrasta com o modelo de morte não seletiva (i.e., catastrófica) descrita aqui ao longo dos graus tafonômicos A, em que espécimes de ofiuroides de diferentes idades podem estar associados.

Por outro lado, embora a predação e o desenvolvimento de patologias também exerçam um papel importante na mortalidade de equinodermos, é relevante destacar que não há sinais que apoiem o reconhecimento seguro desses processos nos leitos B1. Em primeiro lugar, isso acontece porque a atividade predatória que resulta em um aglomerado de ossículos muitas vezes é indistinguível do padrão normal de desarticulação *post-mortem* citado para equinodermos (Donovan, 1991). Em segundo lugar, a identificação de doenças e/ou parasitismo em equinodermos somente tende a ser confiável nos casos em que alguma deformidade pode ser



Figura 23: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico B1. **(A)** Superfície aboral de um espécime incompleto de *Encrinaster pontis* (UFPR 0350 PI) com pontas dos braços desarticuladas, Depósito do Rio Caniú (RIII); setas destacam segmentos de braço isolados no sedimento. **(B)** Superfícies aborais de dois segmentos de braço de *Encrinaster* sp. (UFPR 0935 PI), Depósito do Rio Caniú (RIII?). **(C)** Arranjo esquelético degradado de um espécime incompleto de *E. pontis* (APg-102), Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti (JII?); em especial, note a intensa desarticulação das séries de ossículos laterais dos braços; setas ressaltam alguns moldes de ossículos dissociados ao longo da matriz. **(D)** Superfície oral de um espécime incompleto de *E. pontis* (APg-114), Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti (JII); confirma a intensa desarticulação das séries de ossículos distais dos braços. **(E)** Detalhe do arranjo esquelético degradado ao longo de um segmento de braço isolado de *Encrinaster* sp. (APg-115), Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti (JII). **(F-G)** Detalhe de alguns segmentos desarticulados de braço de *Marginix* sp. (APg-137), Depósito do Aeroporto Sant'Ana? (intervalo indefinido); setas ressaltam alguns elementos esqueléticos dissociados no sedimento. **(H)** Detalhe de alguns segmentos desarticulados, provavelmente derivados de braços de ofiuroides (APg-66); Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti? (JII?). Barras de escala representam 1 cm **(A-F)** e 3 mm **(G-H)**.

reconhecível no esqueleto ou em que o organismo infestante permanece preservado no registro fóssil (Donovan, 1991), o que não é evidenciado por nenhum dos leitos B1. Por fim, também é improvável que outros fatores abióticos, como a ação de tempestades sobre o fundo marinho, tenham afetado letalmente esses ofiuroides, uma vez que isso normalmente teria gerado estruturas sedimentares trativas e induzido a mortalidade em massa de espécimes, o que é incompatível com os leitos tabulares maciços e os esqueletos de ofiuroides com restrições etárias presentes ao longo do grau tafonômico B1.

Diante desse contexto, os leitos B1 parecem ser registros valiosos de fundos marinhos que foram surpreendentemente bem-sucedidos em reter certas carcaças de ofiuroides imperterbadas até o episódio final de soterramento, preservando os delicados restos esqueléticos da maioria dos efeitos destrutivos causados por bioturbadores e por correntes de fundo. Contudo, quanto tempo essas carcaças poderiam ter ficado expostas na interface água-sedimento? Até que ponto é possível quantificar essa lacuna temporal entre a morte e o soterramento desses encrinasterídeos? De fato, tais indagações recorrem a muitos atributos ambientais que ainda são puramente especulativos para esses mares devonianos; mesmo assim, estudos recentes têm documentado aspectos importantes sobre a tafonomia atualística de ofiuroides (e.g., veja a Seção 3), e que podem ser empregados como um guia prático na investigação bioestratinômica desses restos esqueléticos ao longo do registro geológico.

Portanto, confrontando esses fósseis com os dados atualísticos conhecidos, é possível presumir que as carcaças de ofiuroides dos leitos B1 permaneceram expostas ao menos entre 1 a 14 dias na interface água-sedimento, resultando na sequência sistemática de desarticulação dos ossículos. Em particular, essa história é bem representada nesses leitos por esqueletos de *Encrinaster pontis* com disco relativamente intacto, enquanto as pontas dos braços são ausentes ou preservadas apenas como segmentos isolados nas proximidades do sedimento (Figura 23A-B), de forma similar ao observado para algumas assembleias de ofiuroides ordovicianos da França (Hunter et al., 2007) e para as fases iniciais de desarticulação *post-mortem* documentados em ofiuroides modernos (Kerr & Twitchett, 2004: Figura 1(1-2)). Além disso, algumas das amostras desse grau tafonômico ainda parecem revelar autênticos retratos bioestratinômicos, preservando as regiões distais do esqueleto em pleno processo de desarticulação, com a desagregação preferencial dos frágeis ossículos das pontas dos braços ao longo do sedimento (Figura 23C-D, F-H), em analogia com a sequência normal de desarticulação alcançada dentro de duas semanas por diferentes grupos recentes de asterozoários (e.g., Schäfer 1972; Allison, 1990; Donovan, 1991; Brett et al., 1997; Kerr & Twitchett, 2004).

Interessantemente, os segmentos de braço de ofiuroides ao longo dos leitos B1 também podem, de certa forma, aparentar-se com o padrão de braços autotomizados assinalados no grau tafonômico A3. Entretanto, é importante enfatizar que a desarticulação de braços causada pela série normal de degradação *post-mortem* muitas vezes é facilmente distinguível daquela gerada pela autotomia visto que resulta em restos com arranjo esquelético bastante deteriorado das séries de ossículos laterais e ambulacrais, além das frágeis pontas de chicote normalmente

estarem ausentes (Figura 23A-B, E). Em alternativa, a desarticulação causada pela autotomia de espécimes durante o escape de leitos de soterramento geralmente resulta em segmentos de braço isolados, mas com arranjo esquelético bem definido e pontas de chicote relativamente intactas (Figura 13D), tendo em conta o rápido soterramento desses restos, sem intervalos de degradação *post-mortem*. Dessa maneira, o grau de integridade das séries de ossículos pode ser um critério útil para diferenciar porções desarticuladas pela decomposição *post-mortem* daquelas geradas pela autotomia de espécimes soterrados vivos.

Apesar do alto grau de desarticulação, a fossilização das carcaças de ofiuroides também está relacionada a processos de soterramento bastante peculiares no grau tafonômico B1. Essa percepção é importante porque somente uma sedimentação de fundo não justificaria a preservação dessas carcaças ao longo de semanas a meses de deposição de sedimentos finos. Pelo contrário, baixas taxas de sedimentação beneficiariam ainda mais a degradação do esqueleto, rapidamente transformando os restos desarticulados em uma porção de fragmentos irreconhecíveis no fundo marinho. Além disso, também é adequado considerar que o soterramento dessas carcaças por fluxos erosivos remobilizaria quaisquer elementos desarticulados, originando agregados esqueléticos com significativo grau de seleção hidrodinâmica. Por esses motivos, os leitos B1 parecem ter sido melhor soterrados através da rápida deposição de partículas finas, tipicamente sem perturbação de fundo, a fim de conservar o delicado arcabouço dessas carcaças degradadas de ofiuroides.

Nessa perspectiva, tempestades, plumas hipopícnais e/ou fluxos hiperpícnais lamosos poderiam ter gerado potenciais processos de soterramento para o grau tafonômico B1. Por um lado, tempestades são relevantes por remobilizarem significantes volumes de sedimentos pré-depositados, muitas vezes formando fluxos de lama fluida que resultam na rápida deposição de partículas finas em regiões mais distais, logo abaixo do nível médio de base das ondas de tempestade (Figura 18) (Miller et al., 1988). Como a maior parte desses tempestitos distais são horizontes delgados, isso também poderia justificar a carência de ofiuroides articulados associados na base desses leitos B1, uma vez que espécimes vivos poderiam ter sido mais bem-sucedidos em escapar escavando acima nos sedimentos. Por outro lado, plumas hipopícnais são importantes por induzirem rápidos episódios de sedimentação através da floculação de partículas finas em suspensão, depositando grandes volumes de floculados de argila com um distúrbio mínimo do fundo marinho (Figura 5) (Zavala et al., 2012). Em particular, essa situação pode ter tido um efeito significativo no soterramento de leitos B1 ao longo do Depósito da Ferrovia Jaguaiaíva-Arapoti, onde aglomerados de ossículos de ofiuroides são preservados em meio a horizontes maciços de argilitos e folhelhos argilosos com ampla continuidade lateral, sinalizando um suave sufocamento de fundos marinhos por plumas lamosas (Figura 23C-E; Anexo II:B, D). Por fim, fluxos hiperpícnais lamosos também podem ter desempenhado algum papel expressivo no soterramento de leitos B1, tendo em vista que podem transportar amplas cargas de lama fluida por meio de fluxos de frente não erosiva em bacias marinhas epicontinentais (Figura 9) (Zavala & Arcuri, 2016; Zavala, 2020). Portanto, é possível que esse cenário

tenha sido marcante no Depósito do Rio Caniú, onde carcaças mais frescas de ofiuroides são preservadas sob horizontes pelíticos ricos em fragmentos vegetais, com uma incidência notável de seixos e grânulos de quartzo (Figura 23A-B, F-G; Anexo III:A), em compatibilidade com o comportamento plástico de hiperpicnitos lamosos, que pode levar à disseminação interna de material orgânico e de partículas flutuantes (Ichaso & Dalrymple, 2009).

Todavia, apesar do rápido soterramento das carcaças, a história diagenética dos leitões B1 foi tipicamente malsucedida em produzir melhoramentos significativos nesses fósseis de ofiuroides. De fato, tal situação é justificada pelo próprio período de residência das carcaças ao longo da interface água-sedimento, antes do soterramento final. Como consequência, os restos foram soterrados somente como partes organicamente degradadas demais para proporcionar qualquer mineralização precoce dos esqueletos - o que contrasta com as ocorrências do grau tafonômico A3, por exemplo. Ainda assim, também é válido destacar que esse mesmo período de decomposição pré-soterramento pode ter impulsionado, em teoria, outros tipos de processos diagenéticos, tais como a infiltração lamosa e o achatamento esquelético. Dessa maneira, o grau de degradação dessas carcaças de ofiuroides pode ter otimizado substancialmente a exposição da rede estereomática à infiltração de partículas de argila após o soterramento, enquanto a sobrecarga da coluna de sedimentos pode ter acentuado a deformação do arranjo esquelético deteriorado, embora seja muito difícil estimar os níveis de efeito dessas variáveis ao longo de restos desarticulados.

5.2.5 Grau tafonômico B2

Ofiuroides: *Encrinaster pontis*.

Atributos tafonômicos: Esqueletos multi-elementais desarticulados dentro de padrões tipicamente seletivos; restos esqueléticos geralmente restritos a espécimes incompletos, onde ao menos um braço é articulado (incluindo a delicada ponta em forma de chicote), enquanto os demais braços são ausentes e/ou severamente desagregados em um aglomerado de ossículos; segmentos isolados de braços localmente associados; ossículos algumas vezes dispersos no sedimento; baixa densidade de empacotamento dos espécimes; restos esqueléticos distribuídos sem orientação preferencial em planta, mas de forma concordante ao plano de acamamento; espécimes incompletos normalmente exibem superfície oral voltada para baixo, mas alguns segmentos isolados de braços também podem apresentar superfície oral voltada para cima; elementos esqueléticos delicados são bem preservados somente ao longo de certos braços de um mesmo espécime; nenhuma fragmentação perceptível; fraco achatamento esquelético das séries de ossículos em restos articulados; dissolução total do esqueleto carbonático; infiltração lamosa pode estar presente ao longo do molde esquelético. Difere-se dos demais graus tafonômicos pelo padrão seletivo de desarticulação, caracterizado por espécimes com uma mistura de braços intactos e braços substancialmente degradados ao longo do sedimento.

Sedimentos associados: Estratos tabulares acinzentados a cinza-acastanhados de folhelho argiloso micáceo; bioturbação normalmente ausente.

Fauna associada: Braquiópodes incluem tipicamente valvas desarticuladas de discinídeos (*Orbiculoidea*), além de alguns fragmentos esparsos de lingúlídeos infaunais; colônias de briozoários incrustantes frequentemente associadas.

Ocorrência estratigráfica: Alguns horizontes produtores de discinídeos do Depósito do Rio Caniú (intervalo RI).

Discussão: De forma semelhante ao registrado pelos leitos B1, o grau tafonômico B2 compreende horizontes pelíticos onde restos desarticulados de ofiuroides são esparsamente disseminados ao longo do sedimento (Tabela 2), sinalizando um evento final de soterramento somente após a morte dos espécimes. No entanto, os leitos B2 são caracterizados pela ocorrência de um padrão incomum de desarticulação seletiva do esqueleto ofiuroides, que não corresponde à sequência natural de desarticulação *post-mortem* documentada para carcaças de asterozoários em fluxos turbulentos ou em fundos calmos não bioturbados (e.g., Allison, 1990; Kerr & Twitchett, 2004; Gorzelak & Salamon, 2013). Por essa razão, apesar do número limitado de amostras conhecidas até agora (Anexo I), os leitos B2 são exemplos valiosos de espécimes de ofiuroides que passaram por histórias necrológicas e bioestratinômicas bastante peculiares, resultando em restos esqueléticos que parecem refletir muito além da desarticulação induzida apenas pela decomposição microbiana.

Em especial, essa desarticulação seletiva é bem representada nos leitos B2 pelos restos de um espécime incompleto de *Encrinaster pontis* com braços preservados em diferentes graus de articulação (Figura 24A). Dessa maneira, dentre os três segmentos de braço conectados ao espécime, somente um é excepcionalmente articulado, incluindo o delicado arranjo da ponta em forma de chicote, enquanto os demais braços apresentam séries laterais e ambulacrais severamente desarticuladas, com grande parte dos ossículos dissociada no sedimento. Além disso, um segmento isolado de braço, com séries de ossículos bem articuladas, também é preservado ao longo da mesma amostra (Figura 24B), disperso a cerca de 20 centímetros da carcaça principal (Figura 24A). Portanto, considerando a equivalência morfológica e morfométrica, é possível presumir que os restos desarticulados nessa amostra tenham sido originados da desarticulação de um espécime em comum. Pequenos ossículos e porções incompletas de braço também podem ser observados em torno dos restos esqueléticos maiores (Figura 24C-F), indicando uma ausência de seleção hidrodinâmica nesse leito, o que condiz com a desintegração de partes específicas de uma carcaça de ofiuroides ao longo de um fundo marinho livre de perturbações físicas intensas.

Por outro lado, um exemplo semelhante de preservação também é registrado no grau tafonômico B2 através do arranjo exótico dos restos de um segundo espécime incompleto de *E. pontis* (Figura 24E-F). Curiosamente, tal espécime é preservado na forma de um pequeno aglomerado caótico de segmentos de braço sobrepostos entre si, com uma mistura complexa de pontas intactas e outras porções esqueléticas mais desarticuladas. Um segmento isolado de braço, com arranjo articulado dos ossículos, também pode ser observado nas proximidades do agregado principal (Figura 24E), expressando o início da desarticulação de uma carcaça fresca

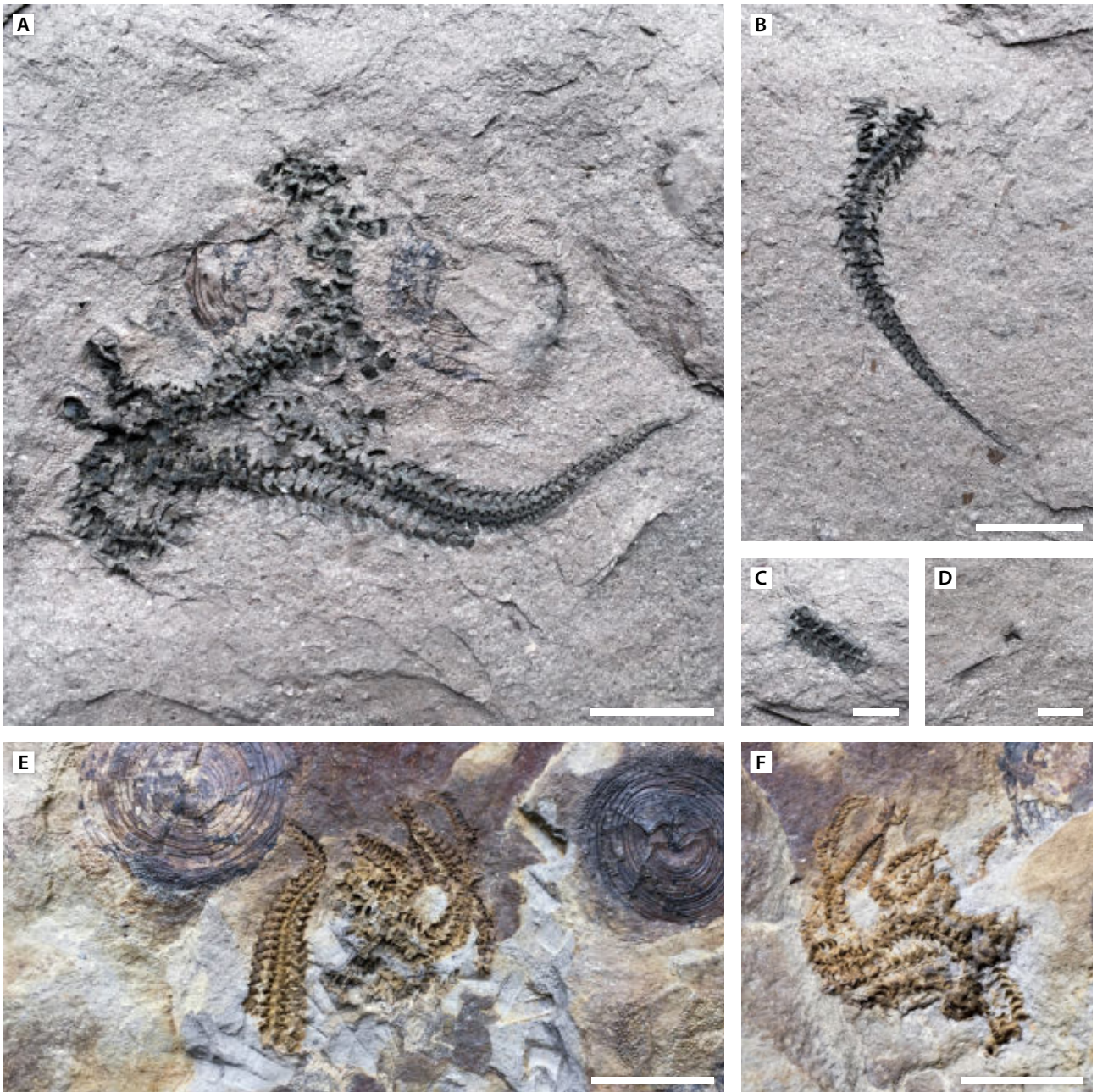


Figura 24: Padrões preservacionais de ofiuroides do grau tafonômico B2. **(A-D)** Pavimento fossilífero (CP.I 6434) com alguns restos desarticulados de ofiuroides, Depósito do Rio Caniú (RI). **(A)** Superfície oral de um espécime incompleto de *Encrinaster pontis*; confira os diferentes estágios de desarticulação dos braços. **(B)** Superfície oral de um segmento isolado de braço de *E. pontis* disperso a cerca de 20 cm do espécime incompleto figurado em "A"; em especial, repare a integridade da delicada ponta em forma de chicote. **(C)** Detalhe da superfície aboral de um segmento incompleto de braço ofiuroide disseminado no sedimento. **(D)** Detalhe de um ossículo ofiuroide disperso ao longo da matriz. **(E-F)** Agregado de restos esqueléticos de *E. pontis* ao longo de um pavimento fossilífero (UFPR 0605 PI), Depósito do Rio Caniú (RI). **(E)** Laje com a porção oral do molde esquelético **(E)** Laje com a porção aboral do molde esquelético. Barras de escala indicam 1 cm **(A-B, E-F)** e 5 mm **(C-D)**.

- de forma relativamente similar ao padrão descrito na primeira amostra (Figura 24B). De fato, essas feições tafonômicas são intrigantes porque parecem apontar para uma reorientação sutil da carcaça sobre o fundo marinho, resultando na sobreposição de restos esqueléticos. Contudo,

é importante destacar que não há evidências de estruturas trativas nesses sedimentos, o que, portanto, vai contra uma remobilização causada apenas pela influência de fluxos oscilatórios ou de correntes de fundo, por exemplo.

Em contrapartida, os finos leitos maciços de folhelho argiloso micáceo do grau tafonômico B2 parecem refletir tipicamente fundos lamosos imperturbados, desenvolvidos abaixo do nível médio de base das ondas de tempestade. A ausência de traços fósseis e a escassez de grupos bentônicos infaunais ao longo desses sedimentos também apontam para condições inóspitas (sensu Raiswell & Berner, 1985), provavelmente relacionadas à deficiência de oxigênio próximo à interface água-sedimento. Nesse contexto, alguns grupos bentônicos epifaunais, como discinídeos, podem ter tirado certo proveito, acumulando-se em comunidades de alimentadores de partículas em suspensão e contribuindo na produção dos pavimentos de conchas associados aos leitos B2. Por sua vez, o aparecimento de briozoários incrustantes sobre esses pavimentos de discinídeos também é um marco importante, ressaltando que tais organismos aparentemente foram bem-sucedidos em crescer nesses fundos marinhos, formando notáveis colônias em sintonia com baixas taxas de sedimentação de fundo.

Diante desse cenário pré-deposicional, os ofiuroides dos leitos B2 parecem representar carcaças frescas de espécimes de *E. pontis* que morreram ao longo desses fundos calmos, em um contexto parautóctone, sem transporte significativo dos restos esqueléticos. Mesmo assim, por que esses ofiuroides apresentam braços com diferentes graus de desarticulação? Que tipo de processos poderiam ter induzido a degradação de segmentos esqueléticos específicos nesses equinodermos fósseis? Essas indagações são fundamentais porque nenhuma porção do esqueleto ofiuroide é mais rigidamente conectada do que qualquer outra (Donovan, 1991; Brett et al., 1997; Ausich, 2021). Dessa forma, é altamente improvável que apenas alguns segmentos de braço sejam propensos a permanecer totalmente articulados por um período mais longo do que os outros braços dentro de uma mesma carcaça de ofiuroide.

Por esse motivo, sugerimos que o grau tafonômico B2 provavelmente seja um registro excepcional (i) da predação de ofiuroides ou (ii) da ação de necrófagos sobre carcaças frescas de ofiuroides, momentos antes do soterramento final desses leitos. Embora padrões similares raramente sejam identificados no registro fóssil, essas hipóteses são devidamente compatíveis com o processo de desarticulação post-mortem nos mares atuais, onde a macrofauna bentônica é o principal agente desarticulador de carcaças de asterozoários, seletivamente atacando as cavidades do esqueleto desses equinodermos em busca de restos orgânicos (Meyer, 1971; Lewis, 1980; Glynn, 1984; Moran, 1992). Em particular, essas percepções ressaltam a importância de se considerar predadores e/ou necrófagos como potenciais catalisadores da degradação de esqueletos depositados nesses sedimentos paleozoicos, o que ainda é pouco explorado por experimentos laboratoriais de tafonomia atualística.

Portanto, a primeira hipótese seria de que esses espécimes de *E. pontis* vagaram por pavimentos de conchas até serem interceptados por algum predador bentônico, que aparentemente atacou o esqueleto em busca das principais vísceras alojadas no disco e na porções

proximais dos braços. Potenciais predadores para isso podem ter sido sobretudo asteroides, como *Magnasterella darwini*, além de outros próprios ofiuroides, como *Marginix notatus*, que também são encontrados *in situ* ao longo do Depósito do Rio Caniú (Fraga & Vega, 2020b). Se essa história tiver sido verdade para o grau tafonômico B2, talvez os próprios pavimentos de discinídeos desarticulados nesses leitos também possam ter sido uma consequência direta da atividade predatória de asterozoários ao longo dessas comunidades epibentônicas sésseis, consumindo os restos orgânicos e deixando para trás um conjunto de valvas desarticuladas, sem vestígios de perfuração ou de fragmentação dos esqueletos. Situações similares também são conhecidas em muitos ambientes marinhos atuais, onde asteroides são os principais predadores das comunidades bentônicas em que vivem (Jangoux, 1982). Em todo caso, pesquisas futuras podem demonstrar melhor os níveis de relação entre esses pavimentos de conchas e a potencial ação de superpredadores na Formação Ponta Grossa.

Por outro lado, uma segunda hipótese plausível para os leitos B2 seria ainda de que a desarticulação seletiva dos esqueletos de *E. pontis* foi causada pela atividade de organismos necrófagos nesses fundos lamosos. Nesse cenário, é difícil determinar a causa da morte dos ofiuroides, embora ela possa ter sido uma consequência natural da senescência dos próprios espécimes, em certa analogia com as interpretações do grau tafonômico B1. No entanto, diferente dos leitos B1, onde as carcaças provavelmente ficaram imperturbadas até o soterramento final, essa hipótese da necrofagia nos leitos B2 envolve tipicamente a perturbação das carcaças de ofiuroides por outros invertebrados marinhos bentônicos oportunistas, que podem ter atacado e dissociado partes específicas do esqueleto em busca de restos orgânicos. Essa história pré-deposicional é uma alternativa interessante porque condiz com experimentos recentes de campo em que carcaças de asterozoários foram seletivamente desarticuladas por necrófagos logo após horas a poucos dias de exposição no fundo marinho (e.g., Meyer, 1971; Glynn, 1984; Moran, 1992). Dessa forma, apesar da baixa diversidade registrada nos leitos B2, asteroides, gastrópodes, anelídeos poliquetos e/ou outros grupos de ofiuroides podem ter sido potenciais necrófagos interferindo na desarticulação dessas carcaças de *E. pontis*, tendo em vista que também são registrados em alguns leitos adjacentes do Depósito do Rio Caniú (Marchioro et al., 1998; Eriksson et al., 2011; Fraga & Vega, 2020a, 2020b).

De qualquer modo, os leitos B2 foram surpreendidos tipicamente por um rápido episódio de sedimentação. Considerando os dados atualísticos conhecidos, é possível estimar que esse soterramento provavelmente ocorreu dentro de horas a poucos dias após a morte desses ofiuroides, interceptando suas carcaças relativamente frescas no fundo marinho. Tal atribuição é válida porque qualquer intervalo mais prolongado de exposição dessas carcaças na zona tafonomicamente ativa levaria rapidamente à degradação dos elementos mais frágeis do esqueleto, o que não preservaria, por exemplo, as delicadas pontas dos braços. Portanto, apesar do alto grau de desarticulação ao longo de algumas partes dessas carcaças, são seus segmentos intactos de braço que marcam seguramente o tempo limitado de permanência desses esqueletos sobre o leito marinho, logo antes do soterramento final.

A partir disso, plumas hipopícnais podem ter sido potenciais eventos de soterramento no grau tafonômico B2. Em geral, tais processos são conhecidos por produzirem rápidos episódios de sedimentação de plumas argilosas em áreas marinhas distais, sem perturbação do fundo (Figura 5) (Parsons et al., 2001; Zavala et al., 2012). Além disso, como esses processos muitas vezes estão associados à deposição de finos horizontes de lama fluida, isso também poderia justificar a ausência de outros grupos errantes preservados *in situ* nesses leitos, tendo em vista que podem ter sido hábeis em escapar do soterramento. Por essa razão, esses leitos de evento parecem ter sido bem-sucedidos em soterrar sutilmente apenas comunidades sésseis, tal como briozoários, além dos pavimentos formados pelas valvas de discinídeos e pelos delicados elementos desarticulados de carcaças de ofiuroides.

Por fim, a história diagenética dos leitos B2 parece ter seguido um caminho bastante semelhante ao do grau tafonômico B1. Devido à substancial degradação das partes orgânicas, a estrutura porosa dos ossículos pode ter ficado mais exposta à infiltração de fluidos argilosos após o soterramento, o que é sugerido pela presença de uma fina rede de lama escura sobre a superfície dos restos esqueletais de uma das amostras (Figuras 12B; 24A-D). É relevante notar que outros pavimentos de conchas também são comumente registrados logo acima dos leitos B2, sugerindo uma retenção dessas carcaças soterradas dentro de zonas mais rasas do sedimento. Contudo, nenhuma mineralização diagenética é observada ao longo desses ofiuroides, mas isso pode ter sido um reflexo direto da rápida degradação orgânica induzida pela atividade microbiana e pela ação de predadores e/ou necrófagos antes do soterramento desses restos. Apesar disso, um fraco achatamento pode ser visto em ossículos proximais dos braços intactos desses ofiuroides (Figuras 8B; 24A, E), indicando que a sobrecarga da coluna de sedimentos parece ter sido suficiente para deslocar sutilmente o arranjo esquelético das carcaças durante o estágio mesodiagenético desses sedimentos.

5.3 IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS

Os ofiuroides são um grupo diversificado de equinodermos muito abundante nos mares atuais, com milhares de espécies descritas para uma gama de habitats marinhos, ao longo de diferentes latitudes e batimetrias. Apesar disso, esses equinodermos são raramente fossilizados devido ao baixo potencial de preservação de seus delicados endoesqueletos multi-elementais (Donovan, 1991; Brett et al., 1997; Ausich, 2021), o que obscurece substancialmente a potencial diversidade e distribuição desses organismos através do registro geológico. Em especial, essa tendência parece ser bem representada ao longo das sequências devonianas, tendo em vista que a maior parte dos grupos fósseis documentados até agora provém de unidades desenvolvidas sob paleolatitudes tropicais a temperadas (60°S-60°N), nos domínios do Velho Mundo e das Américas Orientais (e.g., Kesling, 1969, 1971; Sass & Condrate, 1995; Webster et al., 1999; Glass, 2006; Glass & Poschmann, 2006; Blake et al., 2015; Müller et al., 2018, Müller & Hahn, 2020), enquanto o registro de ofiuroides ainda é pouco explorado nas bacias epicontinentais de latitudes mais altas (60°S-90°S) do Gondwana Ocidental (Figura 25).



Oceanos	Distribuição de ofiuroides:	Unidades geológicas:	Gy Formação Gydo (África do Sul)
Terras emersas	Apenas outros grupos	Ic Formação Icla (Bolívia)	Po Formação Ponta Grossa (Brasil)
Fronteiras atuais	Apenas encrinasterídeos	Li Formação Limoncito (Bolívia)	Ta Formação Talacasto (Argentina)
Polo Sul geográfico	Encrinasterídeos e outros grupos	Co Formação Cordobés (Uruguai)	Fo Formação Fox Bay (Ilhas Malvinas)

Figura 25: Paleobiogeografia de ofiuroides no Devoniano Inferior do Gondwana. Limites paleogeográficos são baseados nos dados de Melo (1988), Marshall (1994), Torsvik & Cocks (2011), Bradshaw (2013), Uriz et al. (2016), Arrol et al. (2020) e Penn-Clarke & Harper (2021); mas note que os oceanos podem ter coberto regiões além das ilustradas aqui. Distribuição dos ofiuroides é derivada de Kozłowski (1923), Méndez-Alzola (1938), Petri (1949), Haude (1995, 2010), Jell & Theron (1999), Hunter et al. (2016) e Fraga & Vega (2020a, 2020b).

No entanto, pesquisas recentes têm mostrado que a ocorrência reduzida de ofiuroides nesses mares devonianos polares a subpolares pode ser tendenciada mais pela escassez de estudos e de investigações de campo, e não por um reflexo fidedigno do passado (e.g., Haude,

2010; Reid et al., 2019a, 2019b; Fraga & Vega, 2020b). Além disso, essa interpretação também condiz com as centenas de amostras de ofiuroides descritas aqui, ressaltando que os encrinasterídeos parecem ter sido componentes importantes da comunidade bentônica nos mares epicontinentais do Devoniano Inferior, mesmo sob as condições de águas frias da biorregião do Paraná (sensu Penn-Clarke & Harper, 2021). Mas até que ponto é possível estimar a distribuição desses ofiuroides dentro da Formação Ponta Grossa? Será que esses equinodermos habitaram fundos marinhos específicos? Ou será que eles prosperaram ao longo de diferentes regiões, mas só foram preservados sob circunstâncias tafonômicas excepcionais?

Fundamentado nessas questões, é possível considerar que os encrinasterídeos tenham prosperado através de diferentes fundos marinhos na Formação Ponta Grossa, embora sendo preservados distintivamente por uma janela bastante limitada de episódios deposicionais. Esse cenário é bem ilustrado especialmente pela preservação dos ofiuroides ao longo de diferentes tipos de sedimentos, o que abrange desde leitos de folhelho argiloso a horizontes de arenito siltoso, sinalizando condições de fundo substancialmente diversificadas. Todavia, é importante destacar que um número expressivo de espécimes de ofiuroides é associado aqui a sequências pelíticas, sobretudo folhelhos e siltitos não bioturbados, o que sugere uma faixa crítica de preservação ao longo de regiões marinhas mais distais, abaixo do nível de base das ondas de tempestades e em zonas livres de perturbações pronunciadas de grupos bioturbadores. Interessantemente, tais condições parecem ser evidenciadas mesmo em outros sítios na Formação Ponta Grossa (Figura 1), onde esses equinodermos também têm sido coletados tipicamente em intervalos pouco bioturbados de siltitos e de folhelhos (e.g., Petri, 1948; Melo 1985; Bosetti, 2004; Matsumura, 2010; Corniskey, 2011; Horodyski et al., 2019).

Além do mais, é válido ressaltar que esses ofiuroides também podem ocorrer associados a uma variedade de restos esqueléticos, aparentemente sem preferências por grupos bentônicos específicos. Em geral, essa ampla associação é suportada pela preservação *in situ* de *Marginix notatus* e de *Encrinaster pontis* próximo a diferentes tipos de pavimentos esqueléticos (Figuras 6A, E-F; 10A; 13F, H; 14A, C), abrangendo sobretudo restos de bivalves, crinoides, discinídeos, gastrópodes, rinconelídeos, conulariídeos, tentaculídeos e lingulídeos infaunais. Dessa forma, é provável que esses encrinasterídeos tenham sido alimentadores bastante oportunistas ao longo dos mares epicontinentais da Formação Ponta Grossa, tirando proveito de carcaças, partículas no sedimento ou predando outros invertebrados bentônicos conforme a disponibilidade do ambiente, em um comportamento análogo ao registrado para a maioria dos asterozoários modernos (Jangoux, 1982; Warner, 1982).

Porém, particularidades paleoecológicas também podem ter existido entre as espécies de encrinasterídeos na Formação Ponta Grossa. Por um lado, isso é bem ilustrado por meio da presença de agrupamentos multi-etários de *E. pontis* no Depósito do Rio Caniú (Figura 10A-F) e em alguns outros sítios da formação (e.g., Clarke, 1913a; 1913b; Lange & Petri, 1967; Mello, 1985), enfatizando uma tendência da espécie em se aglomerar ao longo de comunidades bentônicas, provavelmente em fundos marinhos com parâmetros ambientais mais favoráveis. Por

outro lado, embora estudos tenham indicado um arranjo musculoesquelético limitado para muitos ofiuroides paleozoicos (Clark et al., 2020), *E. pontis* ainda parece ter sido um encrinasterídeo com locomoção coordenada essencialmente pelo movimento dos braços, com pés ambulacrais desempenhando uma função secundária na mobilidade desses ofiuroides. Em particular, essa interpretação é evidenciada aqui pela grande proporção de espécimes de *E. pontis* tipicamente flexionados (Figuras 6F; 10E-F; 13A, C; 14A, C, E), refletindo diferentes posturas de caminhada e de escape no sedimento, com uma participação ativa dos segmentos de braço na locomoção desses equinodermos.

Em contrapartida, é provável que *M. notatus* tenha sido um encrinasterídeo com hábito essencialmente errante, tendo em vista que tal espécie raramente é observada ao longo de agrupamentos. Além disso, considerando que a maioria dos espécimes conhecidos provém de horizontes pelíticos do Depósito do Aeroporto Sant'Ana (Anexo I), *M. notatus* parece apresentar uma restrição paleogeográfica e/ou uma preferência pelo tipo de sedimento de fundo. Curiosamente, isso é bem marcado aqui através de uma importante segregação etária registrada nos argilitos desse depósito (Intervalo AIII), que têm produzido, até agora, apenas fósseis de espécimes juvenis de *M. notatus* (Figura 6B, D-E, H). Obviamente, é difícil delimitar as causas para tal segregação, mas também é pouco provável que ela seja somente um reflexo de tendencialmente tafonômico³ porque outros espécimes, incluindo adultos, são coletados *in situ* ao longo de outros leitos similares do mesmo sítio (Intervalo AI) e do Depósito do Rio Caniú (Intervalo RIII). Portanto, é possível considerar que essa restrição etária tenha sido influenciada por uma preferência dos próprios espécimes juvenis por fundos marinhos argilosos, tirando vantagem da falta de competição epibentônica em áreas distais mais inóspitas até atingirem idades mais avançadas e migrarem para regiões mais proximais. Em todo caso, novos levantamentos de campo são fundamentais para rastrear a distribuição de *M. notatus* e detalhar a existência de relações paleoecológicas intraespecíficas. Por fim, é relevante ressaltar que, diferente de *E. pontis*, a predominância de posturas de repouso (sensu Ishida & Fujita, 2001) em *M. notatus* parece indicar uma locomoção coordenada sobretudo pelos pés ambulacrais, com baixa participação do movimento dos braços, em certa analogia a asteroides. Essa estratégia de locomoção condiz com as grandes bacias podiais presentes em *M. notatus*, sugerindo a existência de pés ambulacrais alongados e bastante funcionais (Fraga & Vega, 2020b), além de corresponder à baixa flexibilidade inferida para o arranjo musculoesquelético de grupos primitivos de ofiuroides paleozoicos, como os encrinasterídeos (Clark et al., 2020).

5.4 OFIUROIDES POR MEIO DA ESTRATIGRAFIA DE SEQUÊNCIAS

Apesar da preservação sob diferentes sedimentos e contextos de fundo, a distribuição dos ofiuroides não é meramente aleatória ao longo da Formação Ponta Grossa. Em vez disso, mesmo dentro de extensas seções pelíticas, como nos depósitos do Aeroporto Sant'Ana e da

³ Por exemplo, no caso dos espécimes adultos terem sido mais aptos a escapar dos episódios de soterramento.

Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti, os ofiuroides são tipicamente confinados a poucos horizontes estratigráficos, onde espécimes excepcionalmente preservados têm sido coletados. Evidentemente, essa restrição é controlada sobretudo pelo baixo potencial de preservação desses equinodermos, demandando circunstâncias bastante peculiares para a fossilização de espécimes além de uma porção de elementos desarticulados e irreconhecíveis no sedimento. Ainda assim, estudos têm mostrado que leitos produtores de equinodermos normalmente integram intervalos consistentes o suficiente para serem rastreáveis a partir das variações esperadas na batimetria e na sedimentação durante a deposição de muitas sequências em unidades geológicas marinhas (Brett et al., 1997).

Fundamentado nessas considerações, o maior potencial de preservação de ofiuroides parece ser bem representado através de pelo menos dois intervalos-chave na Formação Ponta Grossa (Figura 26). O primeiro deles compreende uma sequência de estratos pagianos tardios da base do Membro Jaguariaíva (sensu Lange & Petri, 1967), contemplando um estágio regressivo relacionado ao início da progradação de sistemas deltaicos dominados por ondas (Vargas et al., 2020). Esse intervalo é representado por leitos maciços de siltito e argilito e por leitos laminados de folhelho piritoso do Depósito da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti, evidenciando principalmente hipopicnitos e hiperpicnitos lamosos onde *Encrinaster pontis* pode ocorrer sob os padrões dos graus tafonômicos A1, A3 e B1 (Figuras 6F; 14E; 23C-E, H). Por outro lado, o segundo intervalo-chave abrange camadas emsianas tardias da base do Membro São Domingos (sensu Lange & Petri, 1967), que refletem uma sequência transgressiva final-regressiva interceptada por uma superfície de inundação máxima relacionada à deposição de folhelhos negros (Vargas et al., 2020). Tal intervalo é caracterizado por uma variedade de leitos pelíticos a psamíticos nos depósitos do Rio Caniú e do Aeroporto Sant'Ana, manifestando hipopicnitos, tempestitos distais e/ou hiperpicnitos lamosos onde *E. pontis* e *Marginix notatus* podem ocorrer sob ambos os padrões documentados para os graus tafonômicos A e B (Figuras 6A-E, G-H; 10A-H; 11; 13A-H; 14A-D, F-H; 15; 16; 17; 23A-B, F-G; 24A-F). Em particular, além dos próprios ofiuroides, esse intervalo emsiano tardio também representa uma zona clímax de preservação de outros grupos de equinodermos na Formação Ponta Grossa, como bem demonstrado pela notável incidência de fósseis de crinoides, asteroides, blastoides e estiloforídeos (Scheffler et al., 2017; Fraga & Vega, 2020b).

Diante disso, esses intervalos-chave ressaltam uma relação importante entre o potencial de preservação de ofiuroides e a distribuição de alguns tratos de sistemas regressivo na Formação Ponta Grossa. É possível considerar que tal relação tenha sido induzida sobretudo pela gradual progradação de sistemas deltaicos no Devoniano Inferior, expandindo cada vez mais a influência fluvial sobre a antiga bacia marinha. Interessantemente, esse cenário ainda é indicado pela redução da diversidade de grupos malvinoxhosanianos e pelo aumento na ocorrência de algas de água doce em siltitos do Membro Tibagi e em outros estratos mais jovens da formação (Grahm et al., 2013; Sedorko et al., 2021). Em especial, tais sistemas regressivos podem ter potencializado a magnitude e a periodicidade de turbiditos extrabasinais mesmo em

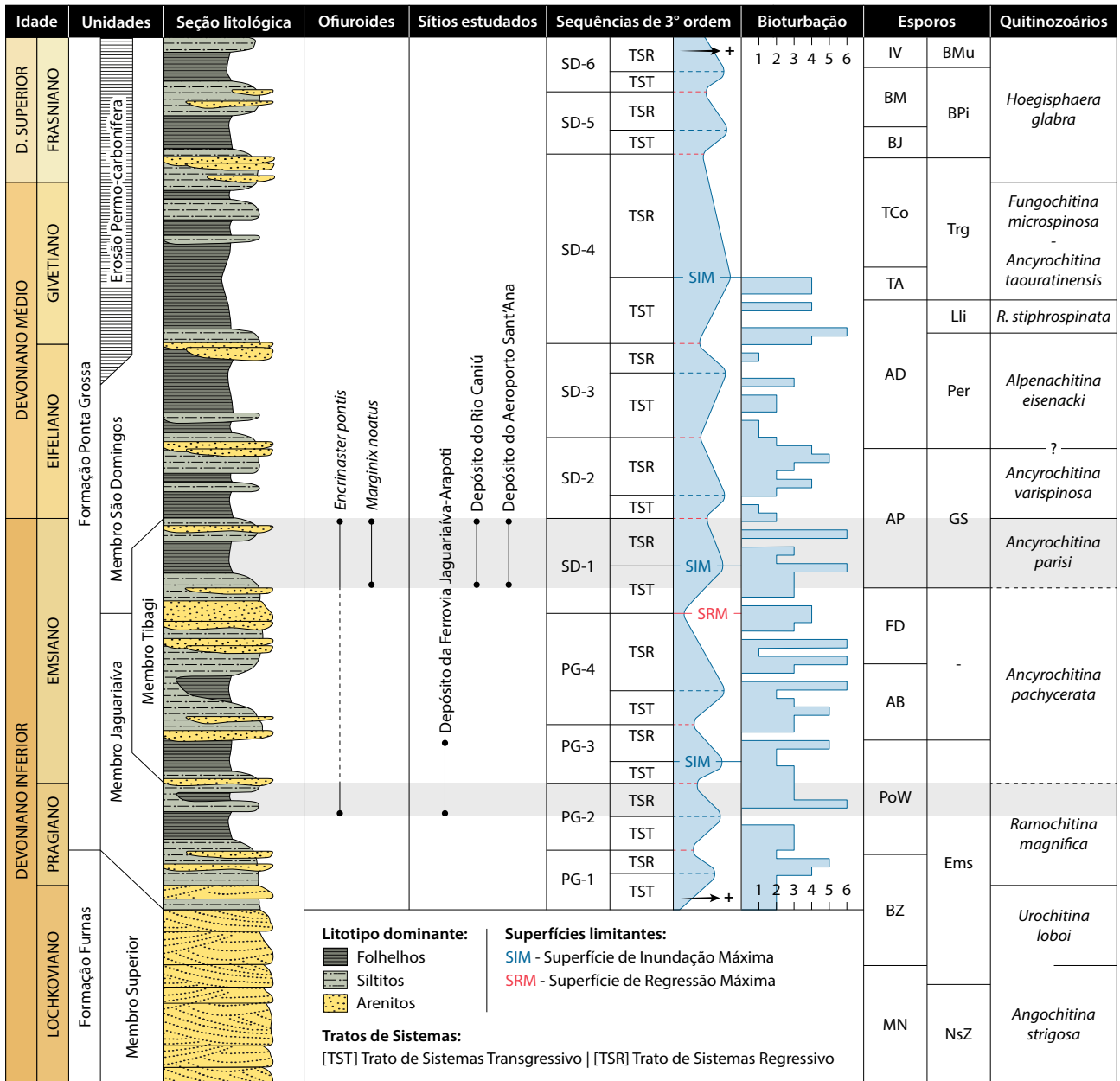


Figura 26: Ofiuroides através da estratigrafia do Devoniano da Bacia do Paraná. A subdivisão litoestratigráfica é embasada nas proposições de Lange & Petri (1967). A seção litológica é uma versão idealizada a partir dos levantamentos de Sedorko et al. (2019) e Vargas et al. (2020). As sequências estratigráficas são derivadas de Vargas et al. (2020). O índice de bioturbação é modificado de Sedorko et al. (2019). As idades dos sítios e os zoneamentos de esporos e quitinozoários seguem Bosetti et al. (2012) e Grahn et al. (2013). Note que as faixas cinzas destacam os intervalos-chave de preservação de ofiuroides.

regiões marinhas distais, ampliando o aporte de lamas fluidas ricas em água doce intersticial e propiciando a geração de rápidos episódios de soterramento com elementos de entorpecimento em massa de equinodermos errantes - assim como bem sugerido pelos graus tafonômicos A (Seções 5.21-5.23).

Mas se isso tiver sido verdade, por que fósseis de ofiuroides também não são documentados em outros intervalos similares da Formação Ponta Grossa? Esta questão é pertinente

porque estudos recentes têm identificado pelo menos 10 ciclos transgressivos/regressivos de 3° ordem na formação (Figura 26), abrangendo diferentes intervalos fossilíferos (Vargas et al., 2020). No entanto, é provável que essa restrição estratigráfica dos dados de equinodermos na Formação Ponta Grossa, sobretudo em estratos mais jovens, seja substancialmente tendenciada pelo episódio de erosão Permo-carbonífera registrado nas bordas sudestes da Bacia do Paraná, restringindo grande parte das seções aflorantes no estado do Paraná ao Devoniano Inferior, enquanto as seções do Devoniano Médio e Superior são conhecidas na região principalmente por análises de subsuperfície (Grahn et al., 2013; Vargas et al., 2020). Além disso, é válido realçar que a fossilização de ofiuroides não depende apenas dos atributos físico-químicos dos eventos deposicionais, mas de um complexo sincronismo entre um soterramento rápido e permanente, resguardando as partes esqueletais contra a intensa bioturbação dos sedimentos. Dessa maneira, além da ausência de retrabalhamento abiótico, baixos graus de bioturbação pós-deposicional também são fundamentais para a fossilização de equinodermos. No geral, tal condição parece ser observada em ambos os intervalos-chave reconhecidos aqui, que abrangem significantes zonas não bioturbadas a zonas com baixos índices de bioturbação do sedimento (Figura 26) (Sedorko et al., 2019), o que pode ter contribuído para a formação de janelas tafonômicas adequadas à preservação de equinodermos.

5.5 PONTA GROSSA KONSERVAT-LAGERSTÄTTE: MODELO E PERSPECTIVAS

Embora a fossilização por si só seja um processo incomum, apenas um número limitado de circunstâncias tafonômicas pode levar a uma preservação excepcional de fósseis ao longo do registro geológico. Por esta razão, fósseis bem preservados são muito raros, mas de grande importância para os estudos paleontológicos, tendo em vista que carregam uma diversidade de informações, sobre as comunidades extintas e seus paleoambientes, que normalmente estão ausentes na maior parte das sequências sedimentares "normais" (Seilacher et al. 1985). Nesse sentido, Konservat-Lagerstätten referem-se qualitativamente aos depósitos sedimentares que apresentam fósseis com grau excepcional de preservação. No geral, tais depósitos conservam esqueletos bem articulados, frequentemente com vestígios de tecidos moles, destacando uma combinação extraordinária de fatores bióticos e abióticos durante a história tafonômica desses leitos (Seilacher et al., 1985; Allison, 1988).

Com base nisso, tendo em vista a vulnerabilidade de seus esqueletos multi-elementais à desarticulação sob condições marinhas normais, a presença de equinodermos articulados é um marco valioso de processos excepcionais de fossilização. Ainda no caso de equinodermos de vida livre, tal como os ofiuroides, mais hábeis a escapar do soterramento, a preservação de esqueletos intactos fornece evidências valiosas de soterramento rápido e definitivo de comunidades bentônicas e, conseqüentemente, de sequências tipicamente relacionadas a Konservat-Lagerstätten (Brett et al., 1997; Ausich, 2021). Curiosamente, apesar da preservação de tecidos moles ser um atributo comum em muitos dos depósitos de conservação, é válido ressaltar que a maioria das assembleias excepcionalmente preservadas de equinodermos fósseis, no

entanto, não conserva tecidos moles (Donovan 1991). Mesmo assim, o alto grau de preservação dos esqueletos muitas vezes é suficiente para sustentar tais depósitos ao nível de autênticos Lagerstätten de equinodermos (*Echinodermen-Lagerstätten*) (Seilacher et al., 1985; Donovan, 1991; Brett et al., 1997; Nebelsick, 2004; Ausich, 2021).

Portanto, devido à presença de esqueletos intactos e de vestígios de restos orgânicos, os leitos produtores de ofiuroides da Formação Ponta Grossa contemplam os requisitos-chave para serem classificados como depósitos de conservação. A partir disso, introduzimos aqui o termo "Ponta Grossa Konservat-Lagerstätte" para caracterizar essa importante ocorrência de camadas epicontinentais siliciclásticas ricas em equinodermos excepcionalmente preservados no Devoniano do Brasil. Dentre o conjunto de depósitos conhecidos com fósseis de equinodermos bem articulados, os leitos de conservação da Formação Ponta Grossa se destacam pela preservação inédita de restos orgânicos como filmes carbonáceos em ofiuroides. A frequência de esqueletos intactos de ofiuroides, e de outros equinodermos, também é notável e possibilita rastrear de forma apurada antigos leitos de evento, sobretudo nas sequências pelíticas homogêneas associadas. Por outro lado, mesmo esqueletos desarticulados e aglomerados de ossículos isolados de ofiuroides ainda compõem registros autóctones excepcionais nesse Lagerstätte, tendo em vista que preservam informações valiosas sobre estágios de desarticulação e sobre interações bióticas nessas comunidades devonianas extintas, enfatizando bem o tempo entre a morte e o soterramento final desses equinodermos.

Assim como bem evidenciado do ponto de vista estratigráfico (Figura 26), há dois intervalos-chave de preservação excepcional de ofiuroides na Formação Ponta Grossa (Tabela 3). O primeiro deles (Intervalo I) é representado aqui por uma sucessão de cerca de 2 metros de pelitos argilosos micáceos da Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti (km 3.95), onde ao menos cinco horizontes produtores de ofiuroides foram registrados (Anexo II:A-E). Esses leitos manifestam sobretudo fundos marinhos calmos e raramente perturbados por tempestades. Suas comunidades bentônicas são dominadas por grupos sésseis epifaunais, especialmente densos pavimentos de rinconelídeos (Figura 3A-C), mas com incidências importantes de alguns grupos errantes, como trilobitas e ofiuroides (Figuras 3F; 6F; 14E; 23C-E, H). Mesmo que secundariamente perdido através do intemperismo, o teor de carbono orgânico documentado para essas rochas é baixo (Bergamaschi, 1999), talvez devido a uma menor produtividade orgânica das águas proximais. Contudo, a pirita pode ser amplamente disseminada nesse intervalo, sobretudo nos horizontes de folhelho escuro, sinalizando anoxia pelo menos logo abaixo da interface água-sedimento. Condições anóxicas de fundo também são corroboradas pela escassez de bioturbações e de organismos endofaunais. Nesse panorama, a preservação de esqueletos multi-elementais articulados, como de trilobitas, ofiuroides e asteroides, aponta principalmente para eventos de soterramento rápido e definitivo nesses fundos marinhos. Além disso, a presença de trilobitas enrolados (Ghilarði, 2004) e ofiuroides em posições de escape (Figura 14E) indica comportamentos sob condições adversas, possivelmente durante o sufocamento dessas comunidades por influxos súbitos de sedimento. De fato, restos orgânicos até agora são

Tabela 3: Ponta Grossa Konservat-Lagerstätte: parâmetros de classificação. Tabela adaptada das proposições de Seilacher et al. (1985). Confira o texto para discussões. Abreviação: ECH, Estratificação cruzada hummocky.

Parâmetros de classificação		Intervalo I	Intervalo II
Informações gerais	Localidade-tipo	Jaguariaíva, Paraná, Brasil	Ponta Grossa, Paraná, Brasil
	Idade	Pragian tardio	Emsiano tardio
Arcabouço estratigráfico	Tipo de bacia	Epicontinental	Epicontinental
	Modelo deposicional	Siliciclástico	Siliciclástico
	Trato de sistemas	Regressivo	Transgressivo tardio-regressivo
Sedimentologia	Litologia	Pelitos argilosos micáceos	Pelitos síltico-argilosos a psamitos
	Estruturas sedimentares	Leitos maciços a finamente laminados; localmente ECH	Leitos maciços a laminados; localmente ECH e marcas onduladas
Geoquímica	Pirita	Concreções a horizontes piritosos	Nódulos a concreções esparsas
	Carbono orgânico	0.4 a 0.5%	ca. 0.3 a 1.5%
Espectro taxonômico	Grupos de equinodermos	Ofiuróides; localmente crinóides, asteróides e estiloforídeos	Ofiuróides, asteróides, crinóides, blastóides e estiloforídeos
	Principais grupos associados	Rinconelídeos, trilobitas, bivalves, tentaculitídeos e conulariídeos	Linguliformes, bivalves, tentaculitídeos, gastrópodes e briozoários
Espectro paleoecológico	Traços fósseis	Ausentes a localmente esparsos	Ausentes a comuns
	Endofauna	Semi-sésseis muito raros	Semi-sésseis localmente comuns
	Epifauna	Sésseis e errantes comuns	Sésseis e errantes comuns
	Pelágicos	–	Nectônicos muito raros
	Plantas terrestres	–	Fragmentos localmente comuns
Aspectos necrolíticos	Posturas comportamentais	Trilobitas enrolados e ofiuróides em posições de escape	Ofiuróides em posições de escape
	Partes moles	Segmentos piritizados em trilobitas	Filmes carbonáceos em ofiuróides
	Cutículas orgânicas	Comum em bivalves e trilobitas	Comum em bivalves e linguliformes
Aspectos bioestratinômicos	Elementos bem articulados	Trilobitas, ofiuróides e asteróides	Ofiuróides, asteróides e estiloforídeos
	Elementos em posições de vida	Trilobitas, ofiuróides e asteróides; localmente conulariídeos	Equinodermos; localmente bivalves, briozoários e linguliformes
	Orientação unimodal	–	Localmente em tentaculitídeos
Aspectos diagenéticos	Moldes piritosos	Comum em bivalves e rinconelídeos	–
	Compactação	Rara a comum	Muito comum
	Carbonatos	Dissolução total	Dissolução total
Conclusões	Tipos de depósito	Sufocamento/semi-estagnação	Sufocamento

desconhecidos para equinodermos nesse intervalo, mas registros importantes de piritização têm sido descritos para trilobitas e rinconelídeos (Petri, 1948; Guerra, 2016). Dessa maneira, é possível classificar esses leitos de ofiuróides principalmente como depósitos de sufocamento, embora a estagnação também possa ter exercido um papel importante na preservação, como localmente destacado por folhelhosossilíferos piritizados não bioturbados (Tabela 3).

Por sua vez, o segundo intervalo (Intervalo II) é formado por uma sucessão heterolítica de pelitos argilosos com intercalações psamíticas da base do Membro São Domingos, descrita aqui através dos sítios do Rio Caniú e do Aeroporto Sant'Ana, onde 18 horizontes de ofiuróides foram registrados (Anexo IIIA-F; IV:A-E). Como esses estratos basais do Membro São Domingos são reconhecidos em outros sítios da região, em que fósseis de asterozoários também têm

sido identificados (Melo, 1985; Bosetti, 2004; Bosetti et al., 2010; Matsumura, 2010; Corniskey, 2011; Horodyski et al., 2019), é difícil estipular a extensão vertical desse intervalo - embora ela possa ser da ordem de algumas dezenas de metros⁴. De forma similar ao Intervalo I, os leitos de conservação do Intervalo II refletem fundos lamosos calmos, embora mais frequentemente perturbados por correntes e tempestades, como sinalizado por marcas onduladas, estratificações cruzadas hummocky e alguns pavimentos de fósseis orientados. As comunidades bentônicas são dominadas por bivalves e linguliformes, com importantes incidências de tentaculídeos e de briozoários incrustantes (Figura 4A-B, D, F). Os elementos endofaunais geralmente são registrados como restos desarticulados em pavimentos de conchas, embora localmente preservados *in situ*. Outros grupos epifaunais errantes podem ser frequentes, especialmente ofiuroides e gastrópodes (Figura 4E). Restos de organismos nectônicos também podem estar eventualmente associados, como indicado por fragmentos de peixes condríctios descritos para esse intervalo (Richter et al., 2017). Condições relativamente anóxicas nos leitos de equinodermos muitas vezes são indicadas pelo baixo índice de bioturbação, pela presença de nódulos de pirita e pelos teores mais altos de carbono orgânico em alguns sítios lateralmente correlatos (Bergamaschi, 1999; Sedorko et al., 2019). Por sua vez, esqueletos multi-elementais articulados compreendem sobretudo equinodermos (Figura 4C; 6A; 10A; 13E), tais como ofiuroides, asteroides, blastoides e estiloforídeos. Ofiuroides em posturas de escape podem ser comuns (Figuras 13A, F; 14A-C, E-F), ressaltando diferentes tentativas malsucedidas de fuga durante episódios abruptos de soterramento. A presença de fragmentos de plantas terrestres ao longo desse intervalo também sugere uma importante influência de fluxos de sedimentos derivados de áreas continentais. Vestígios orgânicos normalmente são preservados na forma de películas carbonáceas, como evidenciado por ofiuroides (Figuras 13C, G-H; 14D, G) e por linguliformes (Figura 4B, D). Além disso, a compactação parece ser um atributo bastante comum em fósseis, demonstrando que os antigos esqueletos carbonáticos foram dissolvidos apenas após o soterramento, durante fases diagenéticas mais tardias. Por essas razões, os leitos de conservação do Intervalo II constituem clássicos depósitos de sufocamento, com preservação controlada tipicamente pela rápida deposição de sedimentos (Tabela 3).

Obviamente, essas proposições de leitos de conservação são amplamente sustentadas aqui através da tafonomia de ofiuroides. Entretanto, é fundamental destacar que outros grupos fósseis também podem registrar padrões importantes de processos excepcionais de preservação através da Formação Ponta Grossa, como brevemente destacado para trilobitas e para alguns outros equinodermos, a título de exemplo. Um resumo inicial desses parâmetros-chave é apresentado na Tabela 3, seguindo as descrições de Konservat-Lagerstätten de Seilacher et al. (1985). Ainda assim, estudos futuros são essenciais para aprimorar os limites de confiança dessas interpretações e para expandir a reconstrução paleobiológica e paleoambiental desse novo Konservat-Lagerstätte de equinodermos do Devoniano do Brasil.

⁴ Por exemplo, considerando uma tentativa de correlação estratigráfica entre os sítios Colônia Sutil e Aeroporto Sant'Ana (Bosetti et al., 2010: Figura 2).

6. CONCLUSÕES

(1) Três graus tafonômicos de alta ordem (A1-A3) e dois graus tafonômicos de ordem mais baixa (B1-B2) descrevem as histórias deposicionais de horizontes produtores de ofiuroides ao longo de três sítios dos membros Jaguariaíva e São Domingos, da Formação Ponta Grossa (Devoniano) no leste do estado do Paraná, Brasil.

(2) Os graus tafonômicos A refletem espécimes de ofiuroides repentinamente soterrados em vida. O grau A1 compreende ocorrências esparsas de ofiuroides articulados e orientados em posturas normais, paralelas aos planos de acamamento. O grau A2 agrupa aglomerados de ofiuroides articulados confinados em horizontes específicos, algumas vezes com espécimes em posturas invertidas no sedimento. O grau A3 engloba esqueletos completos a incompletos de ofiuroides em posturas de escape, inclinadas em baixos ângulos nos planos de acamamento e ocasionalmente com evidências de segmentos de braços autotomizados.

(3) Os graus tafonômicos B retratam espécimes de ofiuroides soterrados entre horas a poucos dias após a morte. O grau B1 abrange sobretudo esqueletos de ofiuroides desarticulados em uma série normal de degradação *post-mortem*, com pontas dos braços ausentes ou dissociadas próximo no sedimento. O grau B2 reúne um número limitado de esqueletos de ofiuroides em um padrão seletivo de desarticulação, com mistura de porções intactas e partes dissociadas no sedimento, sugerindo perturbação macrobentônica das carcaças.

(4) Plumões hipopícnais e fluxos hiperpícnais lamosos parecem ter sido os mecanismos primários de soterramento de ofiuroides ao longo da Formação Ponta Grossa, tendo em vista que podem mobilizar grandes cargas de sedimento rico em água doce intersticial para regiões marinhas distais, favorecendo um entorpecimento em massa de equinodermos errantes.

(5) Tempestades provavelmente foram somente um evento subordinado de soterramento de ofiuroides na Formação Ponta Grossa, tendo em vista que, sob condições normais, remobilizam sedimentos sem um anestésico-chave de equinodermos errantes.

(6) Restos orgânicos podem ser conservados na forma de compressões carbonáceas em ofiuroides da Formação Ponta Grossa, especialmente devido à querogenização de órgãos viscerais do disco. O coenriquecimento em ferro e enxofre em algumas compressões também sugere um processo associado de piritização autógena de restos orgânicos.

(7) Do ponto de vista paleoecológico, ofiuroides provavelmente prosperaram ao longo de diversos fundos marinhos do mar epicontinental da Formação Ponta Grossa, como indicado através da associação com diferentes litotipos e comunidades bentônicas. Porém, a preservação desses equinodermos ocorreu somente dentro de uma janela tafonômica limitada, especialmente em regiões marinhas distais, abaixo do nível de base das ondas de tempestades e em fundos livres da intensa atividade de grupos bioturbadores.

(8) Do ponto de vista da estratigrafia de sequências, a preservação de ofiuroides parece ter sido favorecida em tratos de sistemas regressivos, especialmente devido à progradação de sistemas deltaicos das terras orientais do Gondwana, com aumento gradual da influência fluvial sobre a bacia epicontinental da Formação Ponta Grossa.

(9) Devido à presença de ofiuroides com esqueletos excepcionalmente articulados e com restos orgânicos conservados na forma de compressões carbonáceas, a Formação Ponta Grossa pode ser devidamente classificada como um Konservat-Lagerstätte de equinodermos do Devoniano do Brasil.

(10) Dois intervalos-chave de preservação de ofiuroides podem ser discriminados na Formação Ponta Grossa. O primeiro intervalo compreende uma sequência pragiana tardia com leitões de sufocamento/semi-estagnação, na base do Membro Jaguariaíva, enquanto o segundo engloba uma sequência emsiana tardia dominada por diversos horizontes de sufocamento, na base do Membro São Domingos.

REFERÊNCIAS

- Allison, P.A., 1988. Konservat-Lagerstätten: cause and classification. *Paleobiology* 14, 331-344. <https://doi.org/10.1017/S0094837300012082>.
- Allison, P.A. 1990. Variation in rates of decay and disarticulation of Echinodermata: implications for the application of actualistic data. *Palaios* 5, 432-440. <https://doi.org/10.2307/3514836>.
- Anderson, E.P., Schiffbauer, J.D., Jacquet, S.M., Lamsdell, J.C., Kluesendorf, J., Mikulic, D.G., 2021. Stranger than a scorpion: a reassessment of *Parioscorpio venator*, a problematic arthropod from the Llandoveryan Waukesha Lagerstätte. *Palaeontology* 64, 429-474. <https://doi.org/10.1111/pala.12534>.
- Arnol, A.J., Uriz, N.J., Cingolani, C.A., Basei, M.A.S., Abre, P., 2020. Provenance analysis of Devonian peripheral foreland basins in SW Gondwana, case of the Gualilán Group, Precordillera Argentina. *International Journal of Earth Sciences* 109, 2467-2494. <https://doi.org/10.1007/s00531-020-01914-9>.
- Aronson, R.B., 1989. Brittlestar beds: low-predation anachronisms in the British Isles. *Ecology* 70, 856-865. <https://doi.org/10.2307/1941354>.
- Aronson, R.B., Blake, D.B., Oji, T., 1997. Retrograde community structure in the late Eocene of Antarctica. *Geology* 25, 903-906. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1997\)025<0903:RCSITL>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1997)025<0903:RCSITL>2.3.CO;2).
- Assine, M.L., Simões, M.G., 2018. Revisitando o Devoniano Paranaense, em: Machado, R., Moraes, M.C., Bartorelli, A. (Eds.), *Setembrino Petri, do Proterozoico ao Holoceno*. Sociedade Brasileira de Geologia, São Paulo, pp. 118-149.
- Assine, M.L., Soares, P.C., Milani, E.J., 1994. Sequências tectono-sedimentares mesopaleozóicas da Bacia do Paraná, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 24, 77-89.
- Assine, M.L., 1996. Aspectos da estratigrafia das sequências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo.
- Assine, M.L., Perinotto, J.A., Fulfaro, V.J., Petri, S., 1998. Progradação deltaica Tibagi no Devoniano Médio da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências* 28, 125-134.
- Ausich, W.I., 2021. Disarticulation and preservation of fossil echinoderms: recognition of ecological-time information in the echinoderm fossil record. Cambridge University Press,

- Cambridge, 52 pp. <https://doi.org/10.1017/9781108893374>.
- Barnes, H.A., 1997. Thixotropy - a review. *Journal of Non-Newtonian Fluid Mechanics* 70, 1-33. [https://doi.org/10.1016/S0377-0257\(97\)00004-9](https://doi.org/10.1016/S0377-0257(97)00004-9).
- Blake, D.B., Zamora, S., García-Alcalde, J.L., 2015. A new Devonian asteroid-like ophiuroid from Spain. *Geologica Acta* 13, 335-343. <https://doi.org/10.1344/GeologicaActa2015.13.4.6>.
- Bergamaschi, S., 1999. Análise estratigráfica do Siluro-devoniano (formações Furnas e Ponta Grossa) da Sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo.
- Bosetti, E.P., 2004. Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da região de Ponta Grossa - Paraná, Brasil. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Bosetti, E.P., Horodyski, R.S., Zabini, C., Matsumura, W.M.K., Godoy, L.C., 2010. Primeira ocorrência de *Lingulepis* (Brachiopoda - Obolidae) no Devoniano do estado do Paraná, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* 5, 151-164.
- Bosetti, E.P., Grahn, Y., Horodyski, R.S., Mauller, P.M., 2012. The first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences. *Journal of South American Earth Sciences* 37, 228-241. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2012.02.006>.
- Bosetti, E.P., Moro, N.S., 1989. Análise da estrutura e diversidade morfológica de lingulídeos em algumas paleocomunidades fossilizadas in situ na Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil. *Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 91-104.
- Bowden, D.A., Schiaparelli, S., Clark, M.R., Rickard, G.J., 2001. A lost world? Archaic crinoid-dominated assemblages on an Antarctic seamount. *Deep-Sea Research II* 58, 119-127. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.09.006>.
- Bradshaw, M.A., 2013. The Taylor Group (Beacon Supergroup): the Devonian sediments of Antarctica, em: Hambrey, M.J., Barker, P.F., Barrett, P.J., Bowman, V., Davies, B., Smellie, J.L., Tranter, M. (Eds.), *Antarctic Palaeoenvironments and Earth-Surface Processes*. Geological Society, London, Special Publications 381, pp. 67-97. <https://doi.org/10.1144/SP381.23>.
- Brandt, D.S., 1989. Taphonomic grades as a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleoecology. *Palaios* 4, 303-309. <https://doi.org/10.2307/3514554>.
- Brett, C.E., Baird, G. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios* 1, 207-227. <https://doi.org/10.2307/3514686>.
- Brett, C.E., Baird, G. 1993. Taphonomic approaches to temporal resolution in stratigraphy: Examples from Paleozoic marine mudrocks. *The Paleontological Society Papers* 1, 251-274. <https://doi.org/10.1017/S2475263000001148>.
- Brett, C.E., Moffat, H.A., Taylor, W.L., 1997. Echinoderm taphonomy, taphofacies, and Lagerstätten. *The Paleontological Society Papers* 3, 147-190. <https://doi.org/10.1017/S1089332600000243>.

- Brett, C.E., Zambito, J.J., Hunda., B.R., Schindler, E., 2012. Mid-Paleozoic Trilobite Lagerstätten: Models of diagenetically enhanced obrution deposits. *Palaios* 27, 326-345. <https://doi.org/10.2110/palo.2011.p11-040r>.
- Cai, Y., Schiffbauer, J.D., Hua, H., Xiao, S., 2012. Preservational modes in the Ediacaran Gaojiashan Lagerstätte: Pyritization, aluminosilicification, and carbonaceous compression. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 326-328, 109-117. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.02.009>.
- Ciguel, J.H.G., 1989. Bioestratigrafia dos Tentaculitoidea no Flanco Oriental da Bacia do Paraná e sua Ocorrência na América do Sul (Ordoviciano-Devoniano). Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo.
- Clark E.G., Hutchinson, J.R., Briggs, D.E.G., 2020. Three-dimensional visualization as a tool for interpreting locomotion strategies in ophiuroids from the Devonian Hunsrück Slate. *Royal Society Open Science* 7, 201380. <http://doi.org/10.1098/rsos.201380>.
- Clarke, J.M., 1913a. Fósseis Devonianos do Paraná. Monografia 1. Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, Rio de Janeiro.
- Clarke, J.M., 1913b. Illustrations of the Devonian Fossils of Southern Brazil and the Falkland Islands. *New York State Museum Bulletin* 164, 140-209.
- Comniskey, J.C., 2011. Paleontologia dos Discinidae (Brachiopoda: Linguliformea) da sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Estado do Paraná, Brasil: Revisão sistemática, distribuição geográfica e estratigráfica. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Ponta Grossa.
- Comniskey, J.C., Bosetti, E.P., Horodyski, R.S., 2016. Taphonomic aspects and the Lilliput Effect on Devonian discinoids of the Paraná Basin, Apucarana Sub-basin, Brazil. *Journal of Geoscience* 9, 55-64.
- Daners, G., Le Hérisse, A., Breuer, P., Veroslavsky, G., 2017. Pragian-Emsian palynomorphs from the Cordobés Formation, Norte Basin, Uruguay: stratigraphically restricted and regionally correlative palynological events in the cool-water Malvinokaffric Realm. *Palynology* 41, 121-137. <https://doi.org/10.1080/01916122.2017.1366115>.
- Donovan, S.K. 1991. The taphonomy of echinoderms: calcareous multi-element skeletons in the marine environment, em: Donovan, S.K. (Ed.), *The Processes of Fossilization*. Belhaven Press, London, pp. 241-269.
- Donovan, S.K., Lewis, D.N., Harper, D.A.T., 1992. The Lady Burn Starfish Beds. *Geology Today* 18, 151-157. <https://doi.org/10.1046/j.0266-6979.2003.00354.x>.
- Doyle, L.J., Carder, K.L., Steward, R.G, 1983. The hydraulic equivalence of mica. *Journal of Sedimentary Research* 53, 643-648. <https://doi.org/10.1306/212F8251-2B24-11D7-8648000102C1865D>.
- Doyle, L.J., Cleary, W.J., Pilkey, O.H, 1968. Mica: Its use in determining shelf-depositional regimes. *Marine Geology* 6, 381-389. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(68\)90002-9](https://doi.org/10.1016/0025-3227(68)90002-9).
- Drouin, G., Himmelman, J.H., Béland, P., 1985. Impact of tidal salinity fluctuations on

- echinoderm and mollusc populations. *Canadian Journal of Zoology* 63, 1377-1387. <https://doi.org/10.1139/z85-207>.
- Eriksson, M.E., Grahn, Y., Bosetti, E.P., Vega, C.S., 2011. Poliquetos malvinocáfricos da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná (Brasil Meridional), com uma discussão e reavaliação das espécies descritas por Lange, em: Bosetti, E.P., Grahn, Y., Melo, J.H. (Eds.), *Ensaio em homenagem a Frederico Waldemar Lange, Pioneiro da Micropaleontologia no Brasil*. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp. 117-150.
- Fraga, M.C., Vega, C.S., 2020a. Asterozoários do Devoniano da Bacia do Paraná. *Boletim Paranaense de Geociências* 77, 26-31. <http://dx.doi.org/10.5380/geo.v77i0.78643>.
- Fraga, M.C., Vega, C.S., 2020b. Asterozoans from the Devonian of the Paraná Basin, South Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 97, 102398. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102398>.
- Gaines, R.R., Briggs, D.E.G., Yuanlong, Z., 2008. Cambrian Burgess Shale-type deposits share a common mode of fossilization. *Geology* 36; 755-758. <https://doi.org/10.1130/G24961A.1>.
- Ghilardi, R.P., 2004. *Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), estado do Paraná*. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo.
- Glass, A., 2006. New observations on some poorly known protasterid ophiuroids from the Lower Devonian Hunsrück Slate of Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 80, 68-87.
- Glass, A., Poschmann, M., 2006. A new species of brittlestar (Ophiuroidea, Echinodermata) from the Hunsrück Slate (lower Emsian, Lower Devonian) of Germany. *Palaeontology* 49, 969-981. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00587.x>.
- Glynn, P.W., 1984. An Amphinomid Worm Predator of the Crown-of-Thorns Sea Star and General Predation on Asteroids in Eastern and Western Pacific Coral Reefs. *Bulletin of Marine Science* 35, 54-71.
- Gorzalak, P., Salamon, M.A., 2013. Experimental tumbling of echinoderms - Taphonomic patterns and implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 386, 569-574. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.06.023>.
- Grahn, Y., Mauller, P.M., Bergamaschi, S., Bosetti, E.P., 2013. Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): Additional data and correlation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 198, 27-44. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.10.006>.
- Grahn, Y., Horodyski, R.S., Mauller, P.M., Bosetti, E.P., Ghilardi, R.P., Carbonaro, F.A., 2016. A marine connection between Parnaíba and Paraná basins during the Eifelian/Givetian transition: review and new data. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19, 357-366. <http://dx.doi.org/10.4072/rbp.2016.3.01>.
- Guerra, C.L., 2016. *Estudo da anatomia de um trilobita (Arthropoda) registrado no Devoniano da Bacia do Paraná*. Monografia de graduação, Universidade Federal do Paraná.
- Haude, R., Thomas, E., 1983. Ophiuren (Echinodermata) des hohen Oberdevons im nordlichen

- Rheinischen Schiefergebirge. *Paläontologische Zeitschrift* 52, 121-142. <https://doi.org/10.1007/BF03031755>.
- Haude, R., 1995. Echinodermen aus dem Unter-Devon der argentinischen Praekordillere. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 197, 37-86. <https://doi.org/10.1127/njgpa/197/1995/37>.
- Haude, R., 2010. Ophiuroids in the Lower Devonian of the Argentine Precordillera, em: Reich, M., Reitner, J., Roden, V., Thuy, B. (Eds.), *Echinoderm Research 2010: 7th European Conference on Echinoderms*. Universitätsverlag Göttingen, Göttingen, pp. 46-47.
- Hendler, G., Miller, J.E., Pawson, D.L., Kier, P.M., 1995. *Sea stars, sea urchins, and allies: echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington, 391 pp.
- Horodyski, R.S., Brett, C.E., Sedorko, D., Bosetti, E.P., Scheffler, S.M., Ghilardi, R.P., Iannuzzi, R., 2019. Storm-related taphofacies and paleoenvironments of Malvinokaffric assemblages from the Lower/Middle Devonian in southwestern Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 514, 706-722. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.10.001>.
- Hughes, S.J.M., Ruhl, H.A., Hawkins, L.E., Hauton, C., Boorman, B., Billett, D.S.M., 2011. Deep-sea echinoderm oxygen consumption rates and an interclass comparison of metabolic rates in Asterozoa, Crinozoa, Echinozoa, Holothurozoa and Ophiurozoa. *The Journal of Experimental Biology* 214, 2512-2521. <https://doi.org/10.1242/jeb.055954>.
- Hunter, A.W., Lefebvre, B., Régnault, S., Roussel, P., Claverie, R., 2007. A mixed ophiuroid-stylophoran assemblage (Echinodermata) from the Middle Ordovician (Llandeillian) of western Brittany, France, em: Álvaro, J.J., Aretz, M., Boulvain, F., Munnecke, A., Vachard, D., Vennin, E. (Eds.), *Palaeozoic Reefs and Bioaccumulations: Climatic and Evolutionary Controls*. Geological Society of London, Special Publications 275, 71-86. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2007.275.01.05>.
- Hunter, A.W., Rushton, A.W.A., Stone, P., 2016. Comments on the ophiuroid family Protasteridae and description of a new genus from the Lower Devonian of the Fox Bay Formation, Falkland Islands. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 40, 1-14. <https://doi.org/10.1080/03115518.2016.1218246>.
- Ichaso, A.A., Dalrymple, R.W., 2009. Tide- and wave-generated fluid mud deposits in the Tilje Formation (Jurassic), offshore Norway. *Geology* 37, 539-542. <https://doi.org/10.1130/G25481A.1>.
- Ishida, Y., Fujita, T., 2001. Escape behavior of epibenthic ophiuroids buried in the sediment: observations of extant and fossil *Ophiura sarsii sarsii*, em: Barker, M. (Ed.), *Echinoderms 2000: Proceedings of the Tenth International Conference*. A.A. Balkema Publishers, Lisse, pp. 285-292.
- Jangoux, M., 1982. Food and feeding mechanisms: Asterozoa, em: Jangoux, M., Lawrence, J.M. (Eds.), *Nutrition of Echinoderms*. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam, pp. 117-159.

- Jelby, M.E., Grundvåg, S.-A., Helland-Hansen, W., Olausson, S. and Stemmerik, L., 2020. Tempestite facies variability and storm-depositional processes across a wide ramp: Towards a polygenetic model for hummocky cross-stratification. *Sedimentology* 67, 742-781. <https://doi.org/10.1111/sed.12671>.
- Jell, P.A., Theron, J.N., 1999. Early Devonian echinoderms from South Africa. *Memoirs of the Queensland Museum* 43, 115-199.
- Kerr, T.J.V., Twitchett, R.J., 2004. Experimental decay and disintegration of *Ophiura texturata*: implications for the fossil record of ophiuroids, em: Heinzeller, T., Nebelsick, J.H. (Eds.), *Proceedings of the 11th International Echinoderm Congress, Munich*. Taylor & Francis, London, pp. 439-446.
- Kesling, R.V., 1969. A new brittle-star from the Middle Devonian Arkona Shale of Ontario. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 23, 37-51.
- Kesling, R.V., 1971. *Antiquaster magrumi*, a new unusual brittle-star from the Middle Devonian Silica Formation of northwestern Ohio. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 23, 181-191.
- Kidwell, S.M., Baumiller, T. 1990. Experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds. *Paleobiology* 16, 247-271. <https://doi.org/10.1017/S0094837300009982>.
- Komar, P.D., Baba, J., Cui, B., 1984. Grain-Size analyses of mica within sediments and the hydraulic equivalence of mica and quartz. *Journal of Sedimentary Petrology* 54, 1379-1391. <https://doi.org/10.1306/212F85E4-2B24-11D7-8648000102C1865D>.
- Kozłowski, R., 1923. Faune dévonienne de Bolivie. *Annales de Paléontologie* 12, 1-112.
- Kranck, K., 1973. Flocculation of suspended sediment in the sea. *Nature* 246, 348-350. <https://doi.org/10.1038/246348a0>.
- Kroh, A., Nebelsick, J.H., 2010. Echinoderms and Oligo-Miocene carbonate systems: potential applications in sedimentology and environmental reconstruction. *International Association of Sedimentologists Special Publications* 42, 201-228. <https://doi.org/10.1002/9781118398364.ch12>.
- Lange, F.W., 1967. Biostratigraphic subdivision and correlation of the Devonian in the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências* 21, 63-98.
- Lange, F.W., Petri, P., 1967. The Devonian of the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências* 21, 5-55.
- Lawrence, J.M., 1996. Mass mortality of echinoderms from abiotic factors, em: Lawrence, J.M., Jangoux, M. (Eds.), *Echinoderm Studies* 5. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam, pp. 103-137.
- Lewis, R. 1980. Taphonomy, em: Broadhead, T.W., Waters, J.A. (Eds.), *Echinoderms: Notes for a Short Course*. University of Tennessee Department of Geological Sciences, *Studies in Geology* 3, pp. 27-39.
- Lewis, R. 1986. Relative rates of skeletal disarticulation in modern ophiuroids and Paleozoic

- crinoids. *Geological Society of America Abstracts with Programs* 18, 672.
- Lincoln, R.J., Sheals, J.G., 1979. *Invertebrate animals: collection and preservation*. Cambridge University Press, London, 150 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.138449>.
- Marchioro, A., Kotzian, C.B., Simões, R.I., 1998. Belerofontinas (Mollusca: Gastropoda) devonianos do estado do Paraná (formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná): gênero *Bucanella* Meek, 1871. *Ciência & Natura* 20, 143-185. <https://doi.org/10.5902/2179460X26965>.
- Marshall, J.E.A., 1994. The Falkland Islands: A key element in Gondwana paleogeography. *Tectonics* 13, 499-514. <https://doi.org/10.1029/93TC03468>.
- Matsumura, W.M.K., 2010. Roteiro geológico nos municípios de Castro e Tibagi, PR - Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Ponta Grossa.
- Maunder, P.M., Grahn, Y., Cardoso, T.R.M., 2009. Palynostratigraphy from the Lower Devonian of the Paraná Basin, South Brazil, and a revision of contemporary Chitinozoan biozones from Western Gondwana. *Stratigraphy* 6, 313-332.
- Melo, J.H.G., 1985. A província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil; estado atual dos conhecimentos. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Ponta Grossa.
- Melo, J.H.G., 1988. The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil, em: McMillan, N.J., Embry, A.F., Glass, D.J. (Eds.), *Devonian of the World: Proceedings of the 2nd International Symposium on the Devonian System*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Calgary, pp. 669-703.
- Méndez-Alzola, R., 1938. Fósiles devónicos del Uruguay. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay* 24, 3-115.
- Mewis, J., Wagner, N.J., 2009. *Advances in Colloid and Interface Science* 147-148, 214-227. <https://doi.org/10.1016/j.cis.2008.09.005>.
- Meyer, D.L. 1971. Post-mortem disintegration of Recent crinoids and ophiuroids under natural conditions. *Geological Society of America Abstracts with Programs* 3, 645-646.
- Meyer, C.A., 1984. Palökologie und Sedimentologie der Echinodermenlagerstätte Schofgraben (mittleres Oxfordian, Weissenstein, Kt. Solothurn). *Eclogae Geologiae Helveticae* 77, 649-673.
- Milani, E.J., Melo, J.H.G., Souza, P.A., Fernandes, L.A., França, A.B., 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, 265-287.
- Miller, K.B., Brett, C.E., Parsons, M.K., 1988. The Paleoeologic Significance of Storm-Generated Disturbance within a Middle Devonian Muddy Epeiric Sea. *Palaios* 3, 35-52. <https://doi.org/10.2307/3514543>.
- Moran, P.J., 1992. Preliminary observations of the decomposition of crown-of-thorns starfish, *Acanthaster planci* (L.). *Coral Reefs* 11, 115-118. <https://doi.org/10.1007/BF00357432>.
- Müller, A.H., 1979. Fossilization (taphonomy), em: Robison, R.A., Teichert, C. (Eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A, Introduction*. The Geological Society of America and The University of Kansas Press, Lawrence, pp. A2-A78.
- Müller, P., Hahn, G., Franke, C., Thuy, B., 2018. A new paedomorphic protasterid brittle star

- (Echinodermata, Ophiuroidea) from the Early Devonian of Luxembourg and Germany. *Swiss Journal of Palaeontology* 137, 327-335. <https://doi.org/10.1007/s13358-018-0174-9>.
- Müller, p., Hahn, G., 2020. Die Gattung *Encrinaster* (Ophiuroidea, Echinodermata) im deutschen Unter-Devon. *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen* 48, 47-84.
- Muro, V.J.G., Rubinstein, C.V., Rustán, J.J., 2017. Early Devonian organic-walled phytoplankton and miospores from the Precordillera Basin of San Juan, Argentina: biostratigraphic and paleobiogeographic implications. *Palynology* 41, 138-157. <https://doi.org/10.1080/01916122.2017.1366191>.
- Muscente, A.D., Schiffbauer, J.D., Broce, J., Laflamme, M., O'Donnell, K., Boag, T.H., Meyer, M., Hawkins, A.D., Huntley, J.W., McNamara, M., MacKenzie, L.A., Stanley, J.D., Hinman, N.W., Hofmann, M.H., Xiao, S., 2017. Exceptionally preserved fossil assemblages through geologic time and space. *Gondwana Research* 48, 164-188. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2017.04.020>.
- Nebelsick, J.H., 2004. Taphonomy of Echinoderms: introduction and outlook, em: Heinzeller, T., Nebelsick, J.H., (Eds.), *Echinoderms: München*. A.A. Balkema Publishers, Leiden, pp. 471-477.
- Nichols, J.A., Rowe, G.T., Clifford, C.H., Young, R.A., 1978. In situ experiments on the burial of marine invertebrates. *Journal of Sedimentary Research* 48, 419-425. <https://doi.org/10.1306/212F749B-2B24-11D7-8648000102C1865D>.
- Nishida, N., Ito, M., Inoue, A., Takizawa, S., 2013. Clay fabric of fluid-mud deposits from laboratory and field observations: Potential application to the stratigraphic record. *Marine Geology* 337, 1-8. <http://dx.doi.org/10.1016/j.margeo.2012.12.006>.
- Ng, C., 2013. *Faciologia, considerações bioestratigráficas e paleoambientais da Formação Ponta Grossa em afloramentos do flanco leste da Sub-Bacia de Apucarana, Devoniano da Bacia do Paraná*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná.
- Oliveira, S.F., 1997. *Palinologia da seqüência Devoniana da Bacia do Paraná no Brasil, Paraguai e Uruguai: implicações biocronoestratigráficas, paleoambientais e paleogeográficas*. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo.
- Otharón, G., Zavala, C., Arcuri, M., Marchal, D., Köhler, G., Di Meglio, M., Zorzano, A., 2018. The role of fluid mud flows in the accumulation of organic-rich shales. The upper Jurassic-lower Cretaceous Vaca Muerta Formation, Neuquén Basin, Argentina. 10th Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos, Simposio de Recursos no Convencionales: Hacia una Nueva Convención, 61-90.
- Parsons, J.D., Bush, J.W.M., Syvitski, J.P.M., 2001. Hyperpycnal plume formation from riverine outflows with small sediment concentrations. *Sedimentology* 48, 465-478. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3091.2001.00384.x>.
- Penn-Clarke, C.R., Harper, D.A.T., 2021. Early-Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitudes: A case study from southwestern Gondwana. *Geological Society of America Bulletin*. <https://doi.org/10.1130/B35670.1>.

- Petri, S., 1948. Contribuição ao Estudo do Devoniano Paranaense. Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia 129, Rio de Janeiro, 125 pp.
- Petri, S., 1949. Nota sôbre Fósseis Devonianos do Oriente Boliviano. Mineração e Metalurgia 13, 279-281.
- Petri, S., Coimbra, A.M., Amaral, G., Ojeda, H.O., Fúlfaro, V.J., Ponçano, W.L., 1986. Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica. Brazilian Journal of Geology 16, 370-415.
- Popp, J.H., Barcellos-Popp, M.T., 1986. Análise estratigráfica da sequência devoniana da Bacia do Paraná (Brasil). Revista Brasileira de Geociências 16, 187-194.
- Raiswell, R., Berner, R.A., 1985. Pyrite formation in euxinic and semi-euxinic sediments. American Journal of Science October 285, 710-724. <https://doi.org/10.2475/ajs.285.8.710>.
- Reid, M., Hunter, A.W., Taylor, W.L., Bordy, E.M., 2019a. A new genus of Protasteridae (Ophiuridea) from the Lower Devonian Bokkeveld Group of South Africa. Palaeontologia Africana 53, 66-74.
- Reid, M., Taylor, W.L., Brett, C.E., Hunter, A.W., Bordy, E.M., 2019b. Taphonomy and paleoecology of an ophiuroid-stylophoran obrution deposit from the lower Devonian Bokkeveld Group, South Africa. Palaios 34, 212-228. <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2018.048>.
- Richter, M., Bosetti, E.P., Horodyski, R.S., 2017. Early Devonian (Late Emsian) shark fin remains (Chondrichthyes) from the Paraná Basin, southern Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências 89, 103-118. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201720160458>.
- Riedel, B., Pados, T., Pretterebner, K., Schiemer, L., Steckbauer, A., Haselmair, A., Zuschin, M., Stachowitsch, M., 2014. Effect of hypoxia and anoxia on invertebrate behaviour: ecological perspectives from species to community level. Biogeosciences 11, 1491-1518. <https://doi.org/10.5194/bg-11-1491-2014>.
- Riedel, B., Zuschin, M., Stachowitsch, M., 2012. Tolerance of benthic macrofauna to hypoxia and anoxia in shallow coastal seas: a realistic scenario. Marine Ecology Progress Series 458, 39-52. <https://doi.org/10.3354/meps09724>.
- Roux, M., 1975. Microstructural analysis of the crinoid stem. Paleontological Contributions 75, 1-7.
- Rubinstein, C.V., Lovecchio, J.P., Gebhard, I., 2018. Early Devonian Marine and Terrestrial Palynomorphs from the Chacoparaná Basin, Uruguay. Ameghiniana 55, 277-302. <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.15.12.2017.3164>.
- Ruppert, E.E., Fox, R.S., Barnes, R.D., 2004. Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach, seventh ed. Cengage Learning, 989 pp.
- Salamon, M.A., Gorzelak, P., Niedźwiedzki, R., Trzęsiok, D., Baumiller, T.K. 2014. Trends in shell fragmentation as evidence of mid-Paleozoic changes in marine predation. Paleobiology 40, 14-23. <https://doi.org/10.1666/13018>.
- Saldanha, L., 1972. Preparação e conservação de animais marinhos. Arquivos do Museu Bocage, Série Extensão Cultural e Ensino 9, 1-16.
- Saleh, F., Lefebvre, B., Hunter, A.W., Nohejlová, M., 2020. Fossil weathering and preparation

- mimic soft tissues in eocrinoid and somasteroid echinoderms from the Lower Ordovician of Morocco. *Microscopy Today* 28, 24-28. <https://doi.org/10.1017/S1551929519001238>.
- Sass, D.B., Condrate, R.A., 1985. Destruction of a Late Devonian ophiuroid assemblage: a victim of changing ecology at the Catskill delta front. *Geological Society of America Special Papers* 201, 237-246. <https://doi.org/10.1130/SPE201-p237>.
- Schäfer, W., 1972. *Ecology and Palaeoecology of Marine Environments*, University of Chicago Press, Chicago, 584 pp.
- Scheffler, S.M., Francisco, A.P.S., Bosetti, E.P., 2017. Sobre os Equinodermos Devonianos da Bacia do Paraná: Mudanças Faunísticas e Implicações para a Utilidade Bioestratigráfica. *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ* 40, 102-116. http://dx.doi.org/10.11137/2017_3_102_116.
- Schieber, J., Southard, J., Thaisen, K., 2007. Accretion of mudstone beds from migrating floccule ripples. *Science* 318, 1760-1763. <https://doi.org/10.1126/science.1147001>.
- Sedorko, D., Netto, R.G., Horodyski, R.S., 2019. Tracking Silurian-Devonian events and paleobathymetric curves by ichnologic and taphonomic analyzes in the southwestern Gondwana. *Global and Planetary Change* 179, 43-56. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.05.007>.
- Sedorko, D., Netto, R.G., Scheffler, S.M., Horodyski, R.S., Bosetti, E.P., Ghilardi, R.P., Mauller, P.M., Vargas, M.R., Videira-Santos, R., Silva, R.C., Myszynski-Junior, L., 2021. Paleoecologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. *Journal of South American Earth Sciences* 109, 103200. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103200>.
- Seilacher, A., Reif, W.-E., Westphal, F., 1985. Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B311, 5-24.
- Speyer, S.E., Brett, C.E., 1986. Trilobite Taphonomy and Middle Devonian Taphofacies. *Palaios* 1, 312-327. <https://doi.org/10.2307/3514694>.
- Sutherland, B.R., Barrett, K.J., Gingras, M.K., 2014. Clay settling in fresh and salt water. *Environmental Fluid Mechanics* 15, 147-160. <https://doi.org/10.1007/s10652-014-9365-0>.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, 372 pp.
- Taylor, W.L., Brett, C.E., 1996. Taphonomy and paleoecology of echinoderm. *Lagerstätten* from the Silurian (Wenlockian) Rochester Shale. *Palaios* 11, 118-140. <https://doi.org/10.2307/3515066>.
- Topodata: banco de dados geomorfométricos do Brasil, 2008. <http://www.dsr.inpe.br/topodata/> (acesso em 17 de dezembro de 2019).
- Torsvik, T.H., Cocks, L.R.M., 2011. The Palaeozoic palaeogeography of central Gondwana, em: van Hinsbergen, D.J.J., Buiter, S.J.H., Torsvik, T.H., Gaina, C., and Webb, S.J. (Eds.), *The Formation and Evolution of Africa: A synopsis of 3.8 Ga of Earth History*. Geological

- Society, London, Special Publications 357, pp. 137-166.
- Turner, R.L., 2007. Effects of long-term exposure to low salinity on the brackish-water amphiuroid brittlestar *Ophiophragmus filigraneus* (Lyman, 1875) from the Indian River Lagoon system, Florida. *Florida Scientist* 70, 464-475.
- Ubaghs, G. 1967. General characters of Echinodermata, em: Moore, R.C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S, Echinodermata 1*. The Geological Society of America and The University of Kansas Press, Lawrence, pp. 3-59.
- Unuma, T., Sakai, Y., Agatsuma, Y., Kayaba, T., 2015. Sea Urchin Aquaculture in Japan, em: Brown, N.P., Eddy, S.D. (Eds.), *Echinoderm Aquaculture*. Wiley-Blackwell, Hoboken, pp. 75-126. <https://doi:10.1002/9781119005810.ch5>.
- Uriz, N.J., Cingolani, C.A., Basei, M.A.S., Blanco, G., Abre, P., Portillo, N.S., Siccardi, A., 2016. Provenance and paleogeography of the Devonian Durazno Group, southern Paraná Basin in Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences* 66, 248-267. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2016.01.002>.
- Vargas, M.R., Silveira, A.S., Bressane, A., D'Avila, R.S.F., Faccion, J.E., Paim, P.S.G., 2020. The Devonian of the Paraná Basin, Brazil: Sequence stratigraphy, paleogeography, and SW Gondwana interregional correlations. *Sedimentary Geology* 408, 105768. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2020.105768>.
- Warner, G.F., 1971. On the ecology of a dense bed of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 51, 267-282. <https://doi.org/10.1017/S0025315400031775>.
- Warner, G., 1982. Food and feeding mechanisms: Ophiuroidea, em: Jangoux, M., Lawrence, J.M. (Eds.), *Nutrition of Echinoderms*. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam, pp. 161-181.
- Webster, S.K., 1975. Oxygen consumption in echinoderms from several geographical locations, with particular reference to the Echinoidea. *Biological Bulletin* 148, 157-164. <https://doi.org/10.2307/1540656>.
- Webster, G.D., Hafley, D.J., Blake, D.B., Glass, A., 1999. Crinoids and stelleroids (Echinodermata) from the Broken Rib Member, Dyer Formation (Late Devonian, Famennian) of the White River Plateau, Colorado. *Journal of Paleontology* 73, 461-486.
- Wilkie, I.C., 1978. Arm autotomy in brittlestars (Echinodermata: Ophiuroidea). *Journal of Zoology* 186, 311-330. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1978.tb03920.x>.
- Zabini, C., Bosetti, E.P., Holz, M., 2010. Taphonomy and taphofacies analysis of lingulid brachiopods from Devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 44-56. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.025>.
- Zavala, C., Arcuri, M., 2016. Intrabasinal and extrabasinal turbidites: origin and distinctive characteristics. *Sedimentary Geology* 337, 36-54. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2016.03.008>.
- Zavala, C., Arcuri, M., Valiente, L.B., 2012. The importance of plant remains as diagnostic criteria for the recognition of ancient hyperpycnites. *Revue de Paléobiologie* 11, 457-469.
- Zavala, C., 2020. Hyperpycnal (over density) flows and deposits. *Journal of Palaeogeography*

9, 17. <https://doi.org/10.1186/s42501-020-00065-x>.

Zhang, F., Wang, H., Ye, Y., Deng, Y., Lyu, Y., Wang, X., Yu, Z., Lyu, D., Lu, Y., Zhou, C., Bi, L., Deng, S., Zhang, S., Canfield, D.E., 2021. The environmental context of carbonaceous compressions and implications for organism preservation 1.40 Ga and 0.63 Ga. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 573, 110449. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110449>.

ANEXO I
LISTA DE AMOSTRAS ESTUDADAS

Código	Coleção	Afloramento	Intervalo	Grau	Ofiuroides
74 I	MUGEO (IG-SP)	Rio Caniú	-	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
112 I	MUGEO (IG-SP)	Rio Caniú	RI?	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-02	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-04	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-05	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti?	RII?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-06	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A2?	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-08	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix</i> sp.
APg-09	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A3?	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-11	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-12	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-13	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti?	RII?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-15	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-16	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	AI?	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-17	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	AIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-19	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	AIII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-20	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3?	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-21	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-22	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A1?	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-23	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A1?	<i>Marginix notatus</i>
APg-26	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A1?	<i>Marginix notatus</i>
APg-28	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-29	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-30	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-32	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-33	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RI?	A1	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-36	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-37	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-38	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	AIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-39	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-40	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-41	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-42	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-43	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-44	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-45	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-46	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-47	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti?	JIII?	B1	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-48	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-49	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-52	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-53	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-54	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	AI?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-58	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-59	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A3?	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-60	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-62	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3?	<i>Marginix</i> sp.
APg-61	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3?	<i>Marginix</i> sp.
APg-63	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3?	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-64	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>

Código	Coleção	Afloramento	Intervalo	Grau	Ofiuroides
APg-65	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-66	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti?	JII?	B1	-
APg-67	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	AIII?	A3	<i>Marginix</i> sp.
APg-68	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-69	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-70	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-71	MUGEPALEO (UNG)	-	-	B1	-
APg-72	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	AIII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-73	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-74	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-75	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix</i> sp.
APg-76	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-77	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-78	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-79	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	AIII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-80	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-81	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-82	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	AI?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-83	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-84	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-85	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	AIII?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-86	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	AI?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-87	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-89	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-91	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti?	JII?	B1	-
APg-93	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-96	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-97	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	RI?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-98	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-99	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A3?	<i>Marginix</i> sp.
APg-100	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-101	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3?	<i>Marginix</i> sp.
APg-102	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII?	B1	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-103	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII?	B1	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-104	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JIII	B1	-
APg-106	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-107	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A3	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-112	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-113	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-114	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII	B1	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-115	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII	B1	<i>Encrinaster</i> sp.
APg-117	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-118	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-119	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-120	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII?	B1?	-
APg-121	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-122	MUGEPALEO (UNG)	-	-	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-123	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
APg-124	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>

Código	Coleção	Afloramento	Intervalo	Grau	Ofiuroides
APg-125	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-126	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-127	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-128	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-129	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-130	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-131	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-132	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-133	MUGEPALEO (UNG)	Ferrovia Jaguaraiáiva-Arapoti	JII?	B1?	<i>Encrinaster sp.</i>
APg-134	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-135	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
APg-137	MUGEPALEO (UNG)	Aeroporto Sant'Ana?	-	B1	<i>Marginix sp.</i>
APg-141	MUGEPALEO (UNG)	Rio Caniú?	RIII?	A1?	<i>Marginix notatus</i>
CP/E-2085	CENPALEO (UNC)	Rio Caniú	RIII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
CP.I 5228	CENPALEO (UNC)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
CP.I 6130	CENPALEO (UNC)	Rio Caniú	RI	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
CP.I 6430	CENPALEO (UNC)	Rio Caniú	RI	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
CP.I 6434	CENPALEO (UNC)	Rio Caniú	RI	B2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0344 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	AIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0350 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	AIII	B1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0520 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0587 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0588 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
UFPR 0589 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguaraiáiva-Arapoti	JIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0590 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0591 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0592 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A3?	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0593 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0594 PI	LABPALEO (UFPR)	-	-	-	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0595 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0596 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0597 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguaraiáiva-Arapoti	JIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0598 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0599 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú?	RIII?	A1?	<i>Marginix notatus</i>
UFPR 0600 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0601 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A1	<i>Marginix notatus</i>
UFPR 0602 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	AIII	A3	<i>Marginix notatus</i>
UFPR 0603 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguaraiáiva-Arapoti?	JII?	A1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0604 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0605 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	B2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0606 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana?	AI?	A2?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0607 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguaraiáiva-Arapoti?	JII?	A1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0608 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana?	AIII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0609 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguaraiáiva-Arapoti	AIII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0610 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A1	<i>Marginix notatus</i>
UFPR 0611 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0612 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0613 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguaraiáiva-Arapoti	JII	B1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0614 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>

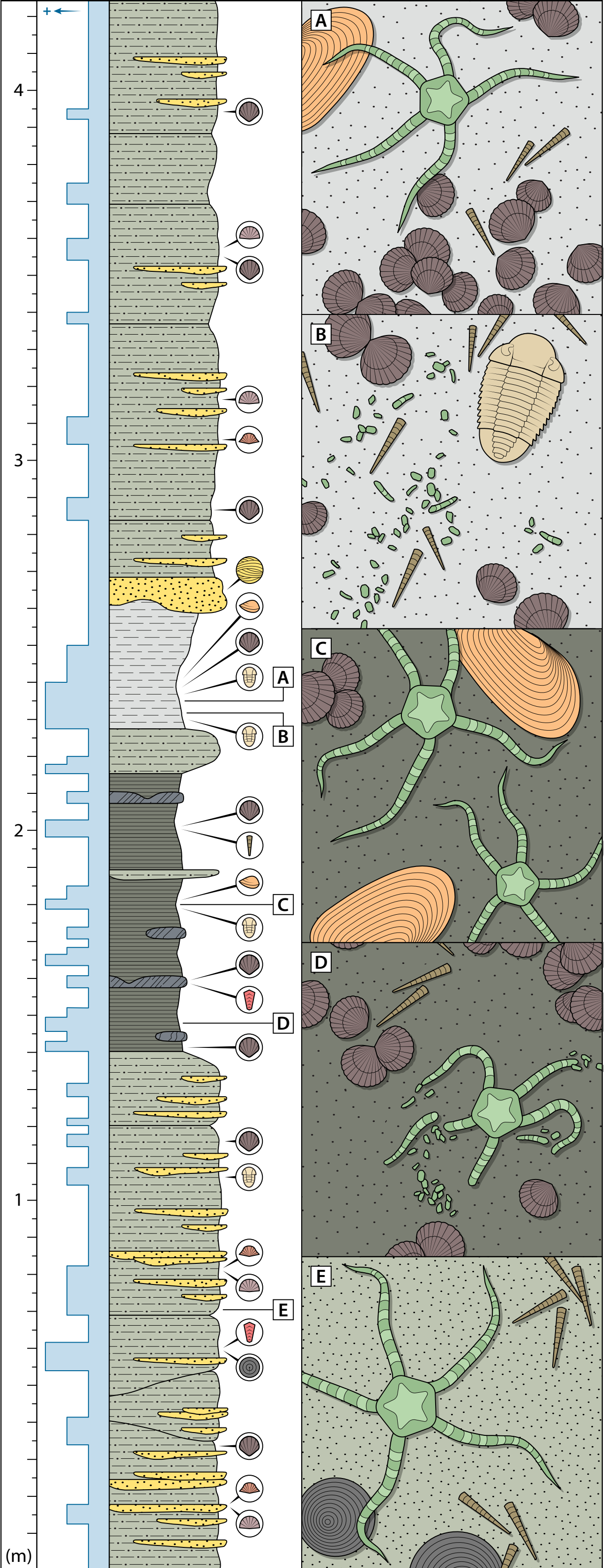
Código	Coleção	Afloramento	Intervalo	Grau	Ofiuroides
UFPR 0615 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0616 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0617 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0618 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0619 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0620 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0621 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0622 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0623 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0624 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0625 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0626 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0627 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0628 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0629 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0630 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0631 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0632 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0633 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A3	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0644 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0645 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0646 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0647 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0648 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0649 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0650PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0651 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú?	RIII?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0652 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI?	A2?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0933 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0934 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0935 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII?	B1	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0936 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII?	B1	-
UFPR 0937 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII	B1?	-
UFPR 0938 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	B1	-
UFPR 0939 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A1?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0940 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0941 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0942 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII	B1?	-
UFPR 0943 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII	B1	-
UFPR 0944 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0945 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII	B1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0946 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0947 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII?	B1?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0948 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI?	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0949 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A1	<i>Marginix notatus</i>
UFPR 0950 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII?	B1	-
UFPR 0951 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0952 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0953 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti?	JII?	B1	-

Código	Coleção	Afloramento	Intervalo	Grau	Ofiuroides
UFPR 0954 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JI?	B1	-
UFPR 0955 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0956 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti?	JIII?	B1	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0957 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti?	JIII?	B1	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0958 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JIII?	A3?	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0959 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	-	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0960 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0961 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A3?	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0962 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A3?	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0963 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	B1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0964 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0965 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú?	RIII?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0966 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú?	RIII?	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0967 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A1	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0968 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2?	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0969 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0970 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A3	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0971 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JI?	-	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0972 PI	LABPALEO (UFPR)	Aeroporto Sant'Ana	AI	A3?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0973 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RIII	A1?	<i>Encrinaster sp.</i>
UFPR 0974 PI	LABPALEO (UFPR)	Rio Caniú	RI	A2?	<i>Encrinaster pontis</i>
UFPR 0993 PI	LABPALEO (UFPR)	Ferrovia Jaguariaíva-Arapoti	JII	B1	-

ANEXO II
COLUNA ESTRATIGRÁFICA DO DEPÓSITO
DA FERROVIA JAGUARIAÍVA-ARAPOTI (KM 3.95)

(**A-E**) Esboços tafonômicos idealizados dos fósseis de ofiuroides. (**A**) Espécimes de *Encrinaster pontis*, normalmente com braços flexionados, dispersos sobre ou logo acima de pavimentos de conchas. (**B**) Pequenos aglomerados de ossículos de ofiuroides dissociados ao longo do sedimento. (**C**) Raros esqueletos articulados de *E. pontis*, às vezes próximos de restos de conchas. (**D**) Espécimes desarticulados de *E. pontis* a pequenos aglomerados de ossículos ofiuroides dissociados, frequentemente associados a pavimentos de rinconelídeos. (**E**) Esqueletos intactos de *E. pontis* ocasionalmente dispersos próximo ou logo acima de grandes valvas de discinídeos. Intervalos litológicos: JI, 0 a 1.4 m; JII, 1.4 a 2.3 m; JIII, 2.3 a 2.6 m; JIV, 2.6 a 4.2 m. Para legenda gráfica, consulte o Anexo III.

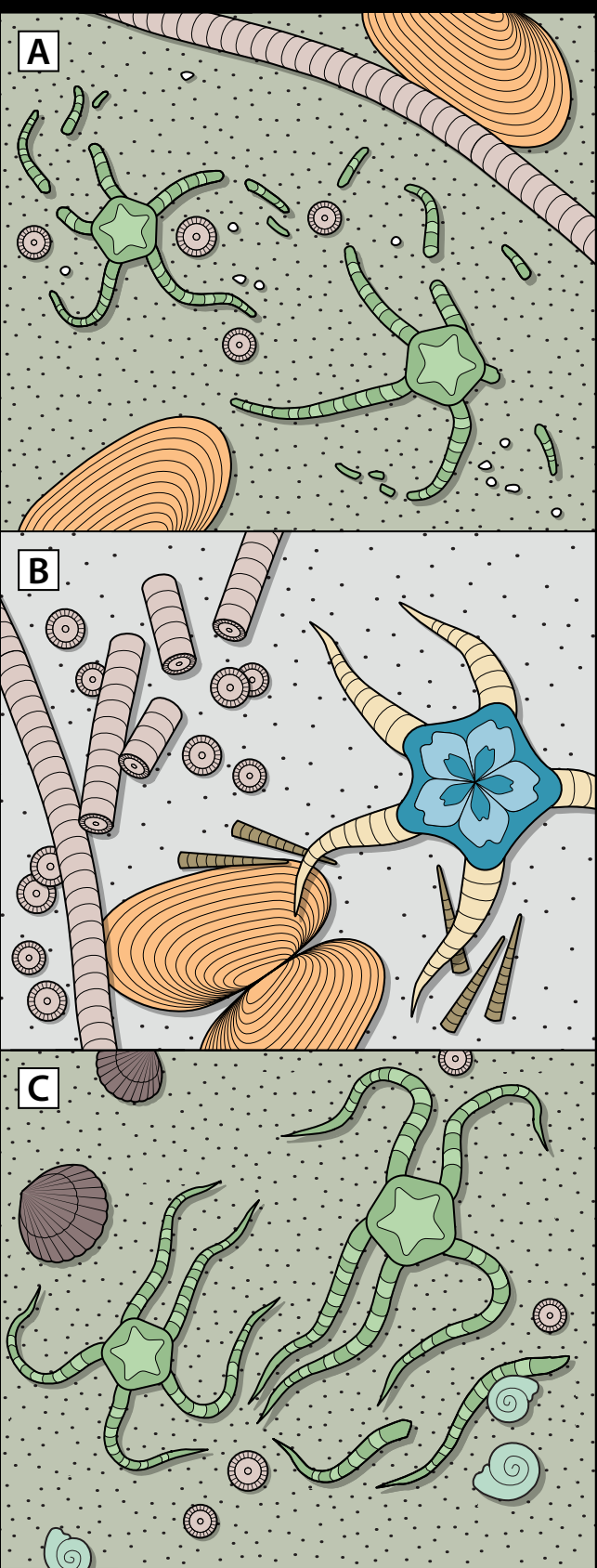
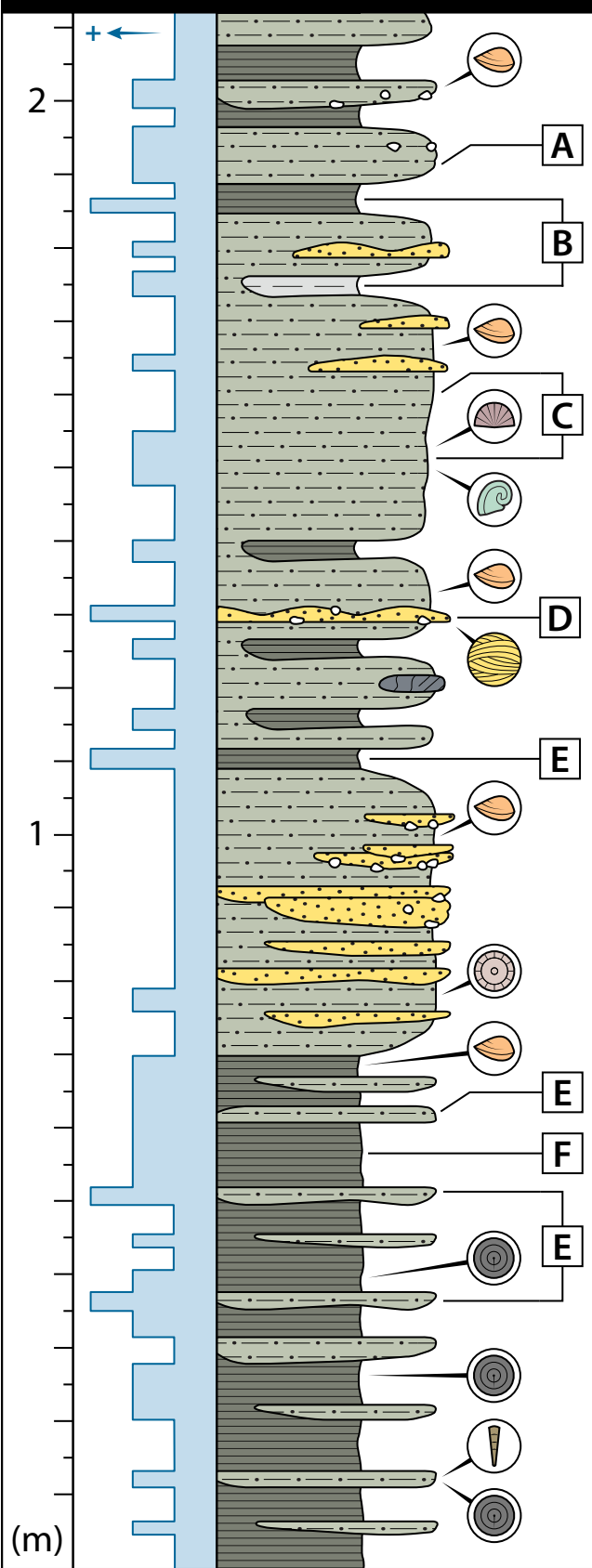
Depósito da Ferrovia Jaguaraiáva-Arapoti



ANEXO III
COLUNA ESTRATIGRÁFICA
DO DEPÓSITO DO RIO CANIÚ

(A-F) Esboços tafonômicos idealizados dos fósseis de ofiuroides. (A) Espécimes dispersos de *Encrinaster pontis*, com pontas dos braços desarticuladas, ao longo de pavimentos ricos em restos de bivalves e crinoides; note também a frequente incidência de grânulos. (B) Ofiuroides articulados, sobretudo *Marginix notatus*, dispersos em pavimentos ricos em restos esqueléticos de bivalves, crinoides e tentaculídeos. (C) Espécimes completos a incompletos de *E. pontis* com braços geralmente flexionados; gastrópodes, rinconelídeos e colunais de crinoides localmente associados. (D) Esqueletos articulados de *E. pontis* esporadicamente dispersos sobre pavimentos de conchas dominados por restos de bivalves e tentaculídeos. (E) Agrupamentos multi-etários de espécimes articulados de *E. pontis*. (F) Desarticulação intensa, embora tipicamente seletiva, de alguns segmentos de braço, geralmente em *E. pontis*. Intervalos litológicos: RI, 0 a 0.7 m; RII, 0.7 a 1.1 m; RIII, 1.1 a 2.1 m.

Depósito do Rio Caniú



Litotipo predominante:

- Folhelhos
- Argilitos
- Siltitos
- Arenitos

Estruturas sedimentares:

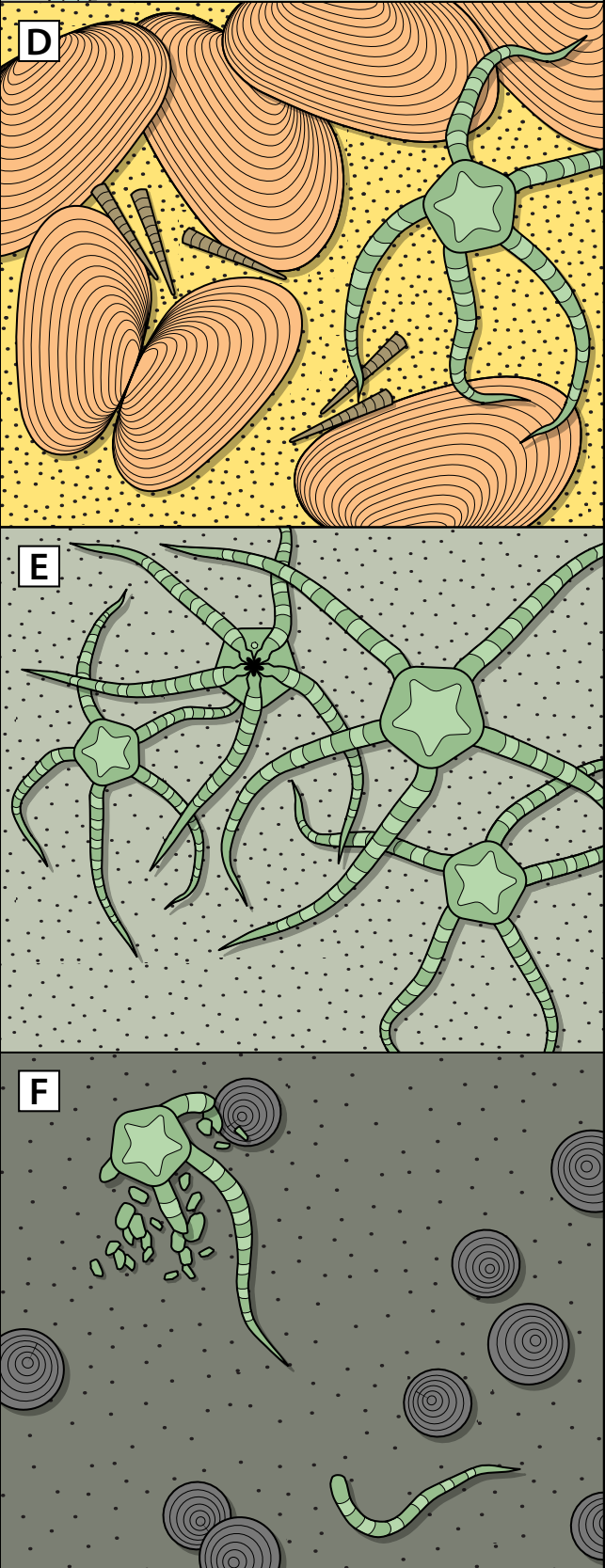
- Nódulos piritosos
- Seixos e grânulos
- Estratificação cruzada hummocky

Principais grupos fósseis:

- Bivalves
- Trilobitas
- Crinoides
- Discinídeos
- Gastrópodes
- Productídeos
- Conulariídeos
- Rinconelídeos
- Esperiferídeos
- Tentaculídeos
- Lingulídeos infaunais

Abundância relativa de fósseis:

- Alta
- Moderada
- Baixa



ANEXO IV
COLUNA ESTRATIGRÁFICA DO
DEPÓSITO DO AEROPORTO SANT'ANA

(**A-E**) Esboços tafonômicos idealizados de fósseis de ofiuroides. (**A**) Esqueletos articulados de *Marginix notatus*, geralmente próximos de bivalves, lingulídeos e tentaculítídeos. (**B**) Aglomerados intactos de *Encrinaster pontis*, às vezes próximos de pequenas valvas de discinídeos. (**C**) Espécimes articulados de *E. pontis* ocasionalmente dispersos entre pavimentos esqueléticos de restos de bivalves, productídeos, espiriferídeos ou tentaculítídeos. (**D**) Espécimes completos a incompletos de *E. pontis*, localmente associados a bivalves e/ou rinconelídeos. (**E**) Esqueletos intactos de ofiuroides, especialmente *M. notatus*, dispersos sobre pavimentos ricos em restos de lingulídeos. Intervalos litológicos: AI, 0 a 1.6 m; AII, 1.6 a 2.0 m; AIII, 2.0 a 3.9 m; AIV, 3.9 a 4.2 m. Para legenda gráfica, consulte o Anexo III.

Depósito do Aeroporto Sant'Ana

