Rev. bras. paleontol. 16(1):97-114, Janeiro/Abril 2013
© 2013 by the Sociedade Brasileira de Paleontologia
doi:10.4072/rbp.2013.1.08

TAFONOMIA DOS PYGOCEPHALOMORPHA (CRUSTACEA, PERACARIDA, MALACOSTRACA), PERMIANO, BACIA DO PARANÁ, BRASIL, E SEU SIGNIFICADO PALEOAMBIENTAL

SUZANA APARECIDA MATOS
Programa de Pós-Graduação em Geoquímica e Geoctectônica, IGc/USP, Cx.P. 11.348, 05508-080, São Paulo, SP, Brasil. *sumatos.s@gmail.com*

FLAVIO AUGUSTO PRETTO
Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, UFRGS, Campus do Vale, Cx.P. 15062, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil. *flavio_pretto@yahoo.com.br*

MARCELLO GUIMARÃES SIMÕES
Departamento Zoologia, IB/UNESP, Rubião Júnior s/n, Cx.P. 510, 18618-970, Botucatu, SP, Brasil. *profmgsimoes@gmail.com*

ABSTRACT – TAPHONOMY OF THE PYGOCEPHALOMORPHA (CRUSTACEA, PERACARIDA, MALACOSTRACA), PERMIAN, PARANÁ BASIN, BRAZIL, AND ITS PALEOENVIRONMENTAL MEANING. Crustaceans (Pygocephalomorpha, Peracarida) are the main fossil invertebrates recorded in the Early Permian Assistência Formation, Irati Subgroup, State of São Paulo, Paraná Basin. For this study, samples taken from the base of the Ipeúna Member, Bairrinho Bed, State of São Paulo, were analyzed and complemented by fossils from the Irati Formation, State of Rio Grande do Sul. The taphonomic spectrum of the pygocephalomorphs includes three main preservational modes: Type 1. Complete pygocephalomorphs (with outstretched or flexed abdomen), which are associated to cream-colored mudstones and more commonly to black shales. In rare cases, molds of soft parts are preserved. They suffered rapid burial (hours to days) by mud blankets associated to storm events in anoxic bottoms, below storm wave base with minimum bottom disruption, followed by low rates of background sedimentation; Type 2. Partly articulated (carapace and abdomen, with or without caudal fan and without appendages) pygocephalomorphs, with extended or flexed abdomen, which are present in cream-colored pelites, associated with hummocky cross-stratifications, intercalated with black shales. These may represent individuals or remains lying in the sediment-water interface preserved by rapid burial associated to episodic sedimentation events; Type 3. Disarticulated pygocephalomorphs, with isolated carapaces, abdomen, or abdominal segments. This is the predominant preservational mode in our samples. The skeletal remains can be found isolated or in dense, bioclast-supported concentrations (micro-coquines), representing proximal to distal tempestites. Finally, the extreme preservational quality seen in crustaceans of the Type 1 recorded in black shales, occasionally with molds of soft parts, indicates that the host rocks may represent *Konservat-Lagerstätten* deposits, as already suggested to coeval occurrences of the Irati Formation in Uruguay.

Keywords: taphonomy, Pygocephalomorpha, Permian, Crustacea, *Konservat-Lagerstätten*.

RESUMO – Crustáceos (Pygocephalomorpha, Peracarida) são os principais fósseis de invertebrados registrados na Formação Assistência, Subgrupo Irati, Eopermiano, da bacia do Paraná. Para o presente estudo foram analisadas amostras provenientes da base do Membro Ipeúna, Camada Bairrinho, Estado de São Paulo, complementadas por fósseis da Formação Irati, Estado do Rio Grande do Sul. O espectro de preservação dos pigocefalomorfos inclui três modos de ocorrência: Tipo 1. Pigocefalomorfo completo com corpo estendido = *complete outstreched bodies*) ou flexionado, às vezes com moldes de partes moles em folhelhos negros e lamitos creme. Devem ter sido soterrados rapidamente (horas a dias) em fundos anóxicos, provavelmente abaixo do nível de base de ondas de tempestades, pela decantação de finos, com mínimo distúrbio de fundo, seguido de baixíssimas taxas de sedimentação; Tipo 2. Pigocefalomorfo parcialmente articulado (carapaça e abdômen articulados, com/sem leque caudal), abdômen estendido ou flexionado, em pelitos creme, associados a estratificações cruzadas do tipo *hummocky*, intercalados com folhelhos negros. Esses devem representar indivíduos expostos à interface água/sedimento, mas ainda soterrados rapidamente por finos associados a eventos episódicos de sedimentação; Tipo 3. Pigocefalomorfo desarticulado, (carapaças e abdomens isolados ou segmentos do abdômen), representando mudas ou restos de indivíduos mortos já em decomposição no substrato, com exposição na interface água/sedimento. Esses restos formam concentrações densas (bioclasto-suportadas) associadas a depósitos de tempestito (proximal a distal). Finalmente, a alta qualidade de preservação dos restos completos (Tipo 1), às vezes com moldes de partes moles preservadas, em folhelhos negros, indica que os depósitos que os contêm podem ser designados como do tipo *Konservat-Lagerstätten*, conforme já sugerido para ocorrências coevas da Formação Irati no Uruguai.

Palavras-chave: tafonomia, Pygocephalomorpha, Permiano, Crustacea, Konservat-Lagerstätten.

INTRODUÇÃO

A despeito do vasto e bem estudado documentário fossilífero dos trilobites (Speyer & Brett, 1985, 1986; Westrop, 1986, 1992; Speyer, 1987, 1991; Mikulic, 1990; Westrop *et al*., 1993; Westrop & Rudkin, 1999; Brett *et al*., 2012), o registro fóssil dos artrópodes, em geral, e dos crustáceos, em particular, é incompleto e enviesado (Plotnick & McCarroll, 1989). Este fato está relacionado à rápida decomposição da cutícula (Allison, 1986; Plotnick, 1986, 1990; Poulicek *et al*., 1988; Plotnick & McCarroll, 1989; Martin, 1999; Stempien, 2005). Segundo Allison (1988), mesmo sob condições anóxicas e na ausência de distúrbios físicos de fundo, artrópodes com carapaça levemente biomineralizada, jazendo na interface água/sedimento, sofrerão decomposição e destruição completa dentro de 25 semanas. Considerando os comentários acima, as ocorrências de crustáceos Pygocephalomorpha Beurlen, 1930, Malacostraca, Peracarida (Schram, 1974; Martin & Davis, 2001) do intervalo Irati, da bacia do Paraná são notáveis, em decorrência da (i) qualidade de preservação de algumas formas e (ii) abundância de restos que geraram acúmulos densos, bioclasto-suportados, à moda de micro-coquinas (Silva, 2011).

Uma das questões mais interessantes do material estudado se refere à ocorrência de restos de pigocefalomorfos formando acúmulos densos de carapaças (veja também Silva *et al*., 2010, 2011; Silva, 2010, 2011), com variável qualidade de preservação. Nos artrópodes, em especial nos trilobites e crustáceos o exoesqueleto é uma estrutura biomineralizada (Dalingwater & Mutvei, 1990), formada por uma matriz orgânica, contendo o polímero quitina, em associação com minerais inorgânicos, mais comumente o carbonato de cálcio (calcita e carbonato de cálcio amorfo=ACC), arranjados em distintas camadas (Boßelmann *et al.*, 2007; Kunkel *et al*., 2012). Embora o grau de biomineralização seja variável entre os distintos grupos de crustáceos, a composição confere à cutícula um desempenho ótimo, quanto à resistência mecânica e a flexibilidade (Boßelmann *et al.*, 2007; Kunkel *et al*., 2012). Ainda que a exata composição das carapaças dos crustáceos pigocefalomorfos não seja conhecida, os dados aqui apresentados e discutidos mais adiante sugerem a provável presença de uma carapaça levemente biomineralizada. Neste contexto, a preservação excepcional observada em alguns casos evoca processos particulares de fossilização (Piñeiro *et al*., 2012a, b). Sendo assim, o presente estudo foca na tafonomia dos Pygocephalomorpha do Permiano da bacia do Paraná, incluindo restos pertencentes aos gêneros *Paulocaris* Clarke, 1920, *Liocaris* Beurlen, 1931 e *Pygaspis* Beurlen, 1934, bem como formas indeterminadas. Para tal foram analisadas diversas ocorrências fósseis de Pygocephalomorpha na Formação Assistência, Permiano, Estado de São Paulo e na Formação Irati, Estado do Rio Grande do Sul, a fim de documentar os distintos modos de preservação e correlacioná-los com as condições paleoambientais geradoras dos depósitos fossilíferos.

Os crustáceos Pygocephalomorpha Beurlen, 1930

Os Pygocephalomorpha são crustáceos extintos, relacionados aos Mysida e Lophogastrida (Brooks, 1962; Schram, 1981; Taylor *et al*., 1998), que foram comuns nos ambientes parálicos do Carbonífero e Permiano (Schram, 1981). São registrados nas Américas do Norte e do Sul, Rússia, Europa, África e China (Taylor *et al*., 2001). O número de famílias que compõem a ordem e a validade de alguns gêneros da bacia do Paraná são ainda motivo de discussão na literatura (vide discussão em Piñeiro *et al*., 2012a).

Na sucessão paleozoica da bacia do Paraná, o primeiro pigocefalomorfo a ser descrito foi o notocarídio *Paulocaris*. Posteriormente, Beurlen (1931, 1934) propôs os gêneros *Liocaris* e *Pygaspis*, os quais, mais tarde, foram sinonimizados em favor de *Paulocaris* (Brooks, 1962; Mezzalira, 1971). Pinto (1971), entretanto, opina pela manutenção dos três gêneros, por apresentarem características morfológicas distintas, mas considera que *Pygaspis* pode ser sinônimo de *Notocaris* Broom, 1931, registrado na Formação Whitehill, bacia do Karoo, África do Sul. Conforme observado por Taylor *et al*. (1998) e Piñeiro *et al*. (2012a), essas diferentes opiniões decorrem, em grande parte, dos problemas de preservação dos pigocefalomorfos. Isso porque a taxonomia do grupo está fundamentada em número reduzido de exemplares, na maioria dos casos incompletos (Taylor *et al*., 1998; Piñeiro *et al*., 2012a). Em especial, *Liocaris* não foi ainda encontrado completo e seu registro é composto, predominantemente, por carapaças isoladas, com raros conjuntos de somitos abdominais e fragmentos muito pequenos de partes indistinguíveis do exoesqueleto.

Segundo os dados disponíveis de momento, no Estado de São Paulo, *Paulocaris* é encontrado nos ritmitos delgados, nas porções superiores do Membro Ipeúna (*sensu* Hachiro *et al*., 1993), Formação Assistência, e em rochas de composição carbonática ou folhelhos. Por sua vez, *Liocaris* está restrito ao banco de calcário dolomítico da base do Membro Ipeúna (Camada Bairrinho), Formação Assistência (*sensu* Hachiro *et al*., 1993). Finalmente, *Pygaspis* é encontrado nos folhelhos (Mezzalira, 1954, 1971, 1980) da parte superior do Membro Morro do Alto (senso Hachiro *et al*., 1993), Formação Assistência.

Em decorrência do escopo e objetivos deste artigo, os crustáceos estudados foram tratados coletivamente como pigocefalomorfos. Em outras palavras, os espécimes investigados não foram identificados ao nível de gênero ou espécie, com exceção dos casos em que a identificação taxonômica pudesse trazer informações estratigráficas relevantes para as discussões apresentadas.

MATERIAL E MÉTODOS

Geologia da área de estudo e procedência das amostras

O material estudado (Tabelas 1, 2) provém da Formação Assistência, Subgrupo Irati (*sensu* Hachiro *et al*., 1993), no Estado de São Paulo e da Formação Irati, Estado do Rio Grande do Sul, situadas na base do Grupo Passa Dois e inseridas na Supersequência Gondwana I, da bacia do Paraná, Brasil

Tabela 1. Lista das principais amostras estudadas e os respectivos códigos e números das coleções científicas examinadas.

Table 1. List of studied samples and the main repositories, including the codes and numbers of scientific collections examined.

Número de Coleção	Localidade	Número de Coleção	Localidade
H_2.53 (Amostras 1, 2 e 3)	Rio Claro-SP, Partecal Partezani	CP3/2	Limeira-SP, Calcário Cruzeiro
MP 7219 UFRGS A e B	São Gabriel-RS, Passo do São Borja	CP3/5	Tietê-SP, Calcário Togran
UFRGS-PV-0447-P	São Gabriel-RS, Passo do São Borja	CP3/7	Cesário Lange-SP, Rocha Fértil
DZP 18808 e 18809	São Gabriel-RS, Passo do São Borja	CP3/8	Saltinho-SP, Calcário Diamante
LT-DZP 534 e 535	Limeira-SP, Calcário Cruzeiro	CP3/9	Saltinho-SP, Amaral Machado
LT-DZP 536 a 560	Saltinho-SP, Amaral Machado	CP3/10 e 11	Angatuba-SP, Cinco Estrelas
LT-DZP 561 a 562	São Gabriel-RS, Passo do São Borja	CP2/9	Angatuba-SP, Cinco Estrelas
MP 7202 a 7218 UFRGS	São Gabriel-RS, Passo do São Borja	CP2/6	Pereiras-SP, Calcário Cruzeiro
CP2/24	Cesário Lange-SP, Rocha Fértil	CP2/7	Tietê-SP, Calcário Togran

(Milani *et al*., 2007). Ambas as unidades fazem parte do Trato de Sistemas Transgressivo (vide Holz *et al.*, 2010) relacionado ao maior ciclo transgressivo-regressivo ocorrido no final do Paleozoico, na bacia do Paraná (Zalán *et al.*, 1990), com importantes reflexos na história evolutiva das assembleias de invertebrados (Simões *et al.*, 1998). A Formação Assistência era considerada membro da Formação Irati (Artinskiano, Eopermiano, Santos *et al*., 2006; Rocha-Campos *et al*., 2006, 2011; Mori *et al.*, 2012), até Hachiro *et al*. (1993) elevarem os membros Taquaral e Assistência à categoria de formação, como parte do Subgrupo Irati. No Estado de São Paulo, a sequência adotada por Hachiro *et al*. (1993) é contínua e nítida. Assim sendo, esse esquema tem sido especialmente útil em campo, levando vários autores a adotarem a mesma decisão metodológica (*e.g*. Calça, 2008; Ricardi-Branco *et al*., 2008). Nessa porção da bacia do Paraná, a parte basal da Formação Assistência, Membro Morro do Alto (Figura 1), apresenta a Camada de Dobras Enterolíticas, composta por folhelhos e carbonatos altamente perturbados (Hachiro, 1991). Na parte superior do membro a Camada Laje Azul é formada por folhelhos síltico-argilosos a síltico-arenosos, com acamamento lenticular (Hachiro, 1991). Na porção superior da Formação Assistência, Membro Ipeúna, a Camada Bairrinho é constituída por banco carbonático com lâminas pelíticas muito finas, associadas a acúmulos densos de carapaças de crustáceos pigocefalomorfos (Hachiro, 1991; Ricardi-Branco *et al*., 2008). As demais subunidades, sobrepostas à Camada Bairrinho, são representadas por ritmitos de folhelhos e carbonatos que diferem entre si, principalmente, pela espessura e a geometria dos estratos (Hachiro, 1991) (Figura 1). A Camada de Ritmitos Superiores apresenta estratos mais espessos e com tendência a lenticularização de algumas camadas (Hachiro, 1991).

Conforme visto acima, os litótipos da Formação Assistência apresentam faciologia bastante complexa, tendo sido depositados em condições de mar restrito, representando um corpo d'água de acesso limitado ao oceano aberto (Pantalassa). Informalmente designado de "Lago-Mar de Iratí" (Petri & Fulfaro, 1983), "Mar de Iratí" (Milani *et al*., 1994) ou ainda "Mar de *Mesosaurus*" (Pickford, 1995), sua salinidade deveria ser variável geográfica e temporalmente (Hachiro, 1991; Araújo *et al*., 2001). Este "mar" se estendia até o Uruguai, onde há indícios de hipersalinidade (Piñeiro *et. al*., 2012a, b), bem como às bacias sedimentares de Huab, NW da Namíbia e Karoo, África do Sul (Stollhofen *et al*., 2000).

O caráter rítmico da sucessão (calcários/folhelhos) evidenciaria influências paleoclimáticas e astronômicas (ciclos Milankovitch), durante a deposição da Formação Assistência (Hachiro, 1991), como alternância entre climas secos e úmidos, juntamente com alterações no nível do mar (Holz *et al*., 2010). Ciclos eustáticos seriam os responsáveis pela caracterização de cada subunidade (Hachiro, 1996). A sedimentação dos folhelhos teria ocorrido sob condições de águas mais calmas e relativamente mais profundas (próximo do nível de base de ondas de tempestades, vide Holz *et al*., 2010), enquanto os carbonatos teriam sido depositados em águas relativamente mais rasas e/ou com menor aporte de siliciclásticos (vide Beurlen, 1954; Runnegar & Newell, 1971; Araujo *et al*., 2001; Holz *et al*., 2010). No Rio Grande do Sul, diferentemente de São Paulo, é possível observar duas camadas distintas de folhelhos pirobetuminosos, separadas por uma camada intermediária de folhelhos e calcários (Padula, 1968).

As amostras provenientes do Rio Grande do Sul foram coletadas em carbonatos e folhelhos da Formação Irati aflorantes às margens do rio Santa Maria (Figura 2), a sudeste da cidade de São Gabriel (vide Lavina *et al*., 1991). A sucessão inclui alternância monótona de folhelhos e siltitos pretos, betuminosos e não betuminosos, com intercalações de calcários creme (amarelo-palha, quando intemperizados) (Figura 3) (Lavina *et al*., 1991). Regionalmente, são designados como fácies Tiaraju (Lavina *et al*., 1991). A base do afloramento com cerca de 4 m de espessura é constituída por sucessão de siltitos e folhelhos pretos, betuminosos (Figura 3). Acima, ocorre um pacote tabular de calcirrudito e calcarenitos, com aproximadamente 1 m de espessura (Figura 3). O nível de calcirrudito apresenta cerca de 20 cm de espessura (Figura 3), sendo composto por clastos carbonáticos de até 10 cm de diâmetro, angulosos a subarredondados, com granodecrescência ascendente (vide Lavina *et al*., 1991). O contato basal com os folhelhos é erosivo. Superiormente o calcirrudito grada para um calcarenito fino, com cerca de 20 a 30 cm de espessura, exibindo laminação ondulada e estratificação cruzada *hummocky*, com até 8 m de comprimento de onda (Figura 3) e ângulos de truncamento muito baixos (Lavina *et al*., 1991). Em seguida, ocorrem 5 cm de calcarenito com laminações truncadas por ondas e a superfície da camada se encontra ondulada (marcas de ondas simétricas), com direção

Tabela 2. Lista das amostras examinadas no presente estudo, com indicação dos tipos de acumulações densas e as coleções onde estão depositadas (vide explicação no texto).

Table 2. List of samples employed in this study, including the type of dense accumulations (see explanations in the text) and the main repositories.

Número de Coleção	Cidade	Pedreira/Afloramento	Concentração
CP3/2	Limeira-SP	Calcário Cruzeiro	Tipo 3A
CP3/5	Tietê-SP	Calcário Togran	Tipo 3A
CP3/7	Cesário Lange-SP	Rocha Fértil	Tipo 3A
CP3/8	Saltinho-SP	Calcário Diamante	Tipo 3A e 3B
CP3/9	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A e 3B
CP3/10	Angatuba-SP	Cinco Estrelas	Tipo 3A e 3B
CP3/11	Angatuba-SP	Cinco Estrelas	Tipo 3A
CP2/9	Angatuba-SP	Cinco Estrelas	Tipo 3B
CP2/6	Pereiras-SP	Calcário Cruzeiro	Tipo 3A
CP2/7	Tietê-SP	Calcário Togran	Tipo 3A
CP2/24	Cesário Lange-SP	Rocha Fértil	Tipo 3A
H2.53 (Amostra1)	Rio Claro-SP	Partecal Partezani	Tipo 3D
H2.53 (Amostra2)	Rio Claro-SP	Partecal Partezani	Tipo 3D
H2.53 (Amostra3)	Rio Claro-SP	Partecal Partezani	Tipo 3D
LT-DZP 534	Limeira-SP	Calcário Cruzeiro	Tipo 3A
LT-DZP 535	Limeira-SP	Calcário Cruzeiro	Tipo 3A
LT-DZP 536	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 537	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 538	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 539	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 540	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 541	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 542	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 543	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 544	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 545	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 546	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 547	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 548	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 549	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 550	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 551	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 552	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 553	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 554	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 555	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3B
LT-DZP 556	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 557	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 558	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 559	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 560	Saltinho-SP	Amaral Machado	Tipo 3A
LT-DZP 561	São Gabriel-RS	Passo do São Borja	Tipo 3C
LT-DZP 562	São Gabriel-RS	Passo do São Borja	Tipo 3C
LT-DZP 563	São Gabriel-RS	Passo do São Borja	Tipo 3C

de calha para 340° (Lavina *et al*., 1991). Acima, ocorre nova camada de calcarenito fino, com laminação ondulada na porção basal, passando a estratificação cruzada *hummocky*. Conforme observado por Lavina *et al*. (1991), os calcarenitos contêm densas concentrações de restos de crustáceos.

Análise tafonômica

Pigocefalomorfos são organismos com esqueleto multi-elemento (Brett & Baird, 1986) e para a construção do modelo tafonômico proposto foi considerada a anatomia básica ilustrada na Figura 4. A porção anterior do corpo, denominada cefalotórax, é envolta pela carapaça, que é bem desenvolvida. A porção posterior é constituída pelo abdômen, estrutura com seis somitos e télson. Possuem dois pares de antenas, mandíbulas e dois pares de maxilas como apêndices cefálicos, e seus olhos são pedunculados. Os apêndices torácicos são compostos de seis pereópodes (apêndices locomotores), maxilípedes (apêndices modificados

GRUPO		FORMAÇÃO	MEMBRO	CAMADA	LITÓTIPOS (ESPESSURAS)	FÓSSEIS	
						Crustáceos	Mesossaurídeos
		FORMAÇÕES CORUMBATAÍ E SERRA ALTA					
GRUPO PASSA DOIS	SUBGRUPO IRATI	FORMAÇÃO ASSISTÊNCIA	MEMBRO IPEÚNA	RITMITOS SUPERIORES	FOLHELHO / CARBONATO (8 - 16 metros)	*Paulocaris*	*Mesosaurus Stereosternum Brazilosaurus*
				RITMITOS DELGADOS	FOLHELHO / CARBONATO (3 - 4 metros)	*Paulocaris*	*Mesosaurus Stereosternum Brazilosaurus*
				CAMADA BAIRRINHO	DOLOMITOS (2 - 8 metros)	*Liocaris*	*Stereosternum Brazilosaurus Mesosaurus*
			MEMBRO MORRO DO ALTO	CAMADA LAJE AZUL	LAMITO E FOLHELHO SÍLTICO-ARGILOSO (1 - 8 metros)	*Pygaspis*	
				RITMITOS INFERIORES	FOLHELHO / CARBONATO (6 - 10 metros)	*Pygaspis*	
				CAMADA DE BRECHAS EVAPORÍTICAS	BRECHAS COM ANIDRITA E SÍLEX (1 - 3 metros)		
				CAMADA DE FOLHELHOS BETUMINOSOS	FOLHELHO ARGILO-SILTOSO (1 - 2 metros)		
		FORMAÇÃO TAQUARAL			FOLHELHO SÍLTICO ARGILOSO (5 - 30 metros)	*Clarkecaris*	
		FORMAÇÕES TATUÍ, PALERMO E DOURADOS					

Figura 1. Subdivisão litoestratigráfica e zoneamento bioestratigrafico do Subgrupo Irati, para o Estado de São Paulo (modificado de Caires, 2005).

Figure 1. Lithostratigraphic subdivision and biostratigraphic zonation of the Irati Subgroup, State of São Paulo (modified of Caires, 2005).

para a alimentação) e quelípedes. Os apêndices abdominais são chamados pleópodes. Os urópodes, em conjunto com o télson, formam o leque caudal.

Para a descrição dos atributos ou assinaturas tafonômicas foi utilizada a nomenclatura sugerida por Kidwell *et al*. (1986), Brett & Baird (1986), Fursich & Oschman (1986, 1993) e Kidwell & Holland (1991). É importante destacar que, em decorrência dos objetivos deste estudo, tanto nos depósitos do Estado de São Paulo, como nos do Rio Grande do Sul, as coletas não foram aleatórias, isso é, foram intensificadas nos horizontes onde sabidamente os restos de crustáceos ocorrem de forma concentrada. Do mesmo modo, o material proveniente de coleções prévias pertencentes às coleções científicas examinadas (UFGRS, IGCE/UNESP, IG-UNICAMP), também foi coletado privilegiando tais tipos de ocorrência, provavelmente, pela abundância das carapaças. Em decorrência desta situação, a descrição e a nomenclatura utilizadas para determinação dos tipos de concentrações estudadas enfatizam mais os aspectos qualitativos. Adicionalmente, na maioria dos casos examinados, as amostras apresentam alto grau de cimentação, dificultando ou mesmo impossibilitando a remoção individual dos fósseis da matriz sedimentar, para contagem individual dos bioclastos.

As concentrações fossilíferas foram analisadas e descritas obedecendo, sempre que possível, os critérios recomendados por Kidwell & Holland (1991), incluindo: (i) feições sedimentológicas do depósito, como contato, geometria da concentração, grau de empacotamento e de seleção dos bioclastos, tipo de matriz e estruturas sedimentares associadas; e (ii) feições tafonômicas, como orientação dos bioclastos em planta e seção, grau de articulação das carapaças, fragmentação, abrasão, corrosão e bioerosão ou incrustação. A questão da biotrama merece comentários adicionais, pois é feição diagnóstica para entendimento dos processos finais de deposição. Na maioria das amostras o arranjo tridimensional e a porcentagem de bioclastos na rocha foram observados em seção, mais do que em planta. Por essa razão, para definição do grau de empacotamento dos bioclastos na matriz sedimentar, foi empregada a nomenclatura semi-quantitativa de Kidwell & Holland (1991), incluindo as categorias: (i) empacotamento denso, para biotramas ou biofábricas que são bioclasto-suportadas, onde os fósseis dão suporte mecânico à concentração, com os finos e o cimento ocorrendo nos interstícios entre bioclastos; (ii) empacotamento frouxo, para a biotrama matriz-suportada, mas com bioclastos grossos ocorrendo associados e próximos o suficiente para, se rotacionados na amostra, se tocarem entre si; e (iii) empacotamento disperso, condição onde os bioclastos estão "flutuando" na matriz sedimentar, não havendo contato entre eles. Neste caso, raramente, se rotacionados os bioclastos apresentarão contato físico entre si. Finalmente, a classificação genética empregada é a de Kidwell *et al*. (1986).

Os dados obtidos foram então combinados com os de literatura (Beurlen, 1953; Brooks, 1962; Mezzalira, 1971; Pinto, 1971; Pinto & Adami-Rodrigues, 1996; Taylor *et al*., 1998; Hotton *et al*., 2002; Piñeiro *et al*., 2012a, b), permitindo compreender melhor a tafonomia básica e o espectro das diferentes condições de preservação dos pigocefalomorfos. Os estados de preservação identificados foram comparados e/ou correlacionados aos conhecidos para a tafonomia dos trilobites (Speyer & Brett, 1985, 1986; Westrop, 1986, 1992; Speyer, 1987, 1991; Mikulic, 1990; Westrop *et al*., 1993; Westrop & Rudkin, 1999), possibilitando o estabelecimento de um modelo próprio de preservação para os pigocefalomorfos.

Por fim, análises de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) e mapeamento com sistema de análise EDS

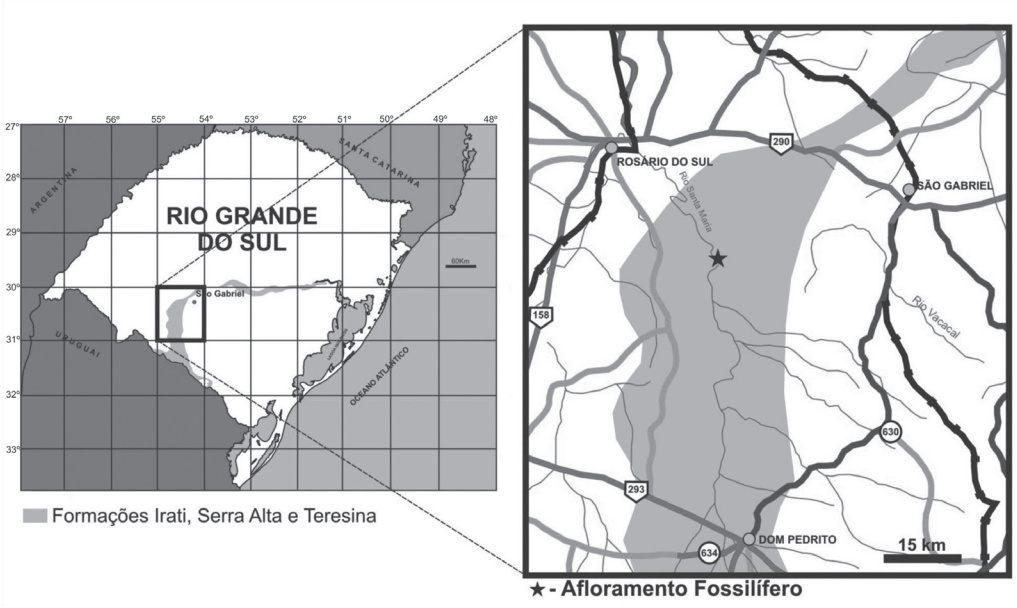


Figura 2. Mapa da faixa de afloramentos do Grupo Passa Dois no Estado do Rio Grande do Sul, com a localização do afloramento de Passo do São Borja, São Gabriel, RS. Fontes: mapa rodoviário do Rio Grande do Sul (DAER-RS, 2010) e mapa geológico da bacia do Paraná (Paulipetro, 1981).

Figure 2. Location map of outcrop belt of the Passa Dois Group in the State of Rio Grande do Sul, and the Passo do São Borja outcrop. Sources: Geological map of Paraná Basin (Paulipetro, 1981), and Rio Grande do Sul State highway map (DAER-RS, 2010).

(Espectroscopia de Energia Dispersiva) foram realizadas nos espécimes provenientes do afloramento de Passo do São Borja, RS, com a finalidade de detectar os componentes preservados e sua distribuição na carapaça.

Repositório

Para fins de curadoria, são os seguintes os repositórios do material estudado: **LT-DZP** ou **DZP**, coleção paleontológica do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"; **IBB/UNESP**, campus de Botucatu, SP; **CP**, Coleção do Laboratório de Paleontologia da Universidade Estadual de Campinas, **UNICAMP** (vide também Ricardi-Branco *et al*., 2008); **H_2 53**, coleção paleontológica do Instituto de Geociências e Ciências Exatas, **IGCE/UNESP**, campus de Rio Claro; **MP** ou **UFRGS-PV**, coleção do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, **IG/UFRGS** (Tabelas 1, 2).

RESULTADOS

Tafonomia básica

As principais fases de desarticulação do exoesqueleto de crustáceo pigocefalomorfo estão representadas na Figura 5. Com base no registro fóssil estudado, três condições tafonômicas de preservação foram observadas, as quais são descritas abaixo.

Tipo 1. *Pigocefalomorfo completo com abdômen estendido* (=*complete outstreched bodies*), *sensu* Speyer & Brett (1986)) *ou flexionado* (Figuras 6A,B).

Descrição. Os crustáceos que apresentam esse modo de preservação, quando preservados em calcários, se encontram em três dimensões e substituídos por sílica (Figura 6B). Alguns dos melhores exemplos desse tipo de ocorrência são observados nos lamitos creme, que recobrem as estratificações cruzadas do tipo *hummock*y no afloramento de Passo do São Borja, Rio Grande do Sul. Quando preservados em folhelhos (Figura 6A), os fósseis apresentam acentuado achatamento dorso-ventral, e, em raros casos, apresentam moldes das partes moles preservadas (Figura 6A). Alguns dos melhores exemplos desse tipo de ocorrência são observados nos folhelhos negros, acima do nível de tempestitos, do afloramento de Passo do São Borja, e de fósseis de *Pygaspis*, preservados exclusivamente em folhelhos, na parte superior do Membro Morro do Alto, Formação Assistência, São Paulo. Indivíduos completos, apresentando o Tipo 1 de preservação, podem ocorrer nas mesmas camadas que indivíduos desarticulados (Tipos 2 e 3), o que pode ser observado nos lamitos creme de Passo do São Borja. Porém, com base no material estudado, indivíduos completos sempre ocorrem isolados, nunca formando pavimentos ou qualquer tipo de acumulação com grau denso de empacotamento.

Interpretação. Crustáceos articulados completos (Tipo 1) (Figura 5) devem corresponder a indivíduos rapidamente soterrados (horas a dias), provavelmente vivos ou recém mortos e não devem representar mudas. Ocorrem preferencialmente em folhelhos que devem materializar intervalos de aumento nas taxas de decantação de finos, gerando coberturas suficientemente espessas para recobrir os restos recém-mortos (vide Paterson *et al*., 2007) e mínimo distúrbio de fundo. Ocorreriam nos paleoambientes de baixa energia, pontuados por aumento brusco nas taxas de sedimentação, em fundos anóxicos, provavelmente abaixo do nível de base de ondas de tempestades, seguido de parada ou baixíssimas taxas de

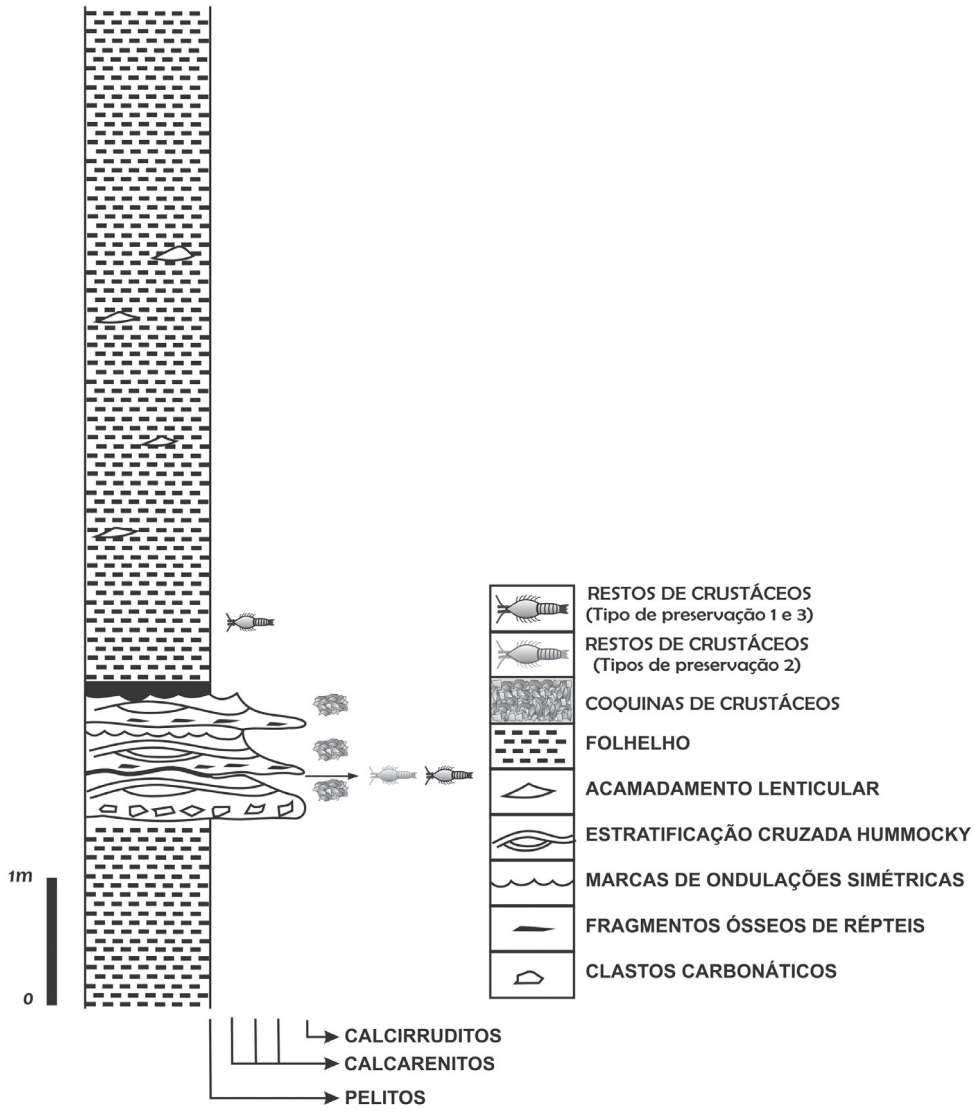


Figura 3. Seção colunar da Formação Irati, na localidade de Passo do São Borja, São Gabriel, Estado do Rio Grande do Sul (modificado de Lavina *et al*., 1991).

Figure 3. Columnar section of the Irati Formation at the Passo do São Borja locality, São Gabriel, State of Rio Grande do Sul (modified of Lavina *et al*., 1991).

sedimentação. A decantação de finos (*mud blanketing*, *sensu* Miller *et al*., 1988 ou *cascades of flocculated sediment from hypopycnal, detached flows*, *sensu* Brett *et al*., 2012) poderia resultar da ação de fluxos gerados por eventos de tempestades (ou outros agentes episódicos), nos ambientes mais distais. De fato, como comentado por Brett *et al*. (2012), com relação à tafonomia de trilobites "… *ironically, the best preservation of delicate remains required rapid burial, associated with mass mortality, and very low rates of background sedimentation following the event.*"

Crustáceos completos nos lamitos creme, associados às estratificações cruzadas do tipo *hummocky*, do afloramento de Passo do São Borja (Figura 3), com apêndices locomotores, antenas e olhos preservados (Figura 6B), indicam soterramento rápido e mínimo distúrbio de fundo (Brett & Baird, 1986; Speyer & Brett, 1986; Speyer, 1987, 1991). Em decorrência do rápido soterramento e da decomposição anaeróbica da matéria orgânica (vide Allison, 1988), a diagênese precoce deve ter sido a principal responsável pela preservação excepcional (vide também Brett *et al.*, 2012). Como os restos estão silicificados, a precipitação da sílica deve ter ocorrido simultaneamente à dissolução do carbonato de cálcio, possibilitando que detalhes morfológicos fossem preservados fielmente. Este processo ocorre geralmente associado à decomposição da matéria orgânica, principalmente quando os bioclastos são soterrados antes da decomposição dos componentes orgânicos. Neste caso, a matéria em decomposição no interior do substrato serve como ponto de nucleação para precipitação da sílica (Butts & Briggs, 2011). Concomitantemente, ocorre diminuição do pH, inicialmente maior que 9, ocasionando a dissolução do carbonato de cálcio (vide discussão em Butts & Briggs, 2011).

Pigocefalomorfos mostrando condição de preservação do Tipo 1 não são comuns. Além disso, a baixa densidade e abundância de indivíduos nos folhelhos negros e lamitos

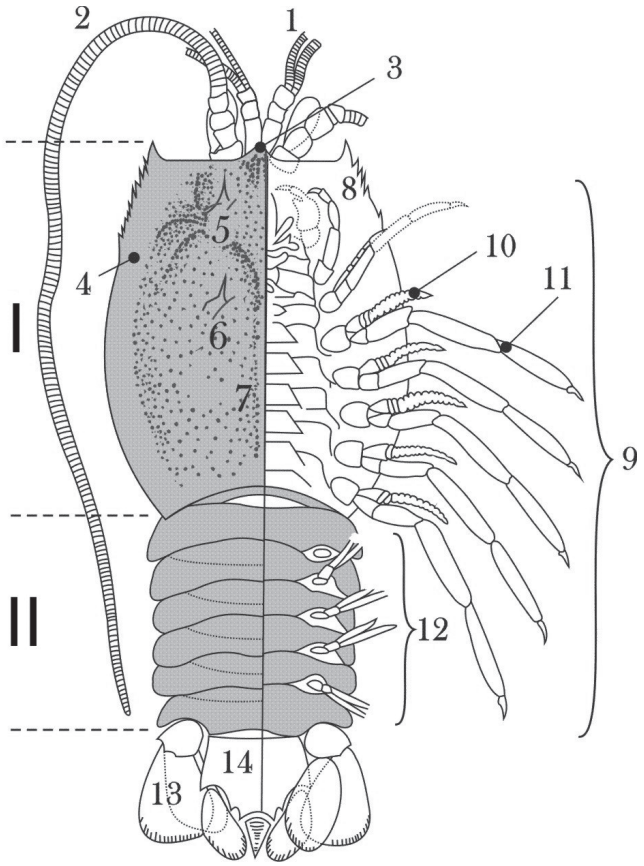


Figura 4. Reconstrução da anatomia de crustáceo pigocefalomorfo (Peracarida), com base em Adami-Rodrigues & Pinto (2000). **Abreviações: I**, cefalotórax; **II**, abdômen; **1**, antênulas; **2**, antenas; **3**, rostro; **4**, carapaça; **5**, espinho gástrico; **6**, espinho hepático; **7**, carena; **8**, maxilípede; **9**, pereópodes; **10**, endopodito; **11**, exopodito; **12**, pleópodes; **13**, urópode; **14**, télson. Em cinza, as partes anatômicas mais comumente encontradas na Formação Irati (carapaças predominam sobre somitos abdominais).

Figure 4. Anatomic reconstruction of a pygocephalomorphan crustacean (Peracarida), based on Adami-Rodrigues & Pinto (2000). **Abbreviations: I**, cephalothorax; **II**, abdomen; **1**, antennules; **2**, antennae; **3**, rostrum; **4**, carapace; **5**, gastric spine; **6**, hepatic spine; **7**, carina ; **8**, maxilliped; **9**, pereopods; **10**, endopod; **11**, exopod; **12**, pleopods; **13**, uropod; **14**, telson. Anatomical parts commonly preserved in the Irati Formation (carapaces predominate over abdominal somites) are represented in gray.

creme poderia estar relacionada a momentos caracterizados por condições estressantes no meio, já que a presença de raras formas articuladas, com moldes de partes moles preservadas (Figura 6A), indicaria condições ótimas de preservação. Este aspecto seria mais um argumento a favor da baixa abundância dos pigocefalomorfos em determinados intervalos estratigráficos ou da ausência de eventos de mortandade em massa que poderiam produzir grande volume (aporte) de carapaças. Aparentemente quando as condições de preservação são excepcionais, as do meio são desfavoráveis à proliferação dos pigocefalomorfos, pois seria de se esperar maior abundância de indivíduos, justamente nesses intervalos, o que não ocorre. Na Formação Mangrullo, Uruguai, são encontrados pigocefalomorfos com preservação semelhante ao padrão do Tipo 1 (Piñeiro *et al*., 2012a, b). Segundo esses autores, a preservação excepcional estaria relacionada à hipersalinidade, associada a outros fatores como a baixa oxigenação (vide também Mutel *et al*., 2008). A ausência de oxigênio e a alta salinidade levam à exclusão de decompositores e carniceiros, favorecendo assim a preservação (Parsons-Hubbard *et al*., 2008).

Tipo 2. *Pigocefalomorfo parcialmente articulado (carapaças articuladas a abdômens estendidos ou flexionados, com/sem leque caudal)* (Figuras 6C, 7E).
Descrição. Esse tipo de preservação é observado principalmente nos fósseis provenientes dos lamitos creme, associados às estratificações cruzadas do tipo *hummocky*, do afloramento de Passo do São Borja. Um possível exemplo de variação desse tipo inclui espécimes de *Paulocaris* ilustrados em Pinto & Adami-Rodrigues (1996) onde falta o leque caudal, mas há preservação das antenas, as quais estão parcialmente desarticuladas. Em alguns casos os apêndices locomotores podem estar ainda articulados, mas recobertos pela carapaça. Nesse caso, esse modo de preservação seria apenas uma variação do Tipo 1. Essa condição tafonômica não foi ainda observada em espécimes preservados em folhelhos.
Interpretação. Os pigocefalomorfos com padrão de preservação do Tipo 2 (Figura 5) devem representar indivíduos expostos por um curto intervalo de tempo à interface água/sedimento. Em estudos de tafonomia experimental, realizados principalmente com camarões, uma das primeiras conexões perdidas é entre o cefalotórax e abdômen (vide Silva, 2011). Assim sendo, a preservação de indivíduos com esse padrão implicaria ainda no soterramento relativamente rápido dos restos. Como os fósseis estão preservados nos lamitos creme, associados às estratificações cruzadas do tipo *hummocky,* eles devem representar bioclastos recém-incorporados ao sistema, decantados com a lama, pós-eventos de alta energia (vide Brett *et al.*, 2012, para exemplo semelhante com assembleias de trilobites). Corresponderiam a elementos autóctones a parautóctones no conceito de Kidwell *et al*. (1986).

Tipo 3. *Pigocefalomorfo desarticulado (apenas carapaças, abdomens ou segmentos do abdômen isolados)* (Figuras 6D, E).
Descrição. Esse tipo é marcado pela presença de restos isolados em folhelhos e lamitos **(**Figuras 6D, E) ou ainda formando acumulações densas, algumas vezes associadas a estruturas sedimentares, tais como as estratificações cruzadas do tipo *hummocky* (Figura 7G). Esse modo de preservação inclui restos isolados, desarticulados, especialmente da carapaça e do abdômen. Trata-se do modo predominante de preservação nos calcários estudados. Ocorre também em folhelhos (Figura 6E), incluindo carapaças isoladas completamente achatadas e deformadas. Este padrão é preferencialmente observado nos folhelhos negros, acima do nível de tempestito (Figura 3), do afloramento de Passo do São Borja.
Interpretação. O Tipo 3 de preservação é o predominante nas amostras estudadas. Pode ser representado por mudas e restos de indivíduos mortos, em decomposição no substrato, às vezes com algum grau de exposição na interface água/sedimento, antes do soterramento final. Infelizmente, a distinção entre mudas e restos de crustáceos mortos é reconhecidamente

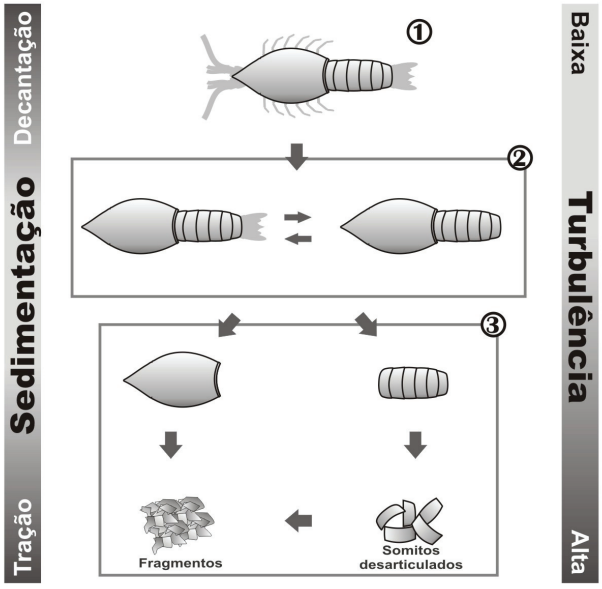


Figura 5. Modelo tafonômico conceitual para os crustáceos Pygocephalomorpha, segundo o espectro de condições tafonômicas observadas no registro das formações Assistência e Irati, na borda leste da bacia do Paraná. Os modos de preservação são referidos como 1 a 3 (explicação no texto).

Figure 5. A conceptual taphonomic model for the Pygocephalomorpha crustaceans, based on the preservational spectrum observed in studied fossils of the examined stratigraphical interval of the Assistência and Irati formations, eastern border of the Paraná Basin. The modes of preservation are referred as 1 to 3 (see explanation in the text).

difícil no registro fóssil, sendo possível apenas em casos muito específicos (vide discussão em Bishop, 1986). Nas amostras estudadas não foi possível fazer essa distinção.

A qualidade de preservação encontrada nos bioclastos do Tipo 3 é altamente variável, incluindo desde carapaças ou escleritos isolados, sem sinais de desgaste (físico ou químico) até restos completamente fragmentados e com intensa abrasão. O alto grau de desarticulação dos restos é a feição tafonômica mais notável. A desarticulação das diferentes partes biomineralizadas dos exoesqueletos de crustáceos se dá pela decomposição das membranas artrodiais, estrutura orgânica que as mantêm unidas quando o organismo está vivo. Nos ambientes oxigenados, a decomposição dessas estruturas ocorre em poucas semanas. Plotnick (1986), por exemplo, notou que a desarticulação de camarões ocorre entre uma e três semanas, iniciando com a desarticulação da carapaça e abdômen em uma a duas semanas, seguida da desarticulação das demais partes. A fragmentação também toma parte na decomposição dos exoesqueletos, pois experimentos mostram que camarões, em torno da quarta semana de decomposição, são reduzidos a numerosos fragmentos diminutos (Plotnick, 1986). Em geral, apenas as partes mais mineralizadas dos exoesqueletos, como as quelas, perduram por mais tempo (~oito anos, Mutel *et al*., 2008). Conforme demonstrado por Stempien (2005), as quelas possuem maior potencial de preservação que os apêndices locomotores (4:1), e as carapaças possuem um potencial intermediário entre quelas e apêndices.

Os fragmentos presentes nas concentrações fossilíferas estudadas devem representar material exposto na interface água/sedimento, talvez por algumas semanas, os quais foram, em parte, transportados e/ou retrabalhados. Como, em geral, o material retrabalhado inclui carapaças e/ou fragmentos dessas, no caso dos pigocefalomorfos essa estrutura parece ser a que apresenta maior potencial de preservação. Essa observação estaria de acordo com experimentos feitos com *Palaemon* Weber, 1795, gênero de camarão pouco esqueletizados, como devem ter sido os pigocefalomorfos, nos quais a carapaça foi a estrutura que mais resistiu à fragmentação, mesmo após 18 semanas de decomposição (Briggs & Kear, 1994). Portanto, nas amostras em questão, parece ter havido preservação diferencial, com predomínio de carapaças, levando a um registro enviesado. As carapaças representariam, possivelmente, ocorrências parautóctones a alóctones (*sensu* Kidwell *et al*., 1986).

Modo de ocorrência e concentração

Os restos de pigocefalomorfos representados por carapaças, abdômen e segmentos do abdômen, inteiros ou fragmentados (Figuras 6D, E), podem formar acumulações densas de quatro tipos distintos (Figuras 7A,B,G; 10), informalmente aqui designadas, conforme descrição a seguir:

Concentração do Tipo A. Acumulações decimétricas a centimétricas (~50 cm) de geometria lenticular, formadas por diminutos fragmentos (de 1 a 5 mm), angulosos e mal selecionados, de carapaças e segmentos torácicos (Figura 7A). Os bioclastos estão arranjados caoticamente na matriz sedimentar e densamente empacotados. Os fragmentos estão preferencialmente distribuídos com a concavidade voltada para cima, aninhados e empilhados, mostrando granodecrescência ascendente. Individualmente, os acúmulos de carapaças constituem lâminas delgadas (milímetros a poucos centímetros), lateralmente descontínuas (Figuras 7C, F). As lâminas são recobertas por pelitos desprovidos de carapaças, os quais dão caráter rítmico à rocha, formando estratos quase plano-paralelos de espessura variável. O contato basal com os pelitos subjacentes é brusco e irregular (erosivo?). Em campo, esse tipo de concentração ocorre na parte superior da Camada Bairrinho, nos municípios de Saltinho, Angatuba, Tietê, Limeira, Cesário Lange, Pereira, no Estado de São Paulo (Figuras 8, 9). Pode ocorrer também em calcários da camada de ritmitos da porção média/superior do Membro Ipeúna, dos municípios de Tiête, Cesário Lange e Limeira, SP (Ricardi-Branco *et al*., 2008).

Concentração do Tipo B. Acumulações similares às do tipo A, porém com presença de carapaças e somitos abdominais não fragmentados, misturados a fragmentos diminutos de exoesqueletos de pigocefalomorfos (Figura 7B). Enquanto o material fragmentado é milimétrico, as carapaças não fragmentadas podem ser milimétricas a centimétricas. Os restos estão arranjados de modo caótico na matriz e densamente empacotados. Estão com a concavidade voltada preferencialmente para cima, aninhados e empilhados, mostrando granodecrescência ascendente. As concentrações de carapaças são bruscamente recobertas por finos. Em campo, se

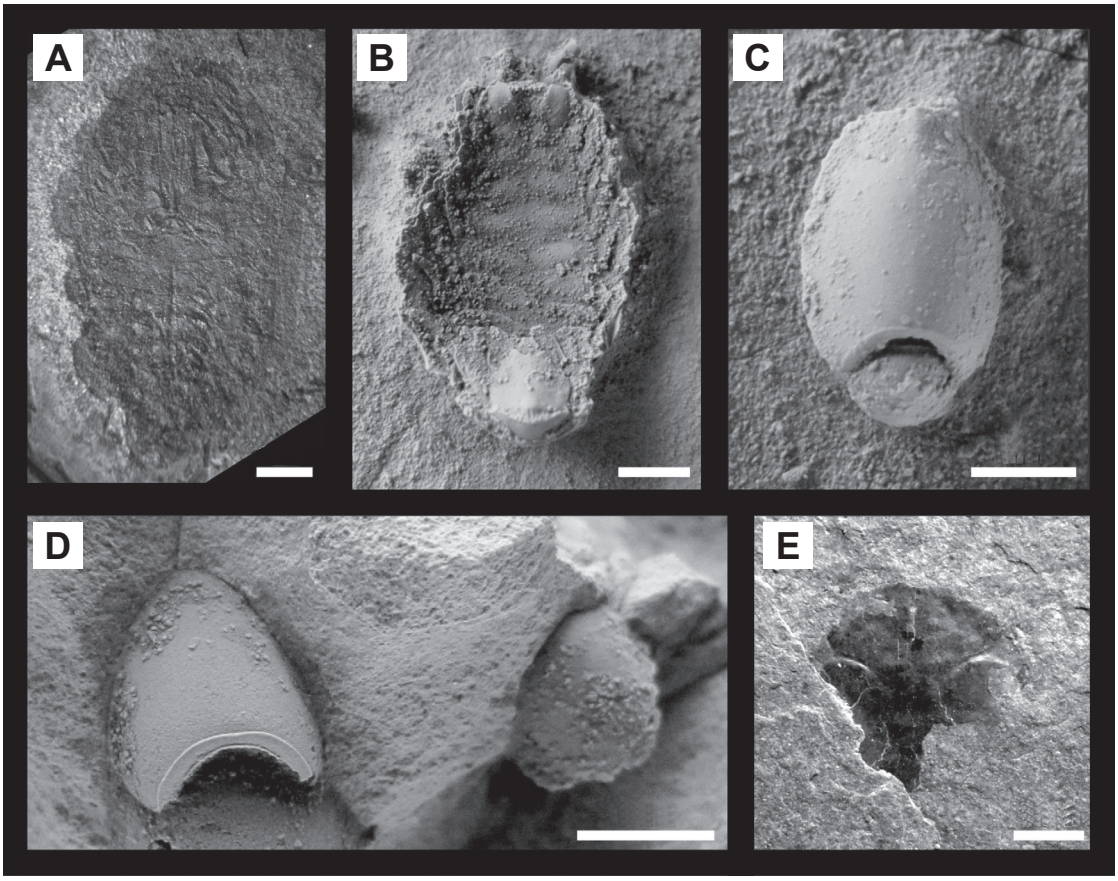


Figura 6. Crustáceos pigocefalomorfos com diferentes modos de preservação. **A**, espécime com modo de preservação Tipo 1, em folhelhos, Formação Irati, Passo do São Borja, RS. Note o achatamento dorso-ventral e molde de partes moles; **B-D**, espécimes silicificados, em lamitos que recobrem as estratificações cruzadas *hummocky*, Formação Irati, Passo do São Borja. Os espécimes não mostram sinais de deformação. Os espécimes apresentam padrão de preservação do Tipo 1 (espécime B), Tipo 2 (espécime C) e Tipo 3 (espécime D); **E**, carapaça isolada (modo de preservação Tipo 3), achatada e deformada, em folhelho, Formação Irati, Passo do São Borja. Amostras: MP7219-UFRGS; MP1702-UFRGS; MP7217-UFRGS; MP7203-UFRGS e MP7215-UFRGS. Escalas: A = 2 mm; B-C, E = 3 mm; D = 4mm.

Figure 6. Pygocephalomorphan crustaceans showing distinct taphonomic modes of preservation. **A**, specimen showing the preservational mode of Type 1, in black shale, Irati Formation, Passo do São Borja outcrop, RS. See the compression and molds of soft parts preserved; **B-D**, silicified specimens, in mudstones covering the hummocky cross-stratifications at Passo do São Borja outcrop, Irati Formation. Note that the silicified specimens are uncompressed. The following preservational modes are shown: Type 1 (specimen B), Type 2 (specimen C) and Type 3 (specimen D); **E**, Isolated carapace (preservational mode of Type 3), compressed and deformed, in black shale, Irati Formation, Passo do São Borja outcrop. Samples: MP7219-UFRGS; MP1702-UFRGS; MP7217-UFRGS; MP7203-UFRGS e MP7215-UFRGS. Scale bars: A = 2 mm; B-C, E = 3 mm; D = 4mm.

alternam com as do Tipo A e são especialmente abundantes na porção superior da Camada Bairrinho, município de Saltinho.

Concentração do Tipo C. Acumulações associadas a estruturas sedimentares, como marcas onduladas e séries de estratificação planar a ondulada truncante (*hummocky*) de grande porte (Figura 7G) (vide também Lavina *et al*., 1991). O exemplo mais notável desse tipo de ocorrência é oferecido pelo afloramento de Passo do São Borja. Quando associadas às marcas onduladas, as carapaças podem ocorrer orientadas junto à lâmina frontal da face cavalgante da estrutura (Figuras 3, 7G), estando imbricadas. Geralmente, os restos estão muito fragmentados e densamente empacotados. São recobertas por fina camada de lamito, às vezes contendo restos dispersos de crustáceos silicificados, com diferentes graus de articulação (Figura 7E).

Concentração do Tipo D. Pavimentos de carapaças, formados por duas unidades bem distintas: (i) concentração à moda de micro-coquinas, como as dos tipos A e B acima, seguidas de (ii) pavimento de carapaças dispersas em matriz constituída por restos "farinha" de crustáceos (Figura 10). O pavimento é composto por grande número de carapaças, sem seleção granulométrica (Figura 10). Normalmente, as carapaças estão inteiras, ocorrendo em associação com alguns poucos somitos abdominais articulados e fragmentos indeterminados de crustáceos. As carapaças estão preferencialmente dispostas com a concavidade voltada para baixo. Em planta, apresentam distribuição bimodal (Figura 10). Os organismos presentes nos pavimentos pertencem ao gênero *Liocaris*, o que sugere que talvez pertençam à Camada Bairrinho, aflorante no município de Rio Claro (vide Mezzalira, 1980).

DISCUSSÃO

Restos de Pygocephalomorpha como bioclastos

Conforme acima referido, um dos aspectos mais notáveis do material estudado se refere à enorme concentração de carapaças à moda de micro-coquinas (bioclasto-suportadas), em certos intervalos estratigráficos, como mostrado pelas ocorrências

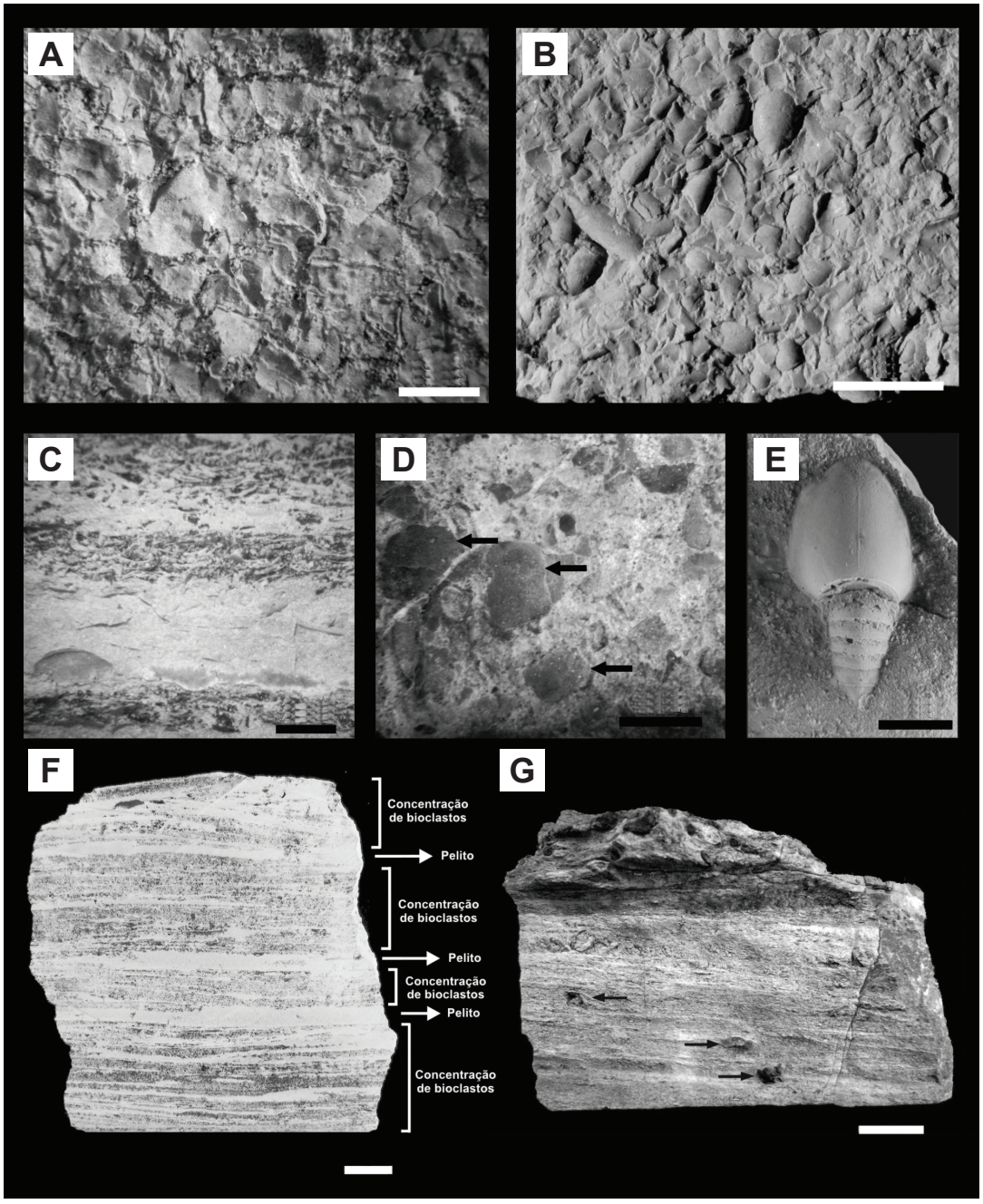


Figura 7. A, concentração do Tipo A (LT-DZP 536), vista em planta, com densa acumulação de crustáceos, à moda de micro-coquina, da Formação Assistência, nível superior da Camada Bairrinho, Estado de São Paulo; **B**, concentração do Tipo B (LT-DZP 555), em planta, mostrando restos fragmentados e com diferentes graus de abrasão, Camada Bairinho; **C**, concentrações do Tipo A, em seção, com densa acumulação de carapaças de pigocefalomorfo, mostrando nítido empilhamento e aninhamento (LT-DZP 554); **D**, concentração do Tipo A, com carapaças (setas) mostrando sinais de abrasão (CP3-7); **E**, espécime de pigocefalomorfo (MP7210, UFRGS), silicificado, proveniente da Formação Irati de Passo do São Borja, RS; **F**, concentração do Tipo A (LT-DZP 542B), em seção, mostrando em detalhe a alternância rítmica entre lâminas com concentração de carapaças e outros restos e lâminas com finos, dando caráter heterolítico a rocha; **G**, detalhe do primeiro nível de calcarenito (LT-DZP 561B), do afloramento de Passo do São Borja, RS, mostrando na base estratificação planar e na porção superior estratificação cruzada *hummocky*. As lâminas são constituídas de carapaças de crustáceos. As setas indicam a presença de ossos de mesossauros. Explicação no texto. Escalas: A, C-D = 2 mm; B = 1 cm; E = 4 mm; F-G = 2 cm.

Figure 7. A, Type A concentration (LT-DZP 536), in plain view, with dense accumulation of crustaceans, forming micro-coquina like deposits, Assistência Formation, at the top of Bairrinho Bed, State of São Paulo; **B**, Type B concentration (LT-DZP 555), plan view, showing fragmented remains with distinct degrees of abrasion, Bairrinho Bed; **C**, Type A concentration, in section, with dense accumulation of pygocephalomorphan carapaces, nested and stacked in the matrix (LT-DZP 554); **D**, Type A concentration, showing carapaces (arrows) with clear signs of abrasion (CP3-7); **E**, silicified specimen of pygocephalomorphan crustacean (MP7210, UFRGS), from the Irati Formation, Passo do São Borja outcrop, RS; **F**, Type A concentration (LT-DZP 542B), in section, showing the vertical distribution of dense accumulations of crustacean remains intercalated with mud layers, given a heterolithic appearance to the rock; **G**, a detail of the first limestone layer (LT-DZP 561B) of the Passo do São Borja outcrop, RS, showing a basal portion with planar stratification and hummocky cross-stratification at the top. The sets are made-up of crustacean remains, and bones of mesosaurid reptiles (arrows). Explanation in the text. Scale bars: A, C-D = 2 mm; B = 1 cm; E = 4 mm; F-G = 2 cm.

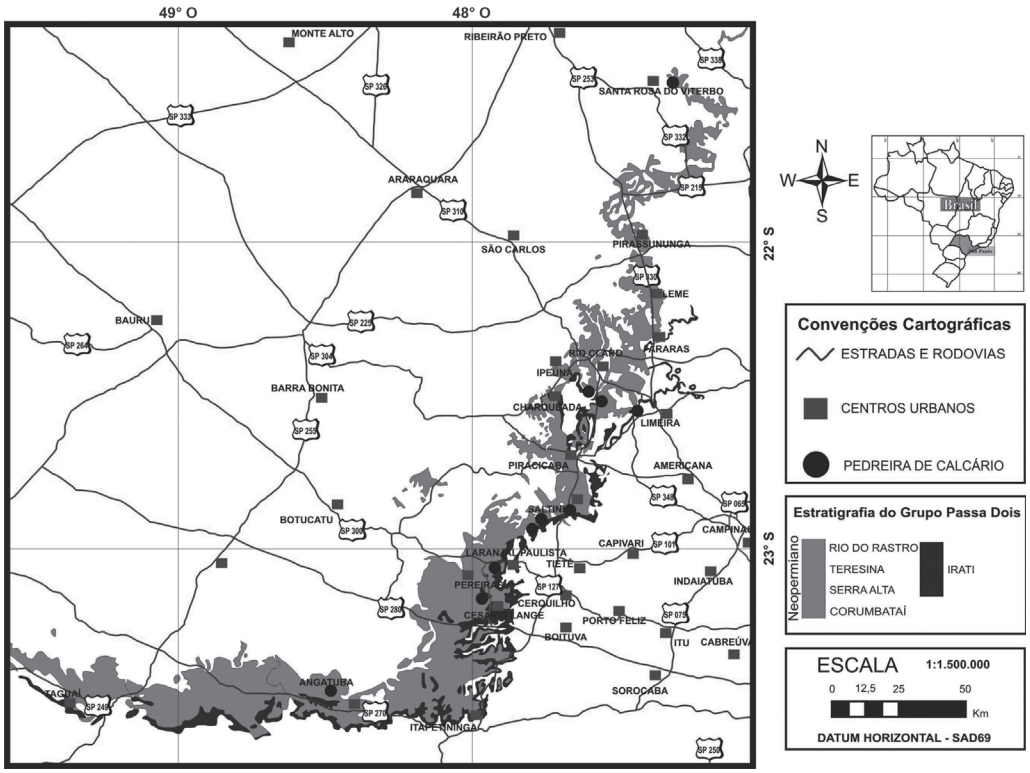


Figura 8. Mapa de localização das pedreiras de exploração de calcários da Formação Assistência, no Estado de São Paulo, de onde provêm as amostras estudadas. Fonte: Caires (2005).

Figure 8. Location map of the limestone quarries of the Assistência Formation in the State of São Paulo, from where the studied samples were taken. Source: Caires (2005).

da Camada Bairrinho e do afloramento Passo do São Borja. Curiosamente, no registro estratigráfico, acumulações densas de restos esqueléticos dificilmente são dominadas por táxons cujas partes duras são constituídas por microestruturas altamente orgânicas (Kidwell & Brenchley, 1994).

Nos exemplos aqui estudados, parece improvável que concentrações bioclasto-suportadas tão extensas e espessas tenham sido formadas através do acúmulo gradual (dia-a-dia) de restos de crustáceos jazendo na interface água/sedimento, por um prolongado período de tempo, antes do soterramento final. Assim, parece plausível supor que a abundância desses restos esteja associada a eventos de explosão populacional (e/ou mortandade em massa) de pigocefalomorfos, em determinados intervalos, contribuindo para o grande aporte de bioclastos. Já foi comentado que, devido à grande quantidade de matéria orgânica presente, a cutícula dos crustáceos é pouco resistente aos processos tafonômicos operantes na interface água/sedimento. De fato, o registro fóssil dos crustáceos é escasso e incompleto (Bishop, 1986; Plotnick, 1986; Stempien, 2005) devido à composição e fragilidade do exoesqueleto (vide Tabela 3). Mesmo nos crustáceos com exoesqueletos mais biomineralizados, a destruição das carapaças na interface água/sedimento é muito rápida (Tabela 3).

Conforme discutido em Plotnick & McCarroll (1989), a preservação dos restos de crustáceos é altamente dependente da mineralização e composição química do exoesqueleto e das transformações ocorridas durante a fase diagenética da fossilização. Até o momento, não é possível saber, com certeza, a exata composição das carapaças dos crustáceos pigocefalomorfos. É sabido que, pelo menos, algumas espécies de misidáceos viventes possuem exoesqueleto levemente mineralizado (*e.g.* Cuzin-Roudy & Tchernigovtzeff, 1985; Ward, 1989). Os crustáceos pigocefalomorfos preservados silicificados nos lamitos de Passo do São Borja, indicam que seus exoesqueletos devem ter possuído algum grau de biomineralização (carbonato de cálcio). Durante a diagênese é provável que a decomposição das partes moles dos pigocefalomorfos tenha gerado um meio ácido, provocando a dissolução do carbonato de cálcio e a precipitação simultânea de sílica (vide discussão em Butts & Briggs, 2011). De qualquer modo, o exoesqueleto dos pigocefalomorfos à moda de outros crustáceos foi, certamente, leve e flexível/dúctil e, portanto, altamente susceptível aos processos tafonômicos de destruição na interface água/sedimento (vide também Plotnick & McCarroll, 1989).

De acordo com os comentários acima, é curioso observar que partes anatômicas que, originalmente, apresentavam ductibilidade, se comportaram durante a deposição como elementos rúpteis, sujeitos à fragmentação mecânica. É importante salientar que nos restos observados, mesmo nos muito fragmentados, não existem sinais de dissolução ou corrosão. Em muitos casos, os fragmentos de carapaças são angulosos, mas em outros as arestas foram arredondadas (Figura 7D), o que implica em retrabalhamento e/ou exposição na interface água/sedimento. Portanto, a fragmentação

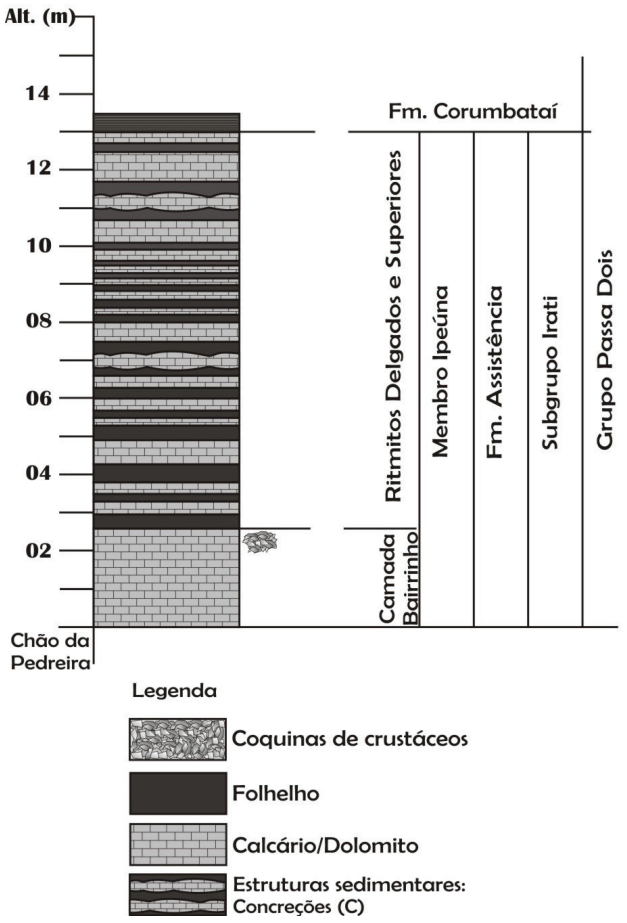


Figura 9. Seção colunar da Formação Assistência na pedreira Amaral Machado, Saltinho, SP (modificado de Caires, 2005). Explicação no texto.

Figure 9. Columnar section of the Assistência Formation at the Amaral Machado Quarry, Saltinho, SP (modified of Caires, 2005). Explanation in the text.

observada é mecânica, ou seja, hidráulica. Assim, é interessante notar como restos tão leves e pouco densos poderiam se comportar como bioclastos de fundo, a ponto de estarem orientados (imbricados), no sentido da face deslizante de marcas onduladas, associadas às estratificações cruzadas do tipo *hummocky*, como no afloramento de Passo do São Borja. Ainda mais notável é o fato de que, quando associadas a tais estruturas sedimentares trativas, os restos de crustáceos estão densamente empacotados e misturados a vértebras e costelas de mesossaurídeos (Figura 7G), às vezes com nítida imbricação. Obviamente, carapaças de crustáceos, vértebras e costelas não possuem a mesma equivalência hidráulica e, portanto, não deveriam ocorrer juntas, na mesma lâmina ou estrato sedimentar. Conforme longamente sabido as estratificações cruzadas do tipo *hummocky* estão associadas, dentre outros processos, a ondas e fluxos gerados durante tempestades. Certamente esse é o caso do afloramento de Passo do São Borja, cuja sucessão foi gerada, possivelmente, por tempestades de inverno, conforme discussão em Lavina *et al*. (1991).

As feições acima são ainda mais notáveis quando se considera que após curto período de tempo de exposição na interface água/sedimento (poucas semanas, vide Tabela 3), os restos de crustáceos se tornam muito frágeis. À medida que a quitina se decompõe, qualquer distúrbio natural (ou mesmo experimental, vide Tabela 3), pode fragmentar o exoesqueleto (Harding, 1973; Plotnick, 1986; Allison, 1986, 1988). Neste ponto, os efeitos da bioturbação, abrasão e necrofagia se intensificam, destruindo os restos com maior intensidade (Bishop, 1986). Mesmo nos crustáceos cujos exosqueletos são muito calcificados a decomposição ocorre rapidamente (cerca de 12 semanas, Allison, 1986, 1988, Tabela 3). Uma vez que os crustáceos estudados são pelágicos, seus restos deveriam decantar e formar acúmulos de restos originalmente pouco densos, à moda de "vasas" ("vasas de pigocefalomorfos") no "Mar de *Mesosaurus*". Notavelmente, as "vasas" seriam predominantemente quitinosas e, embora seja ainda especulativo, não é improvável que os restos tenham sofrido rápida mineralização no fundo (diagênese precoce, vide comentários acima), possibilitando se comportarem como partículas bioclásticas mais densas e pesadas, sendo transportadas e/ou retrabalhadas junto ao leito, concomitantemente com outras partículas bioclásticas (*e.g.* costelas e vértebras). A análise de EDS mostra que os crustáceos presentes no lamito associado às estratificações cruzadas *hummocky*, em Passo do São Borja estão silicificados (Figura 7E). Uma evidência a favor da silicificação precoce dos restos diz respeito à tridimensionalidade das carapaças (vide também Brett *et al.*, 2012), que é muitas vezes mantida nas acumulações densas. Por serem flexíveis, mesmo que densamente acumuladas, essas carapaças deveriam apresentar deformações e achatamentos, por compressão/compactação, o que não é observado. Notavelmente, quando ocorrendo isoladamente nos folhelhos negros, as carapaças e outros restos biomineralizados estão completamente achatados e deformados, confirmando seu comportamento originalmente dúctil.

Gênese e significado paleoambiental das acumulações densas de crustáceos

As concentrações fossilíferas do tipo A e B devem corresponder a tempestitos distais, como indicado pelo: (i) contato basal brusco e irregular (erosivo?); (ii) arranjo caótico dos bioclastos, em planta e em seção; e (iii) pela presença de bioclastos empilhados e aninhados (vide Fürsich & Oschmann, 1986, 1993; Simões *et al*., 1996; Neves *et al*., 2010), muitos com a convexidade voltada para cima. O empilhamento e o aninhamento das carapaças implica a deposição desses restos por decantação (Simões *et al*., 2005), durante o processo de soterramento final, em geral, associada a fluxos turbulentos (Fürsich & Oschmann, 1986, 1993). Assim, a fragmentação e possível abrasão observadas nos restos de pigocefalomorfos seriam expressões dos processos operantes no dia-a-dia. Nesse contexto, a presença de raros restos não fragmentados, em meio aos fragmentos (concentração B) sugere pulsos de rápida deposição e incorporação desses restos em melhor estado de conservação, durante o período de duração do evento de retrabalhamento ou exposição na interface água/sedimento, antes do soterramento final (vide Paterson *et al*., 2007). Por outro lado, a biotrama constituída por restos empilhados, aninhados e densamente empacotados refletiria o processo episódico de deposição final (vide Fürsich

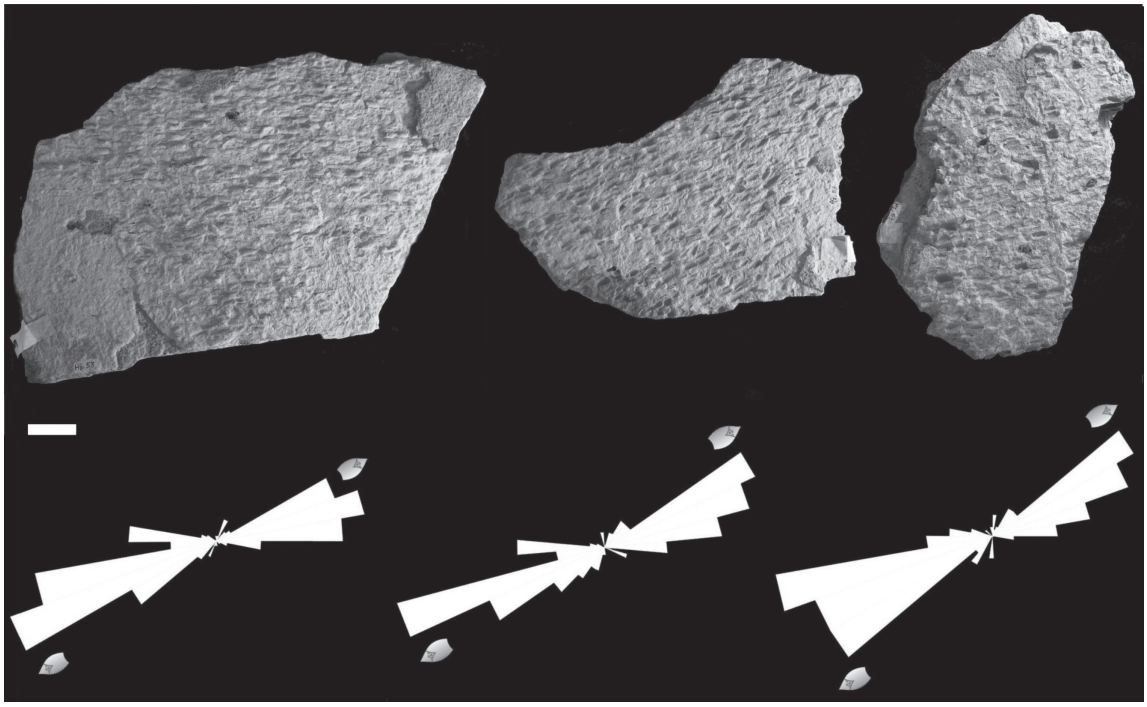


Figura 10. Concentração do Tipo D, com pavimento de carapaças, mostrando distribuição bimodal (em planta). As amostras são provavelmente da Camada Bairrinho da Formação Assistência, Estado de São Paulo. Amostras 1, 2 e 3, código H_2.53 (vide Tabelas 1, 2). Escala = 40 mm.

Figure 10. Type D concentration, including a paviment of crustacean remains (carapaces) with bimodal distribution (in plan). Samples are probably from the Bairrinho Bed, Assistência Formation, State of São Paulo. Samples 1, 2 and 3, code H_2.53 (see Tables 1, 2). Scale bar = 40 mm.

& Oschmann, 1993, para uma revisão). Por fim, o lamito que recobre as concentrações do tipo A e B corresponderia à decantação final de finos, após a passagem do evento de alta energia (tempestade). Conforme já referido, no caso das concentrações à moda de micro-coquinas (concentrações A e B) o conjunto "micro-coquina"/lamito se alterna, dando caráter heterolítico à sucessão, formando camadas com cerca de 50 cm de espessura, o que indicaria a recorrência desses eventos, na porção superior da Camada Bairrinho, do Membro Ipeúna.

Não é possível saber ao certo quantos eventos de tempestades foram responsáveis pela formação da Camada Bairrinho. Porém, é improvável que apenas um evento a tenha depositado, o que implicaria a presença de todos os bioclastos que a compõem (50 cm de espessura e centenas de metros de extensão) no momento do evento, sendo acumulados ao longo do tempo e expostos aos eventos destrutivos do ambiente, até o momento da tempestade. Como discutido anteriormente, o acúmulo denso de carapaças de crustáceos ao longo do tempo é improvável devido à fragilidade dessas estruturas (Tabela 3). Em algumas amostras (Figura 7F), eventos sucessivos parecem estar separados por lâminas delgadas de sedimentos finos.

A concentração do tipo D é também um tempestito distal, formado como produto das correntes de turbidez. Porém, as carapaças mostram distribuição polimodal, indicando que não houve seleção por tamanho. Portanto, os fluxos não foram persistentes o suficiente para selecionar o material bioclástico (veja exemplos semelhantes para trilobites em Westrop, 1986, 1992; Mikulic, 1990; Westrop *et al*., 1993; Westrop & Rudkin, 1999). As carapaças e os diminutos fragmentos devem ter sido transportados por correntes densas (hiperpicnais) e decantados sob a ação de fluxos oscilatórios induzidos pelas tempestades (M. Holz, com. pes., 2011). Myrow *et al*. (2002) chamam esse processo de *wave-modified turbidity currents*, sugerindo ser esse um importante mecanismo de deposição de tempestitos na zona distal. A bimodalidade das carapaças seria decorrente do fluxo oscilatório no ambiente deposicional, porque esse é o principal processo sedimentar que causa esse tipo de orientação (M. Holz, com. pes., 2011). É importante lembrar aqui que correntes de marés não explicam adequadamente a bidirecionalidade, pois as marés não são simétricas, ou seja, uma corrente do ciclo de maré é mais forte que a outra (podendo ser a vazante ou a enchente, dependendo das condições locais), de modo que no sistema dominado por marés, não há evidências claras de bidirecionalidade no registro estratigráfico. Finalmente, as concentrações do tipo C foram acumuladas também por correntes e fluxos de tempestades, mas sua direta associação com as estratificações cruzadas do tipo *hummocky*, indica que correspondem a tempestitos proximais.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O registro fóssil de crustáceos pigocefalomorfos no intervalo Irati da bacia do Paraná é altamente enviesado, com maior abundância de restos representativos das partes mais biomineralizadas do exoesqueleto (carapaça). Estas formam acumulações densas à moda de micro-coquinas, as quais correspondem a concentrações sedimentológicas (*sensu* Kidwell *et al*., 1986), com variado grau de complexidade, representando tempestitos proximais a distais. Por outro lado, a excepcional qualidade de preservação dos crustáceos

Tabela 3. Experimentos tafonômicos com crustáceos viventes e as possíveis implicações para o registro fóssil dos artrópodes.

Table 3. Taphonomic experiments based on extant crustaceans and their possible implications to the arthropod fossil record.

Autor	Táxon(s)	Tipo de Experimento	Tempo de Decomposição
Harding (1973)	*Calanus* (Copepoda)	Decomposição dos espécimes sob variação de diferentes métodos de esterilização. Temperatura: 4°C ou 20°-22°C	Espécimes expostos a 4°C decompostos em 11 dias. Espécimes expostos a 20°-22°C decompostos em três dias.
Allison (1986)	*Nephrops* (Decapoda fortemente esqueletizado) *Palaemon* (Decapoda pouco esqueletizado) *Nereis* (Poliqueta)	Espécimes inseridos em barril rotativo a 125 rpm por 5h. (Equivalente a transporte turbulento por 11km).	Uma semana: cefalotórax desarticulado do abdômen, tanto em *Palaemon* quanto em *Nephrops*. Duas semanas: *Palaemon* todo desarticulado; *Nephrops* com fragmentação do cefalotórax, abdômen ainda articulado. Seis semanas: carapaça de *Nephrops* bastante fragmentada, com partes em processo de desarticulação. *Palaemon* início de fragmentação do cefalotórax. Após 12 semanas, *Nephrops* totalmente desarticulado e muito fragmentado. *Palaemon* muito fragmentado.
Plotnick (1986)	*Pandalus* (Decapoda)	Espécimes enterrados de 5 a 20 cm, durante três a 21 dias, em diferentes tipos de sedimentos. Espécimes em béqueres com variação de oxigênio e sedimento, cobertos com sacos pretos.	Espécimes enterrados Organismos enterrados a mais de 10 cm no sedimento tiveram tempo de decomposição maior. Maior fator de destruição foi a necrofagia, possivelmente de caranguejos. Três dias: as carcaças se tornam muito frágeis, facilmente fragmentadas. Nove dias: restam apenas partes muito fragmentadas e frágeis. Em alguns casos é possível identificar o rostro. Jarras Duas semanas: camarões muito desarticulados, cutícula muito fragilizada em todas as condições. Quatro semanas: camarões reduzidos a numerosos fragmentos pequenos. Decomposição pouco mais rápida quando há sedimento presente.
Allison (1988)	*Nephrops* (Decapoda com exoesqueleto fortemente esqueletizado) *Palaemon* (Decapoda pouco esqueletizado) *Nereis* (Poliqueta)	Espécimes colocados em béqueres, com lama e água. Foram analisados: - decomposição aeróbica (béqueres oxigenados); - decomposição anaeróbica e morfologia ao longo do tempo de decomposição (béqueres fechados); - papel da salinidade na decomposição (quitina farmacêutica em béqueres com diferentes variações de salinidade, sedimentos e bactérias); - Mineralização induzida pela decomposição (béqueres fechados para a monitoração de cálcio, manganês e ferro).	*Nephrops* (+ calcificado) Duas semanas: porção anterolateral da carapaça com injurias. Seis semanas: carapaça desarticulada do abdômen, apêndices torácicos desarticulados da carapaça. Doze semanas: carapaça muito frágil e quebradiça, apenas ao redor do rostro áreas ainda integras. Abdômen e apêndices ainda articulados. Dezoito semanas: quela se solta, mas mantêm articulação parcial. Segmentos abdominais desarticulados e fragmentados. 20 semanas restam apenas alguns segmentos abdominais e partes das quelas, pleópodes e rostro. *Palaemon* Duas semanas: carapaça desarticulada do abdômen. Seis semanas a desarticulação é quase completa. Doze semanas: desarticulação completa. 18 semanas: resta apenas a carapaça, porém muito frágil e quebradiça. 20 semanas: a cutícula está muito frágil e as poucas carapaças que restam se fragmentam com o manuseio.
Plotnick *et al.* (1988)	*Panopeus* (Decapoda)	Caranguejos foram enterrados em três diferentes localidades, com variações de: - acesso a necrófagos e bioturbadores ou não. Os espécimes foram exumados nos primeiros 15 dias e depois de dez meses.	Mudanças significativas a partir de seis dias, com desarticulação e perda notável de tecidos moles. Quinze dias: exoesqueleto todo desarticulado, as diferentes partes preservaram sua integridade física. Dez meses: todo o tecido mole foi decomposto e o exoesqueleto desarticulado, porém ainda mantendo sua integridade física. De 22 carcaças com acesso a bioturbadores, apenas cinco não foram encontradas ou foram encontrados apenas dedos fixos e móveis isolados.
Briggs & Kear (1994)	*Crangon* (Decapoda) *Palaemon* (Decapoda)	Os crustáceos foram inseridos em vasilhas com água marinha artificial inoculada com água e sedimentos estuarinos como fonte de bactérias e fungos. Os experimentos foram realizados com variações de fosfato, bicarbonato, sedimento e oxigênio. Foram analisadas mudanças no peso, alterações morfológicas e químicas ao longo da decomposição.	Estágios de decomposição Inchado: expansão dos tecidos internos e início da perda da rigidez da cutícula, ocorre entre três dias a duas semanas, em alguns casos seis semanas. Rompido: exoesqueleto começa a desarticular na junção entre o cefalotórax e o abdômen e ao longo dos somitos abdominais. É atingido entre três dias e uma semana e raramente persiste mais que 8 semanas. Oco: músculos se encolhem deixando uma cavidade. O cefalotórax se separa do abdômen. Cutícula se torna flácida. Atingido em uma ou duas semanas e pode persistir por até 25 semanas. Desarticulado: o leque caudal se desarticula do abdômen e os urópodes se destacam, as pernas se separam do abdômen, todo o esqueleto se desarticula, apenas as antenas continuam robustas e fixas ao céfalo. Raramente alcançada antes de seis semanas. Fragmentado: exoesqueleto fino e frágil (não é observado antes de dez semanas exceto em casos em que bicarbonato ou fosfato foram adicionados).
Mutel *et al.* (2008)	*Callinectes sapidus* (Decapoda)	Espécimes expostos na interface água/sedimento, dentro de sacos de malha, ao longo de um, dois, três, seis e oito anos.	Não houve diferença significativa entre os restos encontrados entre um e oito anos. Apenas regiões muito calcificadas tendem a ser encontradas após um e oito anos de exposição (quelas, mandíbulas e espinhos). Em regiões de alta salinidade foram encontrados restos articulados e partes moles preservadas. Em períodos maiores que um ano, características como profundidade ou tipo de sedimento, não interferem nos restos encontrados.

completos (Tipo 1) que ocorrem isoladamente na matriz sedimentar, em determinados intervalos estratigráficos (afloramento de Passo do São Borja), indicaria que os depósitos que os contêm podem ser designados como do tipo *Konservat-Lagerstätten* (*sensu* Seilacher *et. al.*, 1985; Seilacher, 1990), como anteriormente proposto por Piñeiro *et al.* (2012a,b) para as camadas contendo pigocefalomorfos e mesossaurídeos da Formação Mangrullo, no Uruguai.

AGRADECIMENTOS

Este estudo foi financiado pela FAPESP (Proc. 2009/12484-7), a qual os autores agradecem. Agradecimentos também a diversos pesquisadores, pelas mais diversas contribuições, especialmente à R. Rohn Davies, F. Ricardi-Branco, M.B. Soares, C.L. Schultz e L.E. Anelli. A I. Sayeg (IGc/USP) pelas análises de microscopia eletrônica de varredura e EDS. Apoio foi fornecido também pelo Departamento de Zoologia do IBB/UNESP, Instituto de Geociências da UNICAMP, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da UFRGS, Instituto de Geociências e Ciências Exatas da UNESP/Rio Claro e Instituto de Geociências/USP. Finalmente, agradecimentos a decisiva contribuição das revisoras C.B. Kotzian (UFSM) e G. Piñeiro (Universidad de la República) pelas críticas, sugestões e correções que em muito contribuiram para melhoria do presente texto. MGS é bolsista de Produtividade em Pesquisa do CNPq (306601/2006-0).

REFERÊNCIAS

Adami-Rodrigues, K. & Pinto, I.D. 2000. Os crustáceos (Ordem Pygocephalomorpha). *In*: M. Holz & L.F.D. Ros (eds.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, UFRGS, p. 141-147.

Allison, P.A. 1986. Soft-bodied animals in the fossil record: the role of decay in fragmentation during transport. *Geology*, **14**:979-981. *doi:10.1130/0091-7613(1986)14<979:SAITFR>2.0.CO;2*

Allison, P.A. 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils. *Paleobiology*, **14**:139-154.

Araújo, L.M.; Rodrigues, R. & Scherer, C.M.S. 2001. Sequências deposicionais Irati: arcabouço químio-estratigráfico e inferências paleoambientais. *Ciência-Técnica-Petróleo*, **20**:193-202.

Beurlen, K. 1930. Vergleichende Stammesgeschichte Grundlagen, methoden, probleme unter besonderer Berüksichtigung der höheren Krebse. *Fortschriften der Geologie und Palaeontologie*, **8**:317-464.

Beurlen, K. 1931. Crustacean reste aus den Mesosaurierschichten (Unterperm) Von Brasilien (São Paulo). *Palaeontologische Zeitschrift*, **13**:35-50.

Beurlen, K. 1934. Die Pygaspiden, eine neue Crustaceen-(Entomostraceen-) Gruppe aus den mesosaurier führenden Iraty-Schichten Brasiliens. *Palaontologische Zeitschrift*, **16**:122-138.

Beurlen, K. 1953. O gênero *Paulocaris* Clarke nas camadas Irati do Brasil Meridional. Rio de Janeiro, Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, 8 p. (Boletim 65).

Beurlen, K. 1954. As faunas de lamelibrânquios do sistema Gonduânico no Paraná. *In*: F.W. Lange (ed.) *Paleontologia do Paraná*, p. 107-136 (Volume comemorativo do 1° centenário do Estado do Paraná).

Bishop, G.A. 1986. Taphonomy of the North American decapods. *Journal of Crustacean Biology*, **6**:326-355.

Boßelmann, F.; Romano, P; Fabritius, H; Raabe, D & Epple, M. 2007. The composition of the exoskeleton of two Crustacea: the American lobster *Homarus americanus* and the edible crab *Cancer pagurus*. *Thermochimica Acta*, **463**:65-68. *doi:10.1016/j.tca.2007.07.018*

Brett, C.E. & Baird, G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paloenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, **1**:207-227.

Brett, C.E.; Zambito, J.J.IV; Hunda, B.R. & Schindler, E. 2012. Mid-Paleozoic trilobite Lagerstäten: models of diagenetically enhanced obrution deposits. *Palaios*, **27**:326-345. *doi:10.2110/palo.2011.p11-040r*

Briggs, D.E.G. & Kear, A.J. 1994. Decay and mineralization of shrimps. *Palaios*, **9**: 431-456.

Brooks, H.K. 1962. The Paleozoic Eumalacostraca of North America. *Bulletins of American Paleontology*, **44**:163-335.

Broom, R. 1931. On the Pygocephalus-like Crustacean of the South African Dwyka. *Proceedings of Zoological Society of London*, **101**:571-573. *doi:10.1111/j.1096-3642.1931.tb01032*

Butts, S.H. & Briggs, D.E.G. 2011. Silicification through time. *In:* P.A. Allison & D.J. Bottjer (eds.) *Taphonomy: bias and process through time*, Springer Science, p. 411-434. *doi:10.1007/978-90-481-8643-3_11*

Caires, E.T. 2005. *Tratamento especial dos dados paleontológicos do subgrupo Irati no Estado de São Paulo – Brasil*. Graduação em Geologia, Universidade de Campinas, Monografia, 59 p.

Calça, C.P. 2008. *Microbiota fóssil em sílex da Formação Assistência (Subgrupo Irati, Permiano, Bacia do Paraná) no estado de São Paulo.* Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 82 p.

Clarke, J. M. 1920. Crustacea from the Permian of São Paulo, Brazil. *Bulletin of New York State Museum*, **219-220**:135-137.

Cuzin-Roudy, J. & Tchernigovtzeff, C. 1985. Chronology of the female molt cycle in *Siriella armata* (Crustacea: Mysidacea) based on marsupial development. *Journal of Crustacean Biology*, **5**:1-14.

Dalingwater, J.E. & Mutvei, H. 1990. Arthropod exoskeletons. *In:* J.G. Carter (ed.) *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, **1**:83-96.

Fürsich, F.T. & Oschmann, W. 1986. Storm shell beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **172**:141-161.

Fürsich, F.T. & Oschmann, W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic Kachchh, western India. *Journal of the Geological Society of London*, **150**:169-185. *doi:10.1144/gsjgs.150.1.0169*

Hachiro, J. 1991. *Litotipos, associações faciológicas e sistemas deposicionais da Formação Irati no Estado de São Paulo*. Programa de Pós Graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 175 p.

Hachiro, J. 1996. *O Subgrupo Irati (Neopermiano) da Bacia do Paraná.* Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, São Paulo, Tese de Doutoramento, 196 p.

Hachiro, J.; Coimbra, A.M. & Matos, S.L.F. 1993. O caráter cronoestratigráfico da Unidade Irati. *In*: SIMPÓSIO SOBRE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ, 1993. *Resumos*, Rio Claro, IGCE-UNESP, p. 62-63.

Harding, G.C.H. 1973. Decomposition of marine copepods. *Limnology and Oceanography*, **18**:670-673.

Holz, M.; França, A.B.; Souza, P.A.; Iannuzzi, R. & Rohn, R. 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences,* **29**:381-399. *doi:10.1016/j.jsames.2009.04.004*

Hotton, N.; Feldmann, R.M.; Hook, R.W. & Dimichele, W.A. 2002. Crustacean-bearing continental deposits in the Petrolia Formation (Leonardian Series, Lower Permian) of North-Central Texas. *Journal of Paleontology*, **76**:486-494. *doi:10.1666/0022-3360(2002)076<0486:CBCDIT>2.0.CO:2*

Kidwell, S.M. & Brechley, P.J. 1994. Patterns of bioclastic accumulation through the Phanerozoic: changes in input or in destruction? *Geology*, **22**:1139-1143. *doi:10.1130/0091-7613(1994)022<1139:PIBATT>2.3.CO;2*

Kidwell, S.M.; Fürsich, F.T. & Aigner, T. 1986. Conceptual framework for the analysis of fossil concentrations. *Palaios,* **1**:228-238.

Kidwell, S.M. & Holland, S.M. 1991. Field description of coarse bioclastics fabrics. *Palaios*, **6**:426-434.

Kunkel, J.G.; Nagel, W. & Jercinovic, M.J. 2012. Mineral fine structure of the American lobster cuticle. *Journal of Shellfish Research*, **31**:515-526. *doi:10.2983/035.031.0211*

Lavina, E.L.; Araujo-Barberena, D.C. & Azevedo, S.A.K. 1991. Tempestades de inverno e altas taxas de mortalidade de répteis mesossauros: um exemplo a partir do afloramento Passo São Borja, RS. *Pesquisas*, **18**:64-70.

Martin, R.E. 1999. *Taphonomy: a process approach.* Cambridge, Cambridge University Press, 508 p.

Martin, J.W. & Davis, G.E. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series*, **39**:1-124.

Mezzalira, S. 1954. Novas ocorrências de crustáceos fósseis da Formação Irati do Sul do Brasil. *In*: *Paleontologia do Paraná*, p. 165-173 (Volume comemorativo do 1° centenário do Estado do Paraná).

Mezzalira, S. 1971. Contribuição ao conhecimento da geologia de sub-superfície e da paleontologia da Formação Irati no Estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **43**:273-336 (Suplemento).

Mezzalira, S. 1980. Bioestratigrafia do Grupo Passa Dois no Estado de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico*, **1**:15-34.

Mikulic, D.G. 1990. The arthropod fossil record: biologic and taphonomic controls on its composition. *In*: S.J. Culver, (ed.) *Arthropod Paleobiology*, p.1-23.

Milani, E.J.; França, A.B. & Schneider, R.L. 1994. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **8**:69-82.

Milani, E.J.; Melo, J.H.G.; Souza, P.A.; Fernandes, L.A. & França, A.B. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **15**:265-287.

Miller, K.B.; Brett, C.E. & Parsons, K.M. 1988. The paleoecologic significance of storm-generated disturbance within a Middle Devonian muddy epeiric sea. *Palaios*, **3**:35-52.

Mori, A.L.O.; Souza, P.A.; Marques, J.C. & Lopes, R.C. 2012. A new U-Pb zircon age dating and palynological data from a Lower Permian section of the southernmost Paraná Basin, Brazil: Biochronostratigraphical and geochronological implications for Gondwanan correlations. *Gondwana Research*, **21**:654-669. *doi:10.1016/j.gr.2011.05.019*

Mutel, M.H.E.; Waugh, D.A.; Feldmann, R.M. & Parsons-Hubbard, K.M. 2008. Experimental taphonomy of *Callinectes sapidus* and cuticular controls on preservation. *Palaios*, **23**:615-623. *doi:10.2110/palo.2008.p08-024r*

Myrow, P. M.; Fischer, W. & Goodge, J. W. 2002. Wave-modified turbidites: combined-flow shoreline and shelf deposits, Cambrian, Antarctica. *Journal of Sedimentary Research*, **72**:641-656.

Neves, J.P.; Rohn, R. & Simões, M.G. 2010. Tafonomia de biválvios em calcários oolíticos da Formação Teresina (Bacia do Paraná, Permiano Médio, Prudentópolis, PR). *Geologia, Série Científica USP*, **10**:19-36.

Padula, V.T. 1968. Estudos geológicos da Formação Irati - Sul do Brasil. *Boletim Técnico da Petrobrás*, **11**:407-430.

Parsons-Hubbard, K.M.; Powell, E.N.; Raymond, A.; Walker, S.E.; Brett, C.; Ashtonalcox, K.; Shepard, R.N.; Krause, R. & Deline, B. 2008. The taphonomic signature of a brine seep and the potential for Burgess Shale style preservation. *Journal of Shellfish Research*, **27**:227-239. *doi:10.2983/0730-8000(2008)27[227:TTSOAB]2.0.CO;2*

Paterson, J.R.; Jago, J.B.; Brock, G.A. & Gehling, J.G. 2007. Taphonomy and palaeoecology of the emuellid trilobite *Balcoracania dailyi* (early Cambrian, South Australia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **249**:302-321. *doi:10.1016/j.palaeo.2007.02.004*

Paulipetro. 1981. *Relatório de Atividades 1979/1981*, 59 p.

Petri, S. & Fúlfaro, V.J. 1983. *Geologia do Brasil (Fanerozoico)*. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo, 631 p.

Pickford, M. 1995. Karoo Supergroup palaeontology of Namibia and brief description of a thecodont from Omingonde. *Palaeontologia Africana*, **32**:51-66.

Piñeiro, G.; Morosi, E. & Ramos, A. 2012a. Pygocephalomorph crustaceans from the Early Permian of the Uruguay: constraints on taxonomy. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **15**:33-48. *doi:10.4072/rbp.2012.1.03*

Piñeiro, G.; Ramos, A.; Scarabino, F.; Goso, C. & Laurin, M. 2012b. Unusual environmental conditions preserve a Permian mesosaur-bearing *Konservat-Lagertätte* from Uruguay. *Acta Paleontologica Polonica*, **57**:299-318. *doi:10.4202/app.2010.0113*

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

Pinto, I.D. & Adami-Rodrigues, K. 1996. Pygocephalomorph crustacea: new data and interpretations with emphasis on Brazilian and South African forms. *Pesquisas*, **23**:41-50.

Plotnick, R.E. 1986. Taphonomy of a modern shrimp: implications for the arthropod fossil record. *Palaios*, **1**:286-293.

Plotnick R.E. 1990. Paleobiology of the arthropod cuticle. *In*: D.G. Mikulic (ed.) *Arthropod paleobiology: short courses in Paleontology 3*, Paleontological Society, University of Tennessee, p. 177-196.

Plotnick, R.E.; Baumiller, T. & Wetmore, K.L. 1988. Fossilization potential of the mud crab, *Panopeus* (Brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**:27-43. *doi:10.1016/0031-0182(88)90089-2*

Plotnick, R.E. & McCarroll, S. 1989. Composition of crustacean cuticles from Bermuda, Georgia and Africa. *In*: J.G. Carter (ed.) *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, **5**:322-322. *doi:10.1029/SC005p0322*

Poulicek, M.; Goffinet, G.; Jeuniaux, C.; Simon, A & Voss-Foucart, M.F. 1988. Early diagenesis of skeletal remains in marine sediments; a ten year study. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liége*, **57**:313-330.

Ricardi-Branco, F.; Caires, E. & Silva, A.M. 2008. Levantamento de ocorrências fósseis nas pedreiras de calcário do Subgrupo

Irati no Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **38**:80-88.

Rocha-Campos, A.C.; Basei, M.A.; Nutman, A.P.; Kleiman, L.E.; Varela, R.; Llambias, E.; Canile, F.M. & Da Rosa, O.C.R. 2011. 30 million years of Permian volcanism recorded in the Choiyoi igneous province (W Argentina) and their source for younger ash fall deposits in the Paraná Basin: SHRIMP U-Pb zircon geochronology evidence. *Gondwana Research*, **19**:509-523. *doi:10.1016/j.gr.2010.07.003*

Rocha-Campos, A.C.; Basei, M.A.S.; Nutman, A.P. & Santos, P.R. 2006. SHRIMP U-Pb zircon geochrological calibration of the late Paleozoic Supersequence, Paraná Basin, Brazil. *In*: SOUTH AMERICAN SYMPOSIUM ON ISOTOPE GEOLOGY, 5, 2006. *Short Papers*, Punta del Este, p. 298-301.

Runnegar, B. & Newell, N.D. 1971. Caspian-like relicts molluscan fauna in the South American Permian. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **146**:1-66.

Santos, R.V.; Souza, P.A.; Oliveira, C.G.; Dantas, E.L.; Pimentel, M.M.; Araújo, L.M. & Alvarenga, C.J.S. 2006. SHRIMP U-Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research*, **9**:456-463. *doi:10.1016/j.gr.2005.12.001*

Schram, F.R. 1974. The Mazon Creek caridoid Crustacea. *Fieldiana Geology*, **30**:9-65.

Schram, F.R. 1981. Late paleozoic crustaceans communities. *Journal of Paleontology*, **55**:126-137.

Seilacher, A. 1990. Taphonomy of Fossil-*Lagerstätten*. *In*: D.E.G. Briggs & P.R. Crowther (eds.) *Palaeobiology: a synthesis,* Blackwell Science, p. 266-270.

Seilacher, A.; Reif, W.E. & Westphal, F. 1985. Sedimentological, ecological and temporal patterns of Fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **311**:5-23.

Silva, S.A.M. 2010. Taphonomy of the pygocephalomorphan crustaceans of the Permian, Irati Formation, Paraná Basin, Brasil: *In*: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 10, 2010. *Resúmenes*, La Plata, p. 209-210.

Silva, S.A.M. 2011. *Tafonomia dos Pygocephalomorpha (Crustacea, Peracarida), Subgrupo Irati, Permiano, Bacia do Paraná, Brasil: Implicações Paleoecológicas e Paleoambientais.* Programa de Pós-Graduação em Geologia Regional, Universidade Estadual Paulista, Dissertação de Mestrado, 71 p.

Silva, S. A.M.; Simões, M.G. & Ricardi-Branco, F. 2010. Taphonomy of the crustacean-dominated micro-coquines in the Permian Irati Formation (Passa Dois Group), Paraná Basin, Brasil. *In*: INTERNATIONAL SEDIMENTOLOGICAL CONGRESS, 18, 2010. *Abstracts*, Mendoza, p. 592-592.

Silva, S.A.M.; Simões, M.G. & Pretto, F. A. 2011. Modelo tafonômico para os Pygocephalomorpha Beurlen, 1930, Crustacea-Peracarida, Subgrupo Irati, Permiano, Bacia do Paraná, Brasil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 22, 2011. *Atas*, Natal, p. 472-475.

Simões, M.G.; Rocha-Campos, A.C. & Anelli, L.E. 1998. Paleoecology and evolution of Permian bivalve faunas (Paraná Basin) in Brazil. *In*: P.A. Johnston & J.W. Haggart (eds.) *Bivalves: an eon of evolution*, University of Calgary Press, p. 443-452.

Simões, M.G.; Rodrigues, S.C.; Leme, J.M. & Bissaro, M.C. 2005. The settling pattern of brachiopod shells: stratigraphic and taphonomic implications to shell bed formation and paleoecology. *Revista Brasileira de Geociências*, **35**:383-391.

Simões, M.G.; Torello, F.F. & Rocha-Campos, A.C. 1996. Gênese e classificação da coquina de Camaquã, Formação de Corumbataí (Neopermiano), na Região de Rio Claro, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **68**:545-557.

Speyer, S.E. 1987. Comparative taphonomy and palaeoecology of trilobite lagerstätten. *Alcheringa*, **11**:205-232. *doi:10.1080/03115518708618989*

Speyer, S.E. 1991. Trilobite taphonomy: a basis for comparative studies of arthropod preservation, functional anatomy and behaviour. *In*: S.K. Donovan (ed.) *The processes of fossilization*, Columbia University Press, p. 194-219.

Speyer, S.E. & Brett, C.E. 1985. Clustered trilobite assemblages in the Middle Devonian Hamilton Group. *Lethaia*, **18**:85-103. *doi:10.1111/j.1502-3931.1985.tb00688.x*

Speyer, S.E. & Brett, C.E. 1986. Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaios*, **1**:312-327.

Stempien, J.A. 2005. Brachyuran taphonomy in a modern tidal-flat environment: Preservation potencial and anatomical bias. *Palaios*, **20**:400-410. *doi:10.2110/palo.2004.p04-40*

Stollhofen, H.; Stranistreet, I.G.; Rohn, R.; Holzfoerster, F. & Wanke, A. 2000. The Gai-As lake system , northern Namibia and Brazil. *In*: E.H. Glerlowskikordesch & K.R. Kelts (eds.) *In lake basins through space and time*, AAPG Studies in Geology, **46**:87-108.

Taylor, R.S.; Schram, F.R. & Yan-Bin, S. 2001. A new upper middle Triassic shrimp (Crustacea: Lophogastrida) from Guizhou, China, with discussion regarding other fossil "Mysidaceans". *Journal of Paleontology*, **75**:310-318. *doi:10.1666/0022-3360(2001)075<0310:ANUMTS>2.0.CO;2*

Taylor, R.S.; Yan-Bin, S. & Schram, F.R. 1998. New pygocephalomorph crustaceans from the Permian of China and their phylogenetic relationships. *Palaeontology*, **41**:815-834.

Ward, S.H. 1989. The requirements for a balanced medium in toxicological experiments using *Mysidopsis bahia* with special reference to calcium carbonate. *In:* U.M. Cowgill & L.R. Williams (eds.) *Aquatic Toxicology and hazard Assessment*: *12th Volume*, American Society for testing and materials, p. 402-412.

Westrop, S.R. 1986. Taphonomic versus ecologic controls on taxonomic relative abundance patterns in tempestites. *Lethaia*, **19**:123-132. *doi:10.1111/j.1502-3931.1986.tb00722.x*

Westrop, S.R. 1992. Upper Cambrian (Marjuman–Steptoean) trilobites from the Port Au Port Group, western Newfoundland. *Journal of Paleontology*, **66**:228-255.

Westrop, S.R.; Knox, L.A. & Landing, E. 1993. Lower Ordovician (Ibexian) trilobites from the Tribes Hill Formation, central Mohawk Valley, New York State. *Canadian Journal of Earth* Sciences, **30**:1618-1633. *doi:10.1139/e93-140*

Westrop, S.R. & Rudkin, D.M. 1999. Trilobite taphonomy of a Silurian reef: Attawapiskat Formation, northern Ontario. *Palaios*, **14**:389-397.

Zalán, P.V.; Wolff, S.; Astolfi, M.A.M.; Vieira, I.S; Conceição, J.C.J.; Appi, V.T.; Santos Neto, E.V.; Cerqueira, J.R. & Marques, A. 1990. The Paraná Basin, Brasil. *In*: M.W. Leighton; D.R. Kolata; D.F. Oltz & J.J. Eidel (eds.) *Interior cratonic basins*, American Association of Petroleum Geologists, p. 681-708.

Received in February, 2012; accepted in January, 2013.