

## Conulários do Devoniano do Brasil: importância paleobiogeográfica Conulariids of Devonian of Brazil: paleobiogeography importance

Juliana de Moraes Leme<sup>I</sup>, Renato Pirani Ghilardi<sup>II</sup>, Marcos César Bissaro Júnior<sup>I</sup>

<sup>I</sup>Universidade de São Paulo. São Paulo, São Paulo, Brasil

<sup>II</sup>Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". São Paulo, São Paulo, Brasil

**Resumo:** Conulários são cnidários extintos, na maioria das vezes com teca fosfática, ocorrendo do Pré-Cambriano ao Triássico. Eles são característicos nas faunas do Domínio Malvinocáfrico, sendo abundantes em concentrações fossilíferas devonianas. Outras ocorrências são verificadas na Argentina, Peru, Paraguai, Uruguai e África do Sul. No Brasil, ocorrem nas bacias do Amazonas, do Parnaíba e do Paraná. A fauna de conulários do Devoniano do Brasil é pouco diversificada, quando comparada com a fauna coeva da Bolívia. *Conularia quichua* é a espécie dominante no Brasil e na Bolívia. A ampla distribuição paleobiogeográfica das espécies no Domínio Malvinocáfrico sugere que essas foram euritéricas, uma vez que ocorrem em terrenos das províncias Andina, Brasileira e Malvinocáfrica Sul-Africana. Essas duas últimas englobam áreas que estiveram situadas nas altas latitudes, próximas do pólo sul devoniano, enquanto a Andina esteve localizada em torno dos 40° a 45° de latitude sul. A presença de *C. quichua* na Bacia do Amazonas reforça o caráter cosmopolita da espécie e demonstra a viabilidade de comunicações paleobiogeográficas entre os diferentes domínios do Devoniano Médio a Superior das bacias intracratônicas da América do Sul. Aqui são apresentadas informações sobre a discussão das implicações paleobiogeográficas das diferentes ocorrências de conulários no Devoniano do Brasil.

**Palavras-chave:** Conulatae. Devoniano. Bacia do Paraná. Bacia do Parnaíba. Bacia do Amazonas. Paleobiogeografia.

**Abstract:** Conulariids are extinct cnidarians, in most cases with phosphate carapace, occurring from Precambrian to Triassic. Conulariids are characteristic of faunas of Malvinokaffric Realm, being abundant in the Devonian fossil assemblages. Other occurrences are observed in Argentina, Peru, Paraguay, Uruguay and South Africa. In Brazil, occur in the Amazon, Paraná and Parnaíba basins. The Devonian fauna of conulariids in Brazil is undiversified, when compared with the coeval fauna in Bolivia. *Conularia quichua* is the dominant species in Brazil and Bolivia. The wide paleobiogeographic distribution of species in the Malvinokaffric Realm suggests that these were eurythermal, once occurring on lands of Andean, Brazilian and South African Malvinokaffric provinces. These last two areas were located at high latitudes, near the Devonian South Pole, while the Andean was located around 40° to 45° south latitude. The presence of *C. quichua* in the Amazon Basin reinforces the cosmopolitan character of the species and demonstrates the feasibility of paleobiogeographical communications between the different areas of the Middle and Upper Devonian of the intracratonic basins of South America. Here we present data about discussion of paleobiogeographical implications of different occurrences of conulariids in the Devonian of Brazil.

**Keywords:** Conulatae. Devonian. Paraná Basin. Parnaíba Basin. Amazon Basin. Paleobiogeography.

---

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

Autor para correspondência: Juliana de Moraes Leme. Universidade de São Paulo. Instituto de Geociências. Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental. Rua do Lago, 562 – Cidade Universitária. São Paulo, SP, Brasil. CEP 05508-080 (leme@usp.br).

Recebido em 13/11/2014

Aprovado em 12/05/2015

Responsabilidade editorial: Hilton Tulio Costi



## INTRODUÇÃO

Conulários são cnidários extintos, bentônicos, sésseis de epifauna, com teca piramidal, alongada e, na maioria das vezes, fosfática, com quatro faces (Babcock, 1991; Van Iten, 1991a; Leme *et al.*, 2004, 2008, 2010; Van Iten *et al.*, 2013, 2014) (Figura 1). Representantes desse grupo de invertebrados ocorrem em uma ampla variedade de fácies sedimentares, especialmente de águas rasas, plataformais, em ambientes siliciclásticos e carbonáticos do Neoproterozoico ao Triássico (McMenamin, 1987; Jerre, 1994; Van Iten, 1991b; Van Iten *et al.*, 1996, 2005, 2013, 2014; Ivantsov & Fedonkin, 2002; Yuan *et al.*, 2011).

Conulários são característicos nas faunas do Domínio Malvinocárico (Richter & Richter, 1942; Clarke, 1913; Kozłowski, 1913, 1923; Babcock *et al.*, 1987; Leme *et al.*, 2004), sendo extremamente abundantes nas concentrações fossilíferas do Devoniano da Bolívia (e.g., Babcock *et al.*, 1987). Outras ocorrências importantes na América do Sul são verificadas também na Argentina (e.g., Thomas, 1905), no Peru (e.g., Steinmann, 1930), no Paraguai (Babcock *et al.*, 1990), no Uruguai (e.g., Mendéz-Alzola & Sprechmann, 1973) e na África do Sul (e.g., Schwarz, 1906). No Brasil, conulários são abundantes nas bacias paleozoicas (Bacia do Paraná, Bacia do Parnaíba e Bacia do Amazonas), sendo a principal ocorrência no Devoniano (Clarke, 1899, 1913; Kozłowski, 1913, 1923; Kegel, 1953; Babcock *et al.*, 1987; Melo, 1988; Siviero, 2002; Leme *et al.*, 2004). Também ocorrem no Ediacarano, Grupo Corumbá, Formação Tamengo (Van Iten *et al.*, 2014).

Na Bacia do Paraná, ocorrências espetaculares de conulários, dada sua abundância, qualidade e modo de preservação, são verificadas na Formação Ponta Grossa (Clarke, 1913; Kozłowski, 1913; Simões *et al.*, 2003; Rodrigues *et al.*, 2003; Leme *et al.*, 2004). Clarke (1913) identificou as espécies *Paraconularia africana*, *P. ulrichana* e *C. quichua* (Figuras 2A-2C) nos sedimentitos da Formação Ponta Grossa, nas regiões de Tibagi, Jaguariáiva e Ponta Grossa (Paraná). Leme *et al.* (2004) identificou que os conulários da Formação Ponta Grossa são fortemente

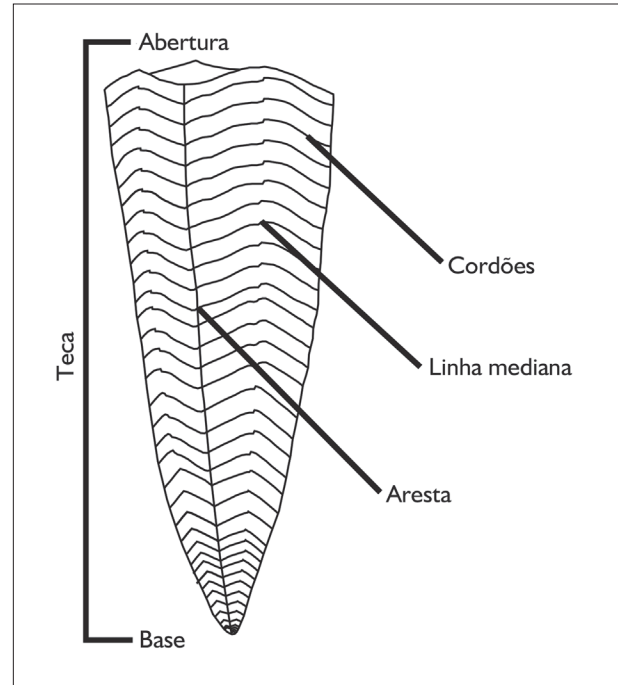


Figura 1. Morfologia geral dos conulários, com as principais feições e termos morfológicos utilizados nas descrições anatômicas.

representados pelas espécies cosmopolitas *C. quichua* e *P. africana*, porém a fauna de conulários é dominada por *C. quichua*. A morfologia de *C. quichua* e *P. africana* foi redescrita por Leme *et al.* (2004), sendo mais detalhada do que a descrita por Clarke (1913) e Babcock *et al.* (1987). A fauna de conulários da Formação Ponta Grossa do Paraná é, portanto, pouco diversificada, especialmente se comparada com faunas coevas da Bolívia (Leme *et al.*, 2004).

Em relação à tafonomia, Rodrigues *et al.* (2003) reforçou a ideia de que conulários presentes nos depósitos da Formação Ponta Grossa são animais bentônicos de epifauna preservados em diferentes classes tafonômicas, cujos processos de preservação são bastante complexos. Na seção de Jaguariáiva foi observado que a distribuição vertical dos conulários não é aleatória, já que os mesmos ocorrem em dois intervalos estratigráficos onde depósitos de sufocamento associados às tempestades estão amalgamados. Desta forma, os dados tafonômicos apresentados por Rodrigues *et al.* (2003) contribuíram para

o melhor entendimento da paleobiologia desse enigmático grupo de cnidários extintos.

Adicionalmente, Simões *et al.* (2003) verificaram que, dependendo do modo de preservação de conulários no Devoniano da Bacia do Paraná, podem ocorrer alterações morfológicas dos espécimes. Foram descritos exemplares de uma mesma espécie, preservados tanto de modo inflado na matriz quanto fortemente comprimidos. Nesse sentido, torna-se problemática a comparação de caracteres morfométricos (e.g., ângulo apical, ângulo do cordão, espaçamento relativo entre os cordões) entre exemplares tafonomicamente distintos, como até então havia sido feito na literatura (Babcock & Feldmann, 1986a, 1986b; Babcock *et al.*, 1987). Essas feições, especialmente as características biométricas, são passíveis de alterações, dependendo do grau de achatamento e da direção dos esforços tensionais, se horizontais ou verticais.

Contrariamente à frequência de publicações voltadas aos conulários da Bacia do Paraná, seu estudo nas demais bacias paleozoicas brasileiras é esparso. Na Bacia do Parnaíba, Kegel (1953) apresentou um dos trabalhos pioneiros sobre a fauna de invertebrados marinhos fósseis do Devoniano. Siviero (2002) desenvolveu uma dissertação de mestrado acerca dos conulários da Bacia do Parnaíba, identificando que a fauna de conulários desta unidade geológica também é dominada por *C. quichua*.

Na Bacia do Amazonas, Clarke (1899) descreve conulários que ocorrem no Grupo Trombetas (Siluriano Superior), identificados como *Conularia amazonica* (Figura 2D). Na porção devoniana da Formação Manacapuru (Lochkoviano Inferior), *C. quichua* foi identificada por Ramos *et al.* (2003) (Figura 2E). Recentemente, foi encontrada uma amostra fóssil de conulário na Formação Maecuru, no estado do Pará, identificada como *C. quichua* (Figura 2F). Este fóssil foi encontrado, mais precisamente, na margem direita do rio Jari, na fronteira entre os estados do Pará e do Amapá, durante os trabalhos de resgate e salvamento paleontológico realizado na área de influência direta da Usina Hidrelétrica Santo Antônio do Jari (coordenadas UTM 9.934.456 N/319.654 E,

datum WGS 84). Essas novas ocorrências na Bacia do Amazonas reforçam a ideia de que *C. quichua* é cosmopolita e representa a espécie dominante no Domínio Malvinocáfrico. Portanto, são aqui apresentados os dados bibliográficos disponíveis para discussão das implicações paleobiogeográficas das diferentes ocorrências de conulários no Devoniano do Brasil.

## PALEOBIOGEOGRAFIA DA FAUNA DE CONULÁRIOS DO DEVONIANO DO BRASIL

O Devoniano é caracterizado pela existência de três domínios paleobiogeográficos, denominados de Américas Orientais, Velho Mundo e Malvinocáfrico, os quais são bem caracterizados por suas faunas de braquiópodes (e.g., Spiriferida) e trilobitas (e.g., Calmoniidae) (Boucot, 1974, 1985). O Domínio Malvinocáfrico foi inicialmente proposto por Richter & Richter (1942) para definir uma província englobando localidades austrais, caracterizada pelo alto grau de endemismo da fauna de trilobitas (Eldredge & Ormiston, 1979). De fato, o Domínio Malvinocáfrico é bem definido na porção ocidental do Gondwana, havendo, ao norte do supercontinente, áreas transicionais entre os três domínios.

O provincialismo exibido pelas faunas de trilobitas e braquiópodes que caracterizam o Domínio Malvinocáfrico é mais pronunciado durante o Praguiano, Emsiano e Eifeliano, englobando amplas áreas marinhas rasas nas altas latitudes do hemisfério Sul. O domínio abrangeria, portanto, terrenos devonianos do Peru, da Bolívia, do Chile, do Paraguai, da Argentina, do Brasil, do Uruguai, da Antártica e da África do Sul (Boucot *et al.*, 1969; Boucot, 1971; Eldredge & Ormiston, 1979; Melo, 1988).

Fundamentados nas ocorrências de trilobitas da América do Sul, Eldredge & Ormiston (1979) propuseram subdividir o Domínio Malvinocáfrico em três províncias, denominadas de Província Andina, Província Brasileira e Província Malvinocáfrica sul-africana (Figura 3). No Brasil, a Bacia do Paraná constitui a principal área de abrangência da Província Brasileira, no âmbito do Domínio Malvinocáfrico, cujos táxons mais característicos, isto é, os braquiópodes (*Australocoelia*, *Australospirifer*)



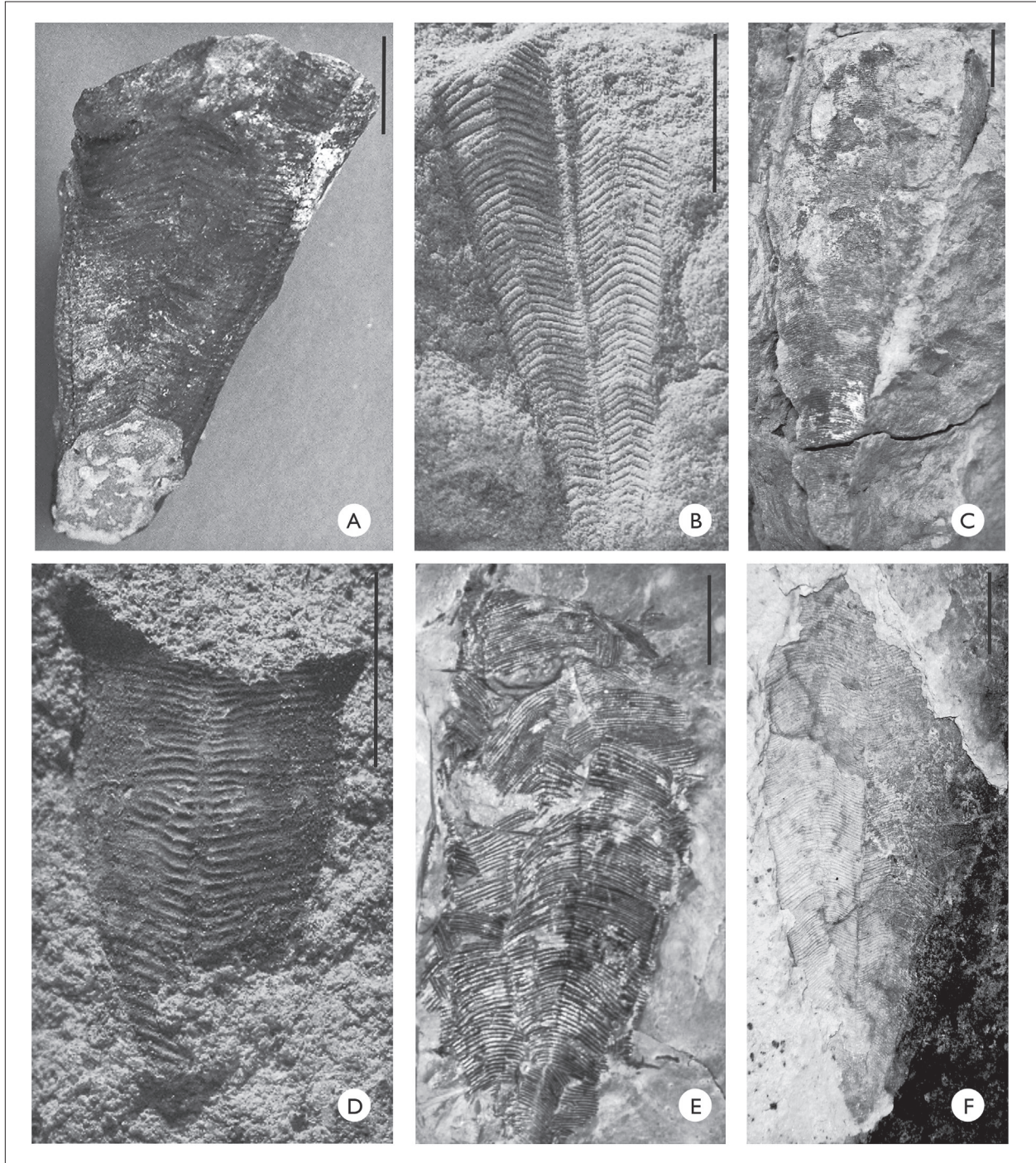


Figura 2. A) *P. africana*, Formação Ponta Grossa (IGc/USP GP/1E2300), Bacia do Paraná, modificado de Leme *et al.* (2004); B) *P. ulrichana*, Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná (DNPM-3656-1), modificado de Lima (1989); C) *C. quichua*, Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná (IGc/USP 2444); D) *C. amazonica*, Grupo Trombetas, Bacia do Amazonas (MN- 2698-1), modificado de Lima (1989); E) *C. quichua*, Formação Manacapuru, Bacia do Amazonas (U/MS 184), foto de Marcelo Vieira; F) *C. quichua*, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas (CCLP- 757). Escalas = Figuras 2A-2C, 2E, 2F: 1 cm; Figura 2D: 0,5 cm.

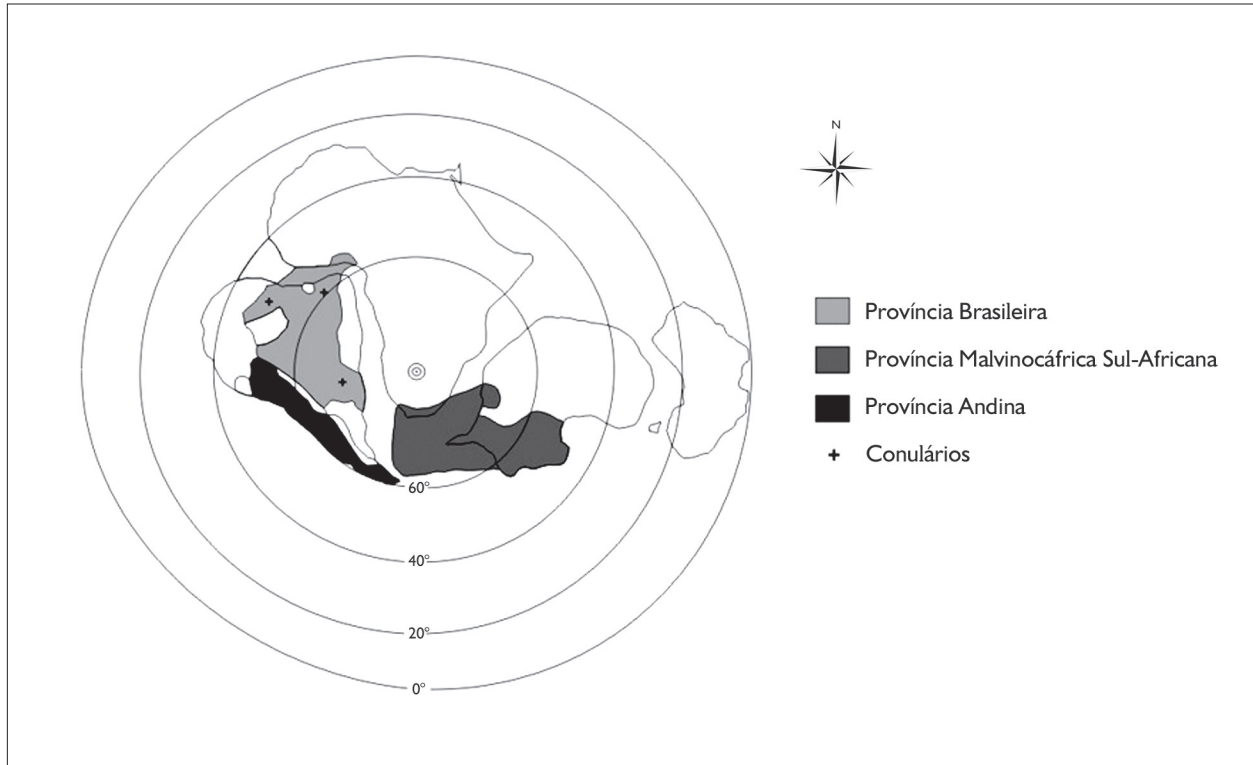


Figura 3. Mapa paleogeográfico representando as Províncias do Domínio Malvinocáfrico e as ocorrências dos conulários no Devoniano das bacias paleozoicas brasileiras. Modificado de Eldredge & Ormiston (1979).

e os trilobitas (*Calmonia*) ocorrem na Formação Ponta Grossa. Diversos autores (e.g., Cooper, 1977; Eldredge & Ormiston, 1979) notaram, entretanto, que as faunas de braquiópodes e trilobitas da Formação Ponta Grossa são menos diversificadas do que as coevas encontradas em outras partes do Domínio Malvinocáfrico, por exemplo, na Bolívia e na Argentina. Os dados indicam claramente que a fauna de conulários da Província Brasileira é uma versão menos diversificada daquela presente na Província Andina, especialmente da Bolívia. Enquanto a fauna boliviana é caracterizada por cinco espécies (*C. quichua*, *C. albertensis*, *P. africana*, *P. ulrichana* e *Reticulaconularia baini*), a fauna das bacias paleozoicas brasileiras é constituída por *C. quichua* (predominantemente), *P. africana* e *P. ulrichana*, todas pertencentes a gêneros e espécies cosmopolitas.

A presença de *C. quichua* na Formação Maecuru, da Bacia do Amazonas, reforça o caráter cosmopolita da espécie

e demonstra a viabilidade da existência de comunicações paleobiogeográficas entre os diferentes domínios do Devoniano Médio a Superior das bacias intracratônicas da América do Sul. De fato, já no Neo-Mesodevônico, mais precisamente no Givetiano, ocorrem alterações profundas na fauna do Domínio Malvinocáfrico, devido ao evento de extinção KAČÁK (Horodyski, 2010; Bosetti *et al.*, 2010, 2011, 2012; Horodyski *et al.*, 2014). Tais alterações evidenciaram a entrada, principalmente a partir do Mesodevônico (Ghilardi *et al.*, 2011; Scheffler *et al.*, 2011a, 2011b), de elementos exógenos de águas mais quentes, oriundos das bacias do Amazonas e do Parnaíba, ou até mesmo do Velho Mundo, na Bacia do Paraná.

A ampla distribuição paleobiogeográfica apresentada por *C. quichua*, *P. africana* e *P. ulrichana* não é facilmente entendida à luz da paleobiologia dos conulários. Admitindo-se relação de parentesco dos conulários com cifozoários, é

notável que a distribuição zoogeográfica desse grupo de cnidários, nos mares do Presente, seja controlada pela temperatura da água (Arai, 1997, p. 201).

Diversos autores (e.g., Boucot, 1974; Cooper, 1977; Eldredge & Ormiston, 1979) postularam que a distribuição e a diversidade dos invertebrados marinhos no Domínio Malvinocáfrico está relacionada, em parte, a barreiras climáticas. Considerando-se as paleolatitudes do intervalo de ocorrência dos conulários da Bolívia e da Bacia do Paraná, por exemplo, verifica-se que sua distribuição latitudinal é apreciável. Durante o Devoniano, os conulários bolivianos viveram em águas entre 45° e 50° de latitude sul, e as da Bacia do Paraná próximas aos 70° sul. Portanto, as espécies que colonizaram a Bacia do Paraná estavam submetidas a condições ambientais de águas muito frias, em decorrência da proximidade ao pólo da época. Não pode ser esquecido ainda que os gêneros *Conularia* e *Paraconularia* ocorrem em terrenos do Domínio das Américas Orientais e do Velho Mundo, portanto em zonas tropicais durante o Devoniano. As espécies *C. quichua*, *P. africana* e *P. ulrichana* devem ter sido, desse modo, euritérmicas. Curiosamente, espécies de cifozoários viventes, que são cosmopolitas, são também euritérmicas, suportando amplas variações de temperatura quando em águas de mares subtropicais e tropicais, o que não ocorre com aqueles das águas das regiões polares (Arai, 1997).

Durante o Devoniano, a Bacia do Paraná não esteve apenas em posição latitudinal mais alta do que os mares da região andina, especialmente da Bolívia. Para alguns autores (Cooper, 1977; Eldredge & Ormiston, 1979), o alto grau de endemismo da fauna de trilobitas da Província Brasileira, em comparação com a da Província Andina, sugere algum isolamento físico da Bacia do Paraná durante o Devoniano. Autores como Eldredge & Ormiston (1979), fundamentados nos padrões de correntes oceânicas do Devoniano, postularam migração das espécies andinas de trilobitas para a Bacia do Paraná. Curiosamente, as faunas de trilobitas da Província Brasileira apresentam maior grau de endemismo do que a Andina, mesmo considerando se tratar de um grupo com formas adultas com capacidade de locomoção (Cooper, 1977).

Admitindo-se que o mesmo tenha ocorrido com as faunas de conulários, isso é, migração da área andina para a Bacia do Paraná, a comparação desse padrão com o observado para os cifozoários viventes também não é fácil de ser compreendida. A ampla distribuição de algumas espécies de conulários no Domínio Malvinocáfrico sugere a presença de formas larvais planctônicas teleplânicas (*sensu* Scheltelma, 1989), isto é, com capacidade para sobreviver nas correntes oceânicas por prolongados períodos de tempo. A distribuição de larvas teleplânicas sugere que essas são capazes de uma dispersão transoceânica, pois são encontradas tanto no oceano Atlântico como no Pacífico (Ventura & Pires, 2002). Nos cifozoários viventes, no entanto, as medusas são responsáveis pela maior dispersão das espécies, enquanto as plânulas, por apresentarem um tempo de vida mais curto, são importantes na seleção de condições ambientais favoráveis para o assentamento e desenvolvimento da fase bentônica (Arai, 1997, p. 139).

## CONCLUSÕES

A fauna de conulários do Devoniano do Brasil é pouco diversificada, especialmente se comparada com a fauna boliviana. Do ponto de vista paleobiogeográfico, há afinidades com as faunas de conulários do Domínio Malvinocáfrico, conforme indicado pela ocorrência comum de *Conularia quichua* e *Paraconularia africana* nos sedimentitos devonianos da Bolívia, Argentina, Peru e África do Sul.

A ampla distribuição paleobiogeográfica das espécies no âmbito do Domínio Malvinocáfrico sugere fortemente que essas foram euritérmicas, uma vez que ocorrem em terrenos das províncias Andina, Brasileira e Malvinocáfrica sul-africana. Especialmente, essas duas últimas províncias englobam áreas que estiveram situadas nas altas latitudes, próximas do pólo sul devoniano, enquanto a Província Andina esteve localizada em torno dos 40° a 45° de latitude sul. A presença de *C. quichua* na Formação Maecuru, da Bacia do Amazonas, reforça o caráter cosmopolita da espécie e demonstra a viabilidade da existência de comunicações paleobiogeográficas entre os diferentes domínios do Devoniano Médio a Superior das bacias intracratônicas da América do Sul.





## REFERÊNCIAS

- ARAI, M. N., 1997. **A functional biology of Scyphozoa**. 1. ed: 1-316. Chapman & Hall, Londres.
- BABCOCK, L. E., 1991. The enigma of conulariid affinities. In: A. M. SIMONETTA & S. C. MORRIS (Eds.): **The early evolution of Metazoa and the significance of problematic fossil taxa**: 113-143. Cambridge University Press, Cambridge.
- BABCOCK, L. E. & R. M. FELDMANN, 1986a. Devonian and Mississippian conulariids of North America. Part A. General description and *Conularia*. **Annals of Carnegie Museum** 55: 349-410.
- BABCOCK, L. E. & R. M. FELDMANN, 1986b. Devonian and Mississippian conulariids of North America. Part B. *Paraconularia*, *Reticulaconularia*, new genus and organisms rejected from Conulariida. **Annals of Carnegie Museum** 55: 411-479.
- BABCOCK, L. E., R. M. FELDMANN, M. T. WILSON & M. SUÁREZ-RIGLOS, 1987. Devonian conulariids of Bolivia. **National Geographic Research** 3: 210-231.
- BABCOCK, L. E., J. GRAY, A. J. BOUCOT, G. T. HIMES & P. K. SIEGELE, 1990. First Silurian conulariids from Paraguay. **Journal of Paleontology** 64(6): 897-902.
- BOSETTI, E. P., R. S. HORODYSKI, C. ZABINI, W. M. K. MATSUMURA & A. C. PENTEADO, 2010. Ocorrência de fenótipos subnormais no limite Neoeifeliano/Eogivetiano, Tibagi, estado do Paraná: implicações tafonômicas e paleossinecológicas. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 5(2): 135-149.
- BOSETTI, E. P., Y. GRAHN, R. S. HORODYSKI, P. MENDLOWICS MAULLER, P. BREUER & C. ZABINI, 2011. An earliest Givetian "Lilliput Effect" in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. **Paläontologische Zeitschrift** 85(1): 49-65.
- BOSETTI, E. P., Y. GRAHN, R. S. HORODYSKI, P. MENDLOWICS MAULLER & P. BREUER, 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.
- BOUCOT, A. J., 1971. Malvinokaffric Devonian marine community distribution and implications for Gondwana. **Anais da Academia Brasileira de Ciência** 43(Suplemento): 23-49.
- BOUCOT, A. J., 1974. Silurian and Devonian biogeography. In: C. A. ROSS (Ed.): **Paleogeography provinces and provinciality**: 165-176. Society of Economic Mineralogists and Paleontologists (Special Publication, 21), Tulsa.
- BOUCOT, A. J., 1985. Late Silurian-early Devonian biogeography, provincialism, evolution and extinction. **Philosophical Transaction of the Royal Society of London**, B 309(1138): 323-339.
- BOUCOT, A. J., J. G. JOHNSON & J. A. TALENT, 1969. Early Devonian Brachiopod Zoogeography. **Geological Society of America, Special Paper** 119: 1-113.
- CLARKE, J. M., 1899. Moluscos devonianos do Estado do Pará, Brasil. **Archivos do Museu Nacional** 10: 49-174.
- CLARKE, J. M., 1913. Fósseis devonianos do Paraná. **Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil** 1: 1-353.
- COOPER, P., 1977. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 21(3): 165-207.
- ELDRIDGE, N. & L. ORMISTON, 1979. Biogeography of Silurian and Devonian trilobites of the Malvinokaffric Realm. In: A. J. BOUCOT & J. GRAY (Eds.): **Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment**: 147-167. Oregon State University Press, Corvallis.
- GHILARDI, R. P., S. M. SCHEFFLER, R. S. HORODYSKI & E. BOSETTI, 2011. Ocorrência de macroinvertebrados pós-evento KACÁK: considerações prévias sobre paleobiogeografia do Eogivetiano da Bacia do Paraná. **Caderno de Resumos da Reunião Regional de Paleontologia** 1: 20.
- HORODYSKI, R. S., 2010. **Tafonomia dos invertebrados fósseis na sequência eifeliana-frasniana da sucessão devoniana da Sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Tibagi – PR, Brasil**. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- HORODYSKI, R. S., M. HOLZ, Y. GRAHN & E. P. BOSETTI, 2014. Remarks on sequence stratigraphy and taphonomy of the Malvinokaffric shelly fauna during the KACÁK Event in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin), Brazil. **International Journal of Earth Sciences** 103(1): 367-380.
- IVANTSOV, A. Y. & M. A. FEDONKIN, 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary. **Palaeontology** 45(6): 1219-1229.
- JERRE, F., 1994. Anatomy and phylogenetic significance of *Eoconularia loculata*, a conulariid from the Silurian of Gotland. **Lethaia** 27(2): 97-109.
- KEGEL, W., 1953. Contribuição para o estudo do Devoniano da Bacia do Parnaíba. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia** 141: 1-48.
- KOZŁOWSKI, R., 1913. Fossiles Devonienens de l'État de Paraná (Brésil). **Annales de Paleontologie** 8: 14-19.
- KOZŁOWSKI, R., 1923. Fauna Devonienne de Bolivie. **Annales de Paleontologie** 12(1-2): 1-112.
- LEME, J. M., S. C. RODRIGUES, M. G. SIMÕES & H. VAN ITEN, 2004. Sistemática dos conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), do Estado do Paraná, Bacia do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia** 7(2): 213-222.

- LEME, J. M., M. G. SIMÕES, S. C. RODRIGUES, H. VAN ITEN & A. C. MARQUES, 2008. Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1896 (Cnidaria, Scyphozoa; Vendian-Triassic). *Palaeontology* 51(3): 649-662.
- LEME, J. M., M. G. SIMÕES & H. VAN ITEN, 2010. **Phylogenetic systematics and evolution of Conulariids**: systematics and evolution of a problematical fossil taxon: the Family Conulariidae (Cnidaria; Ediacaran/Triassic): 1-49. Lambert Academic Publishing, Saarbrücken.
- LIMA, M. R., 1989. **Fósseis do Brasil**: 1-118. T. A. Queriroz Editor LTDA., São Paulo.
- MCMENAMIN, M. A. S., 1987. The fate of Ediacaran Fauna, the nature of conulariids, and the basal paleozoic predator revolution. *Geological Society of America, Abstracts with Programs* 19: 29.
- MELO, J. H. G., 1988. The Malvinokaffric realm in the Devonian of Brazil. In: N. J. MCMILLAN, A. F. EMBRY & D. J. GLASS (Eds.): **Devonian of the world**: 669-703. Canadian Society of Geologists, Calgary.
- MENDÉZ-ALZOLA, R. & P. G. SPRECHMANN, 1973. Fauna del Devonico Temprano del Uruguay, II. Sobre representantes de *Conularia* y *Mesoconularia* (Conulariidae, Conulariinae). *Revista de Biología del Uruguay* 1(2): 129-138.
- RAMOS, M. I. F., J. M. LEME, S. RODRIGUES & M. SIMÕES, 2003. Systematics of conulariids (Cnidaria) from the Manacapuru Formation, Amazon Basin, Brazil, and their paleozoogeographic importance. *Boletim de Resumos do Congresso Brasileiro de Paleontologia* 18: 229-230.
- RICHTER, R. & E. RICHTER, 1942. Die Trilobiten der Weismer-Schichten am Hohen Venn, mit Bemerkung über die Malvinocaffrisch Provinz. *Senckenbergische Naturforscher, Gesellschaft, Abhandlungen* 25: 156-179.
- RODRIGUES, S. C., M. G. SIMÕES & J. M. LEME, 2003. Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná, Estado do Paraná. *Brazilian Journal of Geology* 33(4): 381-390.
- SCHEFFLER, S. M., R. P. GHILARDI, R. S. HORODYSKI & E. BOSETTI, 2011a. Os únicos equinodermas do Devoniano Médio (Eogivetiano) da Sub-Bacia de Apucarana, Estado do Paraná (Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná). *Caderno de Resumos da Reunião Regional de Paleontologia* 1: 8.
- SCHEFFLER, S. M., S. D. SILVA, J. M. GAMA JÚNIOR, V. M. M. FONSECA & A. C. S. FERNANDES, 2011b. Middle Devonian crinoids from the Parnaíba Basin (Pimenteira Formation, Tocantins State, Brazil). *Journal of Paleontology* 85(6): 1188-1198.
- SCHTELMA, R. S., 1989. Planktonic and non-planktonic development among prosobranch gastropods and its relationship to the geographic range of species. In: J. S. RYLAND & P. A. TYLER (Eds.): **Reproduction, genetics and distributions of marine organisms**: 183-188. Olsen & Olsen (European Marine Biology Symposia, 23), Fredensborg, Dinamarca.
- SCHWARZ, E. H. L., 1906. South African Palaeozoic fossils. *Albany Museum, Records* 1: 347-404.
- SIMÕES, M. G., S. C. RODRIGUES, J. M. LEME & H. VAN ITEN, 2003. Some middle Paleozoic conulariids (Cnidaria) as possible examples of taphonomic artifacts. *Journal of Taphonomy* 1(3): 165-186.
- SIVIERO, F. N., 2002. **Revisão sistemática das conulárias brasileiras**. Dissertação (Mestrado em Geologia) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- STEINMANN, G., 1930. **Geologie von Perú**: 1-448. Carl Winters Universitätsbuchhndlung, Heidelberg.
- THOMAS, I., 1905. Neue Beiträge zur Kenntnis der devonischen Fauna Argentiniens. *Deutsche Geologische Gesellschaft, Zeitschrift* 57: 233-290.
- VAN ITEN, H., 1991a. Evolutionary affinities of conulariids. In: A. M. SIMONETTA & S. C. MORRIS (Eds.): **The early evolution of Metazoa and the significance of problematic fossil taxa**: 145-155. Cambridge University Press, Cambridge.
- VAN ITEN, H., 1991b. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid schott. *Palaeontology* 34: 939-954.
- VAN ITEN, H., J. A. FITZKE & R. S. COX, 1996. Problematical fossil cnidarians from the Upper Ordovician of the North-Central USA. *Palaeontology* 39: 1037-1064.
- VAN ITEN, H., J. M. LEME, S. C. RODRIGUES & M. G. SIMÕES, 2005. Reinterpretation of a conulariid-like fossil from the Vendian of Russia. *Palaeontology* 48(3): 619-622.
- VAN ITEN, H., J. M. LEME, A. C. MARQUES & M. G. SIMÕES, 2013. Alternative interpretations of some earliest Ediacaran fossils from China. *Acta Palaeontologica Polonica* 58(1): 111-113.
- VAN ITEN, H., A. C. MARQUES, J. M. LEME, M. L. A. F. PACHECO & M. G. SIMÕES, 2014. Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic-Cambrian history. *Palaeontology* 57(4): 677-690.
- VENTURA, C. R. R. & D. O. PIRES, 2002. Ciclo de vida de invertebrados marinhos. In: R. C. PEREIRA & A. SOARES-GOMES (Orgs.): **Biologia marinha**: 50-67. Interciência, Rio de Janeiro.
- YUAN, X., Z. CHEN, S. XIAO, C. ZHOU & H. HUA, 2011. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. *Nature* 470: 390-393.

