

Associações naturais de conodontes *Mesogondolella* spp., Grupo Itararé, Cisuraliano da Bacia do Paraná

Everton Wilner

Centro Paleontológico da Universidade do Contestado. Av. Presidente Nereu Ramos, 1071, Jardim do Moinho, 89300-000, Mafra, SC, Brasil. Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, CP 15001, Bloco I, prédio 43113, sala 207, Porto Alegre, RS, Brasil. evertonwilner@unc.br

Valesca Brasil Lemos, Ana Karina Scomazzon

Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, CP 15001, Bloco I, prédio 43113, sala 207, Porto Alegre, RS, Brasil. valesca.lemos@ufrgs.br, akscomazzon@yahoo.com.br

RESUMO

Conodontes são cordados primitivos que viveram durante o Paleozoico até a sua completa extinção, no Triássico. Exclusivamente marinhos, são largamente utilizados em estudos bioestratigráficos e em estudos sobre a evolução dos vertebrados, atualmente, em um novo viés, com as descobertas de associações naturais de multielementos que ajudam a compreender melhor os mecanismos evolutivos dos primeiros vertebrados e de sua paleobiologia. Pesquisadores do Museu da Terra e da Vida do Centro Paleontológico da Universidade do Contestado (CENPALEO) descobriram dezenas de elementos ramiformes próximos à cidade de Mafra, SC, que macroscopicamente se assemelhavam a espículas de poríferos, comuns em afloramentos da região. Após uma análise mais detalhada, esses elementos foram identificados como aparelhos alimentares de conodontes, em geral completos e bem preservados. Este trabalho relata características dos aparelhos alimentares da primeira ocorrência de conodontes na Bacia do Paraná. Essa descoberta evidencia a presença de conodontes gondolelídeos pertencentes ao gênero *Mesogondolella*, marcadores do Cisuraliano, e permite discutir sobre as faunas desses cordados primitivos de acordo com as associações naturais encontradas no Folhelho Lontras da Formação Rio do Sul, Grupo Itararé, Bacia do Paraná.

Palavras-chave: *Mesogondolella*, Cisuraliano, Folhelho Lontras, Permocarbonífero.

ABSTRACT

NATURAL ASSOCIATIONS OF *MESOGONDOLELLA* SPP. CONODONTS, ITARARÉ GROUP, CISURALIAN OF PARANÁ BASIN. Conodonts are primitive chordates which lived during the Paleozoic up to their complete extinction at the Triassic. Exclusively marine, they are widely used in biostratigraphic studies and in studies about vertebrates' evolution, nowadays, in a new bias, with the discoveries of natural associations of multi-element that helps to better understand the evolutionary mechanisms of the first vertebrates and the paleobiology of this group. Researchers from the Earth and Life Museum of the Paleontological Center in the Contestado University (CENPALEO) found tens of ramiform elements near Mafra, southern Brazil, which macroscopically were similar with porifera spicule, common in the outcrops of the region. After a more detailed analysis, these elements were identified as conodonts feeding apparatuses, in general complete and well-preserved. This article describes the feeding apparatuses of conodonts of the first occurrence of conodonts in the Paraná Basin. They represent gondolelids conodonts belonging to the *Mesogondolella* genus, a well-known Cisuralian marker. It is also discussed the faunas of these primitive chordate, according to the natural associations found in the Lontras Shale, Itararé Group, Paraná Basin.

Keywords: *Mesogondolella*, Cisuralian, Lontras Shale, Permocarboniferous.

INTRODUÇÃO

Em diferentes níveis estratigráficos do Grupo Itararé, são reportados fósseis de animais, plantas e palinórfos. Os vertebrados compreendem principal-

mente fragmentos de peixes paleoniscóides, enquanto insetos são os invertebrados não marinhos mais comuns. Fósseis como bivalves, foraminíferos, gastrópodes, braquiópodes e a primeira ocorrência de conodontes gondolelí-

os, identificados até então como do gênero *Mesogondolella*, caracterizam as seções marinhas transgressivas dessa unidade.

Conodontes são cordados primitivos encontrados desde o Cambriano até o Triássico e apresentam o melhor registro

fossilífero dentre todos os grupos de vertebrados primitivos (Purnell e Jones, 2012). Exclusivamente marinhos, habitavam mares de águas calmas, quentes a frias, o que auxilia no estabelecimento de zoneamentos para províncias de águas oceânicas do Permiano, tais como província de águas frias do norte, província de águas quentes equatoriais e, mais recentemente, encontrados na província peri-Gondwana de águas frias no Tibete e na Bacia do Paraná, Brasil. Esses cordados primitivos são muito utilizados como indicadores paleoambientais, com gêneros característicos de águas rasas de intermaré superior, como *Adetognathus*, de águas quentes e profundidade média, como *Idiognathodus*, *Diplognathodus*, *Sweetognathus* e *Iranognathus*, e de águas mais profundas e frias, tais como *Gondolella* e *Merrillina*. São potencialmente úteis para bioestratigrafia, por terem uma ampla ocorrência mundial e uma grande variação morfológica no tempo, tornando-os excelente ferramenta no zoneamento bioestratigráfico e excelentes fósseis-guia durante a Era Paleozoica (Sweet, 1988).

No Brasil, os conodontes são encontrados nas bacias paleozoicas do Amazonas (Lemos, 1992a, 1992b; Scomazzon e Lemos, 2005; Nascimento *et al.*, 2010), do Solimões (Lemos, 1992a, 1992b), do Parnaíba (Rocha-Campos e Lemos, 1987), do Acre (Lemos e Silva, 1996) e do Paraná (Wilner e Weinschütz, 2008; Wilner e Scomazzon, 2011; Scomazzon *et al.*, 2011, 2013). Na Bacia do Paraná, *Mesogondolella*, típicas do Cisuraliano, é o único gênero de conodontes até o momento identificado no Permiano dessa bacia. Ocorre em ambientes de sedimentação dominados por folhelhos e siltitos, em águas de temperaturas mais baixas em relação às demais bacias paleozoicas brasileiras, diferentemente dos diversos gêneros de conodontes, que são encontrados principalmente em rochas carbonáticas de águas quentes do Pensilvaniano. Isso decorre da posição geográfica da Bacia do Paraná, que se encontrava mais próxima do polo Sul e era influenciada pelos eventos de glaciação no permocarbonífero (Milani *et al.*, 2007).

Esses achados de conodontes na Bacia do Paraná vêm auxiliando em análises bioestratigráficas e paleoecológicas que estão sendo desenvolvidas em outros trabalhos. O objetivo deste estudo é abordar o aparelho alimentar do animal conodonte, com enfoque nos elementos de *Mesogondolella*, encontradas na região de Mafra, Santa Catarina.

GEOLOGIA DA ÁREA

O intervalo estratigráfico abrangido neste trabalho compreende parte da Supersequência Gondwana I, de Milani *et al.* (2007), relacionado à porção marinha do Grupo Itararé aflorante na margem leste da Bacia do Paraná, na região de Mafra (SC) (Figura 1). O Grupo Itararé consiste em depósitos predominantemente siliciclásticos relacionados ciclos de variação relativa do nível do mar sob

influência glacial durante o permocarbonífero. Na região de Mafra, é representado pelas formações Campo do Tenente, Mafra (inferior, médio e superior) e Rio do Sul (médio e superior).

Na Formação Rio do Sul inferior, percebem-se duas subdivisões. A primeira, basal, é constituída por folhelhos fossilíferos contendo peixes paleoniscídeos, peixes condríctios (*Chondrichthyes*), peixes típicos de águas profundas (como *Celacanthus*), coprólitos, enteróspiras, ictiodontes, braquiópodes inarticulados (*Orbiculoidea*), lingulídeos, insetos, escolocodontes, fragmentos vegetais, poríferos e conodontes do gênero *Mesogondolella*. Além disso, possui siltitos bioturbados e níveis com nódulos e concreções esféricas ou elípticas com conteúdo fóssil diversificado em seu interior. A segunda unidade, superior, é composta por folhelhos e arenitos sílticos inter-

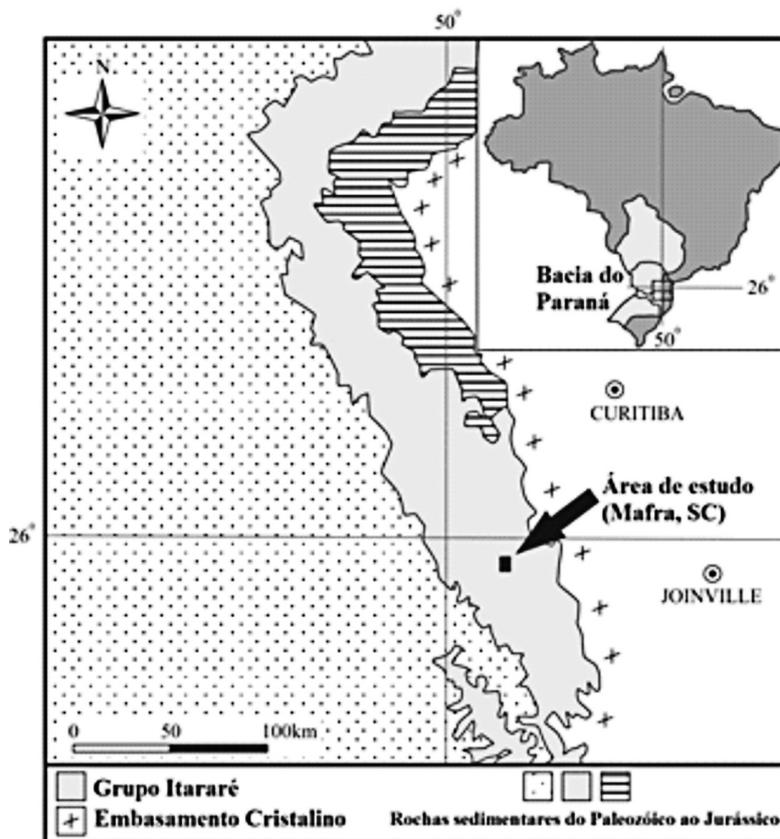


Figura 1. Mapa de localização da área de estudo na faixa de afloramentos do Grupo Itararé na borda leste da Bacia do Paraná. Modificado de Weinschütz e Castro (2005).
Figure 1. Location map of the study area in outcrops of Itararé Group in the eastern border of the Paraná Basin. Modified from Weinschütz and Castro (2005).

pretados como depósitos de turbiditos; tais unidades marinhas constituem, respectivamente, o máximo transgressivo do processo de deglaciação e o trato de sistema de mar alto, conforme Weinschütz e Castro (2005).

Esses conodontes foram encontrados em folhelhos pretos na base da Formação Rio do Sul, na unidade conhecida como Folhelho Lontras, de idade Cisuraliano, em um afloramento localizado na área de pesquisa de campo denominada “Campaleo”, curado pelo Centro Paleontológico de Mafra (CENPALEO) e situado às margens da BR-280, no bairro Faxinal, município de Mafra (SC).

MATERIAL E MÉTODOS

No afloramento estudado, já foram encontrados mais de 200 distintos aparelhos alimentares e peças isoladas de conodontes, com dimensões, em geral, de dois a quatro milímetros cada. A maioria das amostras é composta por aproximadamente 15 elementos conodontes multicuspídeos, que caracterizam um aparelho alimentar completo. Esses achados inteiros ocorrem preferencialmente em níveis ricos em pirita (Figura 2) enquanto que os espécimes encontrados de forma isolada não possuem um nível preferencial de ocorrência, sendo observados na maioria dos estratos.

Os métodos de coleta e preparação utilizados são diferentes daqueles normalmente empregados para as peças isoladas de conodontes encontrados nos calcários das outras bacias sedimentares paleozoicas brasileiras, pois são aparelhos completos preservados em folhelhos pretos silicificados duros, cuja desagregação química convencional é extremamente difícil. O material é coletado, cortado em campo com serra de disco em blocos de um metro quadrado em planta e espessura variada de acordo com a característica deposicional da camada. A sua quarta parte, com cerca de vinte e cinco centímetros de lado, é enviada ao laboratório para ser examinada com microscópio estereoscópico de luz incidente ou lupa manual. A técnica utilizada para a identificação dos fósseis

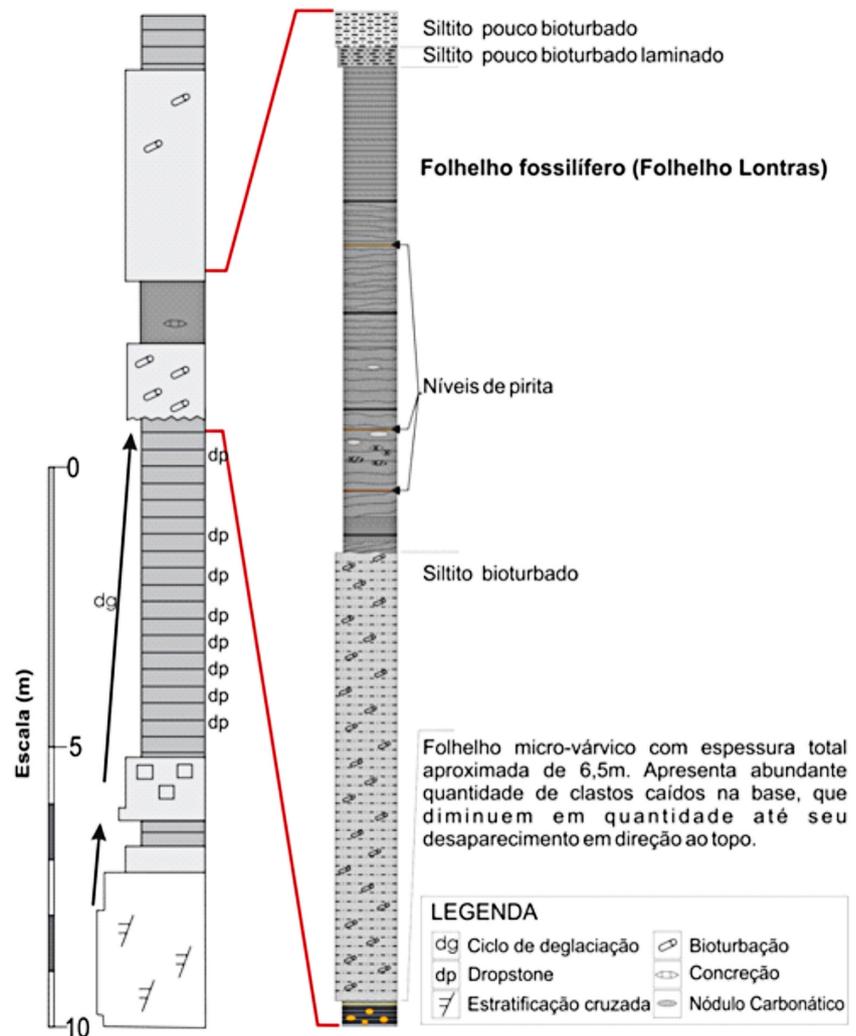


Figura 2. Perfil litoestratigráfico do afloramento, com destaque para o Folhelho Lontras. Os conodontes ocorrem em toda a seção do folhelho fossilífero, principalmente nos níveis com concreções.

Figure 2. Lithostratigraphic profile of the outcrop, highlighting the Lontras Shale. Conodonts occur in the whole section of fossiliferous shale, especially in levels with concretions.

utilizada consiste na separação milimétrica das lâminas do folhelho por meio de uma pequena talhadeira que expõe, lâmina a lâmina, cada superfície de acamadamento.

Ao serem identificados, os aparelhos alimentares ou peças isoladas são catalogados, tombados e fotografados. As amostras utilizadas neste estudo estão catalogadas e tombadas no acervo da coleção técnica do Museu da Terra e da Vida do Centro Paleontológico de Mafra (CENPALEO), Universidade do Contestado, Campus Mafra, SC, com os números tombo CP/M 1954 e CP/E 7618a.

APARELHOS ALIMENTARES DE CONODONTES

Os elementos conodontes foram descobertos por Christian Henrich Pander em 1856, que lhes deu o nome de “conodontes” devido à forma dos elementos serem semelhante a “cones”. Esses elementos, quando isolados, são em geral microscópicos, têm entre 0,25 a 2 milímetros de tamanho e são compostos por fosfato de cálcio, mais especificamente carbonato-fluorapatita (francolita). São geralmente estudados como peças isoladas; contudo, em rarís-

simas ocasiões, foram encontrados agrupados ou como conjuntos de elementos preservados na rocha, referente à região cefálica do animal. O agrupamento de 15 ou mais elementos forma um aparelho alimentar, e sua função de “dentes” foi inicialmente atribuída por Purnell (1993) e Purnell *et al.* (1995).

Os conodontes já foram considerados como pertencentes aos filos Cnidaria, Brachiopoda, Annelida, Mollusca, Arthropoda, bem como ao Reino Plantae (Margulis e Schwartz, 1987). Foram também considerados como Filo Chaetognatha (Bengtson, 1983); Filo Conodonta (Briggs *et al.*, 1983; Swett, 1988) e, ainda, como Filo Chordata (Dzik, 1976; Aldridge *et al.*, 1987, 1993; Briggs *et al.*, 1987; Janvier, 1995).

Pander (1856) acreditava que os elementos conodontes fossem as porções mineralizadas (dentes ou a mandíbula) de um grupo extinto de peixes. Outros autores, no entanto, acreditavam que tais elementos seriam semelhantes aos dentes dos mixinoides (*Myxina*), devido ao seu brilho e forma semelhantes, apesar de saberem que, internamente, ambos (*Myxina* e Conodontes) tinham estruturas completamente diferentes, além dos conodontes serem fosfáticos e as estruturas dos peixes-bruxa, orgânicas (Aldridge *et al.*, 1987). Sweet (1988) também faz referência aos conodontes como dentes ou placas dermais de peixes primitivos, semelhantes aos mixinoides; porém, por meio da análise da estrutura lamelar dos elementos conodontes, concluiu que eles eram de fato representantes dos cordados, incluídos em um ramo distinto dos Agnatha.

O primeiro espécime do animal conodonte propriamente dito foi descoberto no Granton Shrimp Bed, da Escócia (Briggs *et al.*, 1983). Com as análises das impressões do corpo do animal, os autores postularam que os conodontes não seriam pertencentes ao Filo Chaetognatha nem aos Cordados, devido à falta de evidências (dentina) disponíveis no fóssil encontrado. Assim, Briggs *et al.* (1983) concluíram que os conodontes pertenciam a um filo separado, denominado Filo Conodonta.

Mais tarde, foram descobertos, naquele mesmo local, outros espécimes com melhor preservação, com feições das partes orgânicas indicando claramente uma afinidade com os Agnatha (Aldridge *et al.*, 1987; Dzik, 1976; Conway-Morris, 1989; Briggs, 1992).

Com base em microscópio eletrônico de varredura e de transmissão, Szaniawski (1987) estudou a microestrutura e a composição do corpo basal de alguns elementos conodontes. Fazendo comparações entre conodontes e Chaetognatha, concluiu, então, que os conodontes provavelmente não seriam Chaetognatha *sensu stricto*, mas que ambos teriam se originado de um ancestral comum.

Com os novos espécimes do Granton Shrimp Bed, Aldridge e Theron (1993) consideraram os conodontes como representantes de um grupo paralelo aos Agnatha, porém com semelhanças com os mixinoides, não havendo mais propósito em colocá-los como filo separado. Esses espécimes mostraram que os conodontes eram animais pequenos, com aproximadamente 4 centímetros de comprimento e forma de enguia, olhos grandes comparados ao tamanho de seu corpo, uma notocorda na parte dorsal, miômeros (blocos de músculos em forma de “V”) *en chevron* nas laterais do corpo e nadadeira caudal. Essas características inserem os conodontes dentro do Filo Chordata (Purnell *et al.*, 1995). Além disso, foram identificados em alguns conodontes: tecido ósseo, esmalte, cartilagem calcificada e dentina, que são características únicas dos vertebrados (Sansom *et al.*, 1992, 1994).

As evidências da anatomia das partes moles e a microestrutura interna dos elementos conodontes indicam que esses organismos estão entre os vertebrados mais primitivos. Contudo, a falta de um esqueleto mineralizado leva a crer que eles seriam mais primitivos que os Agnatha (Ostracodermos = astraspídeos, pituriaspídeos, etc), mas seriam mais avançados que os mixinoides (*Myxina*, que não possuem esqueleto fosfático, inclusive no aparelho alimentar), sugerindo que os conodontes seriam os vertebrados mais primitivos até hoje en-

contrados (Purnell *et al.*, 1995; Donohue *et al.*, 2000).

Inicialmente, a classificação sistemática aplicada aos elementos conodontes era artificial (parataxonomia), sendo designado um nome específico para cada peça isolada. Em decorrência disso, muitos nomes de cunho taxonômico foram empregados, gerando uma nomenclatura exagerada e muitas vezes repetitiva, pois a morfologia dos elementos, que muitas vezes compunham um mesmo aparelho, era designada a uma espécie diferente. Posteriormente, com a descoberta das associações naturais dos elementos conodontes que formam o aparelho alimentar, foi possível o estabelecimento de uma sistemática natural de multielementos, retratando, assim, a correta e melhor interpretação do funcionamento desses elementos, auxiliando inclusive nos estudos bioestratigráficos e paleobiológicos, na sistemática dos grupos de cordados primitivos e também em análises tafonômicas melhores.

Os elementos conodontes são diferenciados pela sua estrutura externa em três grupos principais: coniformes, ramiformes e pectiniformes (Sweet, 1988). Os coniformes constituem-se de um único dente, sendo que vários gêneros podem ser identificados pelas suas estruturas externas em lâmina delgada. Eles são importantes marcadores do Cambriano ao Ordoviciano, mas a maioria extinguiu-se no Devoniano. Os ramiformes são formados por uma cúspide principal e processos laterais com uma fileira de dentículos fusionados, sendo fósseis-índice do Siluriano ao Triássico. Os elementos pectiniformes são os mais diferenciados e, em sua maioria, são ótimos fósseis-índice do Ordoviciano ao Triássico. Vale ressaltar que esses elementos são os mais precisos no que diz respeito ao estudo da anatomia e fisiologia do animal conodonte.

Purnell e Donoghue (1997), estudando associações naturais de *Idiognathodus* do Pensilvaniano, produziram um modelo preciso do aparelho dos ozarkodínideos, considerado um dos grupos mais bem-sucedidos de conodontes. Nesse modelo, foi proposto que os elementos anteriores

S e M (elementos conodontes ramiformes) dos ozarkodinídeos seriam fixados a uma placa cartilaginosa. Esses elementos fariam um movimento no sentido de capturar a presa, e os elementos posteriores (elementos P) seriam responsáveis por triturar o alimento. Como a atribuição dos elementos conodontes como peças bucais foi estabelecida por Purnell (1993), a constatação de que os elementos conodontes são dentes e a evidência de macrofagia nesses vertebrados primitivos sustentam as hipóteses de que os primeiros vertebrados eram predadores (Purnell *et al.*, 1995; Donoghue *et al.*, 2000).

Enquanto partes moles fossilizadas dos conodontes como aquelas descobertas no Carbonífero da Escócia são raras, associações naturais de conodontes são mais comumente encontradas. Essas amostras apresentam um padrão de distribuição das peças no aparelho alimentar denominado “Padrão *Standard*” (Aldridge *et al.*, 1987), produzido devido ao colapso e achatamento da estrutura tridimensional do aparelho, sem modificações entre a deposição e fossilização. Modalidades diferentes desse padrão podem ocorrer devido a variações no corte da rocha, sendo denominados: “padrão paralelo”, “perpendicular” e “linear”.

Até o presente momento, impressões fósseis de conodontes ainda não foram encontradas na América do Sul, sendo seu registro caracterizado apenas pela ocorrência de elementos dissociados do aparelho, como ocorre nas bacias do Amazonas, Solimões, Parnaíba e Acre. Na Bacia do Paraná os fósseis de conodontes ocorrem na forma de associações naturais de aparelhos alimentares completos e peças isoladas, muito bem preservados, no Folhelho Lontras, município de Mafra (SC).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O Folhelho Lontras apresenta biotas excepcionalmente bem preservadas, sendo a grande maioria dos fósseis de origem marinha em níveis sobrepostos e sotopostos aos dos conodontes (Figura 2). Nesses mesmos níveis estratigráficos, impressões de insetos

bem preservados e fragmentos vegetais podem ser observados à medida que lâminas milimétricas a centimétricas de folhelhos são retiradas.

O folhelho, de coloração preta, contém aparelhos alimentares completos de conodontes, até agora somente encontrados desarticulados em outras localidades no Brasil. Devido às condições extremamente favoráveis de preservação, essa região comporta-se como um arquivo da diversidade de organismos que viveram na Bacia do Paraná durante o permocarbonífero, revelando organismos únicos no registro paleontológico desse intervalo.

Os aparelhos alimentares ocorrem com preservação tafonômica excepcional, completos ou semicompletos. O padrão

de distribuição das peças denticuladas no aparelho alimentar dos conodontes ocorre disposto em planos paralelos e perpendiculares, muito peculiares (Figura 3).

Um típico aparelho de gondolelídeo contém em torno de 15 elementos, com aproximadamente 7 morfologias diferentes (Orchard, 2005). No caso dos achados de Mafra, algumas amostras apresentam um par de elementos P1; as demais associações são compostas de elementos M. Frequentemente observa-se uma curvatura em alguns desses elementos, provavelmente resultante de processos tafonômicos.

A falta de dados de assembleias completas pode dificultar a identificação desses aparelhos, principalmente quan-

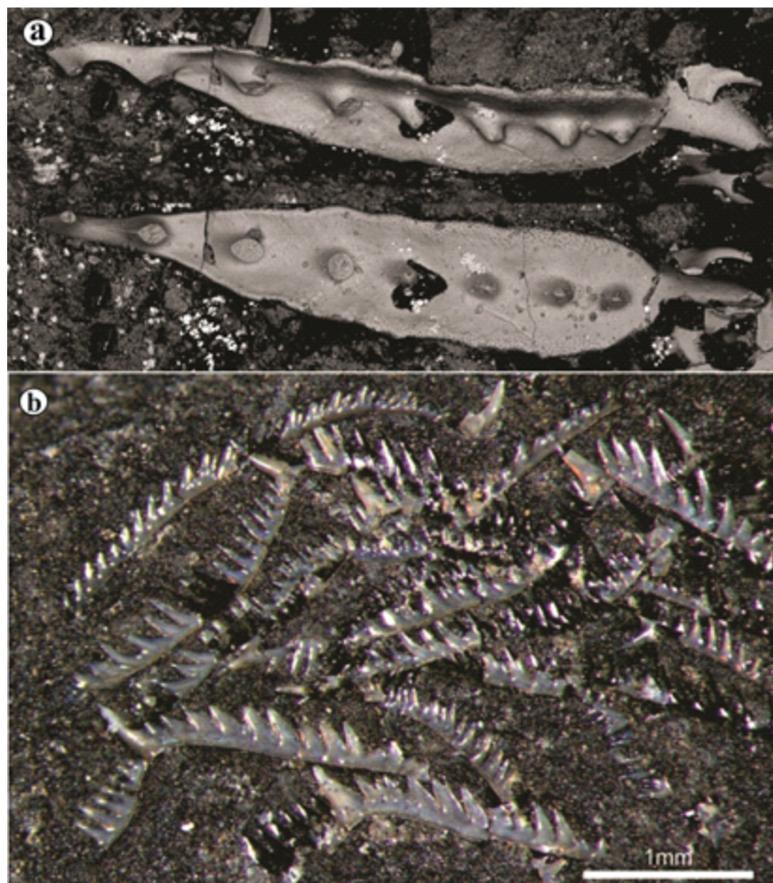


Figura 3. Fotomicrografias evidenciando os aparelhos alimentares e seus padrões de distribuição. (a) Peças isoladas de *Mesogondolella* spp. em microscópio eletrônico de varredura, aumento de 130x e comprimento real de 1,8mm. CP/M 1954. (b) Aparelho alimentar de *Mesogondolella* spp. com padrão de distribuição paralelo, fotografia em estereomicroscópio. CP/E 7618a.

Figure 3. Photomicrographs showing the feeding apparatus and their distribution patterns. (a) Isolated parts of *Mesogondolella* spp. in scanning electron microscope, an increase of 130x and actual length of 1,8mm. CP/M 1954. (b) Feeding apparatus of *Mesogondolella* spp. with parallel distribution standard, photography in stereomicroscope. CP/E 7618a.

do o elemento P1 diagnóstico estiver ausente – o que é atribuído a processos tafonômicos. Uma vez que se desconhece a diversidade total das assembleias de conodontes existentes, deve-se cogitar a possibilidade de que, em alguns casos, algumas das associações encontradas em Mafra sejam compostas única e exclusivamente por elementos ramiformes. Nesses aparelhos ramiformes, é possível visualizar as estruturas internas das linhas de crescimento quando o elemento se encontra com coloração âmbar transparente e submetido a microscopia óptica. Uma das primeiras assembleias encontradas, e, posteriormente, a grande maioria das demais, apresentava um par de elementos P1 característico dos gondolelideos, o que facilitou significativamente a identificação das descobertas seguintes.

Em se tratando de *Mesogondolella*, a presença de um *pit* basal (feição diagnóstica) em vista aboral no elemento P reforça a identificação desse gênero. No mesmo elemento, são observados de seis a oito nódulos na região da carena, por vezes conectados por uma linha tênue entre eles, com alguns maiores na porção anterior do elemento e outros menores na porção mais posterior. Parapeitos plissados em alguns elementos P e plataformas abertas e côncavas, lanceoladas e arredondadas sugerem a ocorrência de possivelmente mais de uma espécie para o gênero *Mesogondolella* até o momento identificado como *Mesogondolella* spp. para a Bacia do Paraná.

CONCLUSÕES

Os conodontes na Bacia do Paraná, encontrados na forma de aparelhos alimentares com preservação tafonômica excepcional e quase completos, auxiliarão a compreender mais detalhadamente os eventos de glaciação e de deglaciação associados às mudanças climáticas globais do final do Carbonífero e início do Permiano, na observação de feições paleoecológicas locais, como profundidade da lâmina d'água, possíveis influências de correntes vindas de outras províncias, contribuindo, assim, para a interpretação da evolução paleoclimática, paleoeco-

lógica, paleogeográfica e tectônica do Gondwana. Além disso, pelo estudo dos conodontes, será possível também fornecer dados bioestratigráficos mais precisos para os referidos estratos da Formação Rio do Sul, que, em conjunto com a fauna associada de insetos, peixes, braquiópodes e esponjas, contribuirão para uma compreensão melhor da história deposicional e para um refinamento temporal desses estratos. Ainda, é importante salientar que a preservação completa dos aparelhos alimentares (preservação esta singular no mundo) irá contribuir sobremaneira para o estudo morfológico 3D dos conodontes por meio de técnicas de raios-X e outras técnicas de imageamento, que permitirão elucidar o padrão de distribuição das peças denticuladas no aparelho alimentar dos conodontes e, assim, auxiliar no entendimento e na evolução dos vertebrados.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao CNPq (Processo 401791/2010-6), por parte do financiamento deste trabalho, e também à CAPES, pelo fundo de pós-graduação. Ao Sr. Wilson Greinert, pela eficácia na triagem do material de campo, e ao Dr. Mark Purnell, pelas valiosas discussões e fotomicrografias no MEV. Agradecemos os revisores, Guillermo Albanesi e outro, anônimo, pelos valiosos apontamentos realizados neste manuscrito. Os autores agradecem, ainda, ao CENPALEO, por tudo o que representa na paleontologia brasileira, e à parceria que há entre as instituições UnC-CENPALEO, UFRGS-IG/PPGGeo, UFPel-NEPALE e Leicester University, UK.

REFERÊNCIAS

ALDRIDGE, R.J.; BRIGGS, D.E.G.; CLARKSON, E.N.K.; SMITH, M.P. 1987. The affinities of conodonts - new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland. *Lethaia*, **19**:279-291. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1502-3931.1986.tb00741.x>
ALDRIDGE, R.J.; THERON, J.N. 1993. Conodonts with preserved soft tissue from a new Ordovician Konservat-Lagerstätte. *Journal of Micropalaentology*, **12**(1):113-117. <http://dx.doi.org/10.1144/jm.12.1.113>

BENGTSON, S. 1983. A functional model for conodonts apparatus. *Lethaia*, **16**:38. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1502-3931.1983.tb01142.x>
BRIGGS, D.E.G. 1992. Conodonts: A major extinct group added to the vertebrates. *Science*, **256**:1285-1286. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1598571>
BRIGGS, D.E.G.; ALDRIDGE, R.J.; SMITH, M.P. 1987. Conodonts are not aplacophoran molluscs. *Lethaia*, **20**:381-382. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1502-3931.1987.tb00799.x>
BRIGGS, D.E.G.; CLARKSON, E.N.K.; ALDRIDGE, R.J. 1983. The conodont animal. *Lethaia*, **16**:1-14. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1502-3931.1983.tb01139.x>
CONWAY-MORRIS, S. 1989. Conodont paleobiology: recent progress and unsolved problems. *Terra Nova*, **1**:135-150. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3121.1989.tb00345.x>
DONOGHUE, P.C.J.; FOREY, P.L.; ALDRIDGE, R.J. 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biological Review*, **75**:191-251. <http://dx.doi.org/10.1017/S0006323199005472>
DZIK, J. 1976. Remarks on the evolution of Ordovician conodonts. *Acta Paleontologica Polonica*, **21**(4):395-455.
JANVIER, P. 1995. Conodonts join the club. *Nature*, **374**:761-762. <http://dx.doi.org/10.1038/374761a0>
LEMOS, V.B. 1992a. Conodontes do Carbonífero das Bacias do Amazonas e Solimões. *Taxonomia - Parte I. Pesquisas*, **19**(1):75-93.
LEMOS, V.B. 1992b. Conodontes do Carbonífero das Bacias do Amazonas e Solimões. *Taxonomia - Parte II. Pesquisas*, **19**(2):120-131.
LEMOS, V.B.; SILVA, O.B. 1996. Ciclos Sedimentares e Ocorrência de Conodontes e Fusulinídeos na Bacia do Acre- Plataforma Carbonática da Fm. Cruzeiro-Eirunepé, Permiano Inferior. In: Simpósio de Geologia da Amazônia, 5, Belém, 1996. *Anais...* Belém, SBG, p. 188-191.
MARGULIS, L.; SCHWARTZ, K.V. 1987. *Fine Kingdoms. An illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth*. 2ª ed., New York, W.H. Freeman and Company, 376 p.
MILANI, E.J.; MELO, J.H.G. de; SOUZA, P.A. de; FERNANDES, L.A.; FRANÇA, A.B. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **15**(2):265-287.
NASCIMENTO, S.; LEMOS, V.B.; SCOMAZZON, A.K.; MATSUDA, N.S.; SILVA, C.P. 2010. First occurrence of *Ellisonia*, *Gondolella* and *Ubinates* (Conodonts) in Itaituba Formation, Pennsylvanian of Amazonas Basin, Brazil. *Gaea*, **6**(2):56-62. Disponível em: <http://www.revistas.unisinos.br/index.php/gaea/article/view/4694>. Acesso em: 30/05/2016. <http://dx.doi.org/10.4013/gaea.2010.62.01>
ORCHARD, M.J. 2005. Multielement conodont apparatuses of Triassic *Gondolella*. In: M.A. PURNELL; P.C.J. DONOGHUE (eds.), *Special Papers in Palaeontology*, **73**:73-101.
PANDER, C.H. 1856. *Monographie der fossilen Fische des silurische Systems der russisch-baltischen Gouvernements*. Saint Petersburg, 91 p.
PURNELL, M.A. 1993. Feeding mechanisms in conodonts and the function of the earliest vertebrate hard tissues. *Geology*, **21**:375-377. [http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613\(1993\)021<0375:FMICAT>2.3.CO;2](http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613(1993)021<0375:FMICAT>2.3.CO;2)

- PURNELL, M.A.; ALDRIDGE, R.J.; DONOGHUE, P.C.J.; GABBOTT, S.E. 1995. Conodonts and the First Vertebrates. *Endeavour*, **19**(1):20-27.
[http://dx.doi.org/10.1016/0160-9327\(95\)98890-R](http://dx.doi.org/10.1016/0160-9327(95)98890-R)
- PURNELL, M.A.; DONOGHUE, P.C.J. 1997. Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts. *Philosophical Transaction of Royal Society of London*, **B 352**:1545-1564.
<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.1997.0141>
- PURNELL, M.A.; JONES, D.O. 2012. Quantitative analysis of conodont tooth wear and damage as a test of ecological and functional hypotheses. *Paleobiology*, **38**:605-626.
<http://dx.doi.org/10.1666/09070.1>
- ROCHA-CAMPOS, A.C.; LEMOS, V.B. 1987. Assembléias de conodontes neopaleozóicos da América do Sul: Distribuição e significado bioestratigráfico. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 10, Rio de Janeiro, 1987. *Anais...* Rio de Janeiro, SBP, **1**:51-52.
- SANSOM, I.J.; SMITH, M.P.; ARMSTRONG, H.A. 1992. Presence of the earliest vertebrate hard tissues in conodonts. *Science*, **256**:1308-1311.
<http://dx.doi.org/10.1126/science.1598573>
- SANSOM, I.J.; SMITH, M.P.; SMITH, M.M. 1994. Dentine in conodonts. *Nature*, **368**:591.
<http://dx.doi.org/10.1038/368591a0>
- SCOMAZZON, A.K.; LEMOS, V.B. 2005. *Diplognathodus* occurrence in the Itaituba Formation, Amazonas Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**(3):203-208.
<http://dx.doi.org/10.4072/rbp.2005.3.04>
- SCOMAZZON, A.K.; WILNER, E.; WEINSCHÜTZ, L.C.; NASCIMENTO, S. Ocorrência de conodontes no Folhelho Lontras - Grupo Itararé, Permocarboneífero da Bacia do Paraná, Mafra, SC. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, XXII, Natal, 2011. *Anais...* Natal, p. 249-252.
- SCOMAZZON, A.K.; WILNER, E.; PURNELL, M.; NASCIMENTO, S.; WEINSCHÜTZ, L.C.; LEMOS, V.B.; SOUZA, F.L. de; SILVA, C.P. da. 2013. First report of conodont apparatuses from Brazil – Permian of Paraná Basin, Itararé Group, Lontras Shale – Evidence of Gondwana deglaciation. *Asociación Paleontológica Argentina*, Publicación Especial, **13**:99-102.
- SWEET, W.C. 1988. The Conodonta, Morphology, Taxonomy, Palaeoecology and Evolutionary History of a Long-Extinct Animal Phylum. *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*, vol. 10, 212 p.
- SZANIAWSKI, H. 1987. Preliminary structural comparisons of protoconodont, paraconodont, and euconodont elements. In: R.J. ALDRIDGE (ed.), *Palaeobiology of conodonts*. Chichester, Ellis Horwood, p. 35-47.
- WEINSCHÜTZ, L.C.; CASTRO, J.C. 2005. A Sequência Mafra Superior/Rio do Sul Inferior (Grupo Itararé, Permocarboneífero) em sondagens testemunhadas da região de Mafra, SC, margem leste da Bacia do Paraná. *Geociências*, **24**:131-141.
- WILNER, E.; SCOMAZZON, A.K. 2011. Estudo tafonômico em aparelhos alimentares de conodontes do Cisuraliano, Folhelho Lontras, Bacia do Paraná. In: PALEO 2011 PR/SC, 2011, Mafra, SC. *Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia*, p. 50-51.
- WILNER, E.; WEINSCHÜTZ, L.C. 2008. Comunicado de ocorrência de conodontes na Formação Rio do Sul, Grupo Itararé, Permiano Superior da Bacia Sedimentar do Paraná na região de Mafra, SC. In: PALEO 2008 PR/SC, Ponta Grossa, PR. *Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia*, p. 7.

Submitted on July 9, 2015
Accepted on January 7, 2016