

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Iconotaxonomia da sequência sedimentar do Grupo Itararé na região de Itu (Carbonífero Superior, São Paulo, Brasil): desvendando padrões de colonização e implicações paleoambientais

Gabriel Eduardo Baréa de Barros

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Ribeirão Preto – SP

2022

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Ichnotaxonomia da sequência sedimentar do Grupo Itararé na região de Itu (Carbonífero Superior, São Paulo, Brasil): desvendando padrões de colonização e implicações paleoambientais

Ichnotaxonomy of the sedimentary sequence of the Itararé Group in the Itu region (Upper Carboniferous, São Paulo, Brazil): unraveling colonization patterns and paleoenvironmental implications

Gabriel Eduardo Baréa de Barros

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco

Ribeirão Preto – SP

2022

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

I authorize the reproduction and total or partial disclosure of this work, via any conventional or electronic medium, for aims of study and research, with the condition that the source is cited.

de Barros, Gabriel Eduardo Baréa

Iconotaxonomia da sequência sedimentar do Grupo Itararé na região de Itu (Carbonífero Superior, São Paulo, Brasil): desvendando padrões de colonização e implicações paleoambientais. Ribeirão Preto, 2022.

203 p; 30 cm

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Pacheco, Mírian Liza Alves Forancelli

1. Paleoinvertebrados bentônicos. 2. Icnologia aplicada. 3. Colonização. 4. Ambientes glaciais. 5. Diversidade funcional.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer meus familiares que sempre estiveram ao meu lado minha vida toda, principalmente minha mãe Fernanda Baréa, por todo suporte necessário, principalmente durante a graduação e a pós-graduação. Aos meus amigos, Felipe, Nicolas, Jeferson, Leonardo, Vitor, Alex, Tiago e Samuel, pelos longos dias de risadas e de proibição da *line up*. Agradecer também a Júlia, Bernardo, Gabriel, Beatriz, Thais e Eduardo, pelos momentos durante esse período de mais de dois anos de pandemia, onde mesmo online, ficamos sempre próximos. Agradecer os professores Max Langer e Annie Hsiou, junto aos membros do laboratório que fui ‘agregado’ durante o período que estive em Ribeirão Preto. Agradecer o Fellipe, Wafa, Gabriel, Gustavo, Guilherme e João, que sempre serão mantidos no meu coração. Agradecer minha companheira Júlia que sempre está ao meu lado e me ajudando com sua expertise artística. Minha orientadora, Mírian Pacheco, pela confiança em me aceitar como seu aluno e amigo. Agradecer a Daniel Sedorko por ser meu mentor icnológico desde a graduação com sua paciência, humor e conhecimento. Vera, nossa maravilhosa secretária, que sempre é educada e paciente com nós, alunos desesperados. Gostaria também de agradecer todos os profissionais de saúde e da ciência, por fazer de tudo para a manutenção da saúde pública e gratuita durante o período sombrio de pandemia que passamos.

Aos meus colaboradores: Daniel Sedorko, Bernardo Peixoto, Alexandre Cardoso, Renata Netto, João Lima, Nicholas Minter e Mírian Pacheco, obrigado pela confiança e ajuda em tudo, esse resultado também é de vocês. Ao Prof. Paulo Paim e Farid Chemale Jr., assim como a Universidade do Vale do Rio dos Sinos pela produção das lâminas petrográficas utilizadas neste trabalho. A ajuda da Secretaria de Meio Ambiente de Itu (São Paulo), Célio Cotting e Alessandro Neme, no trabalho de campo dos afloramentos do Parque Geológico do Varvito, e toda a autorização para coleta de amostras para análise posterior. Profa. Eliane Pintor de Arruda pelo uso de equipamentos e espécies de crustáceos durante a pesquisa. O VII Curso de Verão em Zoologia (IB-USP e MZUSP), onde começaram as discussões sobre o tema de um dos trabalhos resultados dessa dissertação, e Gustavo Ballen que orientou o projeto do curso que originou uma das ideias desse trabalho.

João Pedro Saldanha, João Henrique Zahdi Ricetti e Julia Gibertoni Gomes por alguns *insights* e discussões sobre insetos aquáticos. Jonas Hagström, Anna Lindström e o Departamento de Paleobiologia do *Naturhistoriska Riksmuseet* (Museu Sueco de História Natural), pelas fotografias de amostras usada no trabalho, e ao *British Geological Survey*

Edinburgh por compartilhar fotos que foram usadas no trabalho. O *Sustainable Seas Expeditions* (financiado pela *National Geographic*) do *National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Office of Ocean Exploration and Research*, e o produtor Kip Evans, pela cortesia dos vídeos utilizados em um dos trabalhos da dissertação. Arlete Alves Ferreira do Núcleo de Biblioteca e Mapotecas do Instituto Geológico (IG - São Paulo), e à Secretaria de Infraestrutura e Meio Ambiente de São Paulo, pela ajuda na busca e digitalização dos relatórios de Subsídios do Meio Físico-Geológico ao Planejamento do Município de Itu (SP).

Finalmente, agradecer o apoio e financiamento da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de Mestrado (Processo: 88887.569703/2020-00) e a Universidade de São Paulo, especialmente a Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto e o Programa de Pós-Graduação de Biologia Comparada por todo o apoio para que os resultados dessa, e de outras pesquisas adjacentes, ocorressem.

"Many were increasingly of the opinion that they'd all made a big mistake in coming down from the trees in the first place. And some said that even the trees had been a bad move, and that no one should ever have left the oceans"

- Douglas Adams, *The Hitchhiker's Guide to the Galaxy*

RESUMO

DE BARROS, Gabriel Eduardo Baréa. **Iconotaxonomia da sequência sedimentar do Grupo Itararé na região de Itu (Carbonífero Superior, São Paulo, Brasil): desvendando padrões de colonização e implicações paleoambientais**. 2022. 203f. Dissertação de mestrado, Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 2022

Iconofósseis são importantes registros do comportamento dos animais no passado, principalmente em ambientes onde poucos fósseis corpóreos são preservados. Ambientes glaciais do passado tendem a ter apenas iconofósseis como principal registro paleobiológico, sendo muito importantes para a compreensão da ecologia pouco estudada desses paleoambientes. Um dos grandes interesses no estudo de iconofósseis é seu uso como proxies ambientais, devido à estrita relação organismo-ambiente preservada em alguns icnotaxons. Nesse caso, são valiosos registros em ambientes glaciais, especialmente na Sequência Sedimentar do 'Varvito de Itu', não só pelos poucos registros paleobiológicos neste depósito glaciogênico, mas também pelo longo paradigma de qual ambiente glacial eles foram depositados. Levando em consideração ambientes glaciogênicos, dois icnogêneros são conspícuos de ambientes glaciais passados: *Umfolozia* e *Warvichnium*, ambos produzidos por artrópodes e pelo menos em dois eventos glaciais diferentes (Paleozóico Tardio e Quaternário). O capítulo 1 desse trabalho redefine a diagnose de *Umfolozia* e adiciona uma nova icnoespécie denominada *Umfolozia terere* isp. nov., do Carbonífero do Brasil. Em relação ao *Warvichnium*, identificou-se três icnoespécies, mantendo o *Warvichnium ulbrichi* original e alocando duas morfologias para um novo icnogênero, denominado *Satilioichnus* igen. nov.. Este icnogênero possui a icnoespécie *Satilioichnus arcus* igen. et isp. nov. e *Satilioichnus paripinnatus* igen. et isp. nov., registrados no Carbonífero, Pleistoceno e Holoceno, todos em depósitos de influência glacial. Além da análise morfológica clássica de icnotaxobases, utilizou-se análise morfométrica multivariada (CVA e PCA) e testes estatísticos inferenciais (Wilcoxon-Mann-Whitney/Kruskal-Wallis) para apoiar as revisões. Esse primeiro capítulo redefine o estudo da iconotaxonomia desses iconofósseis, e adicionalmente, identifica que eles registram vários comportamentos com implicações para interpretações de fácies e paleoambientes. No capítulo 2, redefine-se a icnologia da Sequência Sedimentar do Grupo Itararé na região de Itu (São Paulo, Brasil), que é notória por ser um ambiente glacial muito importante durante a Glaciação do Paleozoico tardio. Sendo assim, descreve-se uma icnoassembléia de iconofósseis para o

‘Varvito de Itu’ com a identificação de suítes icnológicas e padrões de colonização. Identificou-se diferentes conjuntos de fácies para a descrição detalhada da sequência de Varvito de Itu, incluindo quatro suítes de icnofósseis e dezessete icnotáxons, além de esteiras microbianas. Encontramos fácies de folhelho com intercalações ocasionais de arenito de cimento carbonático, refletindo possível deposição de água salobra. Nestas fácies de arenito de cimento carbonático, encontrou-se uma suíte icnológica dominada por tocas rasas produzidas por organismos vermiformes, relacionados a ambientes de água salobra/oligohalinos, dos icnotaxons *Cochlichnus anguineus*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Helminthopsis abeli*, *Palaeophycus tubularis*, *Treptichnus bifurcus* e *Treptichnus pollardi*. Também na fácies folhelho e em menor escala, identificou-se uma suíte infaunal dominada por tocas por organismos vermiformes: *Chondrites intricatus*, *Palaeophycus tubularis*, *Thalassinoides* isp. e *Skolithos* isp., indicativos de ambientes totalmente marinhos. Em particular, os registros de *Chondrites* e *Thalassinoides* reforçam a hipótese de deposição marinha na sequência sedimentar de ‘Varvito de Itu’, aumentando também o registro de icnofauna, e também relacionado a ambientes de baixa oxigenação/neríticos, registrando novas evidências de deposição marinha profunda para o local. Posteriormente, provavelmente devido à grande entrada de água doce proveniente de água de degelo ou rios próximos, domina-se uma suíte de trilhas de artrópodes aquáticos epifaunais (*Cruziana problematica*, *Cruziana* cf. *diplopoda*, *Diplichnites gouldi*, *Diplopodichnus biformis*, *Rusophycus carbonarius*, *Umfolozia sinuosa* e esteiras microbianas). Devido às descargas de degelo, o local tornou-se um ambiente de água doce/estuarino, levando a uma maior colonização por artrópodes. Finalmente, há evidências de exposição subaérea esporádica ou colonização terrestre por miriápodes, pela presença de *Clavifasulcus jordii* em uma suíte dominada por trilhas terrestres ou transicionais.

Palavras-chave: Paleoinvertebrados bentônicos. Icnologia aplicada. Colonização. Ambientes glaciais. Diversidade funcional.

ABSTRACT

DE BARROS, Gabriel Eduardo Baréa. **Ichnotaxonomy of the sedimentary sequence of the Itararé Group in the Itu region (Upper Carboniferous, São Paulo, Brazil): unraveling colonization patterns and paleoenvironmental implications.** 2022. 203p. Masters Dissertation, Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 2022.

Trace fossils are important records of animal behavior in the past, especially in environments where few body fossils are preserved. Past glacial environments tend to have only trace fossils as the main paleobiological record, being very important for understanding the understudied ecology of these paleoenvironments. One of the great interests in the study of ichnofossils is their use as environmental proxies, due to the strict organism-environment relationship preserved in some ichnotaxa. In this case, records in glacial environments are valuable, especially in the 'Varvito de Itu' Sedimentary Sequence, not only for the few paleobiological records in this glaciogenic deposit but also for the long paradigm of which glacial environment they were deposited. Taking into account glaciogenic environments, two ichnogenera are conspicuous from past glacial environments: *Umfolozia* and *Warvichnium*, both produced by arthropods and in at least two different glacial events (Late Paleozoic and Quaternary). Chapter 1 of this work redefines the diagnosis of *Umfolozia* and adds a new ichnospecies named *Umfolozia terere* isp. nov., from the Carboniferous of Brazil. Regarding *Warvichnium*, three ichnospecies were identified, keeping the original *Warvichnium ulbrichi* and allocating two morphologies to a new ichnogenus, named *Satilioichnus* igen. nov.. This ichnogenus has the ichnospecies *Satilioichnus arcus* igen. et isp. nov. and *Satilioichnus paripinnatus* igen. et isp. nov., recorded in the Carboniferous, Pleistocene, and Holocene, all in glacial-influenced deposits. In addition to the classic morphological analysis of ichnotaxobases, multivariate morphometric analysis (CVA and PCA) and inferential statistical tests (Wilcoxon-Mann-Whitney/Kruskal-Wallis) were used to support the reviews. This first chapter redefines the study of the ichnotaxonomy of these ichnofossils, and additionally, identifies that they record several behaviors with implications for interpretations of facies and paleoenvironments. In chapter 2, the ichnology of the Sedimentary Sequence of the Itararé Group in the Itu region (São Paulo, Brazil) is redefined, which is notorious for being a very important glacial environment during the Late Paleozoic Ice Age. Therefore, an ichnofossils assemblage for the 'Varvito de Itu' is described with the identification of ichnological suites and colonization

patterns. Different sets of facies were identified for the detailed description of the Varvito de Itu Sedimentary Sequence, including four ichnofossil suites and seventeen ichnotaxa, and microbial mats. We found shale facies with occasional intercalations of carbonated-cemented sandstone, reflecting possible deposition of brackish water. In these carbonated-cemented sandstones facies, an ichnological suite was found dominated by shallow burrows produced by worm-like organisms, related to brackish/oligohaline water environments, of the ichnotaxa *Cochlichnus anguineus*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Helminthopsis abeli*, *Palaeophycus tubularis*, *Treptichnus bifurcus*, and *Treptichnus pollardi*. Also in the shale facies and on a smaller scale, an infaunal suite dominated by burrows by worm-like organisms was identified: *Chondrites intricatus*, *Palaeophycus tubularis*, *Thalassinoides* isp., and *Skolithos* isp., indicative of fully marine environments. In particular, the *Chondrites* and *Thalassinoides* records reinforce the hypothesis of marine deposition in the 'Varvito de Itu' sedimentary sequence, also increasing the ichnofauna record, and also related to low-oxygenation/neritic environments, recording new evidence of deep marine deposition to the location. Subsequently, probably due to the large meltwater of glaciers or nearby rivers, it has identified a suite of trackways of epifaunal aquatic arthropods (*Cruziana problematica*, *Cruziana* cf. *diplopoda*, *Diplichnites gouldi*, *Diplopodichnus biformis*, *Rusophycus carbonarius*, *Umfolozia sinuosa*, and microbial mats). Due to meltwater discharges, the site has become a freshwater/estuarine environment, leading to increased colonization by arthropods. Finally, there is evidence of sporadic subaerial exposure or terrestrial colonization by myriapods, through the presence of *Clavifasulcus jordii* in a suite dominated by terrestrial or transitional trails.

Keywords: Benthic paleoinvertebrates. Applied ichnology. Colonization. Glacial environments. Functional diversity.

SUMMARY

I. GENERAL INTRODUCTION OF THE THEME	10
II. GENERAL CONCLUSIONS	12
LITERATURE CITED	13

I. GENERAL INTRODUCTION OF THE THEME

Ichnology is the study of traces created by living organisms in different substrates (Buatois & Mángano, 2011). It comprises specially bioerosion and bioturbation structures, and their production is strictly linked to the behavior of organisms (Buatois & Mángano, 2011, 2018). The use of ichnology is linked to the deep past of human civilization as one of the oldest cultures in human nature: the use of biogenic traces to location and hunt (Baucon et al., 2012) by understanding animal behavior through the interpretation of their tracks. These traces produced today are the area of study called neoichnology (the study of traces of extant organisms) (Davis et al., 2007), and their counterpart – the study of fossilized traces of extinct organisms – is paleoichnology (Buatois & Mángano, 2011).

Ichnology allows the study of a large part of the behavior of organisms, and in some cases, the only record of organisms with low preservation potential (e.g., soft body), and because it deals with records that are usually preserved *in situ*, they demonstrate the direct activity of the organism in the sediment (MacEachern et al., 2007; Pemberton et al., 1992). Due to the preservation *in situ*, ichnology has been recognized and enshrined as an important tool for environmental, paleoecological, and stratigraphic correlation interpretations (Buatois & Mángano, 2011). But in the last decades, ichnology also has been revealed in a crucial paleobiological bias, which has fueled new data on large-scale biological and evolutionary processes (Mángano & Buatois, 2016a, 2016b), and fossil organisms ethology (Baucon et al., 2020). Trace fossils translate both an increase in bauplan complexity, diversity, and behaviors throughout metazoan evolution (Buatois & Mángano, 2018; Mángano & Buatois, 2016a, 2016b) and evolutionary trends in habitat colonization over time (Buatois et al., 1998, 2000; Buatois & Mángano, 2007; Johnson et al., 1994; Lima et al., 2015; Seilacher et al., 2005). In sum, under the light of ichnotaxonomy, ichnology can be used to answer questions about how animals interacted, the paleodiversity, and how they colonized environments, improving and revealing important evidence to test existing competing hypotheses.

In environments of glacial influence, several colonization patterns can be repetitive over time, as the retreat and advance of glaciers interfere quickly and drastically in several aspects of a habitat (e.g., oxygenation, temperature, sedimentation, and nutrient flow) (Netto et al., 2012). Past glacial environments tend to preserve only trace fossils, so ichnology has one of its greatest applications. The biggest Ice age of the Phanerozoic happened during the Carboniferous (The Late Paleozoic Ice Age – LPIA), with the lowest global temperatures

recorded in the Phanerozoic, in addition to the largest ice masses influencing the ancient Gondwana continent (Rosa & Isbell, 2021). The context of the LPIA is typically reflected in the Itararé Group (Rocha-Campos et al., 2008), deposited in the Paraná Basin, it constitutes the largest record of glacial environments in the Permian and Carboniferous (Rocha-Campos et al., 2008), and in terms of paleodiversity, it is predominantly constituted by horizontal ichnotaxa, mostly produced by arthropods and “wormlike” animals. These trace fossils were found mainly in the Mafra and Rio do Sul formations (Balistieri et al., 2003; Lermen, 2000; Lima et al., 2015; Netto et al., 2009; Netto, Tognoli, et al., 2012; Nogueira & Netto, 2001) in South of Brazil.

One of the best-known and richest ichnofossiliferous deposits within the Itararé Group is the outcrops at Parque do Varvito, in Itu (São Paulo) (Rocha-Campos, 2002). Several deposition models have been proposed for the Itu rhythmite (Caetano-Chang & Ferreira, 2006; Petri, 1986; Petri & Pires, 1992; Rocha-Campos et al., 1977) which largely agree with the seasonal deposition of sediments in glacial environments. However, even in more recent works (Bergamaschi et al., 2016; Callefo et al., 2019) there is controversy mainly if the deposit is a glaciolacustrine or glaciomarine environment.

In addition, trace fossils intrinsically linked to glacial environments occur in past glaciogenic environments, mainly linked to production by arthropods (Netto et al., 2012), but some ichnotaxa need to undergo ichnotaxonomic reviews to better encompass current interpretations of the environments and tracemakers (Bertling et al., 2022).

Due to biotic evolution, environmental, and rapid climate changes over time, the LPIA is a geological and paleontological case study for the climate changes that are happening now, after the industrial revolution (Rosa & Isbell, 2021). Gastaldo et al. (1996) and Montañez & Poulsen (2013) sparked interest in the scientific community in refining their stratigraphic record and improving paleoclimatic models, and the recent conception that the LPIA would be an ancient analog for understanding modern climate change has been one of the great sources of study for the Upper Carboniferous deposits.

Therefore, this dissertation aims to characterize the ichnotaxa of the ‘Parque do Varvito de Itu’, as well as to investigate possible patterns of paleobiotic colonization for the sequences of this exposure, in response to different changes in an environment under the glacial influence of the LPIA, using as a basis, important aspects of paleoecology and local ichnotaxonomy (e.g., functional diversity of animals, speed of colonization in the substrate, ichnodiversity, ichnodisparity).

II. GENERAL CONCLUSIONS

After the presentation of those two chapters, we conclude:

- The necessity of emendation of the diagnosis of the ichnogenus *Umfolozia* and *Warvichnium*, the ichnospecies *Umfolozia sinuosa*, *Umfolozia longula*, and *Warvichnium ulbrichi*;
- The erection of the ichnospecies *Umfolozia terere* isp. nov. and the ichnogenus *Satilioichnus* igen. nov., including the two ichnospecies (*S. arcus* igen. et isp. nov. and *S. paripinnatus* igen. et isp. nov.);
- The demonstration of the application of the proposals of Bertling et al. (2022), in that ichnotaxonomy at the ichnogenus level, was fundamentally assessed by morphological ichnotaxobases, and at the ichnospecies level, assessed by a combination of ichnotaxobases, and morphometric and statistical techniques;
- The anatomical correspondence of isopods as the most probable tracemakers of *Umfolozia* isp. and *Satilioichnus* igen. nov. isp., that occur from the Carboniferous, including *Warvichnium ulbrichi* and *Satilioichnus* igen. nov. isp. in other early deposits;
- The secondary hypothesis of *Warvichnium ulbrichi*, *Satilioichnus arcus* igen. et isp. nov., and *Satilioichnus paripinnatus* igen. et isp. nov., as being produced by aquatic insects;
- The importance of these ichnotaxonomical reviews for the paleoecological interpretations of past glacial environments;
- The record of the Sedimentary Sequence of the Itararé Group in the region of Itu is dominated by ichnotaxa produced by epifaunal arthropods, worm-like animals, with some records of infaunal worm-like ichnotaxa and infaunal arthropods/worm-like organisms;
- The acknowledgment of at least six moments of colonization in the SSIGI:
 - (1) a shallow burrow-dominated suite by worm-like organisms in shallow brackish-water/oligohaline environments with the strong influence of icebergs;

- (2) infaunal burrow-dominated suite by worm-like organisms in marine to deep marine and infaunal arthropods tracemakers, in distal glaciomarine environments;
- (3) underwater trackway-dominated suite from sparsely epifaunal arthropods in shallow freshwater environments probably related to lowering of salinity by meltwater discharges in the last marine setting (proximal glaciomarine environments);
- (4) first incursions by microbial mats and an underwater trackway-dominated suite from freshwater epifaunal arthropods in a shallow marine bay with intense influence by meltwater discharges (freshwater to low salinity), with the sparse influence of icebergs;
- (5) strong colonization of epifaunal arthropods by the presence of an intense ichnodiversity and ichnorichness of underwater trackway-dominated suite in a shallow marine bay with intense influence by meltwater discharges (freshwater) and sparsely influence of icebergs;
- and (6) evidence of sporadic subaerial exposure or terrestrial colonization by myriapods in a terrestrial or transitional trackway-dominated suite;

LITERATURE CITED

- Anderson, A. M. (1981). The Umfolozia Arthropod Trackways in the Permian Dwyka and Ecca Series of South Africa. *Journal of Paleontology*, 55(1), 84–108.
- Balistieri, P. R. M. N., Netto, R. G., Luiz, E., & Lavina, C. (2003). Icnofauna de Ritmitos do topo da Formação Mafra (Permo-Carbonífero da Bacia do Paraná) em Rio Negro, Estado do Paraná (PR), Brasil. *IV Reunión Argentina de Icnología y II Reunión de Icnología Del Mercosur*, 131–139.
- Baucon, A., Bednarz, M., Dufour, S., Felletti, F., Malgesini, G., Neto de Carvalho, C., Niklas, K. J., Wehrmann, A., Batstone, R., Bernardini, F., Briguglio, A., Cabella, R., Cavalazzi, B., Ferretti, A., Zanzlerl, H., & McIlroy, D. (2020). Ethology of the trace fossil Chondrites: Form, function and environment. *Earth-Science Reviews*, 202(November 2019), 102989. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.102989>
- Baucon, A., Bordy, E., Brustur, T., Buatois, L. A., Cunningham, T., De, C., Duffin, C., Felletti,

- F., Gaillard, C., Hu, B., Hu, L., Jensen, S., Knaust, D., Lockley, M., Lowe, P., Mayor, A., Mayoral, E., Mikuláš, R., Muttoni, G., ... Zhang, W. (2012). A History of Ideas in Ichnology. In D. Knaust & R. G. Bromley (Eds.), *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments* (pp. 3–43). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53813-0.00001-0>
- Bergamaschi, S., Oliveira, R. M. A. G. de, Campos, V. M. J. S., Souza, G. P. de, Pinto, G. F., Pessano, P. C., Ade, M. V. B., Pinheiro, A. E. P., & Martins, M. V. A. (2016). PALEOENVIRONMENTAL EVOLUTION OF THE ITARARÉ GROUP (PARANÁ BASIN) IN THE REGIONS OF SALTO AND ITU, EAST OF SÃO PAULO STATE, BRAZIL. *Journal of Sedimentary Environments*, 1(1), 145–158. <https://doi.org/10.12957/jse.2016.21956>
- Bertling, M., Buatois, L. A., Knaust, D., Laing, B., Mangano, M. G., Meyer, N., Mikulas, R., Minter, N. J., Neumann, C., Rindsberg, A. K., Uchman, A., & Wisshak, M. (2022). Names for trace fossils 2.0 : theory and practice in ichnotaxonomy. *Lethaia*, 1–59.
- Buatois, L. A., & Mángano, M. G. (2011). Ichnology: Organism-substrate interactions in space and time. In *Ichnology: Organism-Substrate Interactions in Space and Time*. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511975622>
- Buatois, L. A., & Mángano, M. G. (2018). The other biodiversity record: Innovations in animal-substrate interactions through geologic time. *GSA Today*, 28(10), 4–10. <https://doi.org/10.1130/GSATG371A.1>
- Buatois, L. A., Mángano, M. G., Genise, J. F., & Taylor, T. N. (1998). The Ichnologic Record of the Continental Invertebrate Invasion: Evolutionary Trends in Environmental Expansion, Ecospace Utilization, and Behavioral Complexity. *PALAIOS*, 13(3), 217–240. <https://doi.org/10.2307/3515447>
- Buatois, L. A., & Mángano, M. G. M. G. (2007). Invertebrate Ichnology of Continental Freshwater Environments. In W. Miller (Ed.), *Trace Fossils. Concepts, Problems, Prospects* (pp. 285–323). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-044452949-7/50143-1>
- Buatois, L. A., Mángano, M. G. M. G., Fregenal-Martínez, M. A., de Gibert, J. M. M., & Fregenal-Martínez, M. A. (2000). Short-term Colonization Trace-fossil Assemblages in a Carbonate Lacustrine Konservat-Lagerstätte (Las Hoyas Fossil Site, Lower Cretaceous, Cuenca, Central Spain). *FACIES*, 43(Cc), 145–156.
- Caetano-Chang, M. R. (1984). Análise Ambiental e Estratigráfica do Subgrupo Itararé (PC) no Sudoeste do Estado de São Paulo. In *Instituto de Geociências*. University of São Paulo.

- Caetano-Chang, M. R., & Ferreira, S. M. (2006). Ritmitos de itu: Petrografia e considerações paleodeposicionais. *Geociencias*, 25(3), 345–358.
- Callefo, F., Ricardi-Branco, F., Hartmann, G. A., Galante, D., Rodrigues, F., Maldanis, L., Yokoyama, E., Teixeira, V. C., Noffke, N., Bower, D. M., Bullock, E. S., Braga, A. H., Coaquira, J. A. H., & Fernandes, M. A. (2019). Evaluating iron as a biomarker of rhythmites — An example from the last Paleozoic ice age of Gondwana. *Sedimentary Geology*, 383(February), 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2019.02.002>
- Davis, R. B., Minter, N. J., & Braddy, S. J. (2007). The neoichnology of terrestrial arthropods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 255(3–4), 284–307. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.07.013>
- de Barros, G. E. B., Becker-Kerber, B., Sedorko, D., Lima, J. H. D., & Pacheco, M. L. A. F. (2021). Ichnological aspects of the Aquidauana Formation (Upper Carboniferous, Itararé Group, Brazil): An arthropod-colonized glacial setting. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 578(July), 110575. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110575>
- Gaigalas, A., & Uchman, A. (2004). Trace fossils from Upper Pleistocene varved clays S of Kaunas, Lithuania. *Geologija*, 45, 16–26.
- Gastaldo, R. A., DiMichele, W. A., & Pfefferkorn, H. W. (1996). Out of the Icehouse into the Greenhouse: A Late Paleozoic Analog for Modern Global Vegetational Change. *Gsa Today*, 6(10), 32. <http://www.geosociety.org>.
- Gravenor, C. P., & Rocha-Campos, A. C. (1983). Patterns of Late Paleozoic Glacial Sedimentation on the Southeast Side of the Paraná Basin, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 43, 1–39.
- Johnson, E. W., Briggs, D. E. G., Suthren, R. J., Wright, J. L., & Tunnicliff, S. P. (1994). Non-marine arthropod traces from the subaerial Ordovician Borrowdale Volcanic Group, English Lake District. *Geological Magazine*, 131(3), 395–406. <https://doi.org/10.1017/S0016756800011146>
- Lermen, R. E. (2000). *Assinaturas icnológicas em depósitos glaciogênicos do Grupo Itararé no RS*. Universidade do Vale do Rio dos Sinos.
- Lima, J. H. D., Netto, R. G., Corrêa, C. G., & Lavina, E. L. C. (2015). Ichnology of deglaciation deposits from the Upper Carboniferous Rio do Sul Formation (Itararé Group, Paraná Basin) at central-east Santa Catarina State (southern Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, 63(August), 137–148. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.07.008>

- MacEachern, J. A., Gingras, M. K., Bann, K., Pemberton, S. G., & Reich, L. T. (2007). Applications of Ichnology to High-Resolution Genetic Stratigraphic Paradigms. In J. A. MacEachern, K. L. Bann, M. K. Gingras, & S. G. Pemberton (Eds.), *Applied Ichnology* (Issue 2, pp. 1–28). SEPM Society for Sedimentary Geology. <https://doi.org/10.2110/pec.07.52.0095>
- Mángano, M. G., & Buatois, L. A. (2016a). *The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. Volume 1: Precambrian and Paleozoic*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9600-2>
- Mángano, M. G., & Buatois, L. A. (2016b). The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. Volume 2: Mesozoic and Cenozoic. In *University of Saskatchewan* (Vol. 2, Issue 1). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9597-5>
- Montañez, I. P., & Poulsen, C. J. (2013). The late Paleozoic ice age: An evolving paradigm. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41, 629–656. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.031208.100118>
- Netto, R. G., Balistieri, P. R. M. N. M. N., Lavina, E. L. C. L. C., & Silveira, D. M. (2009). Ichnological signatures of shallow freshwater lakes in the glacial Itararé Group (Mafra Formation, Upper Carboniferous–Lower Permian of Paraná Basin, S Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272(3–4), 240–255. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.10.028>
- Netto, R. G., Benner, J. S., Buatois, L. A., Uchman, A., Mángano, M. G., Ridge, J. C., Kazakauskas, V., & Gaigalas, A. (2012). Glacial environments. In D. Knaust & R. G. Bromley (Eds.), *Trace fossils as indicators of sedimentary environments* (pp. 299–327). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53813-0.00011-3>
- Netto, R. G., Tognoli, F. M. W., Gandini, R., Lima, J. H. D., & Gibert, J. M. (2012). Ichnology of the Phanerozoic Deposits of Southern Brazil: Synthetic Review. In R. G. Netto, N. B. Carmona, & F. M. W. Tognoli (Eds.), *Ichnology of Latin America - selected papers* (Issue January 2016, pp. 37–68). Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia.
- Nogueira, M. dos S., & Netto, R. G. (2001). Icnofauna da Formação Rio do Sul (Grupo Itararé, Permiano da Bacia do Paraná) na Pedreira Itaú-Itauna, Santa Catarina, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia*, XXIV(52/53), 397–406.
- Pemberton, S. G., Frey, R. W., Ranger, M. J., & MacEachern, J. A. (1992). THE CONCEPTUAL FRAMEWORK OF ICHNOLOGY. *Applications of Ichnology to Petroleum Exploration, CWI7*, 1–32.

- Petri, S. (1986). Notas adicionais sobre os ritmitos de Itu, Paleozóico Superior da Bacia do Paraná, São Paulo. *Revista Do Instituto Geológico*, 7(1–2), 31–34. <https://doi.org/10.5935/0100-929X.19860004>
- Petri, S., & Pires, F. A. (1992). O Subgrupo Itararé (Permocarbonífero) na Região do Médio Tietê, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Geociências*, 22(3), 301–310.
- Rocha-Campos, A. C. (2002). Varvito de Itu, SP. Registro clássico da glaciação neopaleozóica. In C. Schobbenhaus, D. A. Campos, E. T. Queiroz, M. Winge, & M. Berbert-Born (Eds.), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil* (pp. 147–154). DNPM BRASIL. Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM)/Serviço Geológico. <http://www.sigep.cprm.gov.br/sitio021/sitio021.htm>
- Rocha-Campos, A. C., dos Santos, P. R., & Canuto, J. R. (2008). Late Paleozoic glacial deposits of Brazil: Paraná Basin. In C. R. Fielding, T. D. Frank, & J. L. Isbell (Eds.), *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space: Geological Society of America Special Paper 441* (Issue 07, pp. 97–114). Geological Society of America. [https://doi.org/10.1130/2008.2441\(07\)](https://doi.org/10.1130/2008.2441(07))
- Rocha-Campos, A. C., Saad, A. R., Santos, P. R. dos, & Oliveira, M. E. C. B. de. (1977). Algumas feições periglaciais do subgrupo Itararé (Neopaleozóico), no Estado de São Paulo. *Boletim IG*, 8, 55. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-8978.v8i0p55-65>
- Rosa, E. L. M., & Isbell, J. L. (2021). Late Paleozoic Glaciation. In S. Elias & D. Alderton (Eds.), *Encyclopedia of Geology* (2nd ed., pp. 534–545). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102908-4.00063-1>
- Salvetti, R. A. P. (2005). *Sistemas Depositionais e Paleogeografia do Subgrupo Itararé (Neopaleozóico da Bacia do Paraná), na Região Entre Itu e Indaiatuba, SP*. University of São Paulo.
- Savage, N. M. (1971). A Varvite Ichnocoenosis From The Dwyka Series Of Natal. *Lethaia*, 4(2), 217–233. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1971.tb01290.x>
- Seilacher, A., Buatois, L. A., & Mángano, M. G. (2005). Trace fossils in the Ediacaran-Cambrian transition: Behavioral diversification, ecological turnover and environmental shift. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 227(4), 323–356. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.06.003>
- Souza, P. A., Félix, C. M., Pérez-Aguilar, A., & Petri, S. (2010). Pennsylvanian palynofloras from the Itu rhythmities (Itararé Subgroup, Paraná Basin) in São Paulo State, Brazil. *Revue de Micropaleontologie*, 53(2), 69–83. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2008.10.003>

- Uchman, A., Kazakauskas, V., & Gaigalas, A. (2009). Trace fossils from Late Pleistocene varved lacustrine sediments in eastern Lithuania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272(3–4), 199–211. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.08.003>
- Uchman, A., & Kumpulainen, R. A. (2011). Trace fossils in Quaternary glacial varved clays near Uppsala, Sweden. *GFF*, 133(3–4), 135–140. <https://doi.org/10.1080/11035897.2011.618274>