

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Lara Vaz Tassi**

**ESTUDO TAFONÔMICO DE ICNOFÓSSEIS ATRIBUÍVEIS À DIPLÓPODOS  
(MYRIAPODA) NO PARQUE MUNICIPAL DO VARVITO, MUNICÍPIO DE ITU  
(SÃO PAULO, BRASIL)**

Juiz de Fora, Minas Gerais

Fevereiro de 2010

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**ESTUDO TAFONÔMICO DE ICNOFÓSSEIS ATRIBUÍVEIS À DIPLÓPODOS  
(MYRIAPODA) NO PARQUE MUNICIPAL DO VARVITO, MUNICÍPIO DE ITU  
(SÃO PAULO, BRASIL)**

**Lara Vaz Tassi**

Orientador: Prof. Dr. Rafael Gioia Martins-Neto

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Comportamento e Biologia Animal, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre.

Juiz de Fora, Minas Gerais

Fevereiro de 2010

Ficha Catalográfica

Tassi, Lara Vaz

Estudo tafonômico de icnofósseis atribuíveis à diplópodos (Myriapoda)  
no Parque Municipal do Varvito, Município de Itu (São Paulo, Brasil)

Dissertação – Mestrado- Programa de Pós Graduação em  
Comportamento e Biologia Animal, Instituto de Ciências Biológicas,  
Universidade Federal de Juiz de Fora

1. Paleoecologia 2. Icnologia 3. Bacia do Paraná 4. Parque do Varvito

**ESTUDO TAFONÔMICO DE ICNOFÓSSEIS ATRIBUÍVEIS À DIPLÓPODOS (MYRIAPODA) NO  
PARQUE MUNICIPAL DO VARVITO, MUNICÍPIO DE ITU (SÃO PAULO, BRASIL)**

**Lara Vaz Tassi**

Orientador: Prof. Dr. Rafael Gioia Martins-Neto

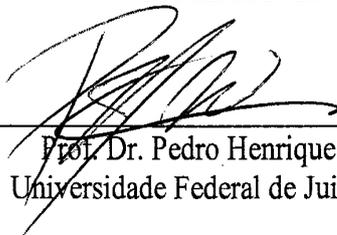
Dissertação apresentada ao Programa de  
Pós Graduação em Comportamento e  
Biologia Animal, Instituto de Ciências  
Biológicas, Universidade Federal de  
Juiz de Fora, como parte dos requisitos  
para obtenção do Título de Mestre.

Aprovada em 25 de Fevereiro de 2010.

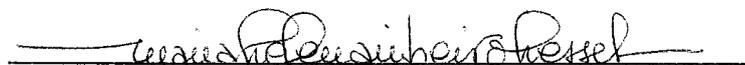


Prof. Dr. Rafael Gioia Martins Neto (Orientador)

Universidade Federal do Ceará – Campus Cariri e Prof. colaborador da Universidade Federal  
de Juiz de Fora



Prof. Dr. Pedro Henrique Nobre  
Universidade Federal de Juiz de Fora



Prof.ª Dra. Maria Helena Hessel  
Universidade Federal do Ceará – Campus Cariri

## AGRADECIMENTOS

Ao meu paielontólogo Rafael, que me criou e me fez uma vikinga.

A minha mãe, Miriam, por compreender minha ausência e minha dedicação ao meu trabalho e por sempre acreditar em mim.

Ao meu pai, Rogério, pelas boas conversas acompanhadas de um bom vinho.

Ao Diogo, Márcia, Marco Aurélio, Daniela, Daniel e Ângela, pelo carinho de sempre.

Ao Professor Dr. Luiz Buatois da University of Saskatchewan, pela classificação taxonômica dos icnofósseis gentilmente cedida para o presente trabalho.

À Professora Dra. Maria Helena Hessel, pelo apoio, revisão linguística e sábios ensinamentos.

Aos amigos e companheiros, professores e profissionais que participaram comigo desse processo de crescimento científico.

À Sociedade Brasileira de Paleontropodologia.

Ao Centro de Ecologia Aplicada del Litoral (Corrientes, Argentina) por ceder suas instalações e equipamentos.

A Universidade Federal de Juiz de Fora e ao Programa de Pós Graduação em Comportamento e Biologia Animal.

Ao órgão financiador da minha pesquisa, CAPES.



"Se nós não pudéssemos rir das coisas que não fazem sentido, nós não poderíamos reagir a muitas coisas da vida."

Calvin.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Mapa 1: Mapa geológico da Bacia do Paraná (reproduzido de PAULIPETRO, 1981).....	17
Mapa 2: Mapa do Estado de São Paulo destacando as localidades onde ocorrem varvitos em afloramentos e testemunhos de sondagem. (Modificado da Base Cartográfica IBGE, Carta do Brasil, 2002) .....	20
Mapa 3: Mapa de localização do município de Itu no Estado de São Paulo. (ROCHA-CAMPOS <i>et al.</i> , 2002).....	20
Perfil 1: Perfil estratigráfico do Parque do Varvito (ROCHA-CAMPOS <i>et al.</i> , 1988).....	23
Desenho 1: Myriapodomorpha (a): Kampecarida; (b): Pauropoda; (c): Symphila; (d): Chilopoda; (e): Diplopoda (MARTINS-NETO, 2008).....	36
Gráfico 1: Gráfico indicando a orientação preferencial total das pistas amostradas no Parque do Varvito.....	54
Quadro 1: Quadro comparativo demonstrando as pistas originais do Parque do Varvito e suas correspondentes obtidas no resultado do experimento com respectivos icnotáxons.....	58

## LISTA DE FOTOGRAFIAS

Fotografia 1: Seixo pingado (diamictito) registrado nos horizontes varvíticos do Parque do Varvito, município de Itu (SP) .....	18
Fotografia 2: Vista satelital do Parque do Varvito (Fonte: Google Earth, acessado em fevereiro de 2009).....	20
Fotografia 3: Visão geral do Parque do Varvito (Itu, SP) onde é possível observar a natureza rítmica dos horizontes.....	20
Fotografia 4: Horizonte exposto no Parque do Varvito mostrando assembléia icnofossilífera. Em destaque: algumas das pistas com forma sinuosa .....	23
Fotografia 5: Situação do Parque do Varvito (julho de 2009).....	24
Fotografias 6 e 7: Metodologia sendo aplicada em campo pela equipe de paleontólogos. (a) uma das áreas amostradas sendo limpa com auxílio de um pincel; (b) reprodução das pistas em planilhas.....	44
Fotografia 8: Área do experimento realizado na Universidade Federal de Juiz de Fora mostrando sedimentos úmidos (mais escuro) e secos de água (mais claro).....	47
Fotografia 9: Miriápodo se locomovendo sobre o substrato preparado para o experimento. Detalhe para a resposta tafonômica de sua locomoção gerando a bioturbação nos sedimentos.....	48
Fotografias 10-12: Icnofósseis do Parque de Varvito, Itu (SP): (a) <i>Cruziana</i> ; (b) <i>Rusophycus</i> ; (c) <i>Diplopodichnus</i> . .....	49
Fotografia 13: Extração de amostras “frescas” do Parque do Varvito .....	51
Fotografia 14-17: Resultado das pistas do experimento após a secagem do substrato com morfologias semelhantes a (a) <i>Cruziana</i> ; (b) <i>Diplopodichnus</i> , (c) <i>Diplichnites</i> e (d) <i>Diplopodichnus</i> em sedimentos completamente secos não consolidados .....	56
Fotografia 18-20: Parte dos resultados do experimento com miriápodos atuais (a) miriápodos sobre o substrato com diferentes graus de saturação de água; (b) pista fragmentada pela variação da quantidade de água no substrato; (c) pista fragmentada registrada no após a secagem do substrato. As setas indicam a região onde não houve preservação da pista .....	58

Fotografia 21: Formas transicionais de icnotáxons representadas no experimento por pistas de miriápodos atuais (a) morfologia semelhante a *Cruziana*; (b) morfologia semelhante a *Diplopodichnus*..... 59

Fotografias 22-25: Parte dos resultados do experimento realizado com miriápodos atuais (a-b) icnofósseis do Parque Municipal do Varvito; (c-d) miriápodos sob condição de estresse durante o experimento realizado; (e-f) pistas geradas a partir do comportamento de enrolamento dos miriápodos durante o experimento. Pode-se observar uma mesma “resposta tafonômica” nas duas situações, ou seja, a preservação de formas circulares a semi-circulares no substrato..... 50 e 61

## LISTA DE ESQUEMAS

Esquema 1: Esquema de locomoção de artrópodos (BUATOIS <i>et al.</i> , 2002); (a) locomoção em menor velocidade; (b) locomoção em maior velocidade.....	34
Esquema 2: Formas transicionais de icnofósseis produzidas por um mesmo animal de acordo com seu comportamento (adaptado de GON III, 2004).....	41
Esquema 3: Formas transicionais de icnofósseis de acordo com o grau de saturação de água do substrato: (a) <i>Diplichnites</i> , (b) <i>Diplopodichnus</i> e (c) <i>Cruziana</i> , passando de um substrato mais seco a um mais encharcado, respectivamente (adaptado de NOGUEIRA & NETTO, 2001).....	41
Esquema 4: Método de amostragem de icnofósseis (a) esquema do esquadrinhador sobre as amostras; (b) aplicação da metodologia em campo.....	43
Esquema 5: Esquema da reprodução das pistas em planilha. Detalhe para a pista 2, indicando o posicionamento do transferidor para medir os ângulos das extremidades. ....	45
Esquema 6: Método de aplicação dos quadrantes trigonométricos para medir a orientação das pistas (a-i) possíveis morfologias de pistas observadas sobre os quadrantes trigonométricos. ....	45
Esquema 7: Aplicação do método do esquadrinhamento (a) amostra do horizonte 1; (b) reprodução das pistas em planilha.....	52
Esquema 8: Aplicação do método do esquadrinhamento (a) amostra do horizonte 2 mostrando os limites da capa de sedimentos mais recentes em vermelho; (b) reprodução das pistas em planilha.....	52
Esquema 9: Aplicação do método do esquadrinhamento (a) amostra do horizonte 3; (b): reprodução das pistas em planilha.....	53
Esquema 10: Aplicação do método do esquadrinhamento (a) amostra do horizonte 3; (b): reprodução das pistas em planilha.....	55

## SUMÁRIO

<b>1 Introdução</b> .....	13
<b>2 Revisão de Literatura</b> .....	15
2.1 Área de Estudo .....	15
2.1.1 A Bacia do Paraná .....	15
2.1.2 Depósitos glaciais .....	16
2.1.3 O Parque do Varvito .....	18
2.2 Conceitos .....	24
2.2.1 Tafonomia.....	24
2.2.2 Icnologia .....	25
2.2.3 Paleoetologia .....	29
2.3 O Registro Icnofossilífero .....	31
2.3.1 Myriapodomorpha .....	32
2.3.2 Diplopoda .....	36
2.3.3 Trilobitas.....	40
<b>3 Metodologia</b> .....	43
3.1 Classificação Icnotaxonômica .....	43
3.2 Procedimentos de campo .....	43
3.3 Procedimentos de laboratório .....	44
3.4 Experimentos .....	46
<b>4 Resultados &amp; Discussão</b> .....	49
4.1 Classificação Icnotaxonômica .....	49

4.2 Amostragem e análise da densidade das pistas .....	50
4.3 A atribuição a Diplopoda (Myriapoda) .....	57
4.4 Resultados do experimento.....	57
4.5 Paleoambiente deposicional do Parque do Varvito .....	61
<b>5 Conclusões</b> .....	<b>64</b>
<b>Referências</b> .....	<b>65</b>
<b>Anexos</b> .....	<b>72</b>

## RESUMO

Os artrópodos constituem um grupo que possui um extenso registro fossilífero e hoje constitui o grupo mais abundante e diverso dos animais terrestres. Suas pistas fossilizadas, aliadas a estudos geológicos, fornecem dados importantes para estudos paleoecológicos. Através da análise da oscilação da densidade de icnofósseis ao longo dos horizontes do Parque do Varvito (Município de Itu – SP) foram realizadas inferências sobre a história geológica da área, sobre a população de artrópodos que provavelmente ali viveu e sobre as condições ambientais que a circundava. Para isso foram utilizadas metodologias como a do esquadramento para obter informações a respeito da densidade e direcionamento das pistas e experimentos com a finalidade de reproduzir as pistas em condições semelhantes aquelas encontrados no parque. Além disso, foi realizada uma classificação icnotaxonômica das pistas e sua atribuição a diplópodos (Myriapoda) terrestres. A contextualização da análise tafonômica com a história deposicional do Parque do Varvito levou a conclusão de que os miriápodos, de hábitos terrestres, habitavam uma área de inundações cíclicas e, conseqüentemente, passavam por condições de estresse ambiental no verão, quando a área recebia o afluxo da água de degelo de uma geleira localizada a uma distância relativamente grande da região do Parque durante o Carbonífero. A condição de estresse ambiental para esta fauna, que poderia ou não causar episódios de mortalidade, ocorria em função de uma fina lâmina d'água que provinha da geleira. Pelo fato das pistas estarem com direcionamento preferencial, pode-se inferir que esses animais fugiam das inundações durante o verão (condição estressante), cujo fluxo de água teria provavelmente uma orientação similar. Considerando as evidências da influência periglacial e o aporte da água de degelo, o frio intenso poderia ter levado ao congelamento dos solos no ambiente terrestre, gerando ambientes subaquáticos rasos, bem como a formação de capas de gelo, o que dificultaria as trocas gasosas e a obtenção de nutrientes. As pistas também apresentam formas circulares e semicirculares que foram interpretadas como marcas de agonia do animal sob situação de estresse, corroborando a reconstrução paleoecológica inferida no presente estudo.

Palavras chave: Carbonífero, Icnologia, Itu, Myriapoda, Varvitos

## ABSTRACT

The arthropods represent the most extensive fossil register and the most abundant and diverse group of all terrestrial animals. Their track and trails provide important data for the study of this group evolution besides helping understanding their diversity and modern distribution. By analyzing the oscillation of the density of ichnofossils along the horizons of Varvito's Park (Itu – SP), were made inferences about the geological history of the area, the population of arthropods that probably lived there and on the environmental conditions that surrounded them. For the analysis of the density and direction of the tracks, the methodology used was the esquadrinamento. Also, an experiment was conducted in order to replicate the tracks in similar conditions to those found in the Park during the Carboniferous. It was made a taxonomic classification of the tracks and they were assigned to terrestrial diplopods (Myriapoda). The contextualization of the taphonomic analysis and the depositional history of Varvito's Park led to the conclusion that myriapods, which have terrestrial habits, inhabited an area of cyclic flooding and therefore experienced environmental stress conditions in the summer, when the area received an influx of meltwater from a glacier located at a relatively long distance of the Park during the Carboniferous. The condition of environmental stress for this fauna, which may or may not cause episodes of mortality, was taking place due to the a thin sheet of water that came from the glacier. Because the tracks were in a preferred direction, one can infer that these animals got away from floods during the summer (stressful condition), which flow of water would probably have a reverse orientation. Considering the evidences of periglacial influence and the outflow of meltwater, the cold might have led to the freezing of soils in the terrestrial environment, creating shallow underwater environments, as well as the formation of ice sheets, thereby impeding gas exchange and the obtainment of nutrients. The tracks also present circular and semi-circular forms and have been interpreted as marks of animals' agony under stressed conditions, corroborating the paleoecological reconstruction inferred.

Key words: Carboniferous, Icnology, Itu, Myriapoda, Varvites

## 1. INTRODUÇÃO

O registro fóssil é uma importante ferramenta ao se efetuar inferências paleoecológicas principalmente quando aplicados a esses registros, estudos tafonômicos e icnológicos (TASSI & MARTINS-NETO, 2007). A interpretação de condições tafonômicas e icnológicas contribui para o melhor entendimento do comportamento que o animal exibia enquanto em vida além de fornecer dados sobre o paleoambiente que o cercava. Os artrópodos em especial, possuem um extenso registro e hoje constituem o grupo mais abundante e diverso dos animais terrestres. Suas pistas fossilizadas fornecem dados importantes para o estudo evolutivo do grupo e ajudam a compreender sua diversidade e distribuição atuais (BRADY, 2001).

Neste sentido, o objetivo do presente trabalho foi realizar uma análise tafonômica dos icnofósseis presentes no Parque Municipal do Varvito, localizado no Município de Itu (SP), além de testar novas metodologias. A partir do método do esquadramento, as pistas contidas nos horizontes varvíticos do Parque foram amostradas e, posteriormente, verificada a existência ou não de uma orientação preferencial. Também foi realizado um experimento com objetivo de reproduzir pistas de miriápodos utilizando representantes atuais. A análise tafonômica objetivou efetuar inferências sobre:

- a história geológica do Parque do Varvito
- a população de artrópodos que provavelmente habitava esta área e
- as condições ambientais que os circundavam.

Numa análise preliminar foi possível estabelecer algumas hipóteses. Foi observado um grande número de pistas nos horizontes expostos no Parque, o que poderia remeter a episódios cíclicos de mortalidade em massa. Além disso, a morfologia desses rastros indicaria traços de morte por situações adversas, pois são observadas formas circulares traduzidas tafonomicamente como marcas de agonia (tanatocenose), e classificados paleoicnotaxonomicamente como *Tanatoichnia*. A mortalidade em massa atribuída a estes artrópodos, provavelmente miriápodos, estaria relacionada a um evento catastrófico, que geraria condições de estresse ambiental para a população.

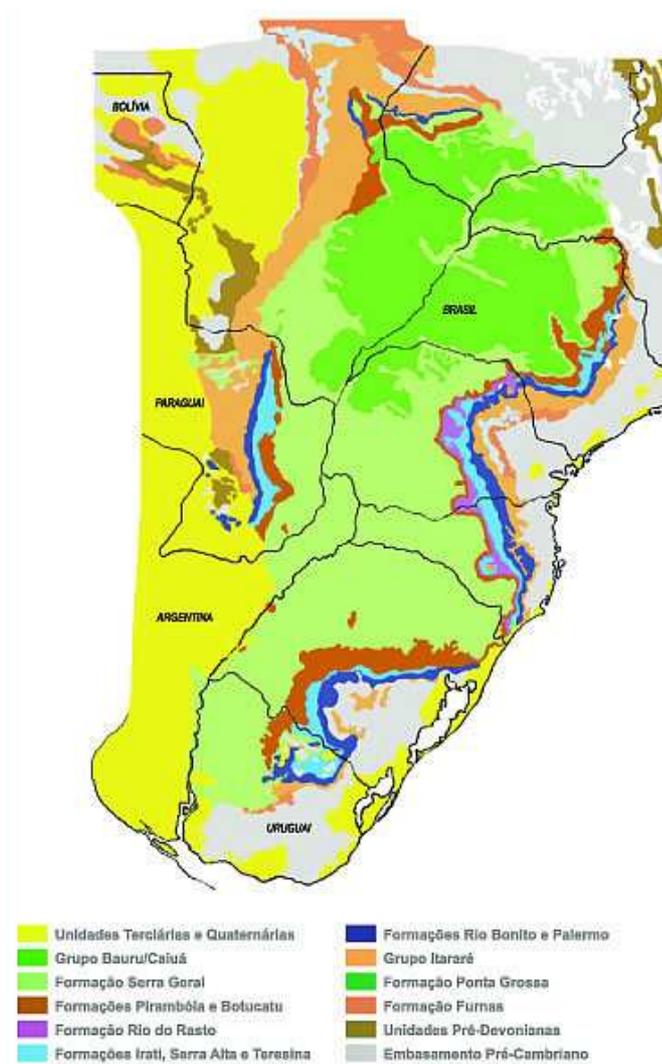
O estudo desses icnofósseis contribuiu para um maior entendimento do paleoambiente da área correspondente ao Parque do Varvito durante o final do Carbonífero além de fornecer novas metodologias para estudos futuros em diversas áreas.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1. Área de Estudo

#### 2.1.1. A Bacia do Paraná

A Bacia do Paraná está situada na porção centro-leste da América do Sul, abrangendo o nordeste da Argentina, o centro-sul do Brasil, do Estado do Mato Grosso ao Estado do Rio Grande do Sul, a porção leste do Paraguai e o norte do Uruguai (Mapa 1). Desenvolveu-se durante as eras Paleozóica e Mesozóica e seu registro sedimentar compreende rochas depositadas do Ordoviciano ao Cretáceo, com intervalo de tempo entre 460 e 65 milhões de anos atrás. O nome Bacia do Paraná é derivado do Rio Paraná que corre aproximadamente no seu eixo central, no sentido norte-sul. A Superseqüência Gondwana I foi depositada do Neocarbonífero ao Eotriássico e possui características da influência da glaciação gondwânica, cujo pico ocorreu no Carbonífero inferior. A deglaciação, do Neocarbonífero até o Eopermiano gerou extensos depósitos glaciais constituídos principalmente por arenitos, diamictitos, conglomerados e rochas argilosas e estão reunidos no Grupo Itararé (MILANI *et al.*, 2007).



Mapa 1: Mapa geológico da Bacia do Paraná (reproduzido de PAULIPETRO, 1981).

### 2.1.2. Depósitos Glaciais

Pelo menos cinco grandes idades glaciais afetaram o território brasileiro, no Pré-Cambriano, Siluriano, Devoniano e Permo-Carbonífero (MILANI *et al.*, 2007). Rochas formadas sob influência glacial, nos intervalos acima, ocorrem nas principais bacias sedimentares paleozóicas brasileiras (Amazonas, Parnaíba e Paraná). Durante a idade glacial do Gondwana (Carbonífero - Permiano), massas de gelo cobriam mais de metade do território brasileiro e seus depósitos estão entre os mais extensos e espessos de todo o Gondwana Ocidental (ASSINE & VESELY, 2008). No final do Carbonífero várias áreas do planeta ficaram completamente cobertas por grandes blocos de gelo, que representavam um dos principais agentes de transporte e deposição de sedimentos. Ao

contrário de outros agentes de transporte, as geleiras não selecionam as partículas que transportam, resultando em depósitos sedimentares com alta variabilidade granulométricas.

Sob influência glacial, ritimitos podem ser formados por correntes de turbidez de baixa energia em ambientes marinhos e continentais (turbiditos), ou por sedimentação sazonal em lagos (varvitos). A diferença entre turbiditos e varvitos está na relação de espessura entre as camadas de arenito e argila (SMITH & ASHLEY, 1995). Quando os sedimentos são transportados ao mesmo tempo, as duas espessuras variam proporcionalmente, caracterizando turbiditos. Nos varvitos, a camada argilosa possui espessura constante, pois depende do tempo de decantação e da profundidade da bacia, enquanto que o aporte de arenitos varia com a duração e intensidade dos fluxos e correntes de fundo.

Na Bacia do Paraná, as reconstruções paleogeográficas sugerem que as geleiras adentravam no continente seguindo uma orientação de sudeste a noroeste (ROCHA-CAMPOS *et al.*, 2000). As condições periglaciais possivelmente existentes no Brasil durante o Permo-carbonífero (MILANI *et al.*, 2007) incluíam ambientes que, embora caracterizados por climas frios e solos freqüentemente congelados, não estavam necessariamente próximos ou em contato direto com as geleiras (WINGE, 2001). Neste ambiente, eventuais lagos glaciais poderiam se formar recebendo sedimentos derivados da desagregação de blocos de gelo, da queda de clastos do gelo flutuante, de correntes de fundo e fluxos sedimentares gravitacionais, caracterizando lagos glaciais de contato direto com a geleira. Lagos distais também poderiam ser formados recebendo o aporte de água do degelo e sedimentos de fluxos flúvio-glaciais que, ao adentrar no lago, formam plumas de partículas em suspensão. Os depósitos mais característicos que se formam em lagos glaciais distais são os varvitos (ASSINE & VESELY, 2008).

A deglaciação neocarbonífera na Bacia do Paraná gerou extensos depósitos glaciais constituídos principalmente por arenitos, argilitos e diamictitos, constituintes do Grupo Itararé (MILANI *et al.*, 2007; HOLZ *et al.*, 2008). A sedimentação desta unidade, segundo MACHADO (1994), seria o resultado do preenchimento de vales do tipo fiorde por sedimentos de origem glacio-continental e, eventualmente, glacio-marinha. Nos depósitos do Grupo Itararé são observadas fácies arenosas rítmicas ou com ondulações unidirecionais que correspondem a uma sedimentação turbítica (EYLES *et al.*, 1993). Estas correntes poderiam ser reflexos de alterações climáticas como episódios de

degelo, chuvas brandas ou ventos. Seixos e blocos de diferentes litologias são comumente encontrados no Grupo Itararé e evidenciam o movimento das geleiras que carreavam um grande volume de sedimentos para o interior da bacia. Estes detritos transportados pelas geleiras, decorrentes do atrito com o solo durante seu lento deslocamento, acabaram gerando diamictitos, como os registrados nos varvitos do município de Itu (Fotografia 1).

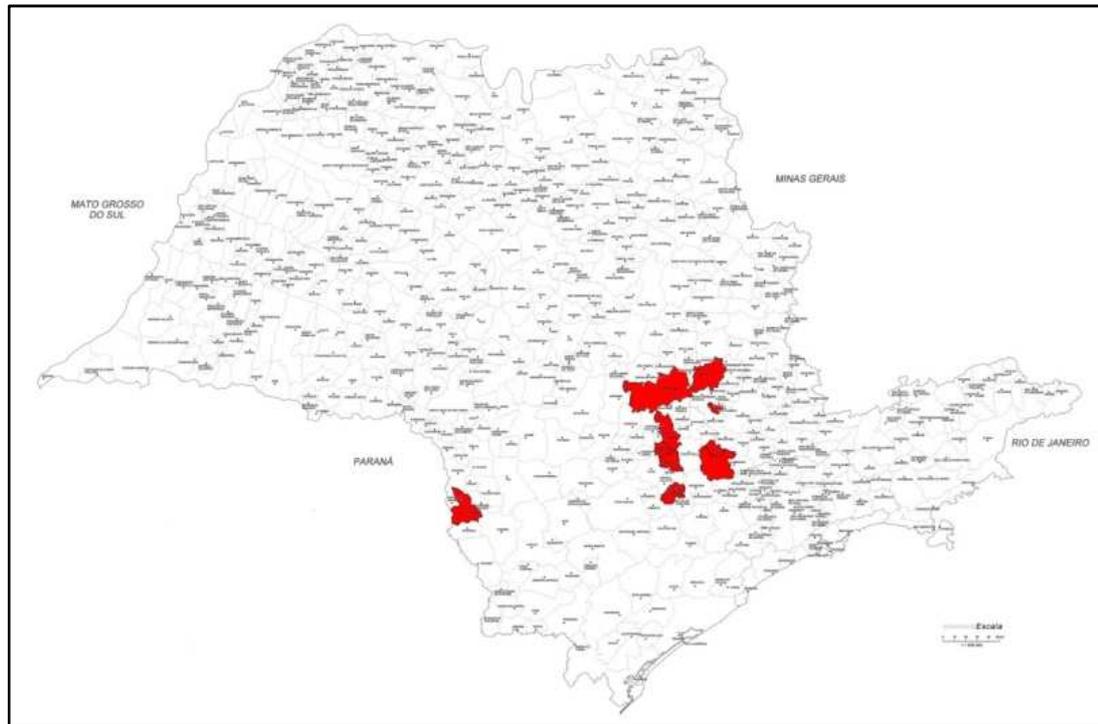


Fotografia 1: Seixo pingado (diamictito) registrado nos horizontes varvíticos do Parque do Varvito, município de Itu (SP).

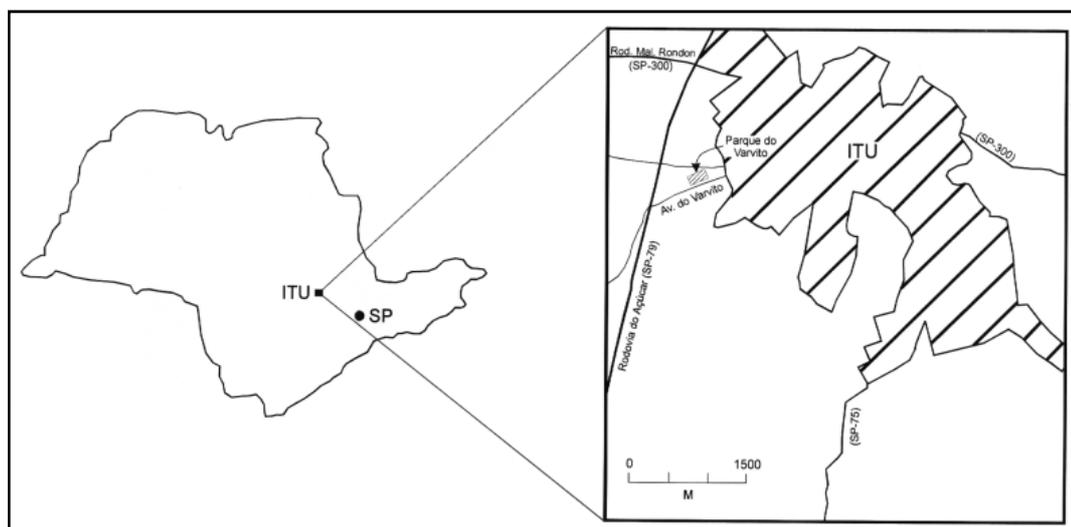
### 2.1.3. O Parque do Varvito

No Estado de São Paulo, o varvito ocorre em várias localidades (seja em afloramentos ou em testemunhos de sondagem) como nos municípios de Araçoiaba da Serra, Boituva, Cerquilha, Iperó, Itaporanga, Itu, Jundiaí, Limeira, Piracicaba, Salto, Sumaré e Tietê (MEZZALIRA, 1989; Mapas 2 e 3). Na zona urbana do município de Itu, está localizado o Parque do Varvito ( $23^{\circ}16'03,7''S$  e  $47^{\circ}19'10,8''W$ ), ocupando uma área de  $44.346\text{ m}^2$  de uma antiga pedreira da onde se extraíam lajes para construção (Fotografias 2 e 3). A pedreira foi desativada e, por sua importância científica, grande parte de sua área foi tombada pelo Conselho de Defesa do Patrimônio Histórico,

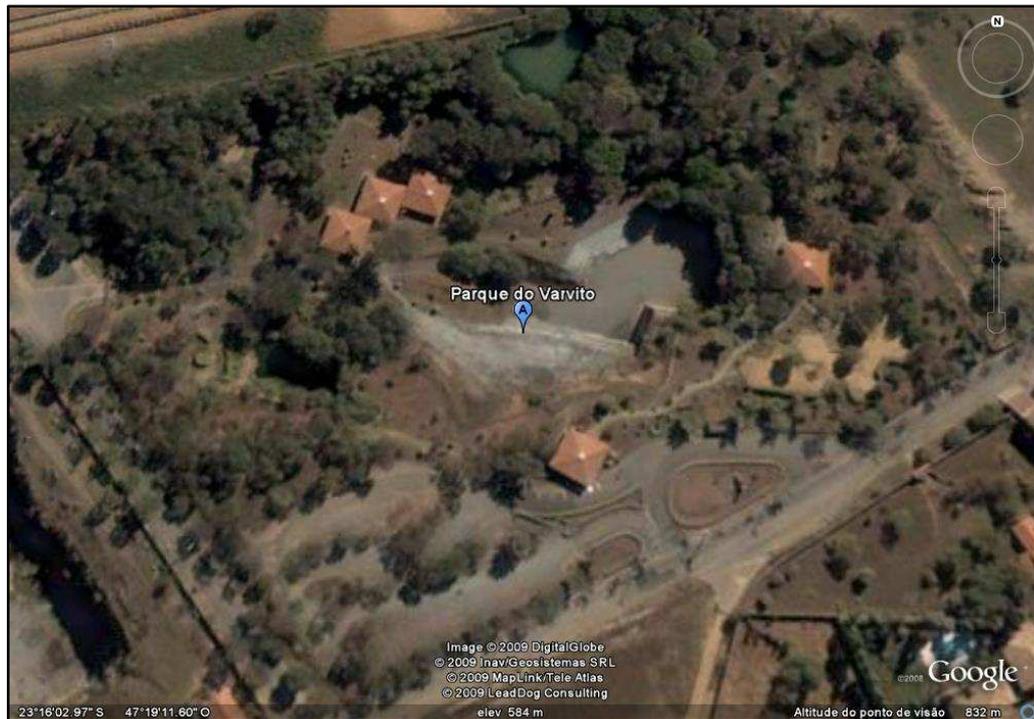
Artístico, Arqueológico e Turístico do Estado de São Paulo (Condephaat), sendo o Parque inaugurado em 1995.



Mapa 2: Mapa do Estado de São Paulo destacando as localidades onde ocorrem varvitos em afloramentos e testemunhos de sondagem. (Modificado da Base Cartográfica IBGE, Carta do Brasil, 2002).



Mapa 3: Mapa de localização do município de Itu no Estado de São Paulo. (ROCHA-CAMPOS *et al.*, 2002)



Fotografia 2: Vista satelital do Parque do Varvito (Fonte: Google Earth, acessado em fevereiro de 2009).

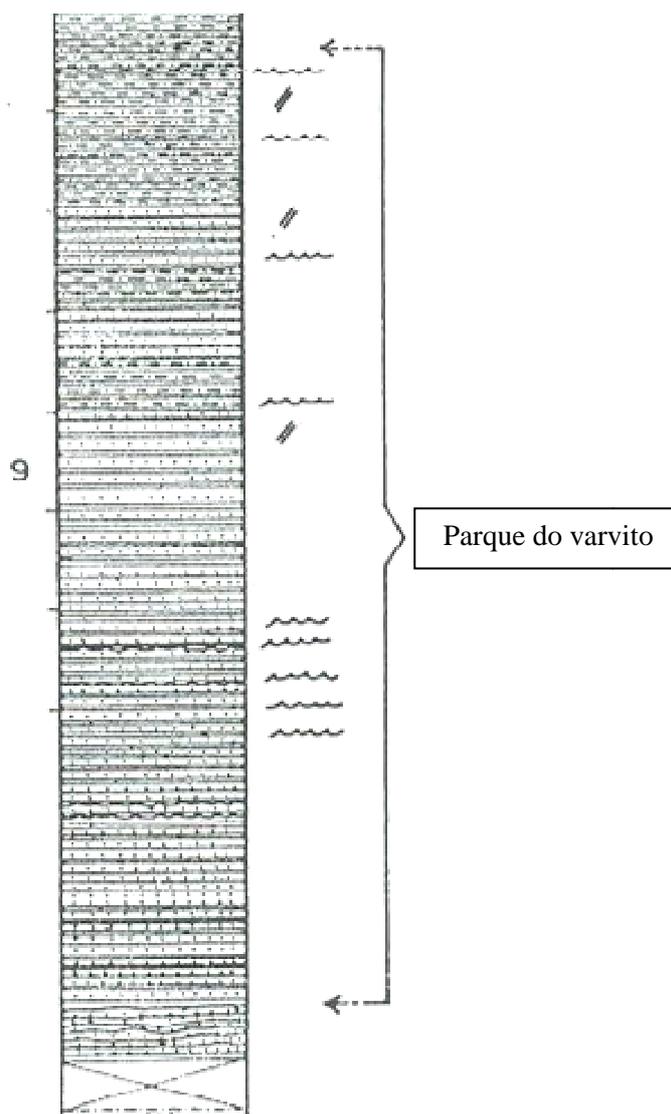


Fotografia 3: Visão geral do Parque do Varvito (Itu, SP) onde é possível observar a natureza rítmica dos horizontes.

O termo “varvito” deriva da palavra *varve*, que significa depósito sedimentar sazonal (WINGE *et al.*, 2001). A sazonalidade é marcada pela alternância das estações anuais que é refletida nas diferentes cores e espessuras ao longo dos horizontes (varves). Durante as estações quentes, o calor é responsável pelo rápido derretimento do gelo, cuja água resultante carrega maior quantidade de areia, silte e argila para o fundo do lago. O resultado é uma camada predominantemente siltica de coloração clara. Além disso, um bloco de gelo pode se dividir em diversos blocos menores que, ao derreterem, podem liberar detritos rochosos que estavam presos em seu interior. Por isso, é comum a presença de seixos e calhaus nos horizontes varvíticos. Já em estações mais frias, é formada uma capa de gelo na superfície do lago, diminuindo assim o fluxo de sedimentos para o fundo dos lagos. Como consequência, as partículas de silte e argila, que permaneciam em suspensão, decantam e formam uma camada fina e escura (ROCHA-CAMPOS, 2002).

SINITO *et al.* (1981) e ERNESTO & PACCA (1981) observaram a relação entre a periodicidade da variação da espessura das camadas e propriedades paleomagnéticas, confirmando que a sedimentação cíclica dos varvitos é anual. Estudos palinológicos também demonstram um padrão de repetição regular na ocorrência de palinóforos, o que também confirma a hipótese de uma sedimentação anual (ROCHA-CAMPOS, 2002).

ROCHA-CAMPOS *et al.* (1988) apresentam um perfil estratigráfico da pedreira de Itu (atual Parque do Varvito) no qual mostram a sequência recorrente de varves (Perfil 1). ROCHA-CAMPOS (2002) mediu uma sequência de 260 pares de litologias claras e escuras no Parque do Varvito e constatou que a espessura dos pares diminui de baixo para cima, ainda que possam ocorrer pares mais delgados ou mais espessos esporadicamente entremeados. A tendência de diminuição da espessura é acompanhada por uma mudança granulométrica, particularmente visível nas camadas mais claras, que passam de areníticas finas, na base, para silticas, no topo. Esse padrão de diminuição de espessura é principalmente resultado da variação das camadas claras, enquanto as escuras permanecem mais ou menos constantes. Esta variação da espessura e da granulometria dos sedimentos do varvito de Itu refletem o gradual afastamento da margem da geleira (ROCHA-CAMPOS, 2002; ASSINE & VESELEY, 2008). De acordo com MILANI *et al.* (1997), tal variação refletiria também a flutuação do nível do mar e, conseqüentemente, episódios de invasão marinha a cada novo ciclo, atingindo grande parte do território da Bacia do Paraná.



Perfil 1: Perfil estratigráfico do Parque do Varvito (ROCHA-CAMPOS *et al.*, 1988).

SETTI & ROCHA-CAMPOS (1999) efetuaram uma análise litofaciológica do varvito de Itu, interpretando sua história deposicional. No início, haveria a instalação de um amplo corpo de água doce, documentado por extensa ocorrência de lamitos escuros. Nesta fase, a evidência de influência glacial seria marcada pela presença de clastos caídos e pela intercalação de turbiditos, pequenas acumulações de detritos glaciais despejados pelo derretimento de icebergs, sugerindo um contato parcial ou eventual da água com a margem da geleira em desagregação. Posteriormente, a ocorrência intercalada de diamictitos subglaciais e arenitos deltaicos sugerem que a margem dessa geleira recuou, sendo acompanhada pela deposição de varvito sob a influência de correntes de turbidez resultantes da água de degelo que se movia em direção ao fundo do corpo d'água e responsáveis pela deposição de sedimentos de granulometria mais

espessa. A deposição dos varvitos de Itu poderia ter ocorrido em um paleoambiente próximo à costa, sob a influência de geleiras, como um golfo de direção NW, como sugere a orientação de paleocorrentes medidas (ROCHA-CAMPOS *et al.*, 1981; SETTI & ROCHA-CAMPOS, 1999).

A presença de icnofósseis nesses afloramentos é relativamente comum (Fotografia 4), especialmente quando os estratos estão expostos a intempérie, evidenciando suas estruturas sedimentares. Porém, este mesmo fator, que favorece a observação, acelera a erosão das camadas, reduzindo suas chances de preservação. Nesse aspecto, o Parque do Varvito conta ainda com um fator agravante: o turismo, que contribui para a deterioração das estruturas expostas. Atualmente o Parque está em situação de total abandono e deterioração (Fotografia 5).



Fotografia 4: Horizonte exposto no Parque do Varvito mostrando assembléia icnofossilífera. Em destaque: algumas das pistas com forma sinuosa.



Fotografia 5: Situação do Parque do Varvito (julho de 2009).

## 2.2. Conceitos

### 2.2.1. Tafonomia

A tafonomia (*tafos-* morte, sepultamento; *nomos-* leis) consiste no estudo sistemático da evolução de fósseis, desde a morte dos indivíduos até a sua final incorporação e transformações dentro da rocha que os contém (WINGE, 2001). O estudo tafonômico fornece informações acerca do organismo enquanto vivo (biocenose) ou já morto (tanatocenose) no ambiente, levando em consideração as causas que o levaram à morte e as condições que tornaram possível a preservação de suas partes ou de seus vestígios (tafocenose e orictocenose respectivamente).

O padrão de distribuição dos fósseis é um fenômeno observável que retém informações sobre a ecologia de uma determinada área no passado. Os fósseis podem estar dispersos de maneira homogênea ou heterogênea ou acumulados, de maneira que cada uma dessas condições reflete um ambiente deposicional típico. A acumulação pode ocorrer, por exemplo, fortuitamente, em decorrência de certos processos mecânicos

como por exemplo, correntes de água ou mesmo ações catastróficas. A existência (ou não) de padrões preferenciais de orientação geográfica fornece subsídios para a interpretação do ambiente de sedimentação no passado geológico além de poder ser um indicativo de estresse ambiental.

A acumulação pode ser ainda classificada como biogênica, sedimentológica ou diagênica. Na primeira, os organismos são preservados no mesmo local que habitavam enquanto em vida, ou seja, em seu hábitat natural (ecologicamente classificados como autóctones). Na segunda, os organismos são acumulados depois de ocorrido o transporte, sendo encontrados não necessariamente no mesmo local que habitavam (ecologicamente classificados como alóctones). E na terceira, os organismos são acumulados após sua fossilização e, por processos como erosão ou tectonismo, são retirados do ambiente sedimentar original.

### 2.2.2. Icnologia

A icnologia aborda o estudo dos vestígios da atividade de um organismo enquanto em vida. Estes vestígios podem estar preservados sobre ou dentro de um substrato sedimentar inconsolidado, xílico (madeira), lítico (rocha) ou mesmo sobre conchas e carapaças, como, por exemplo, os coprólitos (vestígios fecais), pistas, pegadas, perfurações, escavações e marcas de repouso (FREY, 1975). Os icnofósseis representam, portanto, atividades *in situ* (estruturas autóctones) e são um registro da presença do animal em certo ambiente, em dado momento do tempo geológico (BRADY, 2001). Geralmente são preservados vários exemplares num único horizonte, sendo a preservação isolada mais rara. Ao conjunto de icnofósseis que ocorrem associados, seja numa determinada camada ou mesmo de forma indiferenciada em toda a sucessão sedimentar estudada, dá-se o nome de assembléia icnofossilífera.

A descrição morfológica de um icnofóssil reflete os processos envolvidos na sua produção como parte da história deposicional do ambiente, e é a principal ferramenta de classificação taxonômica. A análise da composição sedimentológica das rochas somada aos conhecimentos de princípios de sistemas de locomoção leva a uma “resposta icnológica” que pode ser interpretada de acordo com a variação desses parâmetros. Porém, geralmente não é possível identificar o organismo produtor da pista com total

seguridade. A identificação deve ser inferida a partir de dados morfológicos, tamanho da pista, co-ocorrência com registros fossilíferos (mesma unidade estratigráfica ou estrato contemporâneo) e número de pistas (BRADDY, 2001).

Os organismos podem interagir de diferentes maneiras com o sedimento, desde uma manipulação ativa até uma ação indireta, gerando diferentes modalidades de bioturbação. Durante a locomoção, por exemplo, o organismo acaba deslocando os sedimentos para as laterais do corpo deixando uma trilha sobre o substrato (BUATOIS, 2002). BROMLEY (1996) classificou trilhas de acordo com a manipulação do sedimento pelo organismo em: a) estruturas de compressão – onde há o deslocamento do sedimento em substratos mais duros e as paredes podem ser lisas ou ornamentadas (refletindo a ação das estruturas utilizadas para abrir caminho no sedimento); b) escavação – ocorre a manipulação ativa do sedimento e sua redeposição pelo organismo; c) retroalimentação – ocorre a ingestão do sedimento e sua redeposição; d) envolve processos bioquímicos como a ação de bactérias – ocorre uma modificação morfológica do sedimento.

SCHÄFER (1972) criou um sistema de classificação baseado em estruturas locomotoras que proporcionam diversas formas de bioturbação sobre um substrato: ameboidal (típico de organismos unicelulares como, por exemplo, diatomáceas), ciliar (também produzido por seres unicelulares), ondulatório (ocorre a contração alternada da musculatura em organismos vermiformes), peristáltico (reflete um sistema hidrostático de organismos vermiformes), rastejamento por delize ou “glide-crawling” (típico de gastrópodes e tubelários), rastejamento por impulso ou “push-and-pull-crawling” (ondas percorrem a musculatura do corpo), deslocamento com âncora ou “bolting” (um órgão de fixação desencadeia o movimento de locomoção), deslocamento por múltiplos apêndices ou “multiple circular shovelling” (os apêndices responsáveis pela locomoção são numerosos e possuem uma musculatura própria), deslocamento por passos ou “pacing” (envolve suportes móveis e rígidos como apêndices esclerotizados capazes de sustentar o corpo sem que este esteja em contato com o substrato) e perfuração ou “drilling” (ocorre a escavação de substratos duros para habitação permanente ou refúgio temporário. SCHÄFER afirma que todos esses padrões apresentam variações podendo combinar-se entre si.

Em alguns casos de deslocamento por passos ou “pacing” a análise morfológica dos icnofósseis permite determinar o número de apêndices envolvidos na locomoção, a direção do movimento e, eventualmente, reconstruir a técnica de locomoção empregada. O deslocamento por passos é atribuído geralmente a animais de ambientes terrestres e subaquáticos, refletindo a base de movimentos locomotórios simples de artrópodos (BUATOIS *et al.*, 2002).

Ao contrário do trabalho com restos fósseis, que muitas vezes se concentra somente na descrição e na classificação sistemática do achado, é a análise e a interpretação do significado das estruturas biogênicas que realmente contribui para uma interpretação paleoambiental (MARTINS-NETO *et. al*, no prelo). A simples descrição e classificação não acrescentam muito ao conhecimento paleoicnológico, já que:

- (a) os icnofósseis em geral não refletem a morfologia do organismo produtor;
- (b) organismos filogeneticamente distintos podem produzir estruturas biogênicas de morfologia idêntica;
- (c) um mesmo indivíduo pode produzir estruturas biogênicas morfológicamente distintas, variando de acordo à resposta comportamental ou mesmo com a quantidade de água intersticial ou a granulometria do substrato;
- (d) icnofósseis de morfologia simples tendem a representar padrões comportamentais oportunistas, ocorrendo em distintos ambientes e ao longo de todo o tempo geológico

As atividades icnofossilíferas podem ser classificadas em: marcas de repouso, alimentação ou atividade dinâmica mesmo que não seja possível identificar o organismo produtor. Em alguns casos, as morfologias podem apresentar regiões de transição entre uma icnoespécie e outra, sendo difícil separá-las (GERVES *et al.*, 1971, JOHNSON *et al.*, 1994). Por isso é necessário descrever detalhadamente a morfologia e reconhecer os icnotáxons classificando-os de acordo com a ação que levou o organismo a gerar determinada estrutura (padrão comportamental). Desse modo, a etologia, dentro da icnologia, compreende o estudo e interpretação do comportamento dos organismos refletido no processo de fossilização. SEILACHER (1967) propôs um sistema de classificação paleoicnoetológica que reflete algumas características comportamentais como locomoção, posição de descanso, alimentação e habitação, tendo como principais

categorias *Repichnia*, *Cubichnia*, *Pascichnia*, *Fodinichnia*, *Domichnia*, *Equilibrichnia*, *Fugichnia*, *Agrichnia*, *Chemichnia*, *Calichnia* e *Aedifichnia*.

1. *Repichnia*: refletem atividade de deslocamento de organismos que se movem dentro ou sobre o substrato; são caracterizados por trilhas e pegadas.

2. *Cubichnia*: refletem atividade de repouso, podendo, muitas vezes, confundir-se com a impressão *post-mortem* do animal; são caracterizados por depressões no substrato.

3. *Pascichnia*: refletem atividade de deslocamento e alimentação ao mesmo tempo, relacionada à pastagem sobre esteiras microbianas, tapetes de algas ou em camadas ricas em matéria orgânica; são caracterizados por sulcos e escavações padronizadas.

4. *Fodinichnia*: refletem atividade de alimentação do animal junto ao substrato, de forma seletiva (ingestão somente do conteúdo orgânico do substrato, vivo ou morto) ou não (ingestão do sedimento como um todo, sendo o conteúdo orgânico selecionado no trato intestinal); são caracterizados por escavações temporárias, simples ou ramificadas, cilíndricas ou elipsoidais, em forma de “U”.

5. *Domichnia*: refletem o domicílio permanente ou temporário de organismos infaunais; são caracterizados por escavações, perfurações ou galerias predominantemente verticais, simples ou bifurcadas, em forma de “U”, “J” e “Y”.

6. *Equilibrichnia*: refletem variação das taxas de sedimentação e/ou erosão, que exige reconstrução freqüente das aberturas geralmente verticais e reposicionamento da escavação no substrato.

7. *Fugichnia*: refletem situações de fuga de um organismo. Podem ser formadas em resposta a mudanças abruptas nas taxas de sedimentação ou erosão, refletindo o deslocamento rápido do organismo, para cima ou para baixo, dentro do substrato; caracterizado por estruturas de escape horizontais, inclinadas ou verticais.

8. *Agrichnia*: são feitos por organismos coloniais ou sociais cultivadores de bactérias, ou mesmo utilizados para capturar a meiofauna migratória, combinando atividade de moradia e alimentação. Comuns em ambientes marinhos profundos; são caracterizados por sistemas de galerias intra-estratais rasas, horizontalizadas, de grande complexidade, denominadas de grafogliptídeos, onde as galerias servem para reter a matéria orgânica que decanta do plâncton, utilizada como “adubo” para o cultivo de bactérias.

9. *Chemichnia*: são caracterizados por galerias multi-ramificadas e escavações sinuosas preenchidas por matéria orgânica em decomposição, resultante da atividade de organismos quimiossimbiontes.

10. *Calichnia*: refletem estruturas de nidificação construídas a partir da modificação de materiais do substrato; são caracterizados por tubos simples ou ramificados, com extremidades alargadas.

11. *Aedifichnia*: caracterizados por estruturas edificadas sobre o substrato, a partir de matérias primas retiradas do sedimento, e cimentadas pelos construtores, em especial organismos sociais (meios terrestres) e coloniais (meios aquáticos).

12. *Praedichnia*: caracterizados por estruturas de perfuração restritas a substratos duros, como buracos circulares em conchas e carapaças de invertebrados.

A classificação e interpretação de icnofósseis são importantes em estudos paleontológicos pois fornecem informações como tamanho e peso do organismo, por exemplo, além de auxiliarem em outras inferências paleoecológicas e paleoetológicas (MACEACHERN *et al.*, 1999)

### 2.2.3. Paleoetologia

A paleoetologia corresponde ao estudo do comportamento dos animais inferidos a partir de condições tafonômicas, sedimentológicas, icnológicas e até filogenéticas. Existem vários ramos dentro da paleoetologia que se propõem a desvendar estratégias comportamentais que os animais exibiam, como por exemplo, locomoção (correr, saltar, voar, escavar), reprodução, alimentação e até mesmo estratégias “anti-predação” como mimetismo e tanatose (DEL-CLARO & PREZOTO, 2003). Muitas vezes o comportamento pode ser extraído da combinação de dados paleobiomecânicos, paleofisiológicos e paleoicnológicos.

Por sua vez, a tanatoetologia, segundo MARTINS-NETO (2008), se refere à identificação, interpretação e estudo de comportamentos específicos realizados pelo animal momentos antes da sua morte definitiva. O autor propôs o termo “comportamento de morte” para se referir a tanatoetologia (*tanatos*, morte; *etologia*, estudo do comportamento). O comportamento de morte pode muitas vezes estar associado a episódios de mortalidade em massa e pode ser utilizado como mais uma

ferramenta auxiliar em estudos de reconstruções paleoecológicas. A identificação deste comportamento em peixes fósseis, por exemplo, pode ser efetuada a partir de análises morfológicas que comprovem morte por asfixia como contorção do corpo e boca aberta. Em vertebrados como mamíferos e dinossauros a cabeça pode estar curvada para trás, o que é típico da posição rigor *post-mortem*, o que sugere uma morte natural. Para fósseis invertebrados, a análise pode ser efetuada a partir do grau de desarticulação ou abrasão, que indicariam a distância do hábitat natural do animal e seu sítio deposicional (MARTINS-NETO, 2006, 2008).

Várias espécies de invertebrados possuem mecanismos que, diante uma situação de perigo, acionam seus sistemas nervosos cessando temporariamente quaisquer tipos de movimento ou ainda retraindo os órgãos ou outras regiões do corpo. Diante de uma perturbação, alguns insetos saltam ou voam, enquanto outros correm como é o caso das baratas. Algumas espécies de coleópteros se especializaram no comportamento de morte simulada que inclui desde movimentos errantes (agonia), até postar-se com a região abdominal voltada para cima com os membros retraídos (posição de rigor *post-mortem*), podendo permanecer nesta posição por vários minutos. Outros invertebrados recolhem suas partes vitais retraindo cabeça e membros até que a situação de risco passe (FILIPE, 2008).

Todos esses casos não são seguramente detectados no registro fossilífero, pois não se pode afirmar se o animal estava realmente morto ou valendo-se de uma estratégia no momento em que foi preservado. Porém, existem casos incontestáveis de paleotatose como é o caso do enrolamento. Diversos artrópodos, como os isópodos e os miriápodos, possuem tal estratégia que tem como finalidade principal proteger as regiões vitais do corpo, deixando exposto somente o exoesqueleto quitinoso. Trilobitas também apresentavam a estratégia dobrando o tegumento flexível entre cada um dos segmentos torácicos fazendo com que o encéfalo e o pigídio se tocassem (MARTINS-NETO, 2003). Alguns artrópodes atuais como os isópodos apresentam um dispositivo semelhante. HARRINGTON (1959) e CLARKSON & WHITTINGTON (1997) descreveram três tipos principais de enrolamento: esferoidal, duplo e discoidal ou cilíndrico, baseado no comportamento de trilobitas.

O comportamento de morte também pode ser observado a partir do estudo de icnofósseis como o caso de alguns dos espécimes dos icnofósseis preservados nos

varvitos do município de Itu (Carbonífero de São Paulo - Brasil). Estes icnofósseis são atribuídos a miriápodos (BUATOIS, 1998a, 2002, 1998b; BRADY, 2001; DRAGANITS *et al.*, 2001; BALISTIERI, 2002, 2003a,b; GANDINI, 2007) e descritos genericamente “como caminhos lineares ou sinuosos fabricados pelo deslocamento de miriápodos”. Um miriápodo atual, durante seu deslocamento, produz uma trilha linear ou ligeiramente sinuosa enquanto várias pistas presentes no varvito de Itu são sigmóides e helicoidais, típicas de animais em agonia sob condições de estresse ambiental.

### 2.3. O Registro Icnofossilífero

Na Bacia do Paraná ocorrem assembléias icnofossilíferas constituídas por diversos gêneros como *Cruziana* D’ORBIGNY, 1842, *Diplichnites* DAWSON, 1873, *Diplopodichnus* BRADY, 1947, *Gyrochorte* HEER, 1865, *Helminthoidichnites* FITCH, 1850, *Isopodichnus* BORNEMANN, 1889, *Kouphichnium* NOPCSA, 1923, *Phycosiphon* VON FISCHER-OOSTER, 1858, *Protichnites* OWEN, 1852, *Rusophycus* HALL, 1852, *Umfolozia* SAVAGE, 1971 (FERNANDES & NETTO, 1985; FERNANDES *et al.*, 1987; CARVALHO *et al.*, 1989; FERNANDES, 2000; BALISTIERI *et al.*, 2002, 2003; GANDINI *et al.*, 2007). A primeira referência aos icnofósseis de Itu foi publicada por LEONARDOS, em 1938, atribuindo-os a rastros de vermes ou pequenos crustáceos referidos em trabalhos posteriores (MEZZALIRA, 1966, 1968).

Em uma descrição preliminar, FERNANDES *et al.* (1987) identificaram dois icnogêneros dominantes presentes no afloramento do Parque do Varvito, encontrados tanto em impressões de hiporelevo convexo como em epirelevo côncavo ou como marcas elípticas: *Isopodichnus* BORNEMANN, 1889 e *Diplichnites* DAWSON, 1873, possivelmente representando diferentes tipos de impressões de um mesmo animal. Foram também reconhecidas outras formas, menos abundantes, mas de grande importância para o estabelecimento de uma icnocenose dulciaquícola de lagos periglaciais (CARVALHO & FERNANDES, 1989).

BALISTIERI *et al.* (2002) propuseram que os espécimes descritos por FERNANDES *et al.* (1987) como *Isopodichnus* estariam em sinonímia com *Cruziana* cf. *problematica*. Há uma considerável confusão na literatura a respeito da sinonímia de *Isopodichnus* com os ichnogêneros *Rusophycus* e *Cruziana*. *Isopodichnus* seria um icnogênero que representa *Cubichnia/Pascichnia*, ocorrentes desde o Cambriano até o Terciário, sendo

atribuído a crustáceos (GLAESSNER, 1957; SEILACHER, 1967; HÄNTZSCHEL, 1975; BROMLEY & ASGAARD, 1979; GAND *et al.*, 2008). Outros autores propõem a separação do icnogênero *Isopodichnus* em *Cruziana* e *Rusophycus* com base em sua morfologia, uma vez que *Isopodichnus* engloba tanto pistas de locomoção (*Cruziana*) como de descanso (*Rusophycus*) (BROMLEY & ASGAARD, 1979). GAND *et al.* (2008) tratam *Isopodichnus* como uma pista de descanso (*Cubichnia*) relacionada a crustáceos notostracos. BROMLEY & ASGAARD (1979) classificam *Rusophycus* como *Cubichnia* e *Cruziana* como *Pascichnia*, redefinindo as icnoespécies *Rusophycus eutendorfensis* LINCK, 1942 e *Cruziana problematica* SCHINDEWOLF, 1921. TREWIN (1976) e ACEÑOLAZA & BUATOIS (1993) defendem que características, como o tamanho da pista, idade geológica, associação de fáceis e provável natureza do produtor, suportam a validade do icnotáxon. Alguns autores sugeriram que o padrão bilobado observado nas impressões podiais de alguns espécimes de *Diplichnites*, assim como a associação com marcas de enrugamento em alguns depósitos do Grupo Itararé, apontam para trilhas de diplópodos, miriápodos de hábitos herbívoros e pastadores em detritos vegetais e de esteiras microbianas (SHROCK & TWENHOFEL, 1953; CLARKSON, 1996; RUPPERT *et al.*, 2005).

A idéia de que *Cruziana* tenha sido gerada exclusivamente por trilobitas (TREWIN, 1976) foi questionada quando BROMLEY & ASGAARD (1979) registraram a ocorrência desse icnogênero em depósitos triássicos não marinhos. A validade da denominação *Cruziana* para ocorrências pós-paleozóicas, segundo estes autores se sustenta em três aspectos: na correspondência das descrições e diagnoses dos espécimes; no princípio da prioridade sistemática para as denominações mais antigas; e na premissa de que organismos morfologicamente diferentes podem gerar estruturas biogênicas de morfologias similares.

Para ambientes glaciais ou de influência glacial como os registrados na Bacia do Paraná, o registro icnofossilífero apresenta algumas características como baixa diversidade e dominância de um ou poucos icnogêneros (ASSINE & VESELY, 2008).

### 2.3.1. Myriapodomorpha

Os miriápodos são conhecidos por suas pistas desde antes de seu primeiro registro fossilífero (JOHNSON *et al.*, 1994). Suas pistas podem ser classificadas de acordo com seu estado de preservação, ainda que um mesmo animal possa ter sido responsável pela

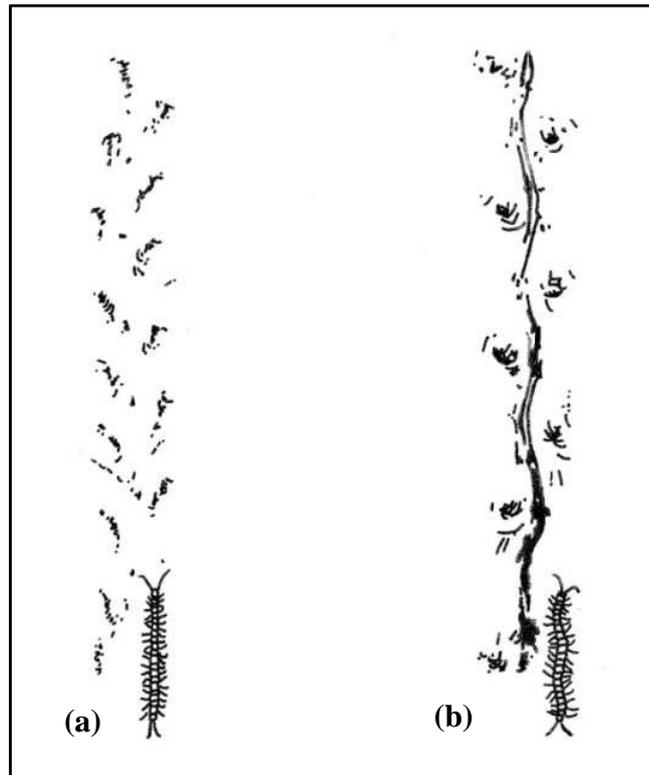
fabricação de duas ou mais pistas diferentes. Um dos princípios icnológicos afirma que as características do substrato, granulometria, grau de consolidação e presença de matéria orgânica influenciam diretamente na forma da estrutura biogênica (BUATOIS *et al.*, 2002). Portanto, um mesmo padrão de locomoção pode gerar diferentes padrões morfológicos que podem ser atribuídos a distintos seres.

Existe certa variedade de icnotáxons comumente atribuídos a miriapodomorfos como *Diplichnites* DAWSON, 1873 e *Diplopodichnus* BRADDY, 1947, que podem ser respostas à atividade de locomoção de miriápodos, mas com diferentes aspectos de preservação (BRADDY, 2001; GANDINI *et al.*, 2007). PICKERILL (1996) relata que é comum encontrar as duas formas num mesmo horizonte sedimentar, uma transformando-se gradativamente na outra. *Diplichnites* seria interpretado como o resultado do deslocamento em substratos mais secos e *Diplopodichnus* em substratos encharcados, se constituindo em “variações preservacionais” de um mesmo produtor (PAZ *et al.*, 2002; GANDINI *et al.*, 2007).

*Diplichnites* é descrito por BUATOIS (1998b) e LERMEN (2006) como “trilhas simétricas constituídas de duas fileiras pouco espaçadas, paralelas, ladeadas externamente por impressões podiais alongadas, elipsoidais ou circulares” e *Diplopodichnus* como “pistas horizontais, retilíneas e gentilmente recurvadas, formadas por sulcos (epícnias) ou cristas (hipícnias)”. O registro destes icnotáxons é muito comum no Grupo Itararé, sendo uma das formas predominantes (BALISTIERI, 2002) atribuídos a traços de locomoção produzidos por miriápodos, provavelmente diplópodos (BUATOIS *et al.*, 1998b, PAZ *et al.*, 2002; BALISTIERI, 2002; LERMEN, 2006). Segundo BUATOIS *et al.* (1998b), estes traços de locomoção são encontrados principalmente em zonas de transição de ambientes subaquáticos a terrestres.

BUATOIS *et al.* (2002) reconstruíram a locomoção de miriapodomorfos na qual os apêndices tocam o solo e exercem uma força que resulta num movimento para frente, sendo o movimento dos apêndices em direção contrária ao sentido de deslocamento. Entretanto, existe uma diferença de fase entre apêndices sucessivos, já que um grande número de apêndices não pode mover-se simultaneamente. É possível estabelecer uma relação entre o número de apêndices promotores que tocam o solo e a velocidade, pois quanto maior o número de apêndices, menor a velocidade. Pode haver uma variante à medida que a velocidade aumenta (Esquema 1), quando surgem marcas de ondulações, sugerindo certa instabilidade do movimento. O modo como os apêndices se comportam, ainda varia com a espécie e com as condições do ambiente, como grau de consolidação

do substrato e temperatura. De acordo com BRADDY (2001), a curvatura das trilhas pode refletir uma flexibilidade lateral do produtor. Os artrópodos aquáticos tendem a se locomover em fases (i.e., movimento natatório), enquanto os artrópodos terrestres tendem a empregar uma locomoção com ausência de fases, que oferece maior estabilidade.

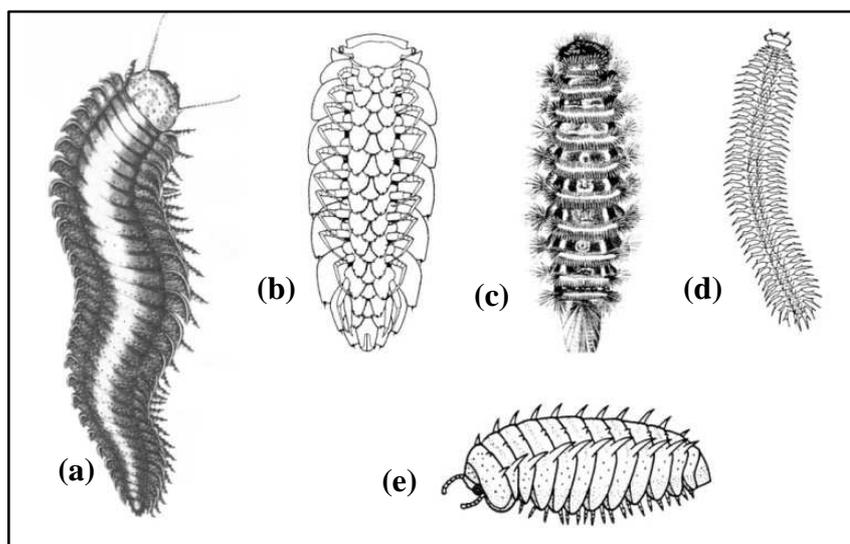


Esquema 1: Locomoção de artrópodos (BUATOIS *et al.*, 2002); (a) locomoção em menor velocidade; (b) locomoção em maior velocidade.

Os Myriapoda compreendem um grupo taxonomicamente complexo, com grande diversidade de espécies, com relações filogenéticas ainda bastante discutíveis. Hoje, o termo Myriapoda foi abandonado e o grupo como um todo é tratado como Myriapodomorpha. As diferenças morfológicas entre as ordens estão principalmente no número de segmentos e de pernas e na morfologia da antena.

O gênero *Kampecaris* PAGE, 1856 foi primariamente descrito como o estágio larval de um crustáceo. Posteriormente, PEACH (1882), *apud* SPENCER (2005), redescreveu o gênero, demonstrando vários caracteres que comprovam a sua inclusão nos Diplopoda, apesar do pequeno número de segmentos corporais e de uma cabeça

pouco similar aos dos demais diplópodos. Em revisões seguintes, foi proposta a inserção desse gênero em um grupo de miriápodos basais (Kampecarida), proximalmente relacionado à Diplopoda. Assim, a classificação mais atual dos Myriapoda inclui cinco classes: Kampecarida, Pauropoda, Symphyla, Chilopoda e Diplopoda (Desenho 1).



Desenho 1: Myriapodomorpha (a): Kampecarida; (b): Pauropoda; (c): Symphyla ; (d): Chilopoda; (e): Diplopoda (MARTINS-NETO, 2008).

Grande parte dos fósseis de miriápodos descritos está preservada em sedimentos finos de um ambiente aquático, motivo pelo qual sua classificação como seres de hábitos terrestres pode ser dúbia. Porém, alguns autores acreditam que, pelo fato de todas as espécies atuais de miriápodos serem terrestres e, grande parte dos fósseis conhecidos serem atribuídos a depósitos não marinhos, não haveria razão para se pensar que os ancestrais dos miriápodos viveram em águas doces ou salgadas. O estudo do seu sistema respiratório poderia fornecer evidências para se avaliar tais hábitos. Segundo DONOVAN (2002), a presença de espiráculos ou brânquias não é confirmada no registro fóssil e, mesmo que existentes, sua presença não impediria a visitação fortuita à ambientes terrestres. Porém, WILSON & ANDERSON (2004) descreveram a presença de aberturas cuticulares no que se crê ser o miriápodo mais antigo já registrado, o diplópodo *Pneumodesmus newmani* WILSON & ANDERSON, 2004. Segundo os autores, estas aberturas corresponderiam aos espiráculos do seu sistema respiratório. HOFFMAN (1969) e MANTON (1972, 1977) afirmam que todos os miriápodos, do Carbonífero ao

Recente, são terrestres, inclusive os arthropleurídeos, e HOFFMAN (1969) acrescenta que a respiração ocorre através de traquéias e, menos comumente, pela parede corporal.

Apesar de haver um relativo consenso de que os miriapodomorfos evoluíram de ancestrais aquáticos, não existe um ancestral conhecido inquestionável. ROBISON (1990) sugere, como um possível ancestral, *Cambropodus gracilis*, ROBISON, 1990, proveniente do Mesocambriano da Formação Wheeler (Utah, EUA), muito embora seja conhecido apenas um espécime e mal preservado. Portanto, em relação a ancestralidade dos miriapodomorfos, pode-se sugerir que as várias classes evoluíram a partir de um único ancestral terrestre ou que um único grupo colonizou o ambiente terrestre, após uma evolução aquática inicial.

### 2.3.2. Diplopoda

A maioria dos fósseis de miriápodos é atribuída à classe Diplopoda GERVAIS, 1844. Constitue a ordem mais bem representada no registro fóssilífero, vastamente documentada no âmbar báltico. Os diplópodos atuais constituem um grupo monofilético (ENGHOFF, 1984), com uma estrutura básica bem definida desde o Carbonífero. Até recentemente, Arthropleurida era considerada uma ordem a parte, até que KRAUS & BRAUCKMANN (2003) propuseram um cladograma incluindo esse grupo dentro de Myriapoda. Desse modo, a filogenia de Diplopoda resume-se da seguinte maneira:

Diplopoda GERVAIS, 1844

    Penicillata LATREILLE, 1829

        Arthropleurida WATERLOT, 1934

        Pselaphognatha LATZEL, 1884

    Chilognatha LATREILLE, 1802 (*partim*)

        ?Microdecomplicida WILSON & SHEAR, 2000

        Chilognatha *s. str.*

Os diplópodes, também conhecidos como milípedes, apresentam o maior número de membros entre os animais terrestres. Dentre seus representantes atuais, podem-se observar aqueles com hábitos detritívoros, cuja alimentação baseia-se em matéria vegetal em decomposição de esteiras microbianas, e aquelas espécies de hábitos carnívoros. Eles têm atividade noturna e são negativamente fototáteis: escondem-se da luz vivendo embaixo de folhas, rochas, troncos, cascas de árvores, serrapilheira ou em cavernas, tendo uma distribuição cosmopolita. O comprimento do corpo, geralmente

cilíndrico, varia de 2 mm a 30 cm e é recoberto por um exoesqueleto fortemente calcificado. Entretanto, formas fósseis podem atingir cerca de 2 metros de comprimento (HAHN *et al.*, 1986). O corpo é dividido em duas partes principais: a cabeça, com um par de antenas, mandíbulas especializadas e pelo menos um par de maxilares, e o tronco, com metâmeros derivados da fusão de dois segmentos durante o desenvolvimento. Cada segmento apresenta dois pares de membros, donde o nome diplópodos. A traquéia é a responsável pela troca de gases, constituída de uma rede de túbulos especializados. As formas menores respiram através da parede do corpo (BARNES, 2005).

Muitos diplópodos são classificados como escavadores, rastejando lentamente sobre o substrato ou, mais frequentemente, abrindo passagem em substratos não consolidados. A fase efetiva de impulso dos membros de um dos lados do corpo coincide com o do lado oposto. Cada passada exerce uma força tal, que permite que o animal se empurre para dentro do substrato. O impulso de força que vai para trás é ativado por ondas que se propagam pelo corpo do animal com uma duração maior do que o impulso para frente.

Atualmente, ocupam principalmente as regiões tropicais. DE-LA-FUENTE (1994) observou que alguns diplópodos atuais podem eventualmente se reunir em grandes grupos como consequência de superpopulação sob situações ecologicamente muito favoráveis. A agregação dos diplópodos somente foi observada em intervalos irregulares durante muitos anos, não se tratando, portanto de um fenômeno cíclico. Também relatou que pode ocorrer um nomadismo em massa, onde um grande grupo de diplópodos se locomove durante um ou mais anos em busca de condições ambientais adequadas à sua vida ou fugindo de condições climáticas com queda de umidade. Para defender-se de situações adversas, os diplópodos possuem a capacidade de enrolar-se, protegendo os órgãos internos e expondo seu exoesqueleto calcificado. Também podem liberar secreções repugnantes de natureza variada a partir de glândulas que se abrem entre os segmentos (DE-LA-FUENTE, 1994).

O estudo tafonômico dos miriápodos concentra-se principalmente em descrições de artropleurídeos, miriápodos gigantes, considerados os maiores invertebrados terrestres conhecidos (SPENCER *et al.*, 2005). As formas fósseis foram encontradas em dois ambientes distintos: *Eoarthropleura* STÖRMER, 197 ocorre em ambiente praias devoniano junto a primitivas plantas vasculares, e *Arthropleura* JORDAN, 1854 habitava terras emersas bem drenadas, equatoriais com florestas de *Psaronius* durante o Neocarbonífero-Eopermiano (SCHNEIDER & BARTHEL, 1997). Eram provavelmente

lentos e já capazes de limitados movimentos laterais sinuosos. Os Arthropleurida reúnem duas famílias: Arthropleuridae ZITTEL, 1885 (com um único gênero, *Arthropleura* JORDAN, 1854) e Eoarthropleuridae STÖRMER, 1976 (também com um único gênero, *Eoarthropleura* STÖRMER, 1976). Porém, esta classificação é ainda controversa (ROLFE 1969; MANTON, 1977). Estudos com icnofósseis dos EUA e Europa, mostram que os artropleurídeos preferem ambientes com vegetação aberta em planícies aluviais inundadas, rios aterrados e deltas, e não a vegetação densa dos pântanos, como se acreditava anteriormente.

Segundo MOORE *et al.* (1952), o registro mais antigo de restos de diplópodos é em rochas silurianas escocesas, sendo também encontrados no Devoniano do Mississipi e Pensilvânia, Estados Unidos. Pistas desses animais pertencentes a *Diplichnites cuthensis* BRIGGS, ROLGE & BRANNAN, 1979 foram documentados no Canadá e Estados Unidos (Kansas, Novo México e Pensilvânia) e de *Diplichnites aenigma* DAWSON, 1873 na Alemanha (WILSON, 2003). Pistas de *Diplichnites minimus* DAWSON, 1873) foram também registrados na Alemanha por WALTER & GAITZSCH (1988; *apud* SPENCER, 2005), sendo atribuídos a formas juvenis de artropleurídeos. Posteriormente, os *Diplichnites* foram interpretados como uma pista resultante do deslocamento de um grande crustáceo, anelídeo, trilobita ou miriápodo (SEILACHER, 1955 *apud* HOVIKOSKI *et al.*, 2004). FERNANDES *et al.* (2002) interpretam *Diplichnites* como pistas semelhantes àquelas produzidas por trilobitas, porém de menor tamanho, e NETTO & SOUZA (2007), como marcas de locomoção produzidas por diplópodos.

*Diplopodichnus* foi registrado em ambientes transicionais no Ordoviciano da Inglaterra (JOHNSON *et al.*, 1994), Devoniano da Antártica (GERVER *et al.*, 1971), Carbonífero da Argentina (ACEÑOLAZA & BUATOIS, 1991, 1993) e Permianos do Arizona nos Estados Unidos (BRADDY, 1947).

FERNANDES *et al.* (1987) atribuem os icnofósseis do Parque do Varvito à miriápodos de hábitos aquáticos, enquanto CARVALHO & FERNANDES (1989), FERNANDES (2000) e FERNANDES & CARVALHO (2005) atribuem à atividade de invertebrados bênticos, provavelmente crustáceos notostracos. Porém, pistas atribuídas a Notostraca são normalmente classificadas como *Acripes* MATTHEW, 1910 e definidas como *Repichnia*, com morfologia linear a pouco sinuosa, largura variando de poucos milímetros a pouco mais de 1 cm e de 5 a 17 cm de comprimento, excepcionalmente excedendo a 40 cm (GAND *et al.*, 2008). Para estes autores, seus produtores seriam artrópodos com numerosos apêndices locomotórios heterogêneos e corpo dorso-

ventralmente achatado com algum tipo de carapaça, capazes de traçar dois sulcos paralelos relativamente separados. Além disso, nos horizontes estudados por GAND *et al.* (2008), há uma abundância considerável de corpos fósseis de notostracos da família Triopsidae Keilhack, 1909. As pistas destes crustáceos estariam relacionadas à alimentação ou locomoção (FERNANDES & CARVALHO, 2005).

*Diplichnites* é comumente relacionado a ambientes transicionais e não marinhos (PICKERILL, 1992; BUATOIS, 1998a), havendo registros em horizontes de origem estuarina na Amazônia peruana (HOVIKOSKI *et al.*, 2004). Porém, a alternância de deposição sob águas salobras e doces mostra que o icnogênero *Diplichnites* ocorre somente em camadas correspondentes ao ambiente de água doce. Frequentemente, a presença de *Diplichnites* e *Diplopodichnus* está associada a *wrinkle marks* ou marcas de enrugamento, que refletem a deformação de esteiras microbianas causadas por correntes de fundo junto ao substrato aquático ou úmido (BALISTIERI *et al.*, 2002; NOFFKE *et al.*, 2002, 2003; LERMEN, 2006; GANDINI *et al.* 2007; PORADA & BOUOUGRI, 2007). Esta associação sugere a atividade de pastagem dos diplópodos sobre esteiras microbianas, como ocorre na atualidade. Segundo SEILACHER (2003; *apud* LERMEN, 2006) e GANDINI *et al.* (2007), as esteiras, além de servir de alimento para animais de hábitos detritívoros, favorecem a preservação de impressões de organismos terrestres.

PAZ *et al.* (2002) relataram a presença de *Diplichnites gouldi* GEVERS *et al.*, 1971 em sedimentos paleozóicos na Bacia do Paraná e comprovam que as pistas de miriápodos são mais bem preservadas em ambientes de sedimentos finos e úmidos, embora o potencial de fossilização seja pequeno, principalmente para a impressão de apêndices locomotores. BALISTIERI (2003) sugeriu que cada par de ritmitos do Grupo Itararé com *Diplichnites gouldi* evidencia a deposição de siltitos por fluxo gravitacional em um ambiente raso, com posterior decantação das argilas. Quando o substrato argiloso ficasse exposto, os diplópodos poderiam se alimentar.

Grande parte das assembléias icnofossilíferas de milípedes representam indivíduos em posição de morte natural, com o encolhimento de suas partes vitais (cabeça e membros). Porém, a estratégia de se enrolarem, geralmente associada a um comportamento de defesa ou posição de descanso (DE-LA-FUENTE, 1994), também pode ser encontrada no registro fossilífero (HANNIBAL, 2003). O estudo tafonômico de milípedes fossilizados em espiral permite inferir a ocorrência de tanatocenose (MARTINS-NETO & GALLEGU, 2006).

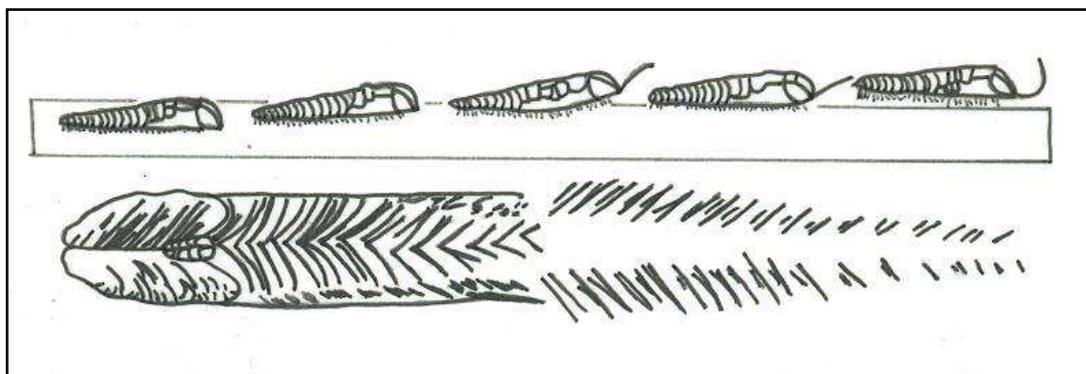
### 2.3.3. Trilobitas

Os trilobitas compõem um grupo de artrópodos marinhos restritos ao Paleozóico, com ampla distribuição paleogeográfica. Seu corpo é dividido em céfalo, tórax e pigídio, e é revestido por uma cutícula e uma camada quitinosa na porção dorsal. O céfalo e o pigídeo são formados por vários segmentos fundidos. O tórax é formado por segmentos articulados que permitem o enrolamento do corpo. Cada um dos segmentos torácicos e pigidiais exibem um lobo axial (mediano) e dois lobos pleurais laterais. Com exceção da antena (unirramea), todos os demais apêndices são birrameos (CLARKSON, 1996).

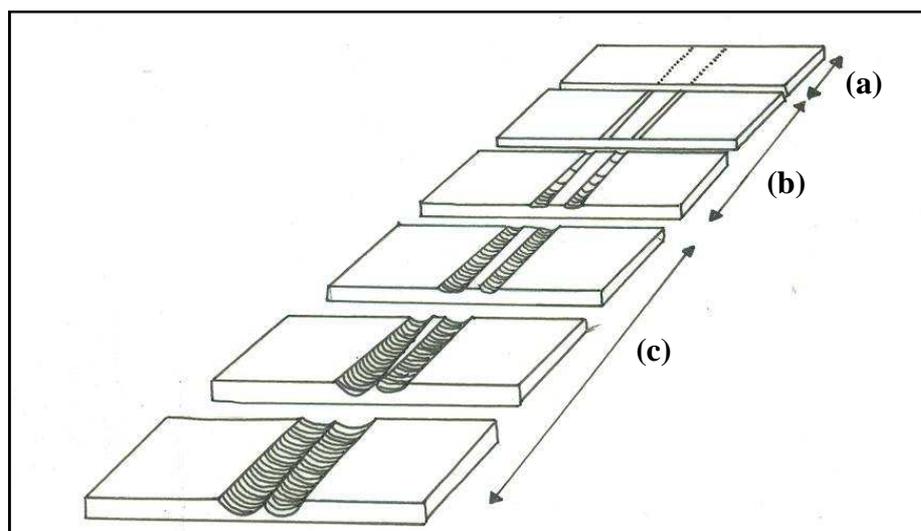
Muitos icnofósseis são atribuídos aos trilobitas, como *Cruziana* D'ORBIGNY, 1842 e *Rusophycus* HALL, 1852 (CLARKSON, 1996). GLAESSNER (1957) relaciona estes icnofósseis a marcas de repouso de artrópodos, e NOGUEIRA & NETTO (2001), a escavações geradas pela locomoção de trilobitomorfos. BROMLEY & AASGARD (1979) salientam a coexistência de *Cruziana* e Conchostraca no Neotriássico e observam que a atribuição de *Cruziana* a estes artrópodos não é possível, pois a única região do corpo que poderia gerar marcas no substrato são as antênulas. Os trilobitas se extinguiram no Permiano, e nunca ocuparam ambientes continentais, de modo que ocorrências não marinhas de *Cruziana* no Triássico não poderiam ser atribuídas a estes animais (BROMLEY, 1996).

*Cruziana* é descrito como uma estrutura biogênica formada por dois sulcos paralelos a subparalelos separados por uma crista mediana (LERMEN, 2006). É encontrada com relativa frequência em sedimentos clásticos subaquáticos de moderada a baixa energia no Paleozóico, associada a outros icnogêneros como *Diplichnites* e *Diplopodichnus* (NOGUEIRA & NETTO, 2001; LERMEN, 2006). *Rusophycus*, por sua vez, é descrito como um traço curto com formato de “grão de café”, ornamentado por estrias oblíquas a transversais (KEIGHLEY & PICKERILL, 1996). Quando encontrado em fácies não marinhas, BUATOIS & MÁNGANO (1993) atribuíram este icnogênero à isópodos. SEILACHER (1967) demonstrou que outros artrópodos e até mesmo invertebrados vermiformes poderiam produzir pistas de descanso morfologicamente semelhantes a *Rusophycus*. BALISTIERI *et al.* (2002) demonstram a existência de formas intermediárias entre *Rusophycus* e *Cruziana* (Esquema 2), e GAND *et al.* (2008) acrescentam, a estas, formas transicionais também com *Acripes* (pistas de locomoção/natação relacionadas a notostracos). NOGUEIRA & NETTO (2001) sugerem ainda a possibilidade de formas

transicionais entre *Cruziana*, *Diplichnites* e *Diplopodichnus*, de acordo com o grau de saturação dos substratos (Esquema 3).



Esquema 2: Formas transicionais de icnofósseis produzidas por um mesmo animal de acordo com seu comportamento (adaptado de GON III, 2004).



Esquema 3: Formas transicionais de icnofósseis de acordo com o grau de saturação de água do substrato: (a) *Diplichnites*, (b) *Diplopodichnus* e (c) *Cruziana*, passando de um substrato mais seco a um mais encharcado, respectivamente (adaptado de NOGUEIRA & NETTO, 2001).

*Cruziana* se mostra bem preservada em sedimentos de granulometria fina podendo estar obliteradas em alguns pontos devido ao retrabalhamento dos sedimentos por correntes de turbidez, pela passagem de outros produtores presentes no mesmo ambiente, ou ainda pelo alto percentual de água nos espaços intericiais do substrato encharcado (*soupgrounds*) (NOGUEIRA & NETTO, 2001),

Mesmo sendo relativamente comum o registro de tamanhos variados de *Cruziana*, a ocorrência de formas diminutas no Grupo Itararé levou alguns autores a questionar sua classificação, interpretando-as como “formas cruzianiformes” ou mesmo como outros

icnogêneros de morfologia similar, como *Isopodichnus* (NOGUEIRA & NETTO, 2001). Segundo estes autores, trilobitas e merostomados seriam provavelmente os produtores de *Cruziana* e das demais estruturas (*Diplichnites* e *Diplopodichnus*) registradas na pedreira Itaú-Itaúna, porção sul do Grupo Itararé.

### 3 METODOLOGIA

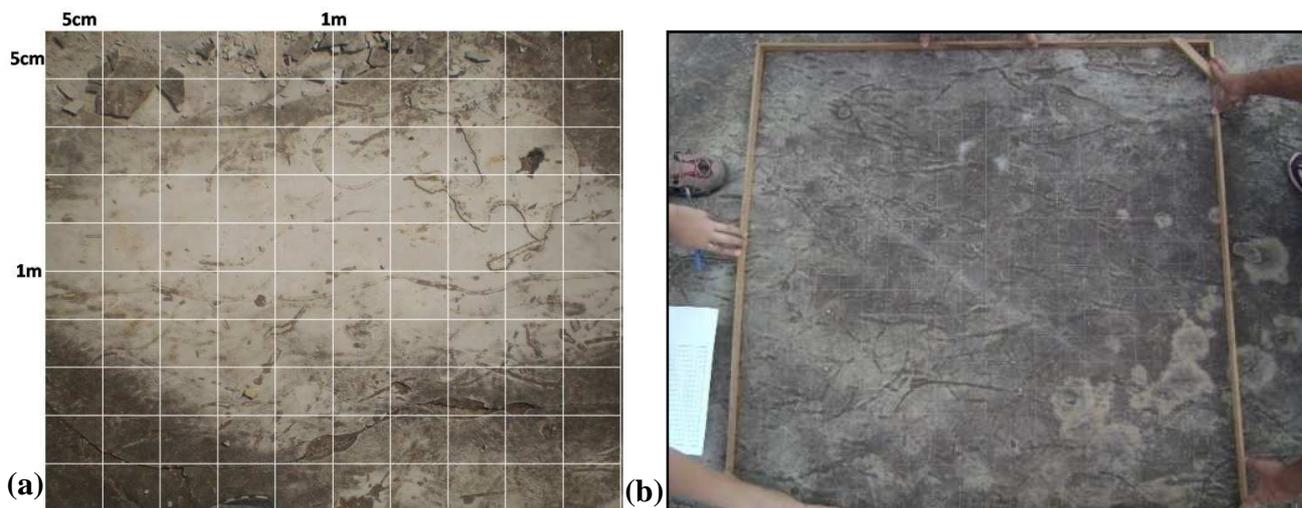
Os procedimentos adotados para a realização do presente trabalho incluem trabalhos de campo, laboratoriais e de escritório, sendo as duas primeiras etapas documentadas fotograficamente. Deste modo, todas as figuras apresentadas, que não possuem indicação de procedência, são da autora.

#### 3.1 Classificação Icnotaxonômica

A classificação icnotaxonômica adotada no presente trabalho segue a proposta de BUATOIS (University of Saskatchewan), que se baseia na morfologia e idade geológica das pistas. Para caracterizar as pistas encontradas no Parque do Varvito, também foram utilizados os sistemas de classificação de SCHÄFER (1972), que é baseado na descrição dos sistemas locomotores dos animais, e o de SEILACHER (1967), baseado na etologia do animal produtor.

#### 3.2 Procedimentos de campo

Em campo, o método utilizado para amostragem das pistas foi o do esquadrinhamento cuja ferramenta básica necessária é um quadrado de madeira (o esquadrinhador) de 1 m<sup>2</sup> (1 x 1 m) de área útil. Na moldura são afixados pregos de 5 em 5 cm em todo seu perímetro que são unidos por um fio de nylon® de modo a formar um retículo com espessamento de 5 cm<sup>2</sup> (Esquema 4).



Esquema 4: Método de amostragem de icnofósseis (a) esquema do esquadrinhador sobre as amostras; (b): foto mostrando a aplicação da metodologia em campo.

Foram selecionados quatro horizontes do topo do afloramento, correspondentes ao final do ciclo de sedimentação do lago glacial ali existente durante o Carbonífero. Posteriormente aplicou-se o esquadrinhador para a coleta dos dados. Obteve-se o

norte magnético com a utilização de um aparelho de GPS de modo a posicioná-lo com o mesmo padrão de orientação em todas as coletas. Quando necessário, foi utilizado um pincel para retirar o excesso de sedimentos sobre as amostras. Também foram extraídas algumas amostras litológicas com pistas, que foram depositadas na Coleção RGMN, no Crato (CE).

Os dados ou pistas observados foram transferidos para planilhas que simulavam o esquadrinhador. Cada planilha foi numerada para posterior análise do conteúdo. Todo o trabalho realizado foi documentado fotograficamente pela autora (Fotografias 6 e 7).

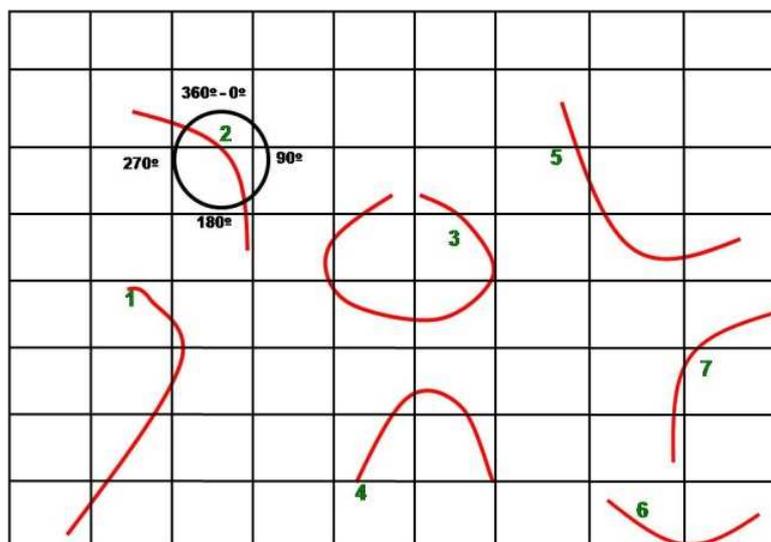


Fotografias 6 e 7: Metodologia sendo aplicada em campo pela equipe de paleontólogos. (a) uma das áreas amostradas sendo limpa com auxílio de um pincel; (b) reprodução das pistas em planilhas.

### 3.3 Procedimentos de Laboratório

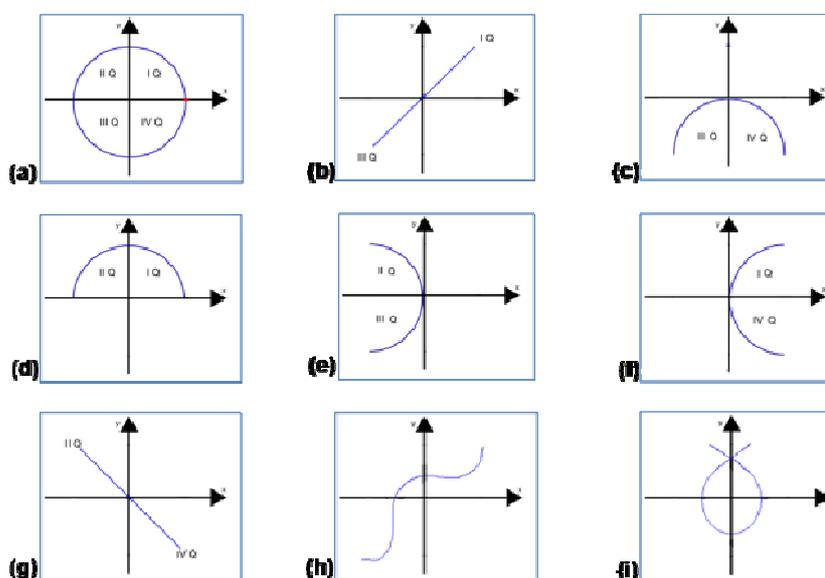
Em laboratório, todos os dados ou pistas de cada planilha foram numerados. Com o auxílio de um transferidor, todos os ângulos das extremidades das pistas foram medidos em relação ao norte magnético previamente fixado. Para a extração dos ângulos, foi calculado o comprimento total de cada pista e o transferidor foi posicionado exatamente na mediatriz dessa medida (Esquema 4). Foram consideradas as duas extremidades de cada pista para se medir os ângulos, pois não se sabe qual das duas representaria o sentido de orientação.

## NORTE



Esquema 5: Esquema da reprodução das pistas em planilha. Detalhe para a pista 2, indicando o posicionamento do transferidor para medir os ângulos das extremidades.

Também foram observadas as posições de cada extremidade em relação aos quadrantes trigonométricos (Esquema 3), obtidos através da construção de dois eixos (x e y), tangentes a mediatriz do comprimento total, de maneira que o eixo y é apontado para o norte magnético. Com isso, pretendeu-se verificar se houve ou não um direcionamento preferencial das pistas, pois, a constatação da existência de padrões preferenciais de orientação geográfica ou a constatação de uma distribuição aleatória, fornece subsídios para a interpretação de paleoambientes de sedimentação (MARTINS-NETO, 2008).



Esquema 6: Método de aplicação dos quadrantes trigonométricos para medir a orientação das pistas (a-i) possíveis morfologias de pistas observadas sobre os quadrantes trigonométricos.

### 3.4 Experimentos

Com a finalidade de demonstrar como as pistas poderiam ter sido preservadas durante o Carbonífero, foi realizado um experimento utilizando artrópodos atuais. O processo foi repetido duas vezes e registrado através de fotografias. O experimento consistiu da coleta dos artrópodos (Myriapoda, Diplopoda) em campo, seu acondicionamento em caixas contendo condições adequadas, similares ao seu ambiente natural (sedimento úmido, cascas de árvore, detritos e vegetação).

O experimento piloto foi realizado em Corrientes (capital da província argentina de Corrientes), sendo coletados dois exemplares de miriápodos no Parque Mitre que possui aproximadamente 1 km<sup>2</sup> de área coberta por gramíneas, arbustos e árvores de grande porte. A coleta foi realizada no princípio de novembro de 2009, a luz do dia após um período de chuva. Foram coletados sedimentos argilosos no fundo de um lago e colocados, ainda úmidos e de maneira homogênea sobre uma base de isopor de 40x40 cm<sup>2</sup>. Os miriápodos foram postos sobre esta superfície e observou-se a formação de trilhas como resposta ao seu deslocamento, sendo toda a área fotografada. O experimento piloto foi realizado com o intuito de testar a metodologia.

Duas coletas foram realizadas um mês depois (início de dezembro de 2009) no campus da Universidade Federal de Juiz de Fora (MG, Brasil), sob condições atmosféricas, de vegetação e solo similares. Nesta ocasião, foram coletados 14 indivíduos pertencentes ao grupo dos helmintomorfos. Para a segunda repetição do experimento, foi construído um ambiente sobre uma base de isopor de 90x50 cm<sup>2</sup> utilizando argila cosmética amarela da marca Esterla Azul® com diferentes graus de saturação de água ( $S < 100\%$  e  $S > 100\%$ , sendo S a relação volume de água/volume de sedimentos). Para a terceira repetição, construiu-se um ambiente no mesmo tipo de base, porém utilizando argamassa da marca Argaminas® com diferentes graus de saturação de água. Foram colocadas pequenas 'cercas' de cartolina nas margens de toda a extensão do isopor para reter os miriápodos na área do experimento (Fotografia 8).



Fotografia 8: Área do experimento realizado na Universidade Federal de Juiz de Fora mostrando sedimentos úmidos (mais escuro) e secos de água (mais claro).

Durante a movimentação dos miriápodos nas duas repetições do experimento (Fotografia 9) foram recriadas situações de perturbação ambiental como o acréscimo de água e perturbações físicas diretas, com o intuito de induzir seu enrolamento e, dessa maneira, registrar o resultado da bioturbação gerada a partir deste comportamento. A área foi fotografada durante as duas repetições e após 24 horas, para o registro das pistas em substrato consolidado.



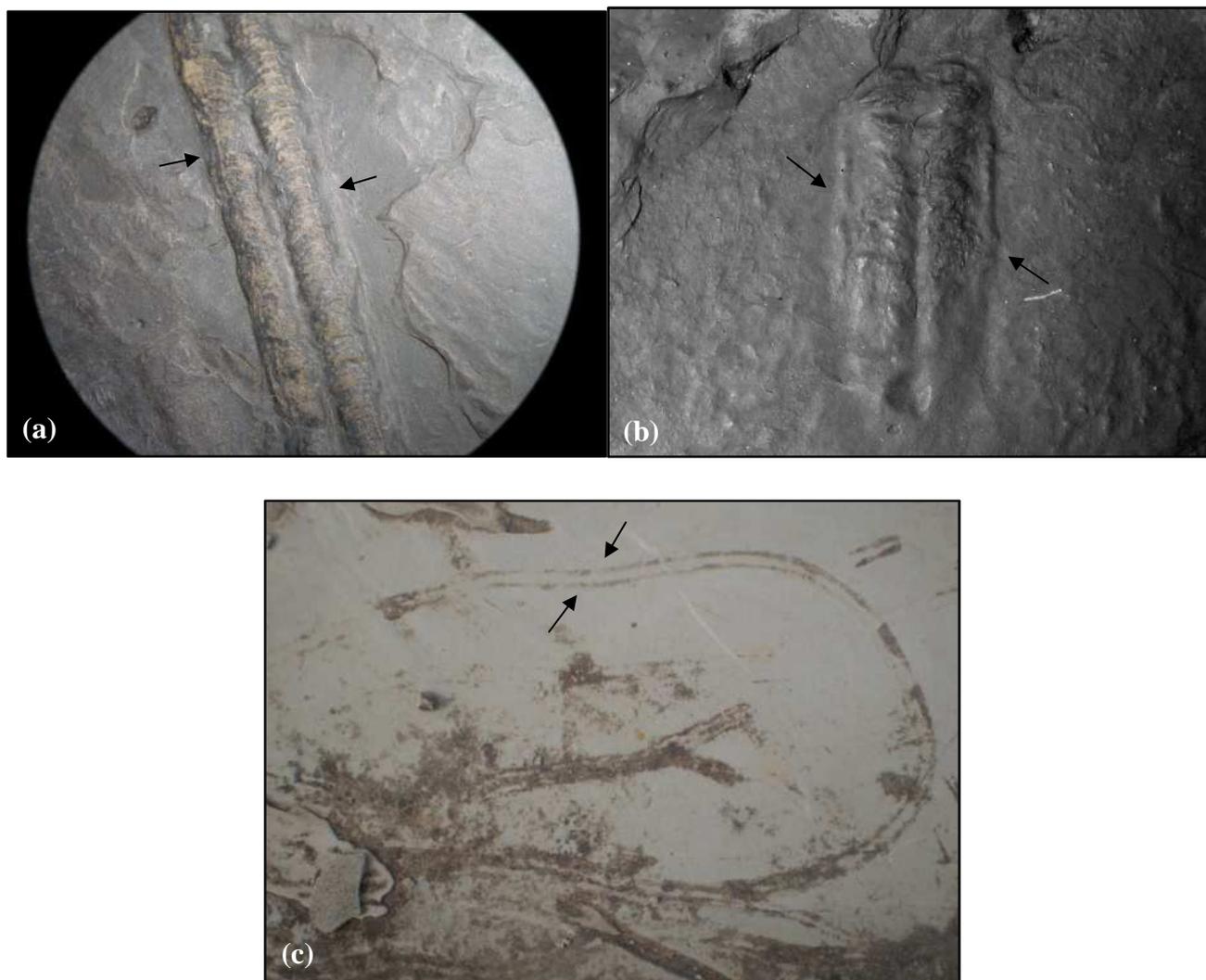
Fotografia 9: Miriápodo se locomovendo sobre o substrato preparado para o experimento. Detalhe para a resposta tafonômica de sua locomoção gerando a bioturbação nos sedimentos.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Classificação icnotaxonômica

Os exemplares coletados, as feições litológicas observadas e os experimentos efetuados mostram dados interessantes como é a seguir relatado. Os espécimes fósseis foram classificados por LUIS BUATOIS de acordo com critérios morfológicos e geocronológicos, nos icnotáxons:

- *Cruziana* (Fotografia 10)
- *Rusophycus* (Fotografia 11)
- *Diplopodichnus* (Fotografia 12).



Fotografias 10-12: Icnofósseis do Parque de Varvito, Itu (SP): (a) *Cruziana*; (b) *Rusophycus*; (c) *Diplopodichnus*.

Segundo BUATOIS, a principal diferença entre *Cruziana* e *Rusophycus* é que a primeira é uma pista de locomoção e a segunda de repouso de modo que se pode utilizar o índice largura/comprimento estabelecido por KEIGHLEY & PICKERILL (1996) para definir a diferença entre um e outro.

*Diplopodichnus*, *Diplichnites* e *Cruziana*, foram identificadas de acordo com a classificação icnotaxoetológica como *Repichnia*, pois refletem atividade de deslocamento de organismos que se movem dentro ou sobre o substrato sendo caracterizadas por trilhas e pegadas. Já *Rusophycus* foi classificada como *Cubichnia*, por refletir uma atividade de repouso, podendo ser confundida com a impressão *post-mortem* do animal, sendo caracterizados por depressões no substrato.

De acordo com a classificação de SCHÄFER (1972), *Diplopodichnus*, *Diplichnites* e *Cruziana* seriam classificadas como pistas de deslocamento por passos ou “*padding*”, pois envolvem suportes móveis e rígidos como os apêndices esclerotizados de miriápodos, capazes de sustentar o corpo sem que este esteja em contato com o substrato. De acordo com BUATOIS *et al.* (2002), o deslocamento por passos é geralmente atribuído a animais de ambientes terrestres e subaquáticos, refletindo movimentos locomotórios típicos de artrópodos. *Rusophycus* por sua vez, não se enquadra em nenhuma delas, pois se trata de uma pista de descanso.

#### 4.2. Amostragem e análise da densidade das pistas

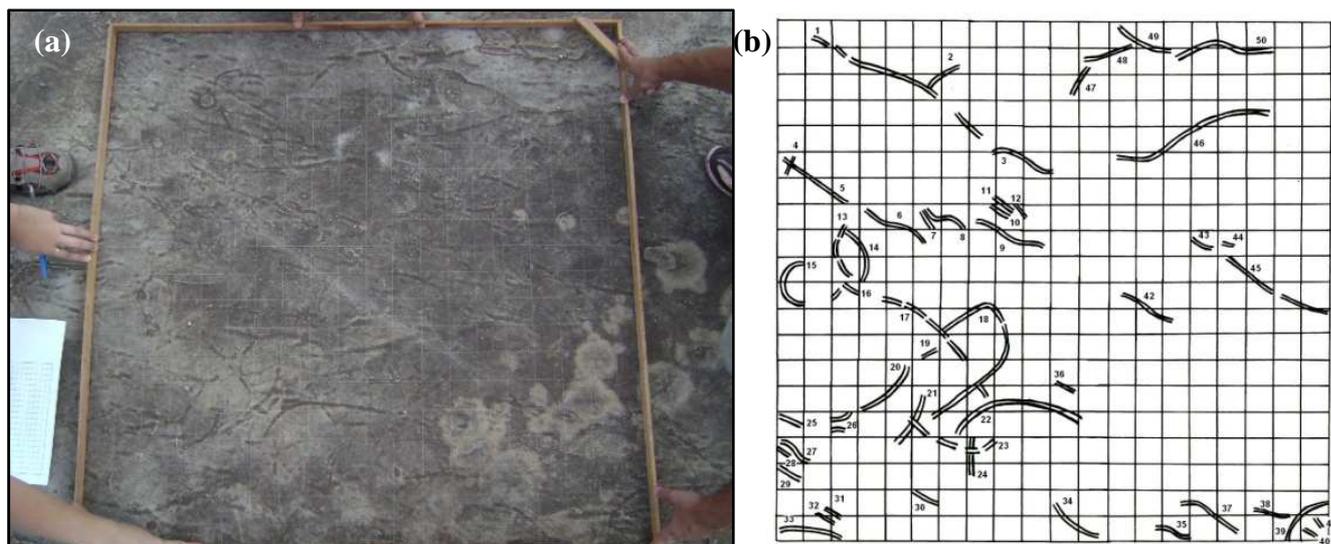
Todos os horizontes amostrados estão localizados no topo do afloramento do Parque do Varvito, representando o final do ciclo de sedimentação da área e refletindo, portanto, a fase final de assoreamento do lago glacial. Dentre eles, três possuem amostras de pistas e o um possui marcas de ondas.

Foi observada maior densidade do icnotáxon *Diplopodichnus* e *Diplichnites*, presente em todos os horizontes amostrados. As menores densidades foram dos icnotáxons *Cruziana* e *Rusophycus*, sendo registradas 4 pistas do primeiro e 5 do segundo, presentes somente nas amostras retiradas de rochas “frescas” (Fotografia 13).



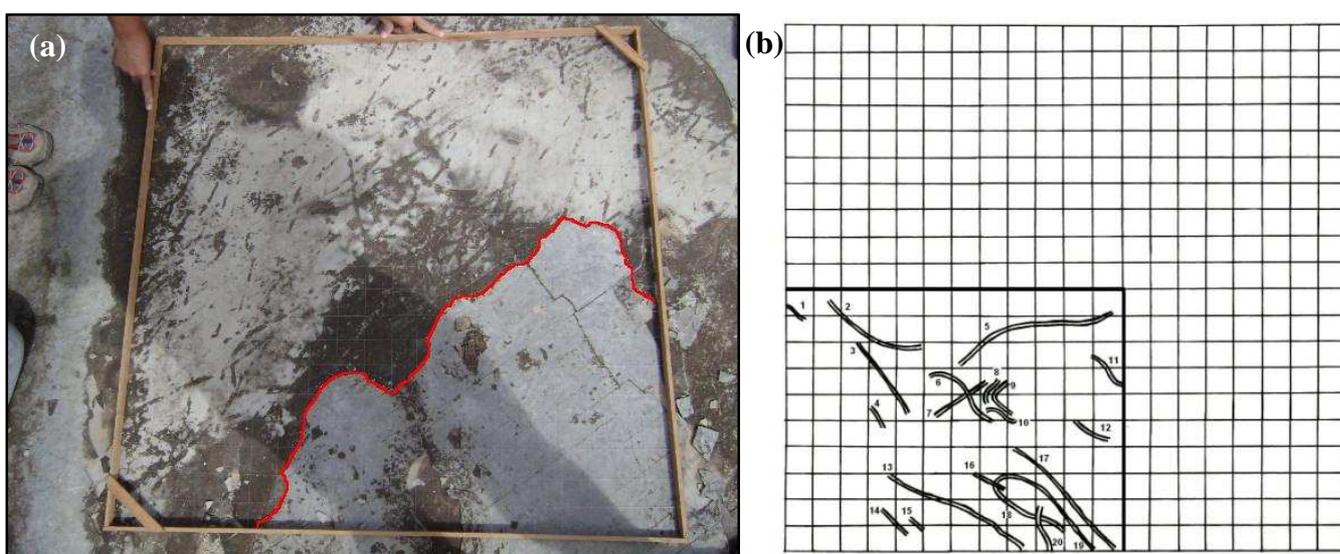
Fotografia 13: Extração de amostras “frescas” do Parque do Varvito.

Durante a análise em laboratório, na amostra do horizonte 1 (H1) foram identificados 50 espécimes, apresentando comprimento entre 2,5 e 34 cm (média = 12,08) e densidade de 50 espécimes por m<sup>2</sup> (Esquema 7). Destes 50 exemplares, cerca de 70% (35 espécimes) têm suas extremidades posicionadas nos quadrantes II e IV do círculo trigonométrico (Anexo 1), o que indica um alinhamento nordeste-sudoeste ou vice-versa.



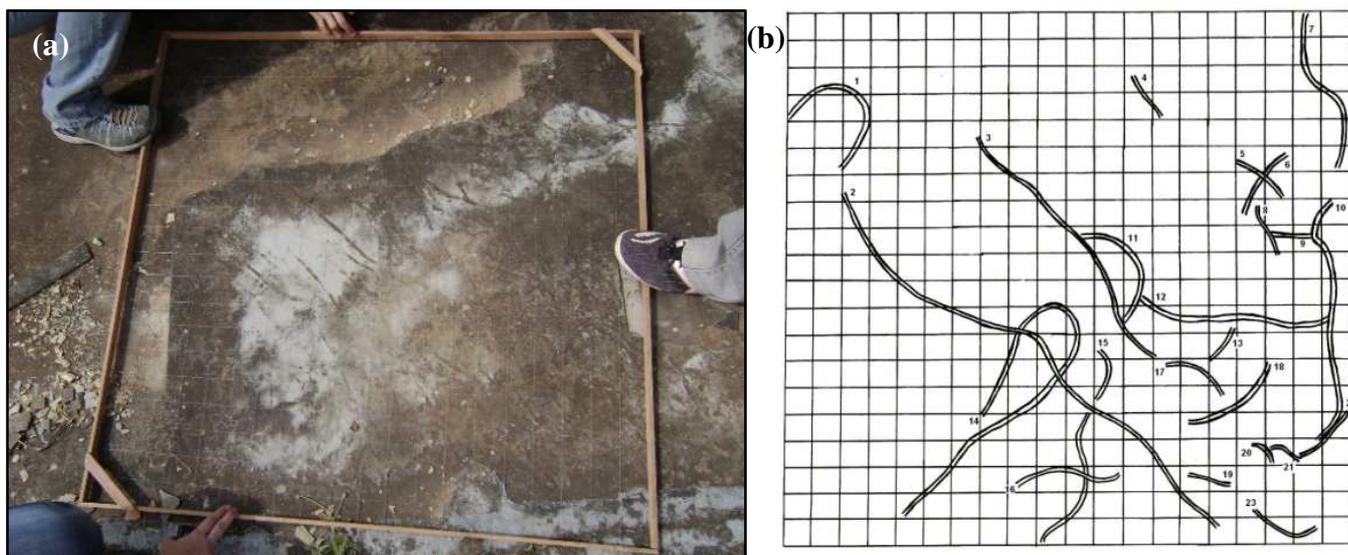
Esquema 7: Aplicação do método do esquadramento (a) amostra do horizonte 1; (b) reprodução das pistas em planilha.

No horizonte 2 (H2), foram identificados 20 espécimes com o comprimento entre 2,5 e 30 cm (média = 11,35) e uma densidade de 56  $m^2$  (Esquema 8). Para calcular a densidade/ $m^2$  do horizonte 2, subdividiu-se a área do esquadrador, pois havia regiões cobertas por sedimentos de um tempo mais recente. Com isso, foi obtida uma subárea de 0,6  $m^2$  e uma densidade aproximada de 56 indivíduos/ $m^2$ . Dos 20 espécimes, 75% têm suas extremidades posicionadas nos quadrantes II e IV do círculo trigonométrico (Anexo 2).



Esquema 8: Aplicação do método do esquadramento (a) amostra do horizonte 2 mostrando os limites da capa de sedimentos mais recentes em vermelho; (b) reprodução das pistas em planilha.

No horizonte 3 (H3), foram identificados 23 espécimes, com comprimentos entre 5 e 90 cm (média = 23,65) e densidade igual a 23 m<sup>2</sup> (Esquema 9). 48% dos espécimes estão situados nos quadrantes II e IV do círculo trigonométrico (Anexo 3), indicando também um alinhamento nordeste-sudoeste. Observando a orientação das pistas é notada uma direção preferencial total II/IV de cerca de 75% dos indivíduos (Esquema x). Todos os indivíduos amostrados nos horizontes H1, H2 e H3 pertencem ao icnotáxon *Diplopodichnus*.



Esquema 9: Aplicação do método do esquadramento (a) amostra do horizonte 3; (b): reprodução das pistas em planilha.

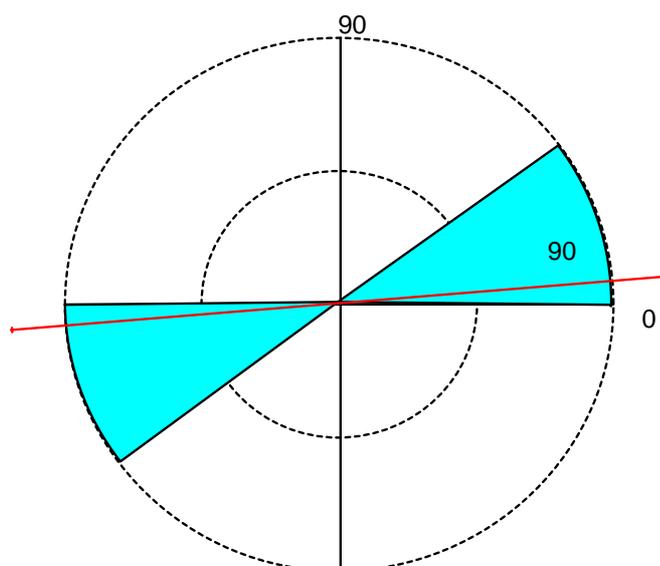


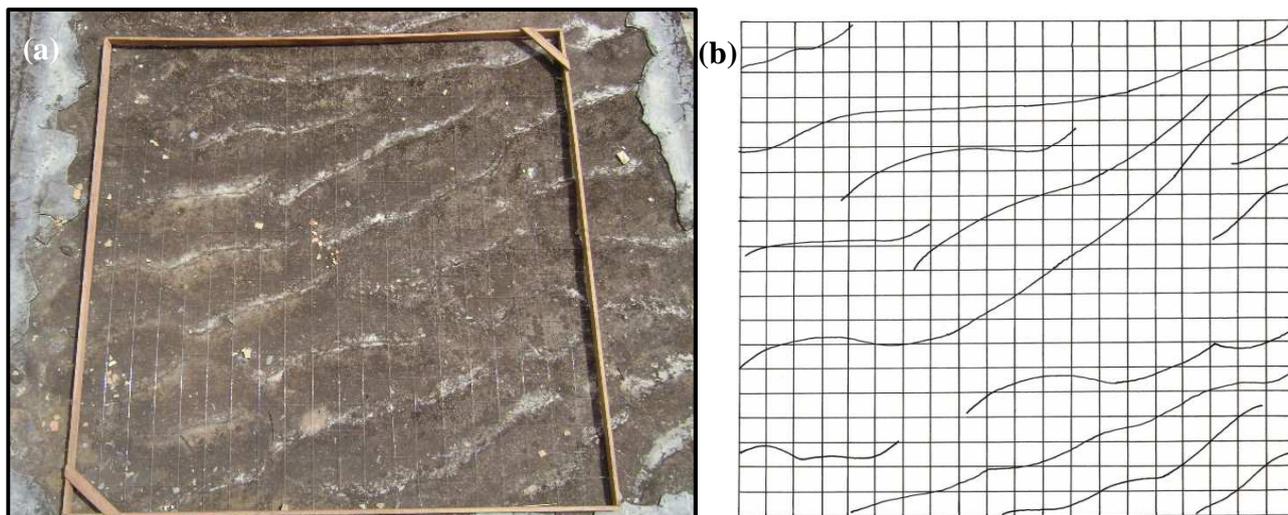
Gráfico 1: Gráfico indicando a orientação preferencial total das pistas amostradas no Parque do Varvito.

Seguindo a metodologia de esquadramento, cada pista foi considerada como um indivíduo, ou seja, um único espécime. A densidade aparente de 50 indivíduos/m<sup>2</sup> na amostra H1 poderia refletir uma população de miriápodos se locomovendo em busca de alimento ou de um ambiente mais favorável. Porém, este fato não condiz com o que ocorre na atualidade em ambientes naturais, pois os miriápodos não apresentam comportamento gregário (DE-LA-FUENTE, 1994).

Ao confrontar H1 com H3 verifica-se uma redução da densidade populacional de cerca de 23% e maior tamanho dos espécimes neste último horizonte, ainda que permaneçam preferencialmente alinhados na direção nordeste-sudoeste. Isso sugere que no horizonte 1 temos fragmentos de pista de um mesmo indivíduo, enquanto no horizonte 3 temos pistas menos fragmentadas ou interrompidas, indicando que a densidade real seria bem menor do que a observada, o que está de acordo com a ecologia atual do grupo.

O que pode estar ocorrendo no horizonte 1 é que cada indivíduo estaria percorrendo um substrato terrestre irregular, consolidado, com eventuais pequenas poças d'água impedindo a preservação contínua da pista. No horizonte 3, o substrato estaria mais homogêneo, permitindo a preservação contínua da pista. Portanto, a acumulação de pistas nos horizontes amostrados seria o resultado da locomoção de poucos indivíduos no substrato, e não uma mortalidade em massa, como se poderia pensar.

Analisando o conteúdo do horizonte 4, observou-se marcas de ondas que refletem um ambiente subaquático influenciado pela ação do vento ou correntes de baixa energia (Esquema 10).



Esquema 10: Aplicação do método do esquadramento (a) amostra do horizonte 3; (b): reprodução das pistas em planilha.

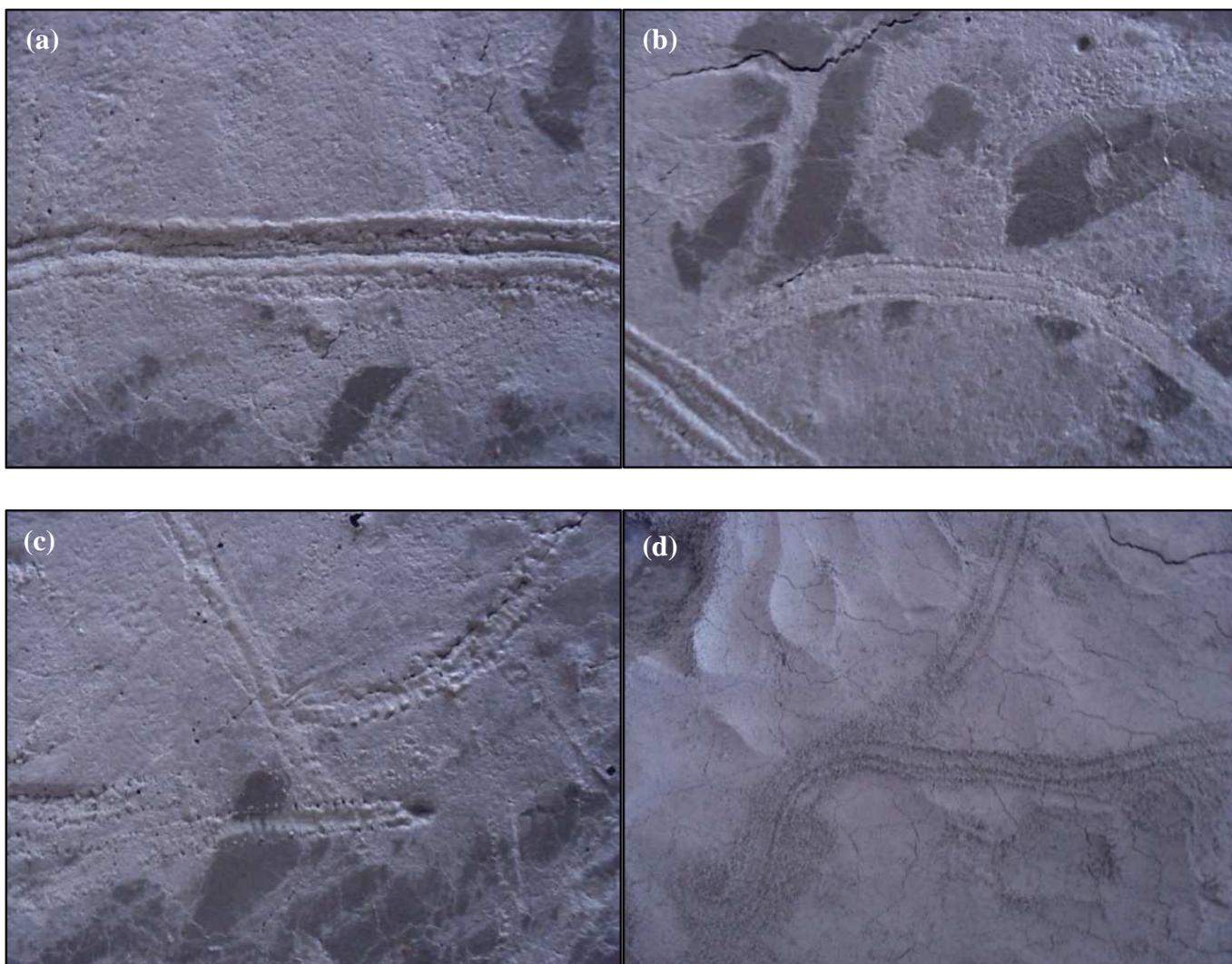
#### 4.3. Atribuição a diplópodos (Myriapoda)

A atribuição das pistas observadas no Parque do Varvito pode ser comprovada por diversos fatos além da classificação icnotaxonômica já discutida na revisão da literatura. *Diplichnites* e *Diplopodichnus*, por exemplo, já foram atribuídos a trilobitas, crustáceos notostracos e merostomados. *Cruziana* e *Rusophycus* são comumente atribuídos a trilobitas ainda que SEILACHER (1967) tenha demonstrado que outros artrópodos e invertebrados vermiformes podem produzir pistas de descanso morfologicamente semelhantes à *Rusophycus*. Pistas atribuídas a Notostraca são normalmente classificadas como *Acripes*, com base em sua morfologia e na coexistência de corpos fósseis de representantes deste grupo (GAND *et al.*, 2008). De acordo com um experimento de anatomia comparada realizado por HÄNTZSCHEL (1975), as pistas produzidas por miriápodos se diferenciam morfologicamente de *Acripes*. Segundo ANDERSON (1975), os merostomados são artrópodos comumente encontrados em ambientes bênticos rasos e marginais não marinhos do Neopaleozóico, podendo ser os responsáveis por produzir pistas semelhantes às dos miriápodos.

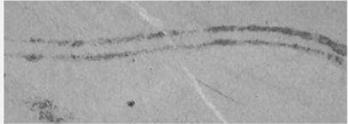
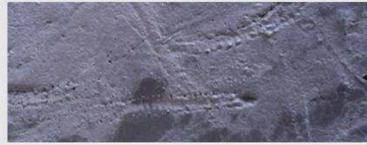
#### 4.4. Resultados do Experimento

O resultado do experimento é outro fato que corrobora a hipótese dos organismos produtores das pistas do Parque do Varvito serem miriápodos, pois os padrões das pistas

geradas pelos miriápodos atuais, em ambiente que simulava o terrestre, se assemelham muito àsquelas preservadas em Itu (Fotografias 14 a 17 e Quadro 1).



Fotografias 14-17: Resultado das pistas do experimento após a secagem do substrato com morfologias semelhantes a (a) *Cruziana*; (b) *Diplopodichnus*, (c) *Diplichnites* e (d) *Diplopodichnus* em sedimentos completamente secos não consolidados.

ICNOTÁXONS	ORIGINAIS (PRESENTES NO PARQUE MUNICIPAL DO VARVITO)	REPRODUZIDOS NO EXPERIMENTO
<i>CRUZIANA</i>		
<i>DIPLOPODICHNUS</i>		
<i>DIPLICHNITES</i>		

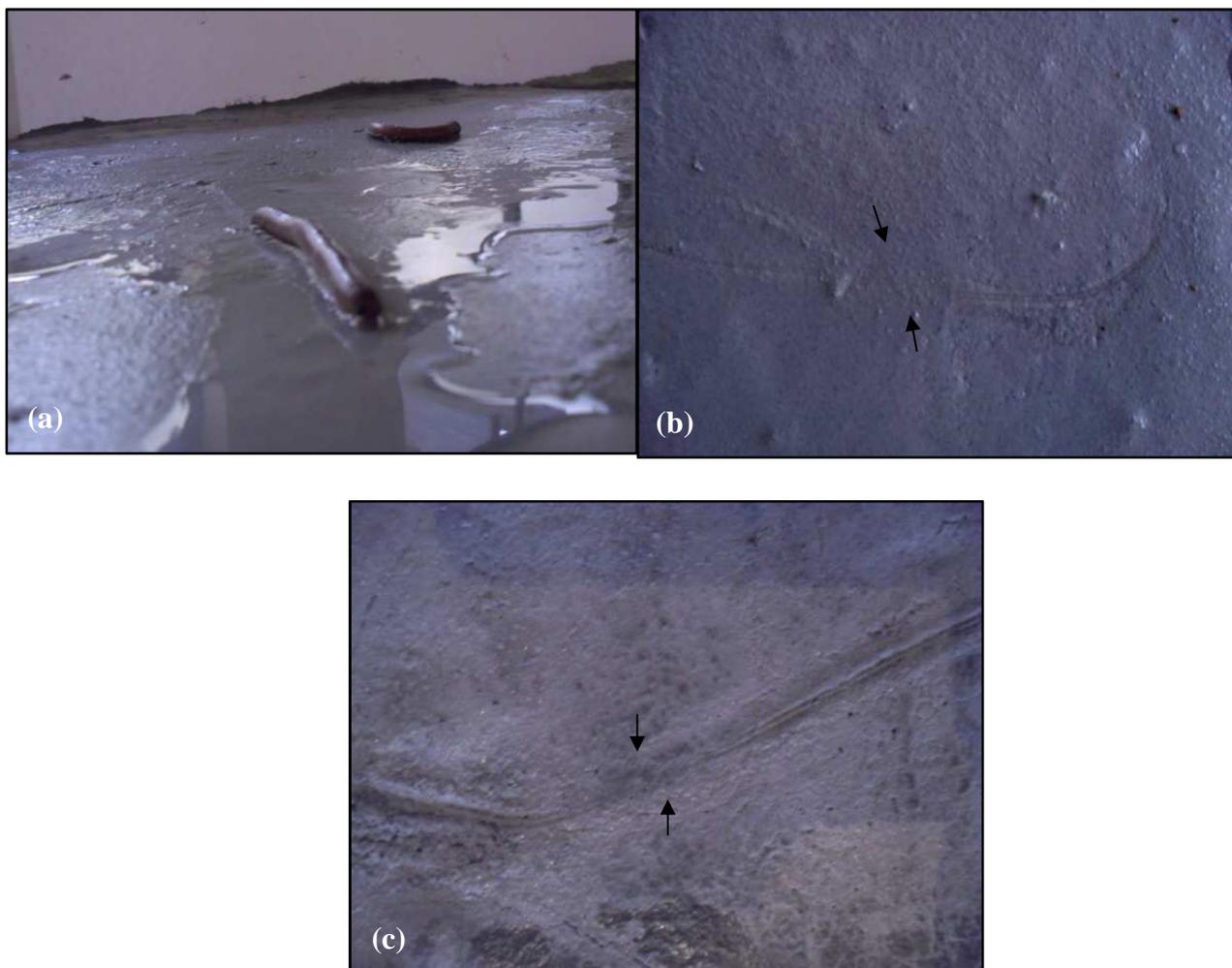
Quadro 1: Quadro comparativo demonstrando as pistas originais do Parque do Varvito e suas correspondentes obtidas no resultado do experimento com respectivos icnotáxons.

Um experimento realizado por TRUSHEIM (1931; *apud* GAND *et al.*, 2008) com o gênero de notostraco *Lepidurus* Linnaeus, 1758 revelou que seus apêndices não são fortes o bastante para suportar uma locomoção em ambiente terrestre. Foi observado que, em ambientes subaquáticos rasos, *Lepidurus* pode se locomover, mas somente por 1 ou 2 cm, deixando apenas traços da margem de suas carapaças. Portanto, apesar de vários autores atribuírem os icnogêneros identificados no Parque do Varvito a outros grupos de animais, os miriápodos são seus formadores mais prováveis. Entretanto, não foi encontrada nenhum indício de estrutura corporal preservada de miriápodos, o que não permite a comprovação total da atribuição das pistas a estes animais.

A atribuição dos icnofósseis de Itu a miriápodos exclusivamente aquáticos sugerida por FERNANDES *et al.* (1987) é parcialmente correta. Entretanto, pode ser questionado o hábito aquático, pois BUATOIS *et al.* (2001), ao analisar a locomoção dos miriápodos, demonstrou que pistas sinuosas podem indicar certa instabilidade durante o movimento em ambiente terrestre, e que o organismo desloca os sedimentos para as laterais do corpo, deixando uma trilha sobre o substrato (BUATOIS, 2002). Segundo

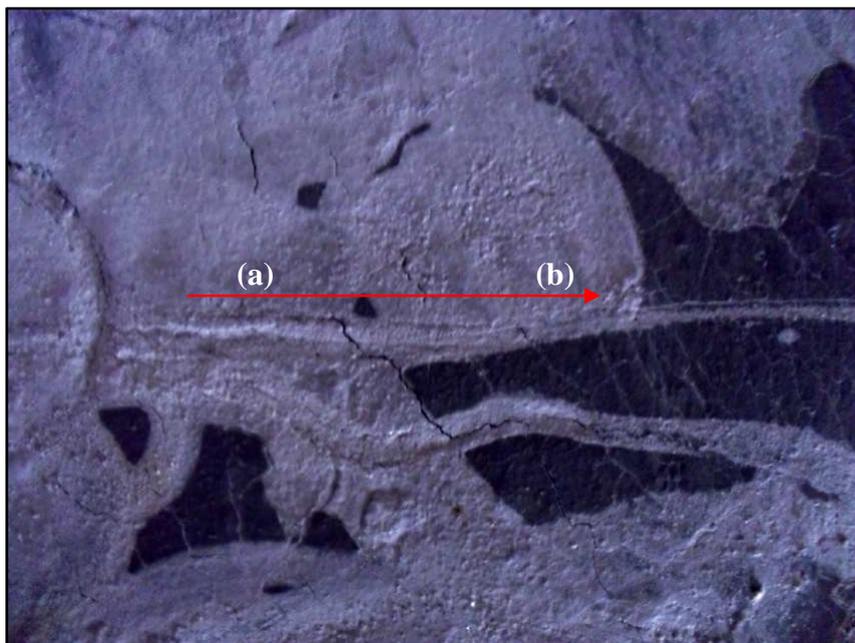
BRADY (2001), a morfologia das pistas pode indicar a origem do ambiente em que foram produzidas. Enquanto artrópodos aquáticos, como os notostracos, tendem a locomover-se em fases (GAND *et al.*, 2008), os terrestres se locomovem continuamente, como observado nas pistas do Parque do Varvito.

De acordo com os experimentos realizados, estas hipóteses são confirmadas, considerando que foi observado que, em substratos com maior grau de saturação de água a pista tende a ser contínua, enquanto que em substratos mais secos, as pistas têm menor potencial de preservação (Fotografias 18 a 20). Portanto, não se trata de uma população de miriápodos e sim, de poucos indivíduos isolados provavelmente buscando por um ambiente mais estável numa única direção: noroeste ou sudeste (o que é traduzido pela orientação das pistas nos quadrantes trigonométricos II e IV).



Fotografias 18-20: Parte dos resultados do experimento com miriápodos atuais (a) miriápodos sobre o substrato com diferentes graus de saturação de água; (b) pista fragmentada pela variação da quantidade de água no substrato; (c) pista fragmentada registrada no após a secagem do substrato. As setas indicam a região onde não houve preservação da pista.

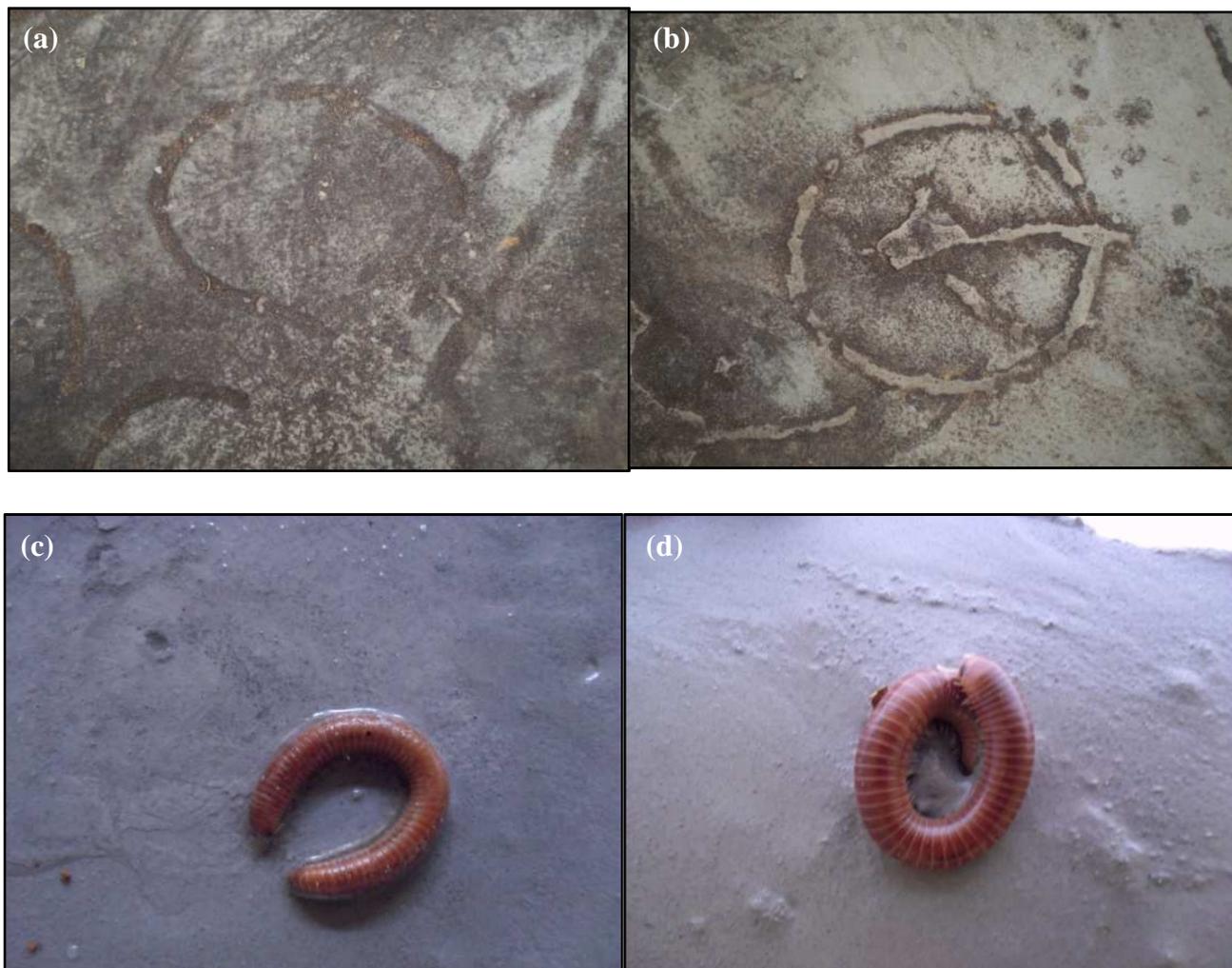
Também ficou demonstrado no experimento que as pistas registradas, em geral, apresentaram tamanho relativamente grande por serem interrompidas, além de relativa baixa densidade, sendo registradas por apenas dois espécimes em cada uma das repetições. Foi possível observar também a transição entre padrões morfológicos de acordo com as variações no grau de saturação de água nos sedimentos (Fotografia 21). Portanto, muito provavelmente as pistas do Parque do Varvito foram produzidas por um mesmo organismo (baixa diversidade) que, de acordo com a consistência do substrato, foram sendo registradas com diferentes respostas tafonômicas. Estes dados corroboram o observado por JOHNSON (1994), que demonstrou que *Diplopodichnus* pode ser uma variação de *Diplichnites* e vice-versa: pistas com sulcos (*Diplopodichnus*) teriam sido produzidos em substratos mais úmidos, enquanto que pistas sem sulcos (*Diplichnites*) teriam sido gerados em substratos mais secos.

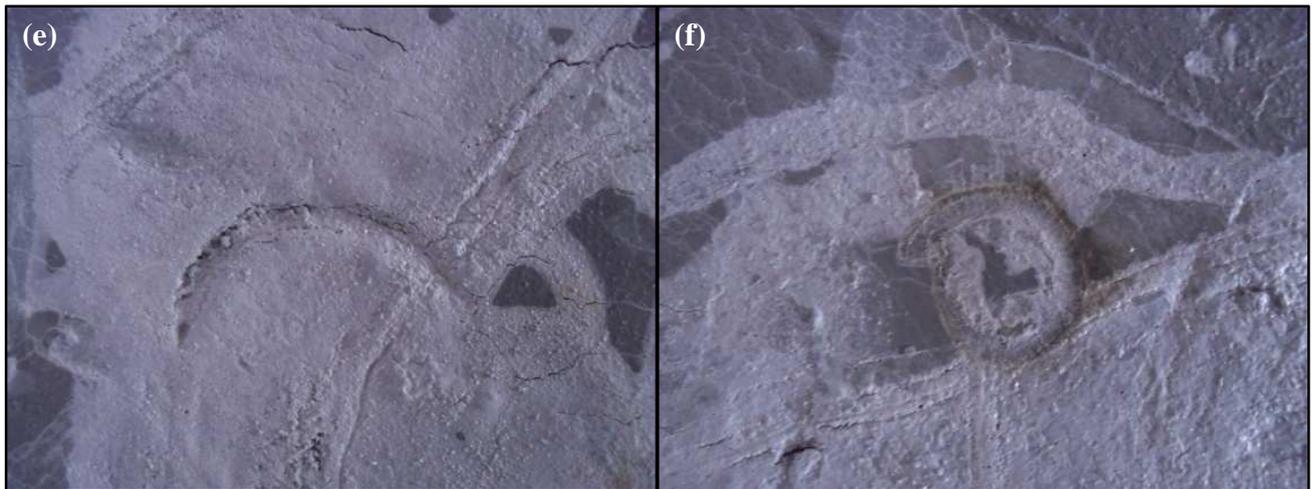


Fotografia 21: Formas transicionais de icnotáxons representadas no experimento por pistas de miriápodos atuais (a) morfologia semelhante a *Cruziana*; (b) morfologia semelhante a *Diplopodichnus*.

Grande parte dos espécimes da assembléia icnofossilífera de milípedes do Parque do Varvito apresentam formato sinuoso, circular ou semi-circular. Um miriápodo atual, ao se locomover, produz uma trilha linear ou ligeiramente sinuosa e, quando em agonia sob condições de estresse ambiental, enrola-se, deixando marcas circulares, como

comprovaram os experimentos. Quando os animais sofriam algum tipo de perturbação, como o acréscimo de água, uma perturbação sonora ou contato físico direto, eles rapidamente se enrolavam, deixando marcas circulares a semi-circulares no substrato argiloso. Várias pistas presentes no varvito de Itu são sigmóides e helicoidais, que são descritas tafonomicamente como marcas de agonia (tanatocenose). Estas marcas (Fotografias 22 a 25) comprovariam a existência de estresse no ambiente circundante.





Fotografias 22-25: Parte dos resultados do experimento realizado com miriápodos atuais (a-b) icnofósseis do Parque Municipal do Varvito; (c-d) miriápodos sob condição de estresse durante o experimento realizado; (e-f) pistas geradas a partir do comportamento de enrolamento dos miriápodos durante o experimento. Pode-se observar uma mesma “resposta tafonômica” nas duas situações, ou seja, a preservação de formas circulares a semi-circulares no substrato.

#### 4.5. Paleoambiente deposicional do Parque do Varvito

Os resultados obtidos na presente investigação sugerem que história deposicional do Parque do Varvito durante o Permo-Carbonífero ocorreu em ambiente terrestre que ocasionalmente recebia o aporte de água de degelo de uma geleira localizada relativamente longe, formando uma fina lâmina d’água. De acordo com ASSINE & VESELY (2008), os lagos glaciais podem situar-se a certa distância das geleiras, com aporte de água de degelo e de sedimentos realizado principalmente através de fluxos flúvio-glaciais. A água de degelo também poderia preencher pequenas depressões em substratos irregulares relativamente distantes da geleira. Os depósitos glaciais comumente apresentam uma assembléia icnofossilífera muito típica, com baixa icnodiversidade e dominância de um ou de poucos icnogêneros, o que condiz com a situação do Parque do Varvito, onde se observa uma dominância do icnotáxon *Diplopodichnus* sobre outros icnotáxons atribuíveis a um mesmo grupo de animais (Myriapoda). Assim, este ambiente ocupado por miriápodos era invadido ciclicamente por uma fina lâmina d’água de baixa energia, cuja proximidade com a geleira não pode ser aqui comprovada.

Os miriápodos habitariam essa área de inundações cíclicas e passariam por condições estressantes no verão, quando a área recebia o afluxo da água de degelo. Com o encharcamento do substrato, tomariam um direcionamento preferencial buscando por

ambientes mais favoráveis. DE-LA-FUENTE (1994) relatou que alguns diplópodos atuais podem ocasionalmente formar grandes grupos como consequência de uma superpopulação sob situações favoráveis, deslocando-se em grande número, ainda que este fenômeno não reflita um comportamento gregário. Portanto, a idéia de que havia uma população numerosa de miriápodos no tempo e local de deposição dos varvitos de Itu não é sustentada, já que as condições não eram favoráveis ao grupo durante o verão e o registro das pistas é cíclico.

A fina lâmina d'água que condicionava os miriápodos a buscar ambientes mais secos e o fato das pistas estarem com um direcionamento preferencial de NO a SE ou vice-versa (Anexos 6 a 8) sugere que esses animais fugiam das inundações durante o verão (condição estressante), cujo fluxo de água teria provavelmente uma orientação similar, já que o excesso de água obstrui seus espiráculos, impedindo as trocas gasosas com o ambiente. Considerando que miriápodos atuais são negativamente fototáteis, o fluxo de água também poderia expor estes animais à superfície, onde a luz solar direta agravaria as condições de estresse. Outras condições ambientais estressantes, como variação de temperatura, oxigenação ou aporte nutricional, poderiam também ter influenciado no direcionamento das pistas do Parque do Varvito, mas nada podemos aqui comprovar. Considerando a situação periglacial, é natural imaginar baixas temperaturas o que poderia ter levado a um ocasional congelamento dos solos, o que dificultaria as trocas gasosas e a obtenção de nutrientes por parte dos miriápodos.

Acredita-se que a menor ocorrência de pistas do tipo *Cruziana* e *Rusophycus* em relação a *Diplopodichnus* e *Diplichnites*, se deve a consistência do substrato, que seria responsável pela obliteração de algumas regiões das pistas, gerando seu aspecto fragmentado, como já discutido por NOGUEIRA & NETTO (2001) e BALISTIERI *et al.* (2002). Segundo os autores, Em relação às amostras do Parque do Varvito em Itu evidenciam-se algumas diferenças nas icnotaxobases dos espécimes registrados na região de Trobudo central. As principais diferenças estão na “trajetória da escavação, no padrão de estriamento e na existência ou não de intermitência durante o deslocamento do animal”.

Durante o final da glaciação, a área poderia ter sofrido influência de transgressões marinhas ocasionais, inferidas a partir da variação da espessura dos pares litológicos do varvito e da granulometria dos sedimentos (ROCHA-CAMPOS, 2002; ASSINE & VESELEY, 2008; MILANI *et al.*, 1997). Para comprovar tal evento teriam de ser realizadas análises

microscópicas do topo do afloramento buscando evidências como a presença de organismos marinhos.

## 5. CONCLUSÕES

Com o presente trabalho ficou demonstrado que as pistas preservadas nos horizontes do Parque do Varvito podem ter sido o resultado da bioturbação dos sedimentos por miriápodos durante o Permo-Carbonífero. O registro contínuo associado à morfologia das pistas permitiu uma análise tafonômica da área com a aplicação de novas metodologias. Foi possível medir, por exemplo, a orientação preferencial da movimentação dos miriápodos e relacioná-la com a orientação dos fluxos das correntes provenientes de uma geleira que estava em processo de desagregação nesse período.

Também foi possível, através da análise da densidade e comprimento total das pistas, concluir que poucos organismos seriam os responsáveis pela bioturbação dos sedimentos, já que foi observada uma relação inversa entre estas duas variáveis: quanto maior a densidade, menor o comprimento das pistas e, quanto menor a densidade, maior o comprimento. Portanto, uma maior densidade aparente era observada nos horizontes com pistas de menor comprimento.

As diferentes consistências do substrato, causadas pelo aporte de água das geleiras, seria o fator responsável pela fragmentação das pistas preservadas em alguns dos horizontes. Essa variação na consistência do substrato também seria o fator responsável pela preservação de diferentes respostas tafonômicas dos animais nos sedimentos, gerando assim diferentes icnotáxons. Além disso, a idéia de que miriápodos atuais não possuem comportamento gregário, reforça a idéia da densidade aparente das pistas, que teriam sido produzidas por poucos indivíduos.

Foi inferida a ocorrência de estresse ambiental gerado pelo aporte de água proveniente do derretimento da geleira. A inundação da área seria responsável por gerar marcas típicas de animais em agonia e também, pelo direcionamento preferencial dos miriápodos que estariam buscando um ambiente mais estável.

Através do experimento, pode-se comprovar a atribuição das pistas do Parque do Varvito à miriápodos pela semelhança morfológica aos diferentes icnotáxons ali registrados. O experimento também demonstrou a ocorrência da fragmentação das pistas de acordo com o grau de saturação de água do substrato além da transição entre diferentes icnotáxons.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMOND, J.E. 1985. The Silurian - Devonian fossil record of the Myriapoda. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, **1138(309)**: 227-237.
- ANDERSON, A.M. 1975. Turbidites and arthropod trackways in the Dwyka glacial deposits (early Permian) of Southern Africa. **Transactions of the Geological Society of South Africa**, **78**: 265-273.
- ASSINE, M.L. & VESELY, F.F. 2008. Ambientes Glaciais. In: PEDREIRA, A.J., ARAGÃO, M.A.N.F.; MAGALHÃES, A.J. **Ambientes de Sedimentação Siliciclástica do Brasil**. (1a ed.) São Paulo: Beca, p.24-51.
- BALISTIERI, P.R.M.N. 2003. **Paleoicnologia da porção superior do Grupo Itararé na região de Mafra (SC): limitações paleoecológicas, paleoambientais e estratigráficas**. Tese de Doutorado, Programa de Pós Graduação em Geologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, 185p.
- BALISTIERI, P.; NETTO, R. G.; & LAVINA, E.L.C. 2002. Ichnofauna from the Upper Carboniferous-Lower Permian rhythmites from Mafra, Santa Catarina State, Brazil: ichnotaxonomy. **Revista Brasileira de Paleontologia**, **4**: 13-26.
- BALISTIERI, P.; NETTO, R.G.; & LAVINA, E.L.C. 2003 Ichnofauna de ritmitos do topo da Formação Mafra (Permo-Carbonífero da Bacia do Paraná) em Rio Negro, Estado do Paraná (PR), Brasil. **Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina**, **9**: 131-139.
- BALLARD, J.W.O.; OLSEN, G.J.; FAITH, D.P.; ODGERS, W.A.; ROWELL, D.M. & ATKINSON, P.W. 1992. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. **Science** **258**: 1345-1348.
- BRADY, S.J. 2001. Trackways - Arthropod Locomotion. In: BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P.R. **Paleobiology II**. Oxford: Blackwell Science, p. 389-393.
- BRADY, S.J. 2001. Trackways - Arthropod Locomotion, p. 389-393. In: BRIGGS, D.E.G. and CROWTHER, P.R. **Paleobiology II**. Oxford: Blackwell Science, 583p.
- BRIGGS, D.E.G., FORTEY, R.A. & WILLS, M.A. 1992. Morphological disparity in the Cambrian. **Science**, **256**: 1670-1673.
- BROMLEY, R.G. 1996. **Trace fossils: Biology, Taphonomy and Applications**. 2a. ed. Londres: Chapman & Hall, 361 p.
- BROMLEY, R. & ASGAARD, U. 1979. Triassic freshwater ichnocoenoses from Carlsberg Fjord, East Greenland. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, **28**: 39-80.
- BUATOIS, L.A. & MÁNGANO, M.G. 1993. Trace fossils from a carboniferous turbiditic lake: implications for the recognition of additional nonmarine ichnofacies. **Ichnos**, **2**: 237-258.

BUATOIS, L.A., MÁNGANO, M.G. & LANIER, W.P. 1998a. Allostratigraphic and sedimentologic applications of the trace fossils to the study of incised estuarine valleys: an example from the Virgilian Tonganoxie Sandstone Member of Eastern Kansas, USA. **Current Research in Sciences**, **241**: 1-27.

BUATOIS, L.A., MÁNGANO, M.G., MAPLES, C.G, LANIER, W. P. 1998b. Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: the Tonganoxie Sandstone, Buildex Quarry, Eastern Kansas. **Journal of Paleontology**, **72(1)**: 152-180.

BUATOIS, L.A.; MÁNGANO, M.G. & ACEÑOLAZA, F.G. 2002. **Trazas fósiles: Señales de comportamiento en el registro estratigráfico**. Museo Paleontológico de Egidio Feruglio, Bahía Blanca, Arsa Gráfica, 382p.

CARVALHO, I.S. & FERNANDES, A.C.S. 1989. A icnofauna gondwânica de Itu. In: **Boletim de resumos do I Simpósio de Geologia do Sudeste**, Rio de Janeiro, p. 15-16.

CLARKSON, E.N.K. 1996. Arthropods. In: \_\_\_\_\_. **Invertebrate Paleontology and Evolution**. 4ª ed., Chapman and Hall, p. 348-405.

CLARKSON, E.N.K. & WHITTINGTON, H.B. 1997. Enrollment and coaptative structures. In: KAESLER, R.L. **Treatise on Invertebrate Paleontology. Part O: Revised. Arthropoda 1: Trilobita**, Geological Society of America & University of Kansas, Boulder, p. 67-74.

DAEMON, R.F. & QUADROS, L.P. 1970. Bioestratigrafia do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. In: **Anais do Congresso Brasileiro de Geologia. Sociedade Brasileira de Geologia, Brasília, 24**: 359-414.

DE-LA-FUENTE, J.A. 1994. **Zoologia de artropodos**. Madri:Interamericana – McGraw-Hill, 805p.

DEL-CLARO, K. & PREZOTO, F. 2003. O que é comportamento animal. In: \_\_\_\_\_. **As distintas faces do comportamento animal**. Sociedade Brasileira de Etologia & Conceito, Jundiaí, p. 10-13.

DIAS-FABRÍCIO, M.E. & GUERRA-SOMMER, M. 1989. Síntese dos estudos icnológicos do Grupo Itararé no Rio Grande do Sul. **Pesquisas**, **22**: 71-88.

DINO, L.R.; LIMA, M.R. & ROCHA-CAMPOS, A.C. 1987. Palinologia do varvito (Subgrupo Itararé, Neopaleozóico) da região de Itu, São Paulo In: **Resumos de Comunicações do X Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Sociedade Brasileira de Paleontologia, Rio de Janeiro, p. 46.

DONOVAN, S.K. 2002. Fossils explained. **Geology Today**, **18 (1)**: 35-37.

DRAGANITS, E., BRADDY, S.J. & BRIGGS, D.E.G. 2001. A Gondwanan coastal arthropod ichnofauna from the Muth Formation (Lower Devonian, Northern India): paleoenvironment and trace mark behavior. **Palaios**, **16**:126-147.

ENGHOFF, H. 1984. Phylogeny of millipedes: a cladistic analysis. **Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung**, **22 (1)**: 8-26.

ERNESTO, M. & PACCA, I.G. 1981. Spectral analysis of Permocarboneous geomagnetic variation data from glacial rhythmites. **Geophysical Journal of the Royal Astronomical Society** **67**: 641-647.

EYLES, N. 1993. Earth's glacial record and its tectonic setting. **Earth-Science Reviews**, **35 (1-2)**: 1-248.

FERNANDES, A.A.S. & NETTO, R.G. 1985. O estado atual da paleoicnologia no Paleozóico da Bacia do Paraná. In: **Resumo das comunicações IX Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Fortaleza, p. 14.

FERNANDES, A.A.S. 2000. A paleoicnofauna brasileira de artrópodes: estado atual de seu conhecimento. In: **Resumos do I Simpósio Brasileiro de Paleoartrópodes**, Ribeirão Preto, p. 108-109.

FERNANDES, A.A.S. & CARVALHO, I.S. 2005. The ichnofossils from the Brazilian Permian varvites. **Abstracts of Gondwana 12**, Academia Nacional de Ciências, Mendoza.

FERNANDES, A.A.S.; CARVALHO, I.S. & NETTO, R.G. 1987. Comentários sobre traços fósseis do paleolago de Itu, São Paulo. In: **Anais do VI Simpósio Regional de Geologia**, Rio Claro, p. 297-312.

FILIPPE, C.H.O. 2008. **A tanatose em artrópodes fósseis e suas implicações tafonômicas**. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas). Centro de Ensino Superior de Juiz de Fora, Juiz de Fora. 41p.

FORTEY, R.A. 2001. Trilobite systematics: the last 75 years. **Journal of Paleontology**, **75(6)**: 41-51.

FORTEY, R.A. & WHITTINGTON, H.B. 1989. The Trilobita as a natural group. **Historical Biology**, **2**: 125-138.

FRANCO, D.R. 2007. Magnetoestratigrafia e análise espectral de ritmitos permocarboníferos da Bacia do Paraná: influências dos ciclos orbitais no regime deposicional. Tese de Doutorado, Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 192p.

FREY, R. W. 1975. **The Study of Trace Fossils**. New York: Springer, 562p.

FRIEDRICH, M. & TAUTZ, D. 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. **Nature** **376**: 165-167.

GAND, J.G.; GARRIC, J.; SCHNEIDER, J.; WALTER, H.; LAPEYRIE, J.; MARTIN, C. & THIERY, A. 2008. Notostraca trackways in Permian playa environments of the Lodève Basin (France). **Journal of Iberian Geology** **34(1)**: 73-108.

GANDINI, R.; NETTO, R.G.; & SOUZA, P.A. 2007. Paleoicnologia e palinologia dos ritmitos do Grupo Itararé na pedreira de Águas Claras (Santa Catarina, Brasil). **GAEA**, **3 (2)**: 47-59.

GLAESSNER, M.F. 1967. Paleozoic arthropod trails from Australia. **Palaontologische Zeitschrift**, **31**: 103-109.

GON III, S.M. 2004. A guide to the orders of Trilobites. Disponível em <http://www.trilobites.info/>. Acessado em julho de 2009.

HAHN, G., HAHN, R. & BRAUCKMANN C. 1986. Zur Kenntnis von *Arthropleura* (Myriapoda; Ober-Karbon). **Geologica et Palaeontologica**, **20**: 125-137.

HANNIBAL, J.T. 2003. Defensive armament, organs and behaviors of fossil millipeds. **Geological Society of America, Abstracts with Programs**, **35(6)**: 538.

HOFFMAN, R.L. 1969. Myriapoda, exclusive of Insecta. In: MOORE, R.C. **Treatise of Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4**, Geological Society of America & University of Kansas. Lawrence & Boulder, p. 572-606.

HOLZ, M.; SOUZA, P.A. & JANUZZI, R. 2008. Sequence stratigraphy and biostratigraphy of the Late Carboniferous to Early Permian glacial succession (Itararé subgroup) at the eastern-southeastern margin of Paraná Basin, Brazil. **The Geological Society of America, Special Paper 441**: 115-129.

HOVIKOSKI, J.; RODDAZ, M.; BRUSSET, S.; ANTOINE, P.; HERMOZA, W.; BABY, P.; PITTMAN, L.R. & RÄSÄNEN, M. 2004. Miocene brackish and fresh water tidal deposition in western Amazonia. In: **Abstract Book of the I International Congress on Ichnology**, Patagônia, p. 40-41.

JOHNSON, E.W.; BRIGGS, D.E.G.; SUTHREN, R.J.; WRIGHT, J.L. & TUNNICLIFF, S.P. 1994. Non-marine arthropods traces from the subaerial Ordovician Borrowdale Volcanic Group, English Lake District. **Geological Magazine**, **131**: 395-406.

KEIGHLEY, D.G. & PICKERILL, R.K. 1996. Small *Cruziana*, *Rusophycus*, and related ichnotaxa from eastern Canada: the nomenclatural debate and systematic ichnology. **Ichnos 4 (4)**: 261-285.

KRAUS, O. & BRAUCHMANN, C. 2003. Fossil giants and surviving dwarfs. Arthropleurida and Pselaphognatha (Atelocerata, Diplopoda): characters, phylogenetic relationships and construction. **Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg (NF)**, **40**:5-50.

LABANDEIRA, C. 1999. Myriapods. p. 767-775. In: R. SINGER (ed) **Encyclopedia of Paleontology**. v. 2 (M-Z), Fitzroy Dearborn, London.

LEONARDOS, O.H. 1938. **Varvitos de Itu**: Mineração e Metalurgia, **12**: 221-233.

LERMEN, R. 2003. Assinaturas icnológicas em depósitos glaciogênicos do grupo Itararé no RS. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós Graduação em Geologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, 84p.

MACEACHERN, J.A.; ZAITLIN, B.A. & PEMBERTON, S.G. 1999. A sharp-based sandstone of the Viking Formation, Joffre Field, Alberta, Canada: criteria for recognition of transgressively incised shoreface complexes. **Journal of Sedimentary Research, Section B**, **69**: 876-892.

MACHADO, M.A.P. 1994. O degelo final e seu registro geológico na borda sudeste da Bacia do Paraná (Paleovale de Candiota – RS). Dissertação de Mestrado, Programa de

Pós Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 165p.

MANTON, S.M. 1972. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **51(3)**: 203-400.

MANTON, S.M. 1977. **The Arthropoda: Habits, Functional Morphology and Evolution**. Oxford: Clarendon, 527 p.

MARQUES-TOIGO, M.; DIAS-FABRÍCIO, M.E., GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, PICCOLI, A.E.M. 1989. Afloramentos da área de Trombudo Central, Permiano Inferior, Santa Catarina: palinologia, icnologia e sedimentologia. In: **Atas do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Curitiba, p. 125-150.

MARTINS-NETO, R.G. 2003. Como estudar o comportamento de animais fósseis: Paleoetologia. In: DEL-CLARO, K. & PREZOTO, F. **As distintas faces do comportamento animal**. Sociedade Brasileira de Etologia & Conceito, Jundiaí, p. 174-181.

MARTINS-NETO, R.G. & GALLEGO, O.F. 2006. "Death Behaviour" (Thanatoethology new term and concept): a taphonomic analysis providing possible paleoethologic inferences: special cases from arthropods of the Santana Formation (Lower Cretaceous, Northeast Brazil). **Geociências** **25(2)**: 241-254.

MARTINS-NETO, R.G.; NETTO, R.G. & BALISTIERI, P. **Paleontologia dos Metazoa: a vez dos grupos esquecidos**, SPPr, [no prelo].

MEZZALIRA, S. 1989. **Os fósseis do Estado de São Paulo**. Governo do Estado de São Paulo/Secretaria do Meio Ambiente & Instituto Geológico, 141 p.

MILANI, E.J.; MELO, J.H.G.; SOUZA, P.A.; FERNANDES L.A. & FRANÇA, A.B. 2007. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobras**, **15(2)**: 265-287.

NETTO, R.G. 1987. Sobre a ocorrência de *Neonereites* Seilacher, 1960 no Permiano do Rio Grande do Sul. In: **Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Rio de Janeiro, p. 285-290.

NOGUEIRA, M.S. & NETTO, R.G. 2001. A presença de *Cruziana* nos sedimentos da Formação Rio do Sul (Grupo Itararé, Permo-Carbonífero da Bacia do Paraná) na pedreira Itaú-Itaúna, Santa Catarina, Brasil. **Acta Geológica Leopoldensia**, **52/53**: 387-396.

NOFFKE, N.; GERDES, G. & KLENKE, T. 2003. Benthic cyanobacteria and their influence on the sedimentary dynamics of peritidal depositional systems (siliciclastic, evaporitic salty, and evaporitic carbonatic). **Earth-Science Reviews**, **62**: 163-176.

PAZ, C.P.; NETTO R.G. & BALISTIERI, P. 2002. Biomecânica de decápodes e variações morfológicas das assinaturas icnológicas de acordo com a natureza e a consistência do substrato. **Paleontologia em Destaque**, **40**: 22.

PICKERILL, R.K. 1992. Carboniferous nonmarine invertebrate ichnocoenoses from southern New Brunswick, eastern Canada. **Ichnos**, **2**: 21-35.

PICCOLI, A.E.M. 1989. Afloramentos da área Trombudo Central, Permiano Inferior,

Santa Catarina: palinologia, icnologia e sedimentologia. In: **Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Curitiba, p. 125-150.

PORADA, H. & BOUOUGRI, E.H. 2007. Wricle marks structures – a critical review. **Earth-Science Reviews**, **81**: 199-215.

ROBISON, R. A. 1990. Earliest known uniramous arthropod. **Nature**, **343**: 163-164.

ROCHA-CAMPOS, A.C. 2002. Varvito de Itu, SP: Registro clássico da glaciação neopaleozóica. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M.L.C. (eds) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. 1.ed., DNPM/CPRM, Brasília, p. 147-154.

ROCHA-CAMPOS, A.C.; CANUTO, J.R. & SANTOS, P.R. 2000. Late Paleozoic glaciotectionic structures in northern Paraná Basin, Brasil. **Sedimentary Geology**, **130 (1-2)**: 131-143.

ROCHA-CAMPOS, A.C.; SANTOS, P.R. & CANUTO, J.R., 1988. Sedimentology and stratigraphy of the Gondwana sequence in São Paulo State. In: Roteiros de excursões geológicas, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 40 p.

ROLFE, W.D.I. 1969. Arthropleurida. In: MOORE, R.C. **Treatise of Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4**, Geological Society of America & University of Kansas. Lawrence & Boulder, p. 607-620.

RUPPERT, E.E.; FOX, R.S & BARNES, R.D. 2005. **Zoologia de invertebrados**, 7a ed., Rocca Brasil, 1168p.

SAVAGE, N.M. 1971. A varvite ichnocenosis from the Dwyka Series of Natal. **Lethaia**, **4**: 217-233.

SCHÄFER, W. 1972. **Ecology and paleoecology of marine environments**. Chicago: University of Chicago, 568p.

SCHNEIDER, J. & BARTHEL, M. 1997. Eine Taphocoenose mit *Arthropleura* (Arthropoda) aus dem Rotliegend (? Unterperm) des Döhlen-Beckens (Elbe-Zone, Sachsen). **Freiberger Forschungsheft, (C) 466**: 183-233.

SEILACHER, A. 1967. Fossil Behaviour. **Scientific American**, **217**: 72-80.

SETTI, G.C.X. & ROCHA-CAMPOS, A.C. 1999. Facies and environment of deposition of varvite and associated rocks (Itararé Subgroup, Late Paleozoic) from Itu, SP. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, **71**: 836-837. .

SHROCK, R.R. & TWENHOFEL, W.H. 1953. **Principles of invertebrate Paleontology**. New York: McGraw-Hill, 816p.

SINITO, A.M.; VALENCIO, D.A.; ERNESTO, M.; PACCA, I.G. 1981. Paleomagnetic study of Permocarboneous glacial varves from the Itararé Subgroup, Southern Brazil. **Geophysical Journal of the Royal Astronomical Society**, **67**: 635-640.

SMITH, N.D. & ASHLEY, G.M. 1985. Proglacial lacustrine environments. In: ASHLEY, G.M.; SHAW, J.; SMITH, N.D. (eds) **Glacial Sedimentary Environments**.,

Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course 16, Tulsa, p. 135-216.

SPENCER, L.G., LERNER, A.J., HANNIBAL, J.T., HUNT, A.P. & SCHENEIDER, J.W. 2005. Trackway of giant *Arthropleura* from the Upper Pennsylvanian of El Nobre Canyon, New Mexico. In: **56<sup>a</sup> Field Conference Guidebook**, New Mexico Geological Society, New Mexico. p. 279-282.

STÖRMER, L. 1977. Arthropod invasion of land during Late Silurian and Devonian times. **Science** **197**:1362-1364.

TASSI, L.V. & MARTINS-NETO, R.G. 2007. Evidências de cuidados parentais em peixes clupeomorfos e peciformes do Eoceno na América do Norte. In: XXX Semana de Biologia, UFJF, **CD-ROM de resumos**, DACBIO, Juiz de Fora.

TREWIN, N.H. 1976. *Isopodichnus* in a trace fossil assemblage from the Old Red Sandstone. **Lethaia**, **9**: 29-37.

ZHANG, X. & PRATT, B. 1994. Middle Cambrian arthropod embryos with blastomeres. **Science**, **266**: 637-639.

WEYGOLT, P. 1979. Significance of late embryonic stages and head development in arthropod phylogeny. In: GUPTA, A.P. (ed.) **Arthropod Phylogeny**. New York: Van Nostrand Reinhold.

WILSON, H.M. 2003. Functional morphology of locomotion in the giant Paleozoic millipede *Arthropleura*: insights from trace fossils and kinematics of locomotion in extant millipedes. **Geological Society of America Abstracts with Programs**, **35(6)**: 538.

WILSON, H.M. & ANDERSON, L.I. 2004. Morphology and Taxonomy of Paleozoic Millipedes (Diplopoda: Chilognatha: Archipolypoda) from Scotland. **Journal of Paleontology**, **78(1)**: 169-184.

WINGE, M. *et al.*, 2001. **Glossário Geológico Ilustrado**. Disponível em <<http://vsites.unb.br/ig/glossario/>>. Acesso de Março de 2009 a Dezembro de 2009.

## ANEXO 1

Tabela 1: Resultado da análise da planilha 1 (amostras de H1)

Horizonte 1		
Espécimes	Comprimento (cm)	Quadrantes
1	34	II e IV
2	6	I e III
3	12,5	II e IV
4	4,5	I e III
5	14	II e IV
6	12	II e IV
7	3,5	II e IV
8	7,5	II e IV
9	34	II e IV
10	6	II e IV
11	12,5	II e IV
12	4,5	II e IV
13	14	I e IV
14	12	II e III
15	3,5	I e IV
16	7,5	II e IV
17	34	I e III
18	6	I e III
19	12,5	II e IV
20	4,5	II e IV
21	14	II e IV
22	12	I e IV
23	3,5	II e IV
24	7,5	III e IV
25	34	II e IV
26	6	II e IV
27	12,5	II e IV
28	4,5	II e IV
29	14	II e IV
30	12	II e IV
31	3,5	II e IV
32	7,5	II e IV
33	34	III e IV
34	6	I e III
35	12,5	I e III
36	4,5	I e III
37	14	II e IV
38	12	II e IV
39	3,5	II e IV
40	7,5	II e IV

---

41	34	II e IV
42	6	II e IV
43	12,5	II e IV
44	4,5	I e III
45	14	II e IV
46	12	II e IV
47	3,5	II e IV
48	7,5	II e IV
49	34	I e III
50	6	II e IV

---

## ANEXO 2

Tabela 2: Resultado da análise da planilha 2 (amostras de H2)

Horizonte 2		
Espécime	Comprimento (cm)	Quadrantes
1	4	II e IV
2	20	II e IV
3	20	II e IV
4	4	II e IV
5	30	I e III
6	20	II e IV
7	12,5	I e III
8	4	I e III
9	7,5	I e IV
10	5	II e IV
11	7,5	II e IV
12	7,5	II e IV
13	7,5	II e IV
14	2,5	II e IV
15	2,5	II e IV
16	2,5	II e IV
17	7,5	II e IV
18	25	II e IV
19	30	IV e IV
20	7,5	II e IV

## ANEXO 3

Tabela 3: Resultado da análise da planilha 3 (amostras de H3)

Horizonte 3		
Espécime	Comprimento (cm)	Quadrantes
1	28	III e III
2	90	II e IV
3	70	III e III
4	45	II e IV
5	28	II e III
6	12,5	II e IV
7	12,5	II e IV
8	12,5	I e III
9	12,5	II e IV
10	7,5	II e IV
11	45	I e III
12	30	I e III
13	10,5	I e III
14	7,5	II e IV
15	5	II e IV
16	7,5	II e IV
17	20	I e III
18	12,5	II e IV
19	7,5	I e III
20	35	II e IV
21	12,5	II e III
22	20	I e III
23	12,5	II e IV