



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
Instituto de Geociências

ISABELA JURIGAN

**ANÁLISE DE ASSEMBLEIAS FOSSILÍFERAS ASSOCIADAS A EVENTOS
EPISÓDICOS DE DEPOSIÇÃO NA BORDA LESTE DA BACIA DO PARANÁ
(FORMAÇÃO CORUMBATAÍ, ESTADO DE SÃO PAULO)**

***ANALYSIS OF FOSSILIFEROUS ASSEMBLAGES ASSOCIATED WITH EPISODIC
DEPOSITION EVENTS ON THE EASTERN BORDER OF THE PARANÁ BASIN
(CORUMBATAÍ FORMATION, SÃO PAULO STATE)***

CAMPINAS

2023

ISABELA JURIGAN

**ANÁLISE DE ASSEMBLEIAS FOSSILÍFERAS ASSOCIADAS A EVENTOS
EPISÓDICOS DE DEPOSIÇÃO NA BORDA LESTE DA BACIA DO PARANÁ
(FORMAÇÃO CORUMBATAÍ, ESTADO DE SÃO PAULO)**

***ANALYSIS OF FOSSILIFEROUS ASSEMBLAGES ASSOCIATED WITH EPISODIC
DEPOSITION EVENTS ON THE EASTERN BORDER OF THE PARANÁ BASIN
(CORUMBATAÍ FORMATION, SÃO PAULO STATE)***

TESE APRESENTADA AO INSTITUTO DE
GEOCIÊNCIAS DA UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE CAMPINAS PARA OBTENÇÃO
DO TÍTULO DE DOUTORA EM GEOCIÊNCIAS
NA ÁREA DE GEOLOGIA E RECURSOS
NATURAIS.

ORIENTADORA: PROFA. DRA. FRESIA SOLEDAD RICARDI TORRES BRANCO

ESTE EXEMPLAR CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA
TESE DEFENDIDA PELA ALUNA ISABELA JURIGAN E
ORIENTADA PELA PROFA. DRA. FRESIA SOLEDAD
RICARDI TORRES BRANCO.

CAMPINAS

2023

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Geociências
Marta dos Santos - CRB 8/5892

J977a Jurigan, Isabela, 1993-
Análise de assembleias fossilíferas associadas a eventos episódicos de deposição na borda leste da Bacia do Paraná (Formação Corumbataí, estado de São Paulo) / Isabela Jurigan. – Campinas, SP : [s.n.], 2023.

Orientador: Fresia Soledad Ricardi Torres Branco.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Geociências.

1. Tafonomia. 2. Paleoecologia. 3. Paleobiologia. 4. Paleontologia - Permiano. 5. Peixe fóssil. I. Ricardi-Branco, Fresia, 1963-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Geociências. III. Título.

Informações Complementares

Título em outro idioma: Analysis of fossiliferous assemblages associated with episodic deposition events on the eastern border of the Paraná Basin (Corumbataí Formation, São Paulo state)

Palavras-chave em inglês:

Taphonomy

Paleoecology

Paleobiology

Paleontology - Permian

Fossil fish

Área de concentração: Geologia e Recursos Naturais

Titulação: Doutora em Geociências

Banca examinadora:

Fresia Soledad Ricardi Torres Branco [Orientador]

Paula Dentzien-Dias Francischini

Sueli Yoshinaga Pereira

Marcelo Adorna Fernandes

Alcina Magnólia Franco Barreto

Data de defesa: 01-08-2023

Programa de Pós-Graduação: Geociências

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0002-2052-3533>

- Currículo Lattes do autor: <https://lattes.cnpq.br/8677354399105399>



UNICAMP

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

AUTORA: Isabela Jurigan

**ANÁLISE DE ASSEMBLEIAS FOSSILÍFERAS ASSOCIADAS A EVENTOS
EPISÓDICOS DE DEPOSIÇÃO NA BORDA LESTE DA BACIA DO PARANÁ
(FORMAÇÃO CORUMBATAÍ, ESTADO DE SÃO
PAULO)**

**ANALYSIS OF FOSSILIFEROUS ASSEMBLAGES ASSOCIATED WITH
EPISODIC DEPOSITION EVENTS ON THE EASTERN BORDER OF THE
PARANÁ BASIN (CORUMBATAÍ FORMATION, SÃO PAULO STATE)**

ORIENTADOR: PROFA. DRA. FRESIA SOLEDAD RICARDI TORRES BRANCO

Aprovada em: 01/08/2023

EXAMINADORES:

Profa. Dra. Fresia Soledad Ricardi Torres Branco - Presidente

Profa. Dra. Paula Dentzien-Dias Francischini

Profa. Dra. Sueli Yoshinaga Pereira

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes

Profa. Dra. Alcina Magnólia Franco Barreto

A Ata de Defesa assinada pelos membros da Comissão Examinadora consta no processo de vida acadêmica do aluno.

Campinas, 01 de agosto de 2023.

SÚMULA CURRICULAR

Isabela Jurigan possui graduação em Geologia pela Universidade Estadual de Campinas (2015). Realizou duas pesquisas de iniciação científica durante a graduação pelo programa PIBIC com vigências 2013/2014 e 2014/2015. No período de 2016-2018 realizou Mestrado no Instituto de Geociências da Universidade Estadual de Campinas na área de Geociências, com ênfase em Análise de Bacias Sedimentares, com bolsa CNPq. Em 2018 deu início ao doutorado no mesmo instituto com bolsa CAPES. Todos os projetos de pesquisa foram realizados sob a supervisão da Profa. Dra. Fresia Ricardi-Branco.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar gostaria de agradecer a Deus que me sustentou, deu força e perseverança para percorrer essa jornada.

Em segundo lugar, agradeço a minha família que sempre me deu suporte, tanto emocional quanto financeiro, para que eu chegasse até o final! Além da boa vontade de me ajudar a transformar um pedacinho de casa em um laboratório improvisado durante a pandemia, só para que tudo desse certo e eu conseguisse terminar a tese!

Em especial quero agradecer aqui a Dra. Fresia Ricardi-Branco, a quem tive o prazer e o privilégio de chamar de orientadora durante esses últimos 10 anos. Foram duas iniciações científicas, TCC e pós-graduações em que me forneceu todo e qualquer suporte necessário sem exceções. Fresia, agradeço demais toda a paciência, conselhos e ensinamentos!

Agradeço a Maria Vitória Bortolan (Mavi) e ao Lorenzo Bueno que também contribuíram para o desenvolvimento dessa tese, tendo a disposição de me ajudar a separar os fósseis; e a Mavi que também contribui com as análises dos coprólitos.

Agradeço ao Fabio Branco e Rafael Branco pela ajuda na coleta em campo, e em específico ao Rafael que doou seu tempo ajudando com toda a parte da estatística e com o programa R.

Agradeço aos colaboradores dos artigos escritos Rafael Delcourt e Paula Dentzien-Dias pelas ideias e revisões.

Agradeço aos integrantes das minhas bancas de qualificação e de defesa — Dra. Carolina Zabini, Dra. Paula Dentzien-Dias Francischini, Dr. Marcelo Adorna Fernandes, Dra. Sueli Yoshinaga Pereira e Dra. Alcina Magnólia Franca Barreto — por todos os comentários e sugestões para a melhora do trabalho.

Agradeço aos amigos que deixaram a jornada mais leve, tanto os mais próximos

Thaís Marteleto e Priscila Bassi, quanto aos colegas do Laboratório de Paleohidrogeologia, tanto os que terminaram antes de mim, Adriana Camejo e Jerlin Fernandez, quanto os que ainda tem um caminho a percorrer, Bruno Rusinelli, Geovane Gaia, Ana Beatriz Furtado, Vinícius Paio.

Uma das coisas que aprendi durante a pós-graduação é que por mais que escrever uma tese seja um trabalho individual, muitas pessoas precisam ajudar e participar para que a gente chegue até o final. Então, meu muito obrigada aos técnicos de laboratório Érica, Josué, Rafael, Eufrásio e Maria Aparecida, e também aos professores e funcionários do IG!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e processo 88882.329726/2019-01.

RESUMO

Bonebeds são camadas compostas por partes esqueléticas de mais de um vertebrado em proximidade. A vantagem do estudo de tais acumulações fossilíferas é o grande número de material que comportam, de modo que diversos estudos paleoecológicos e paleobiológicos podem ser realizados, dependendo da qualidade de preservação de seus fósseis. Durante o Permiano da Bacia do Paraná, o paleoambiente configurava um grande mar raso, constantemente assolado por tempestades que deram origem a diversas dessas camadas de *bonebeds*. Devido à ação das ondas no paleoambiente os fósseis, na maioria das vezes, encontram-se fragmentados e desarticulados, o que reflete diretamente na qualidade do registro fossilífero das unidades do Grupo Passa Dois. Em Santa Rosa de Viterbo (SRDV), no estado de São Paulo, afloram depósitos da Formação Corumbataí, nos quais pelo menos dois níveis enriquecidos de microvertebrados e coprólitos ocorrem. Estes níveis foram estudados com o objetivo de se compreender os processos e potenciais de preservação, bem como os vieses tafonômicos intrínsecos às assembleias fossilíferas da Formação Corumbataí originadas de tempestitos. As amostras coletadas passaram por um processo de desagregação em laboratório em que todos os componentes inorgânicos e orgânicos foram recuperados. Metodologias de descrição dos fósseis em estereomicroscópio, microscópio e MEV foram empregadas, juntamente com análise química por FRX e microscopia Confocal. Com as assinaturas tafonômicas obtidas, como sinais de abrasão, retrabalhamento e mistura temporal, as *bonebeds* foram interpretadas como produtos de tempestitos distais originados principalmente por transporte e seleção hidráulica, nos quais os fósseis recuperados constituem elementos mais resistentes, como escamas de paleoniscídeos e ictiodontes de xenacantídeos e paleoniscídeos. Devido ao processo de retrabalhamento os ictiodontes estavam fraturados, dificultando a classificação taxonômica, mas mesmo com abrasão, dentes de Palaeonisciformes ainda preservaram informações intraespecíficas, como micro-ornamentações que podem ser utilizadas como um sistema de classificação. O principal processo diagenético na camada foi fosfatização, que não só contribuiu com a preservação dos microvertebrados, mas como também com a de diversos coprólitos, os quais são os principais bioclastos na camada. Sete diferentes morfotipos de coprólitos foram identificados, os quais foram majoritariamente produzidos por peixes, tanto carnívoros como durofágicos/detritívoros, além de tetrápodes. Com as informações obtidas pelos coprólitos foi possível inferir pelo menos quatro nichos tróficos configurando a cadeia alimentar do paleoecossistema da Formação Corumbataí, na qual os peixes Palaeonisciformes parecem ter constituído um dos principais recursos. Desta forma, como demonstrado, apesar das assembleias fossilíferas estudadas aqui terem se originado em ambientes mais distais e, conseqüentemente, muitas das assinaturas tafonômicas obliterarem características originais dos fósseis, ainda assim é possível obter informações paleobiológicas. Além disso, salienta-se a importância da integração de estudos de coprólitos com outros somatofósseis na reconstrução paleoecológica da Formação Corumbataí, pois somente com os microvertebrados obtidos das camadas de SRDV a paleodiversidade teria sido localmente subestimada e a interação direta entre as espécies não teria sido reconhecida.

Palavras-chave: tafonomia; paleoecologia; paleobiologia; Paleontologia – Permiano; peixe fóssil.

ABSTRACT

Bonebeds are layers composed of skeletal remains from more than one vertebrate in close proximity. The advantage of studying such fossil accumulations is the large number of specimens they contain so that several palaeoecological and palaeobiological studies can be carried out, depending on the quality of preservation of their fossils. During the Permian of the Paraná Basin, the paleoenvironment formed a large shallow sea, constantly ravaged by storms that gave rise to several of these bonebed layers. Due to the action of the waves in this paleoenvironment, the fossils, most of the time, are fragmented and disarticulated, which directly reflects on the quality of the fossil record of the Passa Dois Group units. In Santa Rosa de Viterbo (SRDV), state of São Paulo, deposits of the Corumbataí Formation outcrop, in which at least two enriched levels of microvertebrates and coprolites occur. These levels were studied to understand the preservation processes and potentials and the taphonomic biases intrinsic to the fossiliferous assemblages of the Corumbataí Formation that originated from storms. The collected samples underwent a disaggregation process in the laboratory in which all inorganic and organic components were recovered. Methodologies for the description of fossils in stereomicroscope, microscope, and SEM were employed, together with chemical analysis by FRX and Confocal microscopy. With the taphonomic signatures obtained, such as signs of abrasion, reworking, and temporal mixing, the bonebeds were interpreted as products of distal storms originated mainly by transport and hydraulic selection; in which the recovered fossils constitute more resistant elements, such as scales of palaeoniscid and ichthyodonts of xenacanthids and palaeoniscoids. Due to the reworking process, the ichthyodonts were fractured, making the taxonomic classification difficult, but even with abrasion, Palaeonisciformes teeth still preserved intraspecific information, such as micro-ornamentations that can be used as a classification system. The main diagenetic process in the layer was phosphatization, which not only contributed to the preservation of microvertebrates but also to the preservation of coprolites, which are the main bioclasts in the layer. Seven different coprolite morphotypes were identified, which were mostly produced by fishes, both carnivores and durophagous/detritivores, in addition to tetrapods. With the information obtained by the coprolites, it was possible to infer at least four trophic niches configuring the food chain of the paleoecosystem of the Corumbataí Formation, in which Palaeonisciformes fish seem to have constituted one of the main resources. Thus, as demonstrated, although the fossiliferous assemblages studied here originated in more distal environments and, consequently, many of the taphonomic signatures obliterate original fossil characteristics, it is still possible to obtain palaeobiological information. In addition, the importance of integrating studies of coprolites with other body fossils in the palaeoecological reconstruction of the Corumbataí Formation is highlighted, since only with the microvertebrates obtained from the SRDV layers the paleodiversity would have been locally underestimated and the direct interaction between the species would not have been recognized.

Keywords: *taphonomy; paleoecology; paleobiology; Paleontology – Permian; fossil fish.*

SUMÁRIO

1. ASPECTOS GERAIS.....	11
1.1. Introdução	11
1.2. Objetivos	15
1.3. Geologia Regional: Bacia do Paraná.....	16
1.3.1. Dinâmicas do paleoambiente do Grupo Passa Dois	19
1.4. <i>Bonebeds</i>	25
1.4.1. Mecanismos de formação de <i>bonebeds</i> e suas assinaturas tafonômicas	27
1.4.2. Microfóssil <i>bonebeds</i>	31
2. MATERIAL E MÉTODOS	34
2.1. Coleta e Processamento das Amostras	34
3. ARTIGOS PRODUZIDOS	38
3.1. Artigo 1: “ <i>Ichthyoliths of the Corumbataí Formation: new occurrences and interpretations for São Paulo state, Brazil (northeastern Paraná Basin)</i> ”.	38
3.2. Artigo 2: “ <i>Permian Western Gondwana food chain elucidated by coprolites from the Corumbataí Formation (Paraná Basin, Brazil)</i> ”.	39
3.3. Artigo 3: “ <i>Taphonomic analysis of microfossil bonebeds from Western Gondwana: a case study from the Late Permian Corumbataí Formation (Paraná Basin, Brazil)</i> ”.	41
4. DISCUSSÃO GERAL	93
5. CONCLUSÕES.....	97
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	99

1. ASPECTOS GERAIS

1.1. Introdução

Concentrações fossilíferas, no geral, sempre despertam a atenção e geram curiosidade a respeito de como diversos fósseis vieram a ser depositados em uma mesma camada. Muitos são os processos que podem gerar acúmulos fossilíferos (Rogers & Kidwell 2007), mas de maneira geral pode-se dizer que suas gêneses estão relacionadas à dinâmica de construção do registro geológico, o qual foi e vai sendo constituído ao longo do tempo por eventos de sedimentação e eventos de calma, que são momentos de não-deposição (Della Fávera 2001). Os eventos de deposição correspondem tanto a processos contínuos e graduais, considerados eventos normais que ocorrem todos os dias (*background*) sob condições de tempo-bom (Brett & Baird 1986), quanto a processos mais espaçados no tempo, raros devido a sua magnitude e intensidade (Dott 1983), sendo, portanto, considerados episódicos.

Esses eventos episódicos podem ser definidos como fenômenos não previsíveis e que ocorrem repentinamente, como tempestades, enchentes, tsunamis, vulcanismos, ou mesmo o impacto de asteroides (Dott 1983). Embora menos frequentes, estes eventos têm capacidade energética o suficiente para causar perturbações no fundo de um corpo d'água de acordo com a batimetria, obliterar os registros do “dia a dia”, remobilizar e transportar bioclastos e sedimentos de regiões proximais para o interior da bacia (Brett & Baird 1986, Speyer & Brett 1988). Também podem ocasionar mortalidades em massa e gerar grandes concentrações de partes duras de organismos de tempos diferentes, como coquinas ou *bonebeds* (Holz & Simões 2002). Por um lado, ao mesmo tempo que o registro fossilífero se beneficia destes eventos episódicos, devido a capacidade de gerar assembleias fossilíferas, por outro lado também é prejudicado pelos diversos processos tafonômicos atuantes, de modo que para haver preservação os mecanismos que levam à acumulação devem sobrepujar os processos destrutivos (Rogers & Kidwell 2000, Rogers & Brady 2010). Essas concentrações fossilíferas podem fornecer informações ontogenéticas, além de estudos estatísticos mais acurados da composição do paleoecossistema, estrutura da comunidade e reconstruções da cadeia alimentar (Brinkman *et al.* 2007, Nudds & Selden 2008).

Na Bacia do Paraná percebe-se a ação de eventos episódicos de tempestade na geração de assembleias fósseis desde o Devoniano (p.ex., Zabini *et al.* 2012). Porém, é durante o Permiano, com a configuração de um mar raso e restrito durante a deposição do Grupo Passa Dois, que o registro destes eventos se torna mais frequente. Com exceção de

camadas de *bonebeds* de mesossaurídeos da Formação Irati (Soares 2003), um estudo mais abrangente levando em consideração a tafonomia e taxonomia de assembleias fossilíferas no Grupo Passa Dois é majoritariamente centrado em camadas com concentrações de invertebrados (Simões *et al.* 2000, Simões & Torello 2003, Bondioli *et al.* 2015, Simões *et al.* 2015). Enquanto o foco dos estudos das concentrações de vertebrados das unidades acima da Formação Irati é centrado no reconhecimento taxonômico dos componentes destas *bonebeds* que, devido a ação de tempestades, geralmente é fragmentado e desarticulado. Isso é especialmente verdade para os registros fossilíferos de vertebrados da Formação Corumbataí, em que muito do que se conhece da diversidade desta fauna provém de tais camadas.

Apesar de *bonebeds* serem bem mais frequentes a partir do Mesozoico (Behrensmeyer 2007), as *bonebeds* paleozoicas são fundamentais para o entendimento da diversificação dos vertebrados e dispersão dos tetrápodes (Sander 1987, Burrow & Turner 2012, Huttenlocker *et al.* 2018). Mas para tanto, é necessário empregar análises tafonômicas associadas à taxonomia, a fim de se entender a qualidade do registro e da informação que se está sendo recuperada (Rogers & Kidwell 2007. Figura 1.1), o que até o momento nunca foi realizado para os microvertebrados da Formação Corumbataí. Além disso, trabalhos com *bonebeds* dificilmente englobam outros tipos de bioclastos que estão preservados na camada, como é o caso de coprólitos, que são componentes extremamente frequentes neste tipo de depósito (Antia 1979) e que, assim como os componentes esqueléticos, contém alto potencial para a recuperação de informações paleobiológicas (Qvarnström *et al.* 2016). Desta forma, com a apresentação de três artigos elaborados a partir do estudo de um tempestito distal enriquecido em microvertebrados e coprólitos da Formação Corumbataí localizados em Santa Rosa de Viterbo (SRDV), estado de São Paulo (Figura 1.2), demonstra-se: (i) a importância da integração de análises tafonômicas para a interpretação de caracteres taxonômicos e estimativa da biodiversidade desta unidade geológica; (ii) o incremento significativo de informações paleoecológicas somando-se o estudo de coprólitos.

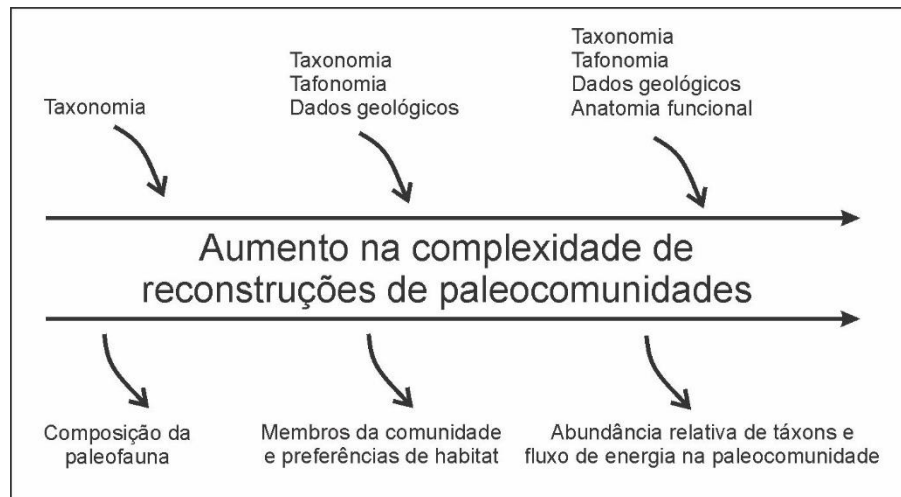


Figura 1.1 – Esquema mostrando os tipos de informações necessárias para realizar uma reconstrução mais robusta de uma paleocomunidade (Retirado de Brinkman *et al.* 2007).

Cada artigo apresentado trará informações e discussões referentes a aspectos diferentes das amostras estudadas. Logo, as seções desta tese foram estruturadas de forma a trazer informações que fossem pertinentes a todos os artigos como um todo, como por exemplo uma seção de contextualização da geologia regional — uma vez que cada artigo já discutirá os aspectos específicos da geologia local e do ponto de coleta — e uma seção pormenorizada da metodologia de processamento das amostras. Também foi redigida uma seção de revisão bibliográfica a respeito da definição e origem de *bonebeds*, bem como sobre os processos episódicos que ocorreram durante a deposição do Grupo Passa Dois, para enfatizar a importância de tais eventos na construção do registro fóssilífero da unidade, os quais são temas centrais desta tese. Além disso, é apresentada aqui uma discussão geral, que traz um panorama geral sobre os dados obtidos e apresentados em cada artigo individual, bem como as conclusões finais obtidas nesta tese. As referências bibliográficas que constam ao final do documento são referentes a todas as seções compreendidas nesta tese, excetuando as que foram empregadas em cada artigo escrito que já constam como parte integral destes.

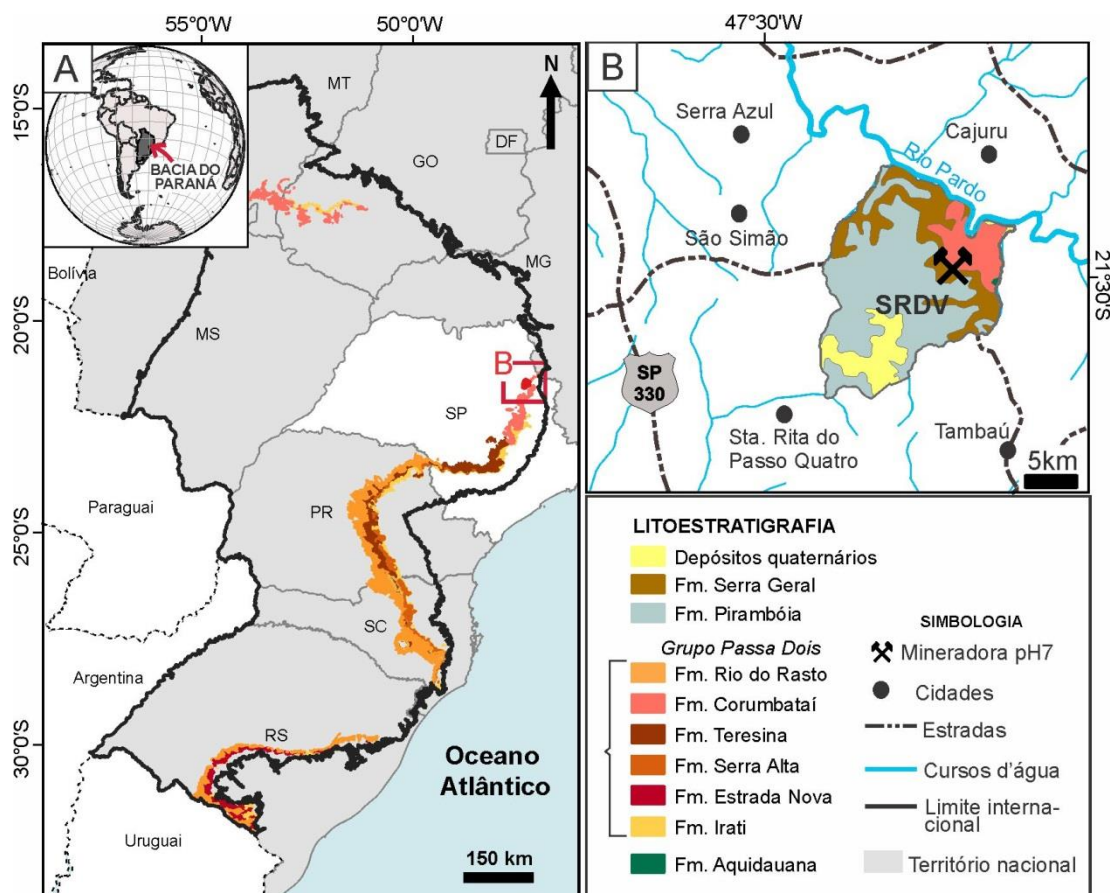


Figura 1.2 – Mapa de localização das áreas de estudo. A) Porção brasileira da Bacia do Paraná com a faixa aflorante referente ao Grupo Passa Dois. B) Mapa geológico de Santa Rosa de Viterbo (SRDV) e a localização da área de estudo.

1.2. Objetivos

A pesquisa teve como principal objetivo determinar características paleoecológicas e da fossilização de grupos fósseis levados à preservação por eventos episódicos. Isto dentro do contexto Paleozoico da borda leste da Bacia do Paraná, no estado de São Paulo. Para tanto, se definiu os seguintes objetivos específicos:

- Recuperar informações a respeito da biocenose prevalente no momento de deposição das camadas;
- Análise dos diferentes potenciais de preservação dos táxons e coprólitos;
- Reconhecer assinaturas tafonômicas que podem alterar e interferir no reconhecimento de feições originais dos espécimes fósseis.
- Reconhecer assinaturas tafonômicas que podem alterar a qualidade dos dados paleobiológicos da assembleia.

1.3. Geologia Regional: Bacia do Paraná

No Ordoviciano-Siluriano, durante o estágio de estabilização da Plataforma Sul-Americana, grandes sinéclises paleozoicas foram formadas (Zálan 2004), dentre elas a bacia sedimentar intracratônica do Paraná. Situada na porção centro-sudeste da América do Sul, engloba porções do Uruguai, Paraguai, Argentina, mas principalmente do Brasil. A bacia apresenta mais de 1,5 milhão de km², seu pacote sedimentar pode chegar até 8 km de espessura e o depocentro é quase coincidente com a calha do Rio Paraná (Milani *et al.* 1998). Suas bordas são marcadas por superfícies erosivas, continuamente retrabalhadas por atividades tectônicas (Milani *et al.* 1998, Milani 2004).

A dinâmica de soerguimento e subsidência da bacia é um tema bastante complexo e muito debatido (Ramos 1988, Kay 1993, Milani & Ramos 1998). Entretanto, de maneira geral sua história deposicional é semelhante à de várias outras bacias paleozoicas (Almeida 1967 e 1969, Milani *et al.* 1998, Zálan 2004), pois os eventos de orogenia e soerguimento ocorridos geraram feições e processos de erosão de caráter regional. Deste modo, alguns ciclos transgressivos/regressivos e discordâncias inter-regionais podem ser reconhecidos em sequências de outras sinéclises brasileiras, como por exemplo a Bacia do Amazonas, ou ainda outras bacias sul-americanas e africanas (Linol *et al.* 2015, Limarino & López-Gamundí 2021). Tais discordâncias regionais, na Bacia do Paraná, são utilizadas por Milani *et al.* (1998) para definir seis supersequências sedimentares (Figura 1.3), que na prática são unidades de segunda ordem separadas entre si por grandes discontinuidades.

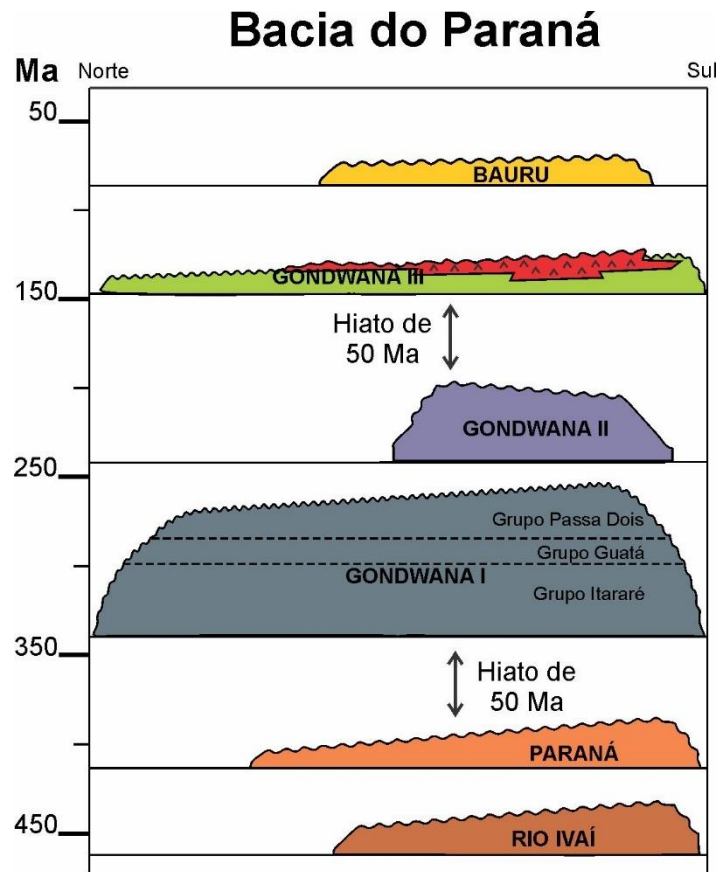


Figura 1.3 – Carta estratigráfica da Bacia do Paraná com representação das seis supersequências que dividem seus pacotes magmático-sedimentares (adaptado de Linol *et al.* 2015).

A história deposicional da Bacia se inicia com a sedimentação da Supersequência Rio Ivaí, durante o final do Ordoviciano e vai até o início do Siluriano, sobre um embasamento cratônico consolidado durante a Orogenia Brasiliana (Milani *et al.* 1998). De acordo com Assine *et al.* (1994), os pacotes mais basais constituem sedimentos interpretados como fluviais e marinhos litorâneos da Formação Alto Garças, que são sobrepostos por diamictitos polimíticos da Formação Iapó — que registra a primeira glaciação da bacia — e por folhelhos e siltitos da Formação Vila Maria, resultantes do processo de deglaciação.

Segue-se então a deposição da Supersequência Paraná, representada pelas formações Furnas e Ponta Grossa, de idades devonianas, elas caracterizam o segundo ciclo transgressivo-regressivo da bacia (Milani *et al.* 2007). Segundo Milani (2004), pode-se afirmar que até o final da deposição desta supersequência a Bacia do Paraná constituía um golfo conectado ao paleo-oceano Panthalassa e a bacia Chaco-Paraná. Porém, ao final do ciclo houve a reativação de estruturas do embasamento, de modo que o soerguimento de blocos

acabou por resultar em intensa erosão dos sedimentos da Formação Ponta Grossa (Assine *et al.* 1994).

Um hiato deposicional de no mínimo 50 Ma, em relação à Supersequência Paraná, marca o início da sedimentação da Supersequência Gondwana I, no Carbonífero (Milani 2004, Linol *et al.* 2015). Durante a deposição deste espesso pacote sedimentar, o supercontinente Gondwana se aproximava cada vez mais do pólo sul (Caputo *et al.* 2008), de modo que diversas modificações climáticas ocorreram em seu interior, como novos episódios de glaciação e as últimas incursões marinhas da bacia, causadas pelos processos de deglaciação. Essas mudanças estão encerradas nos depósitos do Grupo Itararé (formações Lagoa Azul, Taciba e Campo Mourão), Formação Aquidauana, Grupo Guatá (formações Rio Bonito e Palermo) e Passa Dois (formações Irati, Serra Alta, Teresina/Corumbataí e Rio do Rasto), bem como na Formação Pirambóia e na Formação Sanga do Cabral. Ademais, mudanças tectônicas também foram bastante importantes na deposição desta supersequência. Conforme o trabalho de Linol *et al.* (2015), durante o Carbonífero-Permiano os sedimentos das fases de glaciação e deglaciação se depositaram sobre baixas taxas de subsidência, que se tornam então mais altas durante o Permiano-Triássico, durante uma fase regressiva da bacia.

As baixas taxas de subsidência juntamente com a presença de calotas de gelo sobre o continente foram fatores determinantes para a erosão e inibição da sedimentação e acabaram promovendo um hiato correspondente ao Mississipiano na bacia (Milani *et al.* 2007). Em sua porção superior, a Supersequência Gondwana I passa a registrar em seus pacotes o início de uma tendência de aridização e maior continentalização na bacia. Isso pode ter sido causado por processos tectônicos compressivos decorrentes no arco magmático Choiyoi, como resultado da Orogenia Sanrafaélica, que poderia então ter contribuído para que houvesse o corte da conexão do interior do continente com o oceano (Milani *et al.* 1998, Milani & Ramo 1998, Limarino & López-Gamundí 2021).

Durante a deposição dos pacotes iniciais mesozoicos a bacia se encontrava em um período de quiescência tectônica, bem como apresentava sistemas desérticos bem estabelecidos. Ainda neste intervalo, um hiato deposicional de cerca de 100 Ma expressa os processos de retrabalhamento pelo sistema eólico instalado, quando então as taxas de subsidência da bacia tornam-se praticamente nulas (Milani 2004). Isto devido à ascensão da Plataforma Sul-Americana, desfavorecendo o acúmulo e retenção de sedimentos (Zálan 2004). Durante o Triássico, uma porção da bacia que sofre com mecanismos distensivos formando grábens, tem um aumento na taxa de subsidência, onde passa a se depositar a

Supersequência Gondwana II (Milani 2004). Essa supersequência é representada pelas formações Santa Maria e Caturrita, as quais ocorrem somente no estado do Rio Grande do Sul e representam condições flúvio-lacustres e de canais fluviais entrelaçados efêmeros, respectivamente (Scherer *et al.* 2021). No restante da bacia processos erosivos e exposições subaéreas predominavam, bem como a reativação de alguns sistemas de falhas de direção NW-SE e NE-SW, provocadas pelo início de abertura do rifte Atlântico Sul (Milani *et al.* 1998). Tais processos exerceram total controle na sedimentação e distribuição de sequências mesozoicas discordantes depositadas e preservadas regionalmente na porção mais ao sul da Bacia do Paraná. Pacotes sedimentares flúvio-eólicos de idade jurássica na bacia, por exemplo, estão restritos à Formação Guará, que ocorre na porção oeste-sudoeste do estado do Rio Grande do Sul, parte central do estado do Paraná e noroeste do Uruguai (Formação Taquarembó, Scherer *et al.* 2021).

No entanto, no início do Cretáceo há uma verdadeira reativação tectônica na bacia (Zálan 2004). Com a ruptura do Gondwana e formação do Oceano Atlântico, diversas antigas suturas do embasamento foram reativadas, originando falhas e fraturas que acabaram possibilitando o extravasamento de um enorme volume de rochas basálticas e intrusão de diabásios (Linol *et al.* 2015). Essas rochas vulcânicas e magmáticas foram atribuídas ao magmatismo Serra Geral e estão compreendidas na Supersequência Gondwana III, a qual engloba também os pacotes sedimentares eólicos da Formação Botucatu.

A deposição sedimentar é retomada com a Supersequência Bauru, ao final do Cretáceo. Neste momento, com o rifteamento do Atlântico, as bordas da Bacia do Paraná teriam sofrido soerguimento e originado uma subsidência causada pela sobrecarga litostática dos basaltos (Milani 2004, Linol *et al.* 2015), tendo sido tal depressão reconhecida por alguns autores como a Bacia Bauru. A supersequência é constituída pelos grupos cronocorrelatos Bauru e Caiuá, que expressam condições semi-áridas a mais desérticas (Milani *et al.* 2007).

1.3.1. Dinâmicas do paleoambiente do Grupo Passa Dois

Os períodos Carbonífero-Permiano são marcados globalmente por tendências de rápida contração e expansão de mares epicontinentais, controladas pela presença de calotas de gelo que influenciavam o nível eustático dos mares, o que por sua vez controlava a conexão entre o oceano e os mares interiores (Harries 2009). Na Bacia do Paraná tal dinâmica pode ser observada no Grupo Passa Dois (Figura 1.4), o qual é formado da base para o topo pelas formações Irati, Serra Alta, Teresina/Corumbataí e Rio do Rasto. Com o final da glaciação

registrada no Grupo Itararé, a Formação Irati inicia sua deposição em um ambiente marinho de rampa externa, conhecido como mar Irati-Whitehill, em condições oxidantes, com salinidade normal e com conexão marinha a sudoeste com o Oceano Panthalassa (Xavier *et al.* 2018, Bastos *et al.* 2021, Kern *et al.* 2021). Porém, tal conexão foi se tornando cada vez mais restrita e o ambiente cada vez mais salino e anóxico devido a estratificação da coluna d'água (Bastos *et al.* 2021).

Cronoestratigrafia				Litoestratigrafia		
Ma	Período	Época	Idade	Grupo	Formação	Membro
255	Permiano	Lopin-giano	Changhsingiano	Passa Dois	Pirambóia	
260			Wuchiapingiano		Rio do Rasto	Morro Pelado Serrinha
265		Guadalupiano	Capitaniano		Teresina/Corumbataí	
270			Wordiano		Serra Alta	
275			Roadiano		Irati	Assistência
280		Cisuraliano	Kunguriano			Taquaral

Figura 1.4 – Carta estratigráfica do Grupo Passa Dois, com destaque para o posicionamento da Formação Corumbataí (adaptado de Xavier *et al.* 2018). Cronoestratigrafia de acordo com Cohen *et al.* 2013 (versão 2023).

Neste tipo de paleoambiente, em condições normais de sedimentação, era comum a deposição de arenitos nas regiões mais próximas da costa. Já nas regiões mais distais, depositavam-se sedimentos finos que originaram argilitos, pelitos e folhelhos, ou carbonatos durante níveis relativos mais alto do mar ou quando a fonte de sedimento era muito distante, criando assim sequências intercaladas de rochas siliciclásticas finas e camadas de calcário (Harries 2009), como as que ocorrem na Formação Irati.

Todavia, esses mares interiores eram mares rasos, de modo que comumente tinham o seu leito sendo assolado por ondas e correntes geradas por eventos episódicos, como tempestades, as quais contribuíram de maneira fundamental na dinâmica preservacional (soterramento) do registro fóssilífero destes ambientes, originando diversos tipos de assembleias fósseis (Speyer & Brett 1988). Della Fávera (1987) e Lavina *et al.* (1991) atribuem a tais tempestades as altas taxas de mortalidade de mesossaurídeos na Formação Irati, resultando em diversas camadas de *bonebeds* (Soares 2003), devido a agitação do fundo

anóxico do mar e consequente mudanças físico-químicas das condições das águas. Como observado por Xavier *et al.* (2018), *bonebeds* contendo mesossaurídeos são encontrados principalmente em camadas interpretadas como tempestitos distais representativos de tratos transgressivos na Formação Irati, enquanto em tratos de mar baixo concentram-se tanto crustáceos Pygocephalomorpha quanto mesossauros. Escamas ganóides e dentes de Palaeonisciformes parecem aumentar em fácies de trato de mar alto devido baixas taxas de sedimentação.

Com a orogenia San Rafaélica na margem oeste do Gondwana, que culminou na formação dos altos estruturais do Cinturão de Cape Fold e no Arco de La Ventana, o mar Irati-Whitehill vai se tornando completamente isolado do oceano Panthalassa até o seu inevitável desaparecimento (Bastos *et al.* 2021). Assim, sob menor influência marinha e sob condições mais oxidantes inicia-se a deposição da Formação Serra Alta, dando início então na tendência de continentalização observada no restante do Grupo Passa Dois. Na base da Formação Serra Alta pode-se inferir condições ainda profundas de deposição, possivelmente transição de um ambiente de *shoreface* inferior para *offshore*, enquanto nas porções mais superiores condições mais proximais e rasas foram instauradas devido à diminuição do espaço de acomodação e/ou queda relativa do nível do mar (Warren *et al.* 2015). De acordo com Warren *et al.* (2015), os diversos níveis de coquinas e *lags* bioclásticos (constituídos por restos de crustáceos e peixes) lateralmente extensos desta unidade se formaram abaixo do nível de base de ondas de tempo bom, mas tendo sido essencialmente produzidos por eventos de tempestade que teriam retrabalhado e transportado fósseis de regiões mais rasas para o interior da bacia devido a correntes de retorno (Holz & Simões 2002).

Mecanismos semelhantes também teriam gerado as coquinas e níveis bioclásticos encontrados nas unidades superiores, as Formações Teresina e Corumbataí (Simões & Torello 2003), no entanto, sob condições de *foreshore* (Kern *et al.* 2021). Segundo Ng *et al.* (2019), durante a deposição destas unidades a conexão marinha se dava esporadicamente, de forma que, quando restrito, o mar “Teresina” ficava submetido a condições de progressiva aridez, refletidos em depósitos carbonáticos e proliferação de microbialitos. Entretanto, durante momentos de maior umidade (tempestades), fluxos de turbidez eram gerados por inundações catastróficas (Della Fávera 2001) em sistemas fluvio-deltaicos de pequeno a médio porte e depositados no interior da bacia (Mutti *et al.* 1996). Prevalecendo então durante esses momentos sedimentação siliciclástica e originando camadas de tempestitos com estruturas típicas (camadas heterolíticas, *ripples* de ondas e estratificações cruzadas *hummocky*), além de

diversos elementos retrabalhados. Porém, os fluxos hiperpicnais gerados também podem resultar em assembleias fossilíferas de sufocamento (*obrutition*) da fauna bentônica em regiões mais distais. Devido a sedimentos trazidos em suspensão durante as fases mais energéticas da tempestade e as correntes de turbidez, organismos em posição de vida (*in situ*) podem ficar preservados (Holz & Simões 2002) ou deixar para trás marcas de escape e escavação (Seilacher 1982). Toda essa dinâmica também acaba sendo responsável por sucessões ecológicas no ambiente, uma vez que após a diminuição da energia da tempestade há a recolonização por uma nova comunidade que pode diferir da anterior, dependendo do tipo do novo substrato depositado (Seilacher 1982).

Assim, percebe-se que a maioria das assembleias fossilíferas formadas em ambiente marinho, restrito ou não, do Grupo Passa Dois se deve a processos episódicos de sedimentação (Holz & Simões 2002). Eventos semelhantes também atuavam em outros mares interiores do Paleozoico (Harries 2009), de modo que, com base nas feições tafonômicas observadas nas assembleias destes paleoambientes, Speyer & Brett (1988) propuseram sete modelos de tafofácies para mares epicontinentais, as quais refletem condições intrínsecas ao ambiente deposicional. As tafofácies destes autores materializam progressivamente condições mais proximais a mais distais, sendo a Tafofácies 1 e 2 as que refletem condições mais destrutivas de turbulência e longos períodos de exposição, estando sujeitas a ambientes de maior energia; enquanto as Tafofácies 6 e 7 refletem condições mais distais, mas de maior severidade química, representadas por menores níveis de oxigênio, dissolução e corrosão. Similarmente para a Bacia do Paraná, Simões & Torello (2003) levando em consideração características de fragmentação, desarticulação e orientação dos fósseis na camada definem cinco modelos de tafofácies para as coquinas das unidades Serra Alta e Teresina/Corumbataí (Figura 1.5). De acordo com estes autores, as tafofácies não estariam distribuídas aleatoriamente no Grupo Passa Dois, pelo contrário, tafofácies refletindo condições mais distais, de águas mais profundas e calmas (4 e 5) podem ser encontradas na Formação Serra Alta e na base da Formação Corumbataí. Já tafofácies indicando condições mais proximais (1 e 2) são encontradas na porção média-superior das formações Teresina e Corumbataí.

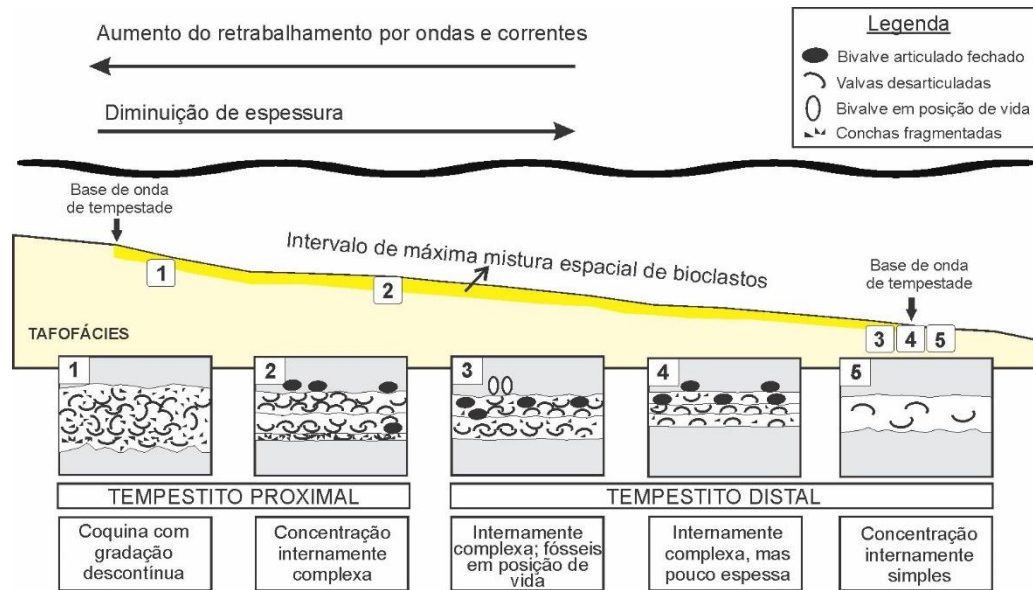


Figura 1.5 – Modelo de tafofácies proposto por Simões & Torello (2003) para coquinas das formações Serra Alta, Teresina e Corumbataí considerando a profundidade da lâmina d'água (adaptado de Simões & Torello 2003).

Segue-se a deposição das unidades Teresina/Corumbataí a sedimentação da última unidade do Grupo Passa Dois, a Formação Rio do Rasto. Com o desenvolvimento de cordilheiras resultantes do evento orogênico Sanrafaélico há um consequente aumento de aporte sedimentar e progradação dos sistemas costeiros na Bacia do Paraná (Kern *et al.* 2021). A base da Formação, o Membro Serrinha, ainda guarda características de depósitos de ondas de tempo bom e ondas de tempestade observados também nas unidades litoestratigráficas inferiores, nos quais associam-se concentrações fossilíferas de bivalves ou *bonebeds* de fragmentos de peixes densamente empacotadas, porém que ocorrem mais raramente (Warren 2006, Warren *et al.* 2008). Com o aumento no preenchimento da bacia houve a redução da área do mar interior, o que inibiu a ação de ondas de tempestades e preservou mais facilmente fácies mais costeiras de sistemas deltáicos, sistemas de canais distributários e planícies de inundação (Warren *et al.* 2008). Essa maior influência continental e de águas doces, se reflete em um notável aumento de diversidade de megafósseis vegetais e conchostráceos na base da unidade, bem como a assembleia de bivalves difere completamente das assembleias encontradas nas unidades anteriores (Holz *et al.* 2010, Simões *et al.* 2015). No entanto, nas porções mais superiores da Formação Rio do Rasto (Membro Morro Pelado) passam a predominar fácies continentais depositadas sob condições de aridez (Kern *et al.* 2021). Seguindo essa mudança ambiental, o registro fossilífero da Formação Rio do Rasto passa a se

tornar cada vez mais raro em direção ao topo, bem como há uma diminuição de diversidade, e um maior registro de tetrápodes (Holz *et al.* 2010).

1.4. *Bonebeds*

De maneira geral, para acúmulos de vestígios esqueléticos (partes de vertebrados) utiliza-se o termo *bonebed*. Estas são camadas enriquecidas em ossos, escamas e dentes, bem como secundariamente em moldes e impressões de conchas, outros invertebrados de exoesqueleto fosfático, coprólitos, além de nódulos e concreções na maioria das vezes de origem fosfática (Antia 1979). Por este motivo, Antia (1979) considera tais camadas como verdadeiros depósitos fosfáticos, devendo então conter, segundo sua definição, um mínimo de 4,5% de material fosfático, dos quais uma quantidade igual ou maior a 30% deve ser constituída por material fragmentado e/ou desarticulado de vertebrados para ser denominada de *bonebed*. Segundo essa mesma classificação, para camadas contendo vertebrados ainda articulados deve ser empregado o nome do táxon dominante, como por exemplo um “leito de peixe” (*fish bed*) ao invés de *bonebed*.

Interpretações posteriores destas camadas consideram critérios diferentes para a identificação de uma *bonebed*. De acordo com Rogers *et al.* (2007) o primeiro requisito é conter partes duras de mais de um indivíduo no mesmo leito, o segundo é que tais elementos estejam dispostos de forma próxima, e o terceiro é que tais fósseis apareçam na camada em quantidades maiores do que nas camadas adjacentes. Para Behrensmeyer (2007), pelo menos 5% do total da camada deva ser constituído por restos esqueléticos, enquanto Eberth *et al.* (2007) entendem que a quantidade de partes duras presente deve simplesmente exceder aquela considerada como *background*, ou seja, a quantidade considerada normal para uma determinada área ou camada.

Há também critérios adicionais que podem ser utilizados para subcategorizar a classificação de *bonebeds*. Por exemplo, pode-se levar em consideração a diversidade de espécies representada em uma camada, podendo ser considerada como mono-taxonômica (ocorrência de uma mesma espécie/gênero), pauci-taxonômica (de duas a três espécies/gênero) e multi-taxonômica (mais do que três espécies/gênero, Behrensmeyer 2007). Julgando-se a abundância de cada táxon presente, camadas com múltiplas espécies ou gêneros representados podem ainda ser subcategorizadas em *bonebeds* mono-dominantes, quando $\geq 50\%$ de elementos identificáveis são de um mesmo táxon, ou multi-dominantes, quando $\geq 50\%$ de elementos identificáveis pertencem a mais de um táxon (Eberth *et al.* 2007). Ou ainda levar em consideração o tamanho dos fósseis que constituem a camada. Segundo Rogers & Kidwell (2007) e Eberth *et al.* (2007), quando mais do que 75% dos componentes identificáveis da camada apresentam tamanho maior a 5 cm tal camada pode ser designada

como macrofóssil *bonebed*, mas quando são menores ou iguais a 5 cm em máxima dimensão tal camada pode ser considerada uma camada de microfóssil *bonebed*. Enquanto locais com acúmulos microfossilíferos de vertebrados podem ainda ser designados de *microsites*, e seu conteúdo de microvertebrados (Eberth *et al.* 2007).

Justamente pelo fato de agregar diversos exemplares de um mesmo táxon ou vários táxons em uma mesma camada é que as *bonebeds* são de grande valor para estudos paleobiológicos. Informações que podem ser extraídas destas camadas vão desde variações de morfologia, dimorfismo sexual, ontogenia e padrões comportamentais, quanto a organizações de paleocomunidades e interações entre espécies (Brinkman *et al.* 2007). No entanto, na Estratigrafia *bonebeds* também são amplamente utilizadas em correlações regionais e globais de camada, já que muitas vezes são geradas e sua distribuição controlada por mecanismos físicos que respondem à arquitetura da Estratigrafia de Sequência (Peters *et al.* 2009, Xavier *et al.* 2018). Desta forma, em ambiente marinho, tais camadas são vistas como prospectos de fácil identificação de superfícies de discordâncias erosivas que marcam limites de sequências, hiatos sedimentares, bem como superfícies condensadas, *hardground* ou *firmground*, que marcam superfícies de máxima inundação (Gómez & Fernandez-López 1994, Rogers & Kidwell 2000). Já em ambiente terrestre, podem vir a ser interpretadas como camadas que se desenvolveram como resultado de grandes mudanças e ajustes geomórfológicos da paisagem, como migrações e restabelecimento de canais ou mudanças na sedimentação e desenvolvimento de paleossolos maduros durante a estabilidade da paisagem (Smith 1993, Rogers & Kidwell 2007).

Ao longo do tempo geológico, camadas de *bonebeds* podem ser encontradas em uma variedade de ambientes e períodos (Antia 1979). As primeiras *bonebeds* datam do Ordoviciano Médio, são de origem marinha e constituídas por armaduras dermais de agnatas, escamas, dentes e placas dentárias (Behre & Johnson 1933, Elliot *et al.* 1991). De fato, os microvertebrados encontrados nestas camadas refletem as evidências mais antigas de vários grupos de vertebrados e, em alguns casos, constituem os seus únicos registros (Burrow & Turner 2012). O Paleozoico Inferior conta ainda com vários exemplos bem importantes de *bonebeds*, como é o caso da Ludlow *Bonebed* do Siluriano tardio da Inglaterra e País de Gales, que é um dos primeiros exemplos de *bonebeds* citados na literatura e a partir do qual diversas espécies de conodontes e peixes foram descritas (Miller & Märss 1999, Catlos *et al.* 2020). Entretanto, com a evolução e irradiação dos vertebrados no ambiente terrestre a partir do final do Devoniano (Noto 2011), a frequência de *bonebeds* tende a aumentar ao longo do

Fanerozoico, com picos significativos durante o Cretáceo e Pleistoceno (Behrensmeyer 2007), provavelmente devido a padrões climáticos e eustáticos do mar, que culminaram na criação de ambientes ideais para a acumulação e preservação de restos esqueléticos (Noto 2011).

Bonebeds passaram então a se formar tanto em ambiente terrestre quanto marinho a partir do Devoniano, fornecendo importantes informações das mudanças que foram ocorrendo ambientalmente e tafonomicamente, bem como na morfologia de indivíduos, composição e estruturas assumidas pelas comunidades faunísticas nestes diferentes ambientes (Noto 2011, Huttenlocker *et al.* 2018). Entretanto, a maioria das acumulações de vertebrados a partir do Permiano, parece se associar a depósitos de fácies fluviais (Behrensmeyer 2007), nos quais pode-se encontrar a mistura de organismos de habitats aquáticos, semi-aquáticos e terrestres. Isto se deve ao fato de que as fácies fluviais fornecem tanto as condições necessárias para o desenvolvimento da biota, como suprimento de água, quanto condições favoráveis à preservação de restos orgânicos devido à dinâmica sedimentar.

1.4.1. Mecanismos de formação de bonebeds e suas assinaturas tafonômicas

Bonebeds podem ter as mais diversas origens, e entender as suas características tafonômicas e depósitos sedimentares adjacentes auxiliam na interpretação dos processos de acúmulo de tal assembleia. De acordo com Rogers & Kidwell (2007), *bonebeds* podem ter suas gêneses relacionadas a características biologicamente intrínsecas ou extrínsecas a um grupo de indivíduos, ou relacionadas a fatores físicos, como a capacidade hidráulica e provisão sedimentar de um sistema (Figura 1.6). Os processos descritos a seguir, podem não explicar a origem de todas as *bonebeds*, no entanto, são tidos por Rogers & Kidwell (2007) como os processos mais recorrentes e os cenários mais prováveis, tendo como base o que já foi observado a partir de estudos atualísticos e do registro fóssil.

As concentrações que têm algum tipo de fator biológico envolvido são aquelas que transparecem comportamentos e atividades de algum grupo de indivíduos. As que são entendidas como *bonebeds* de origem intrínseca são originadas, por exemplo, a partir de animais de comportamento gregário, locais de nidificação, encalhamento, atolamento (p.ex. poços de piche La Brea, Woodward & Marcus 1973), afogamento (p.ex. Hübner *et al.* 2021), ou ainda fêmeas grávidas. Esse instinto natural de organização em grupos pode ser ainda intensificado por fatores ambientais (p.ex. condições climáticas adversas, enchentes, incêndios, secas) que fazem com que os animais muitas vezes busquem refúgios em um determinado local ou sejam acometidos em grupo por eventos catastróficos (mortalidade em

massa). Assembleias fósseis originadas assim, terão características como representatividade monotaxonômica, mas com espécimes de ambos os sexos, além de uma maior classe de idades presentes. Além disso, a assembleia provavelmente terá nenhum ou um *time-averaging* muito curto, de modo que as assinaturas tafonômicas serão similares entre todos os indivíduos.

As *bonebeds* de origem extrínsecas ao grupo de organismos geralmente se formam como resultado da concentração por alimentação (predador), coleta intencional de ossos por outros animais para construção de ninhos ou alimentação nos ninhos; ou podem ainda advir de bromálitos, como coprólitos e regurgitólitos. Nestes casos, as concentrações fósseis geradas terão um *time-averaging* maior do que as de caráter intrínseco, bem como marcas de mordidas e esmagamento nos ossos e lascas de ossos. No caso de ossos que foram processados no trato gastrointestinal, sinais químicos de digestão estarão presentes (Mellet 1974), como corrosão e arredondamento superficial das epífises do osso, craquelamento e fraturamento na diáfise, bem como perda do esmalte em dentes (Fernández-Jalvo & Andrews 2016). Ademais, os táxons presentes na assembleia terão características de presa (Palmqvist & Arribas 2001).

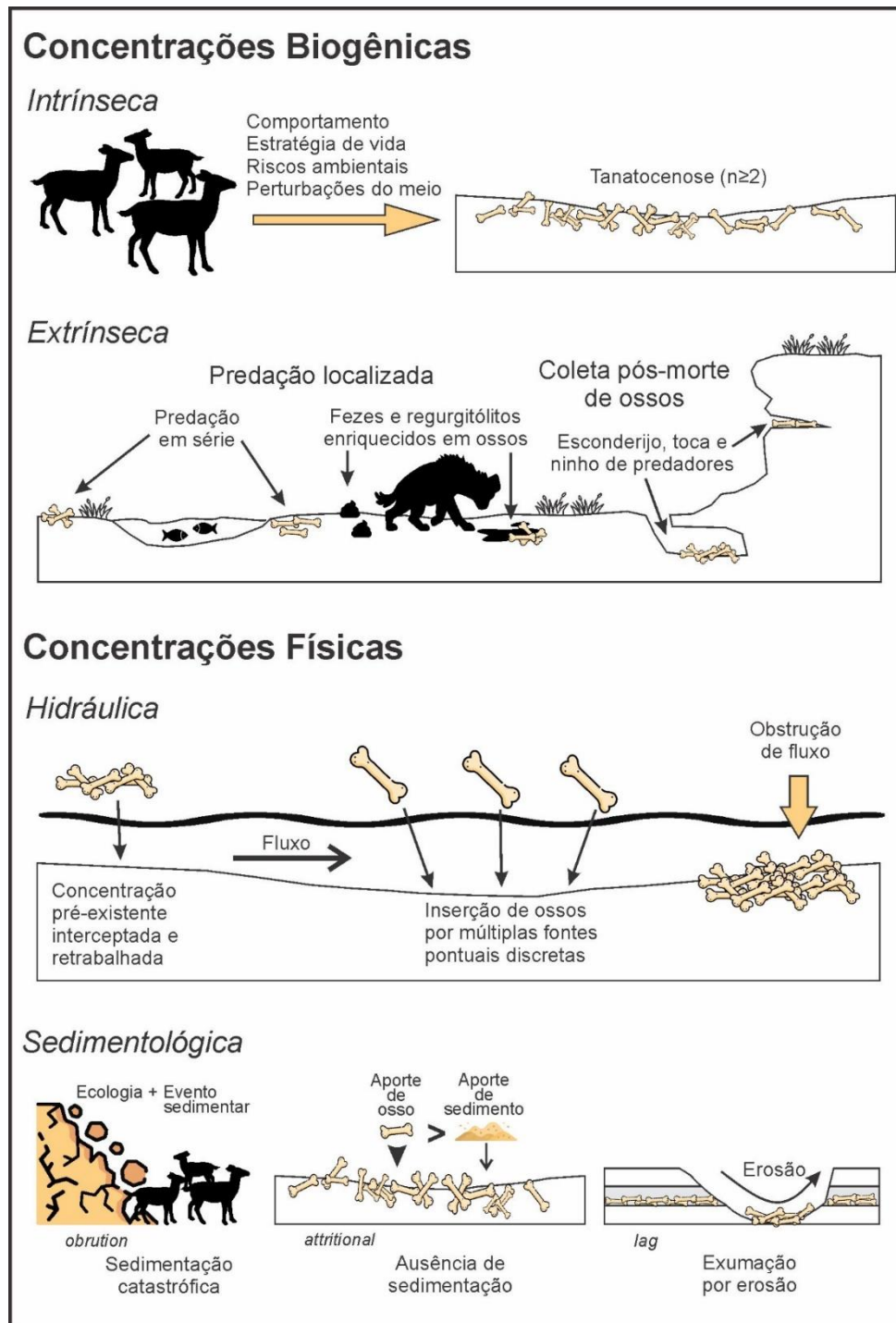


Figura 1.6 – Principais origens e mecanismos de formação de *bonebeds* (adaptado de Rogers & Kidwell 2007. Imagens retiradas de <Flaticon.com>).

Sabe-se na tafonomia que uma vez que o organismo morre, após o processo de necrólise, seu corpo passa a atuar como mais uma partícula sedimentar no sistema, ficando então a carcaça sujeita a processos de desarticulação e transporte, entre outros processos bioestratinômicos pré-soterramento (Holz & Simões 2002). Desta forma, cada elemento

esqueletal pode vir a ter uma sequência esperada de desarticulação (Dodson 1973) e um comportamento previsível de dispersão e de equivalência hidráulica com as partículas inorgânicas presentes no ambiente sob um fluxo de água, os quais são definidos pelo formato e densidade de cada elemento (Voorhies 1969, Behrensmeier 1975). Tais fatores então seriam os responsáveis pelo que Rogers & Kidwell (2007) consideram como *bonebeds* geradas hidraulicamente, de modo que dependerão da energia do fluxo, da velocidade dos bioclastos em relação as frações inorgânicas, bem como do aporte e bioclastos já disponíveis no sistema para que haja acumulação (Rogers & Kidwell 2000). Processos da dinâmica sedimentar, como taxa de erosão, taxa de sedimentação e taxa de acomodação, desempenham um papel fundamental na distribuição e qualidade de preservação de restos de vertebrados, podendo assim gerar importantes concentrações fossilíferas, consideradas como *bonebeds* sedimentológicas (Rogers & Kidwell 2007). Apesar da separação de Rogers & Kidwell (2007) entre *bonebeds* de origem sedimentológica e hidráulica, ambas dependem de fatores físicos que acabam se sobrepondo e resultando em acumulações do tipo sufocamento (*obruition*), condensada, acúmulo passivo (*attritional*) e erosional (*lags*). As camadas de *bonebed* de SRDV estudadas aqui, podem ser citadas como um exemplo dessa sobreposição de processos, em que tanto uma baixa taxa de sedimentação, aliada a processos erosionais e de acúmulo passivo originaram as concentrações de microvertebrados e coprólitos, respectivamente.

Apesar de concentrações de sufocamento serem mais comumente associadas a assembleias de invertebrados soterrados em posição de vida (Brett *et al.* 2012, Zabini *et al.* 2012), para Rogers & Kidwell (2007) tal nomenclatura também pode designar vertebrados que tenham sido mortos e soterrados por um único evento incomum de deposição. Tal evento pode ser causado por deslizamento, cinzas vulcânicas (p.ex. *Ashfall Fossil Beds*, Voorhies 1985), avalanche, tempestades e turbiditos, que infligiria então um grupo de indivíduos, como animais gregários, ou ainda vertebrados com comportamento de estivação ou que vivem em tocas e buracos (Smith 1993). Assembleias assim geradas apresentam evidências mínimas de *time-averaging*, boa preservação, alto grau de associação e articulação, além de autoctonia. Em contraste, assembleias do tipo *lag* apresentam alto grau de retrabalhamento, sendo constituídas por elementos desarticulados de natureza mais resistentes (escamas, dentes) ou pré-fossilizados, apresentando sinais de abrasão, fraturamento, arredondamento e polimento, bem como seleção de formas e tamanhos. Este tipo de acúmulo é regido por processos erosivos, que conseguem atingir substratos adjacentes enriquecidos em fósseis, causando

exumação de elementos depositados anteriormente, juntamente com aporte de novos elementos e joeiramento do sedimento. Como consequência a *bonebed* gerada é um depósito residual que apresenta grande *time-averaging*, muitas vezes com grande mistura ecológica (Rogers & Kidwell 2000).

Assembleias de acúmulo passivo (mortalidade do dia a dia) também apresentam alto grau de *time-averaging*, isso porque são geradas durante a ausência de sedimentação (hiatos) ou diminuição no aporte sedimentar (Gómez & Fernández-López 1994). Desta maneira, os bioclastos tendem a ir se acumulando ao longo do tempo devido a algum tipo de obstrução do fluxo ou diminuição da competência hidráulica. Entretanto, para Rogers & Brady (2010) o mais provável é que tais assembleias se formem a partir de concentrações pré-existentes, geradas inicialmente por outro tipo de mecanismo, já que múltiplas fontes de bioclastos ao longo do tempo tenderiam a se dispersar em um sistema hidráulico ao invés de acumular. De qualquer maneira, devido à demora do soterramento final e maior tempo de exposição na zona tafonomicamente ativa, os fósseis apresentam várias condições diferentes de preservação, bem como baixo grau de articulação ou associação e a camada em si tende a ter pouca espessura (Muniz *et al.* 2021). Quando geradas devido à ausência de sedimentação são consideradas assembleias condensadas, muitas vezes estando associadas a *firmgrounds*, *hardgrounds* e minerais autigênicos, indicativos de ciclos transgressivos (Gómez & Fernández-López 1994), ou paleossolos maduros. No entanto, de acordo com Gómez & Fernández-López (1994), assembleias condensadas também podem ocorrer em ambientes de plataforma rasa em associação com ciclos regressivos, bem como devido a menor taxa de acomodação (condensação sedimentar) ao invés de ausência de sedimentação (condensação estratigráfica).

1.4.2. Microfóssil bonebeds

Por geralmente conterem elementos de uma diversidade de táxons as microfósseis *bonebeds* são muito utilizadas para reconstruções de paleocomunidades ou para estimar a abundância e riqueza de espécies (Blob & Fiorillo 1996, Rogers & Brady 2010). Porém, a composição da fauna é geralmente considerada enviesada devido aos dois tipos de gênese, no geral, atribuídos a tais concentrações: a predação seletiva de pequenas presas, devido à uma origem escatológica, ou elementos muito selecionados devido a uma origem por seleção hidráulica em ambiente fluvial.

Mellet (1974), observando similaridades entre vestígios de presas que não foram digeridos (inclusões) em fezes atuais de carnívoros e *bonebeds* de microfósseis do Mesozoico e Cenozoico sugeriu que a origem destes microvertebrados estaria relacionada à fezes de carnívoros. O autor considerou que tais elementos se fragmentariam e desarticulariam durante a passagem pelo trato gastrointestinal do predador. Após a defecação e soterramento destas fezes, ou então transporte e posterior soterramento, seria originada uma assembleia de microvertebrados, uma coprocenose, como foi denominada por Mellet (1974). Tafonomicamente, uma assembleia de origem escatológica caracteriza uma seleção intencional de um tipo de presa, assim como apresenta sinais de fraturamentos angulosos e de manipulação do alimento, como mastigação e processamento gástrico. Consequentemente, também associa feições de arredondamento e corrosão como feições de digestão (Fernández-Jalvo & Andrews 2016); tem uma certa associação na camada hospedeira com preservação de possíveis produtores, mas sobretudo a distribuição espacial de microvertebrados é localmente restrita (Rogers & Brady 2010).

Entretanto, tal restrição na distribuição de microvertebrados contrasta com *bonebeds* lateralmente extensas, de maneira que outros mecanismos são necessários para explicar a geração de microfóssil *bonebeds*, bem como feições de abrasão e seleção (Khort 1979). Desta forma, Korth (1979), atribui a gênese de microfósseis *bonebeds* à processos fluviais hidrodinâmicos de acumulação, uma vez que, como demonstrou com fezes atuais de coíotes, mesmo sujeitas a um fluxo baixo a moderado a tendência deste material é de não se manter coeso por muito tempo, dispersando então individualmente as inclusões que contém. Como constatado experimentalmente por Dodson (1973), ossos de pequenos vertebrados são facilmente transportados e têm grande potencial de dispersão, assim uma origem para as microfóssil *bonebeds* por processos hidráulicos é baseada em um comportamento conhecido e esperado de sistemas fluviais. Logo, os fósseis desta assembleia refletirão a fauna que vivia próxima ou visitava o ambiente de deposição, bem como exibem sinais claros de transporte, como seleção, abrasão e arredondamento, além de ser encontrado em fácies que indicam fluxo turbulento e certa equivalência hidráulica com a matriz (Rogers & Brady 2010).

Processos semelhantes de transporte e seleção também foram utilizados para explicar a gênese de microfóssil *bonebeds* em ambientes marinhos rasos. Irmis & Elliot (2006) demonstraram experimentalmente usando um agitador o contínuo processo de abrasão sofrido por dentes de elasmobrânquios submetidos a ações de ondas e a areia fina. Os autores propõem então que os microfósseis isolados e com muitos sinais de abrasão e superfícies

arredondadas e polidas tenham sido transportados de um ambiente *nearshore* para *offshore*, gerando assembleias condensadas. Estes depósitos mais distais tendem a apresentar maior *time-averaging* do que assembleias proximais, bem como uma diminuição na qualidade de preservação e, por consequência, apresentam menor relevância em reconstruções paleoambientais e da biocenose (Rogers & Kidwell 2000). Não obstante, Rogers & Brady (2010) também descrevem feições de arredondamento, seleção e abrasão para mais de 25 camadas de microvertebrados da Formação *Judith River* e *Two Medicine* do Cretáceo dos Estados Unidos formadas em lagos. De fato, segundo um levantamento realizado por Rogers & Kidwell (2000) em camadas de microvertebrados do Campaniano dos Estados Unidos, a maioria dos *microsites* em ambiente terrestre parecem se relacionar a ambientes aquáticos de menor energia como lagos e planícies de inundação, sendo a minoria proveniente de ambientes fluviais (canais). De modo que Rogers & Brady (2010) consideram que arredondamento, polimento e abrasão não são assinaturas tafonômicas de processos de transporte e, portanto, não têm uma correlação direta com seleção hidráulica por capacidade de fluxo.

Em fácies fluviais Rogers & Brady (2010) de fato reconhecem, através da distribuição mais uniforme no tamanho dos fósseis da assembleia, uma maior seleção do que em fácies lacustres, por exemplo. No entanto, tal característica seria gerada pelo joeiramento de acumulações fósseis pré-existentes (*lag*) ao invés de acúmulo devido seleção por transporte por longas distâncias. Desta forma, de acordo com estes autores, os microvertebrados recuperados em depósitos de fácies de canal, apesar de retrabalhados, ainda estão próximos da área fonte, então em teoria também poderiam ser utilizados em reconstruções paleoambientais. Já os microvertebrados em fácies lacustres estariam relacionados à processos de mortalidade natural e acumulação passiva *in situ* (*attritional*) em ambientes com baixa taxas de sedimentação. Nestes lagos, a atividade biológica de fundo (bioturbação) seria responsável pela degradação dos fósseis e das feições tafonômicas de quebra e desarticulação. Apesar do *time-averaging* da assembleia limitar a identificação de fenômenos de curta duração, como a idade da população permanente, ou a estrutura da cadeia alimentar, por outro lado aumenta as chances de se recuperar tanto as espécies mais abundantes, quanto membros mais raros e transientes do local (Rogers & Brady 2010).

2. MATERIAL E MÉTODOS

Em cada artigo apresentado há uma breve versão sobre a estratégia de coleta e desagregação dos materiais, mas se optou por trazer uma seção mais detalhada a respeito destas etapas iniciais de abordagem das amostras, uma vez que estes procedimentos dizem respeito a todas as amostras apresentadas aqui. Metodologias específicas empregadas nas análises dos fósseis e amostras da camada de microfóssil *bonebed* constam em cada artigo conforme sua pertinência.

2.1. Coleta e Processamento das Amostras

A coleta se deu em duas frentes de lavra, denominadas de PH3 e PH1, pertencentes a companhia de mineração pH7 em Santa Rosa de Viterbo (SP) onde camadas de microfóssil *bonebed* afloram. Tais camadas da Formação Corumbataí foram escolhidas por contarem com uma taxonomia já conhecida de seus elementos (p. ex., Ragonha 1984, Richter 1985, Maranhão & Petri 1996, Toledo & Bertini 2005), de modo a facilitar o reconhecimento de seus componentes e permitir estudos de caráter mais tafonômico e paleoecológico.

Para estimar a quantidade de amostras que deveriam ser recolhidas para cada frente, primeiramente mediu-se toda a extensão de cada uma das lavras. Já para saber os pontos exatos em que cada amostra seria retirada referente a extensão da frente de lavra, optou-se por uma amostragem aleatória para evitar qualquer vício nos dados. Deste modo, os pontos de coleta foram sorteados com o auxílio de um aplicativo de celular gratuito chamado Sorteio, desenvolvido pela Code Apps. Porém, nem todos os pontos sorteados puderam ser alcançados para a coleta, devido a desbarrancamentos de material por cima da camada ou devido a impossibilidade de acesso à camada. Na frente PH3, por exemplo, um total de 30 locais de amostragem foram sorteados, dos quais 10 precisaram ser descartados (20 pontos realizados no total). Já na frente PH1 um total de 8 amostras foram retiradas.

Coletou-se ainda uma amostra em cada lavra referente a uma segunda camada de microfóssil *bonebed*, superior à camada de interesse, localizada cerca de 4 m acima no afloramento, totalizando então 30 amostras coletadas entre as frentes PH1 e PH3. As amostras foram ensacadas e identificadas conforme o ponto correspondente a sua localização na frente de lavra e a frente de lavra proveniente. Também se mediu a espessura da camada e retirou-se as coordenadas em alguns dos pontos, para garantir que o material de fato constituía uma camada em sua geometria e não uma lente de material.

O método de *screenwashing* vem sendo utilizado pela maioria dos autores para a recuperação de microfósseis de vertebrados (e.g. Cifelli *et al.* 1996, Heckert & Jenkins 2005, Azevedo *et al.* 2007, Foster & Heckert 2011). Nesta técnica, o peneiramento de um grande volume de rochas é feito em campo sob água, processo no qual vai havendo a desintegração inicial da matriz conjuntamente com a concentração de parte dos fósseis, que são posteriormente separados com o auxílio de um estereoscópio (Cifelli *et al.* 1996). A metodologia adotada aqui é semelhante a este método, no sentido de que houve a desagregação e peneiramento do material previamente a separação dos fósseis. Porém, as condições em que se deu a desagregação e peneiramento foram adaptadas devido às condições de infraestrutura disponíveis no laboratório de Paleohidrogeologia do Instituto de Geociências (IGe) da Unicamp, mas principalmente devido à necessidade de um controle rígido de cada porção das amostras.

No laboratório, a primeira etapa foi colocar as amostras em caixas plásticas e deixá-las para secar em temperatura ambiente durante alguns dias. Quando secas, de cada amostra separou-se um quilo (Figura 2.1A) com o auxílio da balança eletrônica CG-LIBROR EL-600. Como o material era composto por uma matriz argilosa e muito friável, escolheu-se a opção de separar os bioclastos por simplesmente submergir as amostras em água. Tal método foi escolhido devido à ausência de cimento e à presença de argilas expansivas na camada que, ao interagirem com a água e se expandirem, contribuíram para a fragmentação da matriz argilosa e a fácil liberação dos clastos. Portanto, as amostras foram colocadas individualmente em baldes de plástico e submersas em água durante duas semanas (Figura 2.1B), nas quais procurou-se agitar gentilmente as amostras na água de forma manual para ajudar a soltar e desintegrar os blocos de rocha, aumentando a cada vez mais a área superficial em contato com a água.

Após o prazo de duas semanas, a água foi retirada com a ajuda de uma peneira de 270 *mesh* (0,053 mm) para aumentar a recuperação de material da camada. Durante esta etapa, no entanto, as frações silte e argila que estavam em suspensão foram descartadas juntamente com a água, de modo que a próxima etapa não começou exatamente com um quilo. As amostras foram novamente deixadas para secar em temperatura ambiente (Figura 2.1C) e depois peneiradas utilizando no total 4 peneiras (16 mm, 5 mm, 20 *mesh*/0,85 mm e 50 *mesh*/0,30 mm) e obtendo-se no total 5 frações (mais o que passa pela peneira de 50 *mesh*/fundo de peneira). Cada uma das frações peneiradas foi pesada.

Uma vez que, as frações de 20 e 50 mesh são bastante finas e contém bioclastos em grandes quantidades e, juntamente com a fração de fundo de peneira, concentram também a maior parte da massa na maioria das amostras, decidiu-se por não analisar a fração inteira, mas uma pequena porção representativa. Para tanto, homogeneizou-se as amostras e realizou-se o quarteamento de cada uma (Figura 2.1F). De cada um quarto escolhido foi retirado o equivalente a uma colher de sopa (aproximadamente 15 ml) para a fração de 20 *mesh* e uma colher de café (aproximadamente 2,5 ml) para a fração de 50 *mesh*.

Contudo, uma análise da fração de fundo de peneira e 50 *mesh* demonstrou que os bioclastos contidos nessas frações se encontram muito fragmentados e retrabalhados, além de apresentarem um volume muito grande de material, sendo inviável a análise destas frações. Assumindo, portanto, que estas porções de amostras não apresentavam nenhum componente que não estivesse presente na porção restante, estas frações foram descartadas do estudo.

Além disso, para as frações de 20 *mesh* foi sorteado um total de 10 amostras para serem analisadas. Desta forma, as frações que foram de fato estudadas foram as de 16 mm, 5 mm e 10 amostras representantes da fração de 20 *mesh*. De cada uma delas separou-se os componentes (Figura 2.1G-I) em: argila, coprólitos, dentes, escamas e grãos não desagregados, que são porções de argila e bioclastos que a submersão em água não conseguiu separar. Cada categoria foi então pesada. Para as categorias dente e escama utilizou-se a balança Adventurer OHAUS modelo AR2140, pois é uma balança de maior precisão, sendo mais sensível para medir a massa destes bioclastos.

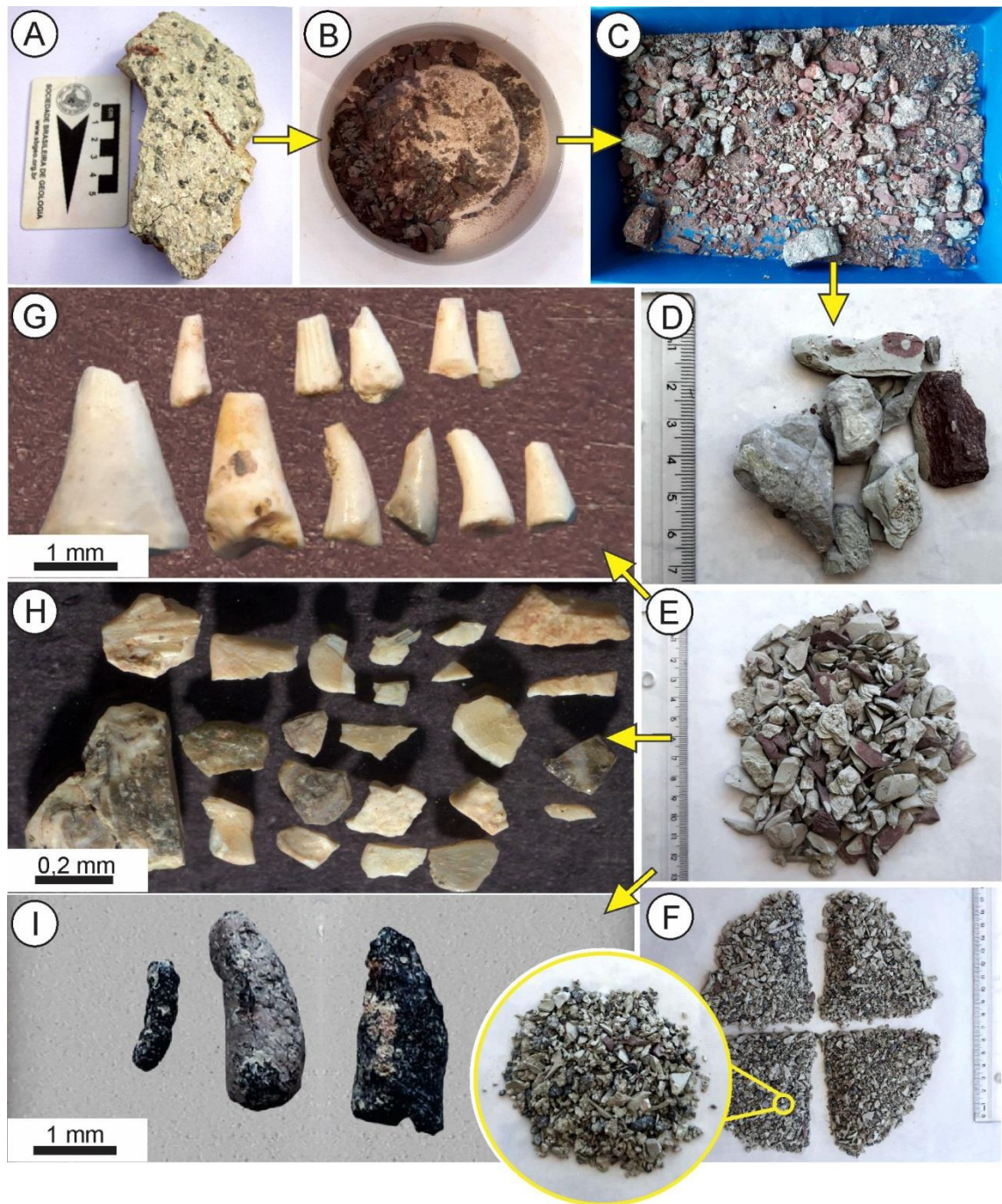


Figura 2.1 – Etapas de processamento das amostras, as setas indicam a evolução das etapas de desagregação. A) bloco de rocha de 1 kg separado para desagregação após pesagem. B) Etapa de submersão em água causando a quebra da amostra, pode-se observar a amostra fragmentada no fundo do balde ao final da etapa. C) Secagem das amostras em temperatura ambiente. D-F) Amostras separadas por fração após etapa de peneiramento. D) Fração de 16 mm. E) Fração de 5 mm. F) Fração quarteada de 20-mesh, com imagem ampliada do equivalente a uma colher de sopa selecionado para análise. G-I) Exemplo dos fósseis recuperados a partir da fração peneirada de 5 mm. G) Ictiodontes de paleoniscídeos, 8PH3/5. H) Fragmentos de escamas de paleoniscídeos, 8PH3/5. I) Coprólitos cilíndricos, 99PH3/5.

3. ARTIGOS PRODUZIDOS

Considerando-se o grande volume de dados obtidos a partir das análises de *bonebeds* da Formação Corumbataí em SRDV, três artigos foram elaborados para a publicação formal dos resultados. A fim de se otimizar a divulgação destes resultados, os dados obtidos foram separados visando abordagens individuais para cada componente fóssil presente na camada (microvertebrados e coprólitos), bem como visando um estudo mais aprofundado das assinaturas tafonômicas observadas e suas implicações. A seguir são listados os materiais produzidos:

- (1) *“Ichthyoliths of the Corumbataí Formation: new occurrences and interpretations for São Paulo state, Brazil (northeastern Paraná Basin)”*.

Jurigan I., Ricardi-Branco F., Delcourt R.

- (2) *“Permian Western Gondwana food chain elucidated by coprolites from the Corumbataí Formation (Paraná Basin, Brazil)”*.

Jurigan I., Ricardi-Branco F., Dentzien-Dias P.

- (3) *“Taphonomic analysis of microfossil bonebeds from Western Gondwana: a case study from the Late Permian Corumbataí Formation (Paraná Basin, Brazil)”*.

Jurigan I., Ricardi-Branco F., Dantas M.V.B.

3.1. Artigo 1: *“Ichthyoliths of the Corumbataí Formation: new occurrences and interpretations for São Paulo state, Brazil (northeastern Paraná Basin)”*.

Abstract

“The Permian ichthyofauna of the Passa Dois Group is well known for the ubiquitous presence of disarticulated elements of a variety of fish taxa that remains largely understudied. Lower actinopterygians (Palaeonisciformes) are the most abundant, together with isolated teeth of Xenacanthiformes chondrichthians. This study brings new information on the external micro-ornamentations of actinopterygian teeth and rhomboid scales of the Corumbataí Formation collected for the first time in Santa Rosa de Viterbo region in the State of São Paulo, as well as a new proposition to approach this remains by using cluster analysis. These

fossils were found in distal storm deposits (tempestite) and were separated from the rock matrix for analysis. Six distinct actinopterygian tooth morphotypes were identified. Curved forms are dominant in the assemblage, with ornamentations varying from smooth to ribbed shafts and others with grooves and tubercles. The scales are very fragmented showing surface micro-punctuations and longitudinal ridges. The Xenacanthiformes tricuspid teeth were very scarce in the assemblage and no complete specimen was recovered. Nonetheless, it was possible to identify them by their subtriangular shape and drop-shaped basal tubercle. Both ichthyodonts and scales show characteristics similar to at least other 26 occurrences, spread over more than 1000 km, and already described in the literature stratigraphically positioned above and below the Corumbataí Formation, attesting the wide temporal and spatial distribution of these fossils.”

Este primeiro artigo apresenta as descrições taxonômicas dos ictiodontes e escamas encontrados nas camadas de SRDV, bem como traz algumas considerações tafonômicas a respeito da modificação original de suas morfologias. O artigo foi publicado pelo *Journal of South American Earth Science*, pela empresa editorial Elsevier. Segundo a política de *copyright* da Elsevier a divulgação em teses e dissertações de artigos já publicados devem direcionar o leitor, através do DOI, para a publicação formal no site do *ScienceDirect*. Portanto, abaixo constam os dados da publicação:

- Jurigan I., Ricardi-Branco F., Delcourt R. 2022. Ichthyoliths of the Corumbataí Formation: new occurrences and interpretations for São Paulo state, Brazil (northeastern Paraná Basin). *Journal of South American Earth Sciences*, **119**, 103958. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103958>

3.2. Artigo 2: “Permian Western Gondwana food chain elucidated by coprolites from the Corumbataí Formation (Paraná Basin, Brazil)”.

Abstract

“Fossilized feces (coprolites) are remarkable tools for paleobiology and paleoecology assessment. Here they are used to reconstruct the Permian interactions between organisms that once composed a large interior sea at Western Gondwana. Coprolites from the Corumbataí Formation were retrieved from a distal tempestite layer and investigated about

their morphology, texture, and food inclusions, applying hand sample description, petrographic analysis, EDS/SEM, and confocal microscopy. Seven morphotypes were recognized, which were probably derived from fishes, like xenacanthid sharks, basal Actinopterygii (Palaeonisciformes), petalodontids/dipnoan, and possible tetrapods, such as temnospondyls and diapsids. Four coprofabrics were also recognized and allowed the establishment of four different feeding/digestive strategies and, consequently, the definition of carnivorous-piscivorous predators as top predators, but also as occupants of intermediate trophic niches. Durophagic/deposit feeders were occupants of inferior trophic niches. This food web developed under stressful conditions, during a moment of aridization of the Paraná Basin, in association with ostracods and sponges' proliferation, and during this moment palaeoniscoid fishes seem to have been the main exploited resource in the environment.”

Este segundo artigo diz respeito aos morfotipos de coprólitos identificados e a análise dos resíduos de alimentos não digeridos que cada morfotipo contém, a partir dos quais foi possível a reconstrução da cadeia alimentar do paleoambiente Corumbataí. O artigo foi publicado pelo *Journal of South American Earth Science*, pela empresa editorial Elsevier. Segundo a política de *copyright* da Elsevier a divulgação em teses e dissertações de artigos já publicados devem direcionar o leitor, através do DOI, para a publicação formal no site do *ScienceDirect*. Além disso, as imagens petrográficas a partir das quais esse artigo foi baseado foram tornadas públicas e inseridas no Repositório de Dados de Pesquisa da Unicamp (REDU). Portanto, abaixo constam os dados destas publicações:

- Jurigan I., Ricardi-Branco F., Dentzien-Dias P. 2023. Permian Western Gondwana food chain elucidated by coprolites from the Corumbataí Formation (Paraná Basin, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, **127**, 104414. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104414>
- Jurigan I., Ricardi-Branco, F. 2023, Petrographic images of Permian Coprolites. *Repositório de Dados de Pesquisa da Unicamp*, **V1**. <https://doi.org/10.25824/redu/ZLMEC0>

3.3. Artigo 3: “*Taphonomic analysis of microfossil bonebeds from Western Gondwana: a case study from the Late Permian Corumbataí Formation (Paraná Basin, Brazil)*”.

Este terceiro artigo trata das feições tafonômicas comuns aos fósseis de SRDV e, baseado nestas feições, apresenta um modelo de deposição para a acumulação fossilífera. O artigo foi submetido ao *Historical Biology Journal*, pela empresa editorial Taylor & Francis e está atualmente sobre revisão dos pares. A seguir, consta integralmente o manuscrito submetido.

Taphonomic analysis of microfossil bonebeds from Western Gondwana: a case study from the Late Permian Corumbataí Formation (Paraná Basin, Brazil)

Isabela Jurigan ^{a*}, Fresia Ricardi-Branco ^a and Maria Vitória Bortolan Dantas ^a

^a Geoscience Institute, University of Campinas, Campinas, São Paulo, Brazil

*Corresponding author: i117269@dac.unicamp.br (I.Jurigan, ORCID ID: [0000-0002-2052-3533](https://orcid.org/0000-0002-2052-3533))

E-mail addresses: fresia@unicamp.br (F.R.B., ORCID ID: [0000-0003-1004-013X](https://orcid.org/0000-0003-1004-013X)); mvbd97@gmail.com (M.V.B.D., ORCID ID: [0000-0002-3999-8424](https://orcid.org/0000-0002-3999-8424))

Abstract

Storm deposits are common in geological records and encompass a variety of fossil assemblages affected by taphonomic processes that can biased fossil preservation. Here, we describe a microfossil bonebed to demonstrate the role played by certain filters in the final composition of storm-generated fossil accumulations. These layers are recurrent in the Paraná Basin and possibly in other localities of Gondwana, outcropping over 1000 km in the Permian units of the basin. Thirty samples were systematically collected from the state of São Paulo and their components were analysed. These samples consisted of clay matrix, coprolites, scales, and teeth of lower actinopterygian (Palaeonisciformes) and Xenacanthiformes fish. The taphonomic signatures demonstrated that the layer formed as a lag deposit in a distal aquatic environment. Two major taphonomic filters were recognised. The first filter selected bioclasts according to size and density, whereas the second filter preserved only the original phosphatic elements. The third and minor filter were related to breakage, which occurred during reworking and diagenesis, respectively. All of these processes contributed to the generation of an assemblage with limited composition and species richness. Thus, distal tempestites might not be useful for estimating palaeodiversity, but may still offer some valuable information about intraspecies variation.

Keywords: taphonomic filter; microvertebrate; coprolite; phosphatisation

Introduction

As proposed by Eberth et al. (2007), bonebeds are concentrations of complete or incomplete skeletal remains of more than one individual in unusual quantities; that is, quantities that exceed those usually found in the same geological unit or site. Bonebeds are fundamental to palaeobiology as they allow studies concerning intraspecific variations and taxonomic characterisation of different species or ontogenies. However, as bonebeds can be generated by a wide combination of processes (Rogers and Kidwell 2007), each layer represents a particular case and must be individually analysed to determine the type of information that can be extracted from it (Brinkman et al. 2007). This is because taphonomic filters that are involved in the formation of a layer can yield divergent quantitative results with respect to another layer and this must be considered in palaeofauna reconstruction (Blob and Fiorillo 1996). On the other hand, if these layers originated in the same sedimentary environment and by similar events, then such deposits will share some qualitative taphonomic characteristics, such that differences in faunal composition will more probably reflect ecological causes (Blob and Badgley 2007). Thus, it is essential to investigate the trends that occur in these fossil concentrations to understand the generated assemblage and how it impacts our notion of palaeodiversity in a certain environment.

Fossil concentrations are common in the Upper Permian of the Paraná Basin, which is represented by the Passa Dois Group. Both invertebrate (e.g. Della Fávera 1987; Simões et al. 2000; Simões and Torello 2003; Matos et al. 2013) and vertebrate (e.g. Lavina et al. 1991; Soares 2003; Jurigan et al. 2022) fossil assemblages have been reported (Figure 1), and their genesis is usually associated with tempestites deposited during periodic high-energy events (storms, Rohn 1994; Maranhão and Petri 1996; Soares 2003). In the case of vertebrates, in the Passa Dois Group, isolated specimens can be found more frequently in its lowermost (Irati Formation, e.g. Soares 2003) and topmost (Rio do Rasto Formation, e.g. Strapasson et al.

2015) portions, but are rare in sediments of the middle portion of the unit (Serra Alta, Teresina/Corumbataí formations). Usually, in these latter units they occur as disarticulated and fragmented elements (Chahud and Fairchild 2007), making microfossil bonebeds (elements ≤ 5 cm in size, Eberth et al. 2007) a relatively common feature.

These microfossil bonebeds have been one of the most important sources of information regarding the diversity of Permian vertebrate fauna in the Paraná Basin. Therefore, this study aimed to present the main taphonomic processes that act in the formation and preservation of one of these layers in the context of the Corumbataí Formation, which is rich in microvertebrates and coprolites. This characterisation enhances our understanding of taphonomic diversification patterns in fossil preservation in this type of deposit and thus could be used to understand other storm-event-generated bonebeds that are recurrent in Permian units, spreading over 1,000 km within the Paraná Basin (Figure 1A).

Geological setting

The Paraná Basin is a large intracratonic depression that comprises the largest Palaeozoic basin of South America (Limarino and López-Gamundí 2021). The pile of sedimentary and volcanic rocks that is up to 7 km thick, is subdivided into six supersequences (Milani et al. 2007). In Brazil, the Gondwana I Supersequence encompasses the Carboniferous-Permian deposits of the Paraná Basin. Its upper portion consists of the Passa Dois Group, subdivided by Schneider et al. (1974) in the Irati and Corumbataí formations in the northern region of the basin, and in the Irati, Serra Alta, Teresina, and Rio do Rasto formations in the central-southern portion of the basin (Figure 1). The Serra Alta and Teresina Formations present a gradual thinning northeastward (Meghlioratti 2006) such that their reduced thicknesses are included in the undivided Corumbataí Formation in the State of São Paulo (Warren et al. 2015), despite being recognised in the southwestern portion of the State (Holz et al. 2010).

The deposition of the Passa Dois Group starts with the Irati Formation in the context of an extensive, intracontinental, restricted, and hypersaline sea, represented by rhythmic deposits of terrigenous and chemical sediments (Milani et al. 1998). Sea level rise takes place after the deposition of the Irati Formation, considered the last marine incursion in the Paraná Basin (Milani et al. 1998; Milani et al. 2007). The transition from a restricted to a less restricted marine environment occurred during the Wuchiapingian – radiometric ID-TIMS $^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$ age of 257.5 ± 2.2 Ma obtained by Rocha-Campos et al. (2019) – with the deposition of the Corumbataí Formation. The Corumbataí Formation comprises argillite, shales, siltstones, limestones, and coarse- and fine-grained sandstones and presents symmetric ripple structures and hummocky and swaley cross-stratification (Schneider et al. 1974; Kern et al. 2021). Sedimentation starts in relatively deep waters in a transition zone between the lower shoreface and offshore, where the sediment is occasionally reworked by storm waves (Kern et al. 2021).

[Figure 1 near here]

Initially anoxic, the environment gradually became shallower, oxidised, and influenced by tides (Sousa 1985). During this transition, great variations in salinity occurred, evidenced by the amount of bioturbation, as well as by the low diversity of fossil groups (Holz et al. 2010; Kern et al. 2021). According to Meglhioratti (2006), this reflects the progressive continentalisation of the basin, as also observed in the sequences of the Serra Alta and Teresina Formations.

Study Area

The samples came from a quarry exploited at *pH7 Mineração de Calcário*, located in the Santa Rosa de Viterbo municipality, in the northeastern region of the State of São Paulo (Figure 1). The company mines Irati Formation limestones (Bairrinho Bed – Callefo et al. 2018), and Corumbataí Formation clays. This locality is well-known for its giant

stromatolites, which can reach a height of 3 m (Ricardi-Branco et al. 2006; Callefo et al. 2018).

The bioclast-rich layer, here referred to as the Santa Rosa de Viterbo (SRDV) layer, crops out in a 20–24 m-high wall of claystone of the Corumbataí Formation. The contact with the underlying Irati Formation is located approximately 4–5 m below the quarry floor. The SRDV microfossil bonebed layer lies approximately 12 m above the quarry floor (Figure 2B) and is intercalated between the massive reddish clay that compounds the rest of the wall. The bonebed comprises microvertebrate fossils and coprolites distributed in a greyish clay matrix, which makes the layer stand out in the outcrop. Another layer of microvertebrate with similar characteristics occurs approximately 4 m above the SRDV layer. Samples were collected from two mining fronts (Figure 2A): 1) 170 m-long front PH3 (21°29′20.44″ S/47°19′19.60″ W) and 2) 41 m-long front PH1, perpendicular to front PH3 (21°29′18.11″ S/ 47°19′18.70″ W). The SRDV layer was 2–5 cm thick and stretched out not only along the two sampled mining fronts, but also along other fronts of the quarry (Figure 2).

No macroscopic sedimentary structure was distinguished throughout the section, with only clastic dykes (Figure 2B). Such structures are quite frequent in the Corumbataí Formation and crop out as vertical and horizontal bodies across the host rocks (Perinotto et al. 2008). According to Riccomini et al. (1992), these structures resulted from the liquefaction and injection of sediments from earthquakes caused by the reactivation of old lineaments and shear zones during the breakup of the Gondwana supercontinent.

[Figure 2 near here]

Material and methods

Sampling

Two field surveys were conducted in 2019. To avoid the bias generated by the collection process (Peterson et al. 2011), we adopted a random sampling technique. The sampling points

were sorted along the mining fronts using the free cell phone application *Sorteio*, developed by Code Apps. We considered the total extension of each mining front as a basis; the sampling points were labelled according to the metreage along the length of the front. This resulted in 20 sampling points for the PH3 front and eight for the PH1 front.

For comparison, two additional samples were collected from a layer similar to the SRDV layer located approximately 4 m above the outcrop (U.M. – upper microfossil bonebed, Figure 2B). Thus, 30 samples were collected from fronts PH1 and PH3. The attitudes of samples 7m/PH1 and 23m/PH1 were recorded as references for the petrography of the micro-structures and fossil disposition.

Petrography and scanning electron microscopy (SEM) analysis

Five samples were selected for petrographic analysis, including two oriented samples. These samples and their respective thin sections are stored in the *Coleção Científica de Paleovertebrados* (CP2) of the Palaeontology Collection of the University of Campinas (UNICAMP) Geosciences Institute, under the codes CP2/202 to CP2/206. These sections are considered as global representatives of the SRDV layer. The matrix was analysed together with the grains that compose the rock framework to describe the relationship between bioclasts and inorganic fractions.

The mineral compositions of the coprolites from the two thin sections were determined and two coprolite specimens were selected for textural analysis via SEM (14PH1/5 and 18PH1/5). The samples were carbon-coated, and SEM analyses were performed at the Mineral Quantification Laboratory of the UNICAMP Geosciences Institute using a JEOL JSM-IT500HR scanning electron microscope equipped with secondary electron (SE), backscattered electron (BSE), and energy dispersive (EDS) detectors. Petrographic

analyses were performed using a Zeiss Axio Scope.A1 microscope coupled to an Axio Cam MRc5 camera.

X-ray fluorescence analysis (XRF)

Five samples were analysed using X-Ray Fluorescence. Specimens from samples 8m/PH3 and 149m/PH3 were extracted to analyse only the argillaceous portions of the SRDV layer. Additionally, another portion of the sample 8m/PH3 was prepared for chemical analysis, including existing bioclasts (whole-rock analysis). Chemical analyses were performed using a Philips/PW 2404 spectrometer and quantification was performed using UniQuant software.

All sample preparation and analysis steps were performed at the Geochemistry Laboratory of the UNICAMP Geosciences Institute. For the qualitative evaluation of the results obtained for the silicate phases, the certified references GS-N, GRI-1, and BRP-1 were used.

Fossil sorting

Rock disaggregation and processing were accompanied by strict weight control (Figure 3) to determine the proportions of inorganic matter and bioclasts present in the SRDV layer. One kilogram of rock was collected at each sampling point, totalling 30 kg. As the matrix consisted of friable expansive clay, the bioclasts were separated by submerging the samples in water for two weeks. Approximately 76% of the rock samples was disaggregated. The fraction that was not naturally disaggregated was discarded (non-disaggregated fraction; Table 1). After two weeks, the water was removed, but during this stage, the suspended silt and clay fractions were discarded together with the water; therefore, the next stage did not start with 1 kg exactly.

[Figure 3 near here]

After drying, the samples were sieved through 16-mm, 5-mm, and 20-mesh/0.85-mm. However, an analysis of the material found in the 20-mesh fraction showed a great volume of material, so intensely reworked as to be unrecognisable, thus what was effectively analysed were the 16-mm and 5-mm fractions and 10 samples referring to approximately 15 mL (a spoonful) each of the 20-mesh fraction. A summary of the weight of each fraction is presented in Table 1, and the complete weighting dataset can be found in the Supplemental Material.

[Table 1 near here]

Fossil counting

The following components were separated from each analysed fraction: clay, coprolites, ichthyodonts, dermal fish scales, and non-disaggregated grains. As the majority of the bioclasts were fractured but were still complete in the rock samples, we opted for a statistical approach of continuous variables for their counting, using the sample weight. That is because as the material fragmented during processing, an overestimation of the abundance would occur by the direct counting of each fragment (Blob and Badgley 2007). Therefore, we used the weight corresponding to all fragments of each bioclast category to analyse their participation in the layer composition.

In addition, the Number of Identifiable Specimens (NISP) method (Blob and Badgley 2007) was employed together with sample weight, not to quantify individuals, but to infer taphonomic aspects. In this case, the counting of fragments helps generate more precise data than the weight (Tapanila et al. 2008), especially regarding the processes that occur pre- and post-deposition of bioclasts. Thus, each fragment of coprolites in the 16- and 5-mm fractions and of ichthyodonts in the 16-mm, 5-mm, and 20-mesh fractions was counted, considering features such as breakage patterns, deformation, and surface textural aspects, among others, using a Zeiss Stemi 2000-C stereomicroscope coupled to an AxioCam 105 colour camera.

The scales were more fragmented than the other fossils and, therefore, were not accounted for by the NISP method, but only by weight.

Results

General aspects of the layer

The SRDV layer resembled a conglomerate composed of bioclasts and an argillaceous matrix. The bioclasts were densely packed (Figure 4); many of them were in direct contact, others were very close to one another but without contact, and a few were dispersed in the matrix. The grains were poorly selected because bioclasts were observed in all sieved fractions.

Weighing revealed that clay was the main component of the SRDV layer, totalling approximately 82.71% (Table 1), whereas bioclasts corresponded to 17.30% of the total weight. This percentage corresponds to the total weight of coprolites (17.25%), as teeth and scales were not weight significant in the layer (Table 1). Exceptionally, a single bivalve specimen was found with both valves preserved in the 8m/PH3 sample, 5-mm fraction. The surface of the shell was eroded, part of the original calcium carbonate dissolved, and some growth lines were preserved close to the edge.

In the oriented samples, an azimuthal orientation was lacking, despite some bioclasts suggesting a preferred NE-SW or NW-SE direction with great angular variation in both directions. In the thin section, the majority of the bioclasts were concordant with the bedding, even if some were obliquely disposed in relation to it. Within the SRDV layer, some argillaceous lenses devoid of bioclasts appeared truncated (Figure 4) with plane-parallel laminations. Both structures were small (meso- and microscale), incipient, and localised.

Another characteristic of the samples was the presence of Mn oxide, which is usually spread on fossils and locally in the matrix. This oxide was observed in hand specimens and under a stereomicroscope and microscope.

[Figure 4 near here]

Petrography

Under the microscope, it was again evident that the rock framework lacked terrigenous clasts. The bioclasts that form the framework are coprolites, teeth, and scales, which the latter being more abundant than teeth (Figure 5). Despite occupying greater areas of the thin sections, the coprolites appeared to be subordinate to the scales in absolute numbers. Most of the rock was clast-supported, and the inter-grain contacts varied from punctual to long concave-convex.

A low proportion of cement was observed in the SRDV layer, which appeared as fine light stripes between the grains and around the bioclasts (Figure 5). It is formed from material that is too small for identification. The cement likely prevented the total disaggregation of certain portions of the samples during processing.

In the thin sections of the oriented samples, most of the grains did not appear to follow a preferred direction, with a few suggesting opposing NE-SW and NW-SE directions. Some incipient structures suggesting lamination were found in the portions where clay was more abundant (Figure 5D). These laminations appeared to be truncated. There was also deformation around some coprolites and scales, suggesting syngenetic deposition. Some scales were also deformed following the curvature of the bioclasts with which they were in contact (Figure 5C). As a result, these scales fractured, and the fractures were filled with the matrix. Practically all bioclasts, mainly the larger ones, displayed some type of fracture, either filled with a matrix or cement.

Chemical analysis

The argillite samples (8 m and 149 m) generally yielded very similar compositions, attesting to a homogeneous composition along the SRDV layer (Table 2). The highest values corresponded to SiO_2 (> 60%) and Al_2O_3 (~14–15%), indicating that the matrix consisted of aluminosilicates. The P_2O_5 and CaO contents were the most discrepant, with differences of approximately 2% to 3%, respectively, in the 8 m sample, owing to the influence of bioclast fragments, which consisted of hydroxyapatite [$\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$].

[Table 2 near here]

Fossil assemblage

Coprolites

A total of 903 units corresponding to coprolites were analysed; four of these fragments originated from the upper microfossil bonebed. Considering the most common features in the fragments, a classification system for taphonomic signatures was created, as shown in Table 3 and Figure 6.

Most of the specimens were either dark grey (45.74%, $n = 413$) or black (23.69%, $n = 214$), and a minority were whitish (16.61%, $n = 150$) to light grey (12.51%, $n = 113$). In 398 specimens (44.12%), when naturally broken in transverse sections, haloes of different colours varied from reddish to black and were distributed concentrically (Figure 6F). EDS analysis of these haloes did not reveal any compositional change; regardless of the colour, they were composed of calcium phosphate.

In most cases (53.73%, $n = 468$) where the specimens broke, the edges were irregular, sharp, and unaltered, indicating that the fracture was not reworked. Other characteristics of the coprolites were faces with surfaces irregular (19.40%, $n = 175$), more eroded (40.0%, $n = 361$), or polished (37.36%, $n = 337$). Some specimens were deformed by compaction (33.86%, $n = 301$).

[Table 3 near here]

Several samples may present mixed characteristics within the defined taphonomic signatures, for example, showing at the same time a rounded breakage surface and another that is fresh (3.44%, $n = 30$), because these regions developed at different moments in the same specimen. The same occurred with the surface appearance when the sample presented two contrasting faces (3.21%, $n = 29$). In the hand specimens, cavities with irregular edges were observed, similar to geodes, inside which tiny crystals grew. In at least one specimen, the cavities were more rounded, possibly due to bioturbation and gas bubbles (Figure 6K).

[Figure 6 near here]

In some samples, secondary material covered parts of the surface (concretionary cap), either conferring a black colour to them or originating ‘crests’ on irregular surfaces (Figures 6H, 6J, and 6L). In other situations, this same material originated features similar to amygdalas, which were filled with whitish material (Figure 7F). EDS analyses showed that both the concretionary caps and filled amygdalas were, as the matrix of the coprolites, composed of calcium phosphate (Figure 7). The BSE images show that the texture of the apatite that constitutes the matrix of the coprolites is botryoidal and arranged as globules with fringes (Figure 7C) formed by very fine apatite crystals of a more acicular or prismatic habit. The SEM images also showed the presence of hollow and rounded shapes separated by a material with a structure very similar to that of biofilms in the pores between botryoids (Figure 7D).

Apatite is the dominant mineral phase in coprolites, constituting both the inclusions and the matrix. Second, chalcedony was distributed in portions of the matrix as cryptocrystalline grains and as coarser, fibrous, and well-developed grains in the botryoid pores and veins (Figure 7B). Chalcedony can also partially replace apatite in inclusions (skeletal elements inside coprolite) and carbonates. Mn oxide was also present in the thin

sections and was abundant in the coprolite assemblage (51.72%; $n = 467$). EDS analysis revealed the association of Mn with other metals, such as Ni and Co, at low concentrations (Figure 7).

[Figure 7 near here]

Fish remains

All fish elements analysed in this study were disarticulated and isolated in the SRDV layer, and their taxonomic description was presented by Jurigan et al. (2022). The assemblage contained Palaeonisciformes and Xenacanthiformes teeth and rhomboid scales attributed to palaeoniscid fish. All of these remains were generally fractured, and many showed signs of advanced diagenesis on the surface. Such signs were mainly the presence of concretionary caps formed by greyish materials precipitated on the surface (amorphous calcium phosphate) (Figure 8), the coating and adherence of clay at the surface, or the complete elimination of the scale and total replacement by clay, which generated moulds.

Regarding ichthyodonts, 212 units were recovered, among which are entire teeth and fragments. Of this, the majority (67.92%, $n = 144$) were palaeoniscoid remains. A total of 5.20% ($n = 11$) corresponded to Xenacanthiformes, and the remaining 26.88% ($n = 57$) were beyond taxonomic recognition. The most common breaking patterns and fragment types, concerning the palaeoniscid teeth, were: (a) portion of the shaft exhibiting a rounded transversal section (39.61%, $n = 84$); (b) indistinct fragments (22.17%, $n = 47$); (c) complete cusp (15.56%, $n = 33$); (d) portion of the shaft broken in halves along the length, exhibiting all the extension of the pulp cavity (11.33%, $n = 24$); (e) basal portion of the tooth, rounded shapes (9.91%, $n = 21$); (f) isolated acrodin (1.42%, $n = 3$). Both teeth and scales were preferentially concentrated in the 20-mesh (Table 1), with teeth comprising 71.23% ($n = 151$) of the recovered ichthyodont units in this fraction. All ichthyodont units were taphonomically

analysed. Thus, as coprolites, the presence of Mn oxide on the surface of the ichthyodonts was widespread, with half of the assemblage (50.47%, $n = 107$) associated with the oxide.

However, the predominant taphonomic feature was breakage, with 90.57% of the assemblage exhibiting some type of broken surface. These surfaces were classified according to their degree of reworking and followed the same considerations established for this feature in coprolites. The proportion of this feature in each category are presented in Table 4.

[Table 4 near here]

A different category observed in ichthyodonts but not in coprolites consisted of breakage surfaces that form a regular plane (Figures 8C and 8E). This classification refers to a breaking region in which it is not clear whether the edges were rounded or if the fracture was fresh because the generated surface was flat and polished. Fracturing of the ichthyodont enamel was found in 29.5% ($n = 59$) of the units. In this situation, the fractures were more delicate and reached only the outermost layer of the specimens, being distributed along the cohesive shaft despite the microfractures.

Another characteristic of ichthyodonts, present in 10.38% ($n = 22$) of the population, was that they were slightly more opaque, similar to recrystallisation massive aspect (Figure 8E). Some teeth were associated with sediment (65.57%; $n = 139$). This sediment can be present, both filling the pulp cavity and/or associated with the region of the base of some teeth, and covering the surface of others, forming a reddish-orange coating (8.96%, $n = 19$).

[Figure 8 near here]

Discussion

Deposition model

Given the wide extension of the Paraná Basin, it is expected that some variations in environmental conditions, and consequently, the palaeoecological set, exist between the

southern, central, and northern domains of the basin (Richter 2005; Ng et al. 2019). For the state of São Paulo (northern domain *sensu* Ng et al. 2019), Simões and Torello (2003) described five different taphofacies that reflect different conditions generated according to their respective position and depth during the deposition of the Serra Alta, Teresina/Corumbataí units. Features similar to those described here have been reported for taphofacies 3 as defined by these authors. This taphofacies is interpreted as the product of distal tempestites owing to its taphonomic features, such as a great variety of taphonomic signatures, associations with clays, and bioclasts of varied sizes. Therefore, the SRDV fossil concentration should have formed under similar conditions. However, the SRDV level showed a tendency towards the disposition of ichthyodonts and scales parallel to the bedding, a feature suggestive of reworking (Kreisa and Bambach 1982).

Moreover, the tempestite configuration explains many of the features observed in the SRDV layer. A clayey matrix was deposited during the final stages of the storm event, when a significant decrease in energy took place (waning phase), forcing the finer-grained sediment to be removed from more proximal regions and suspended during the peak phase of the storm (Speyer and Brett 1988) – to be rapidly deposited (Kreisa and Bambach 1982). As a result of this process, bioclasts are quickly buried (Simões and Torello 2003). This also explains the inflexion features found in laminations around some fossils, evidencing the accommodation of particles in still unconsolidated sediments (Thulborn 1991).

When analysing the bioclast classes, teeth and scales were concentrated in the 20-mesh fraction. This size preference indicates a better selection of these elements (see Figure 10) than in coprolites. In addition, the fact that teeth and scales are disarticulated but also constitute the skeletal parts most resilient and resistant to abrasion and weathering (Behrensmeyer 1975; Seilacher 1982), indicates that these elements progressively undergo selection and transport to the deposition site (Maranhão 1995). Additionally, the fact that all

elements are concentrated in at least two layers along the quarry section is also evidence of allochthonous fauna, because if these organisms had lived in this environment, a better distribution of microvertebrates would have occurred throughout the section (Irmis and Elliot 2006).

These bioclasts seem to have accumulated as lag deposits promoted by erosion, in which oscillatory flows of low to high energy remove only the sedimentary matrix and concentrate larger and/or denser elements exhumated from previous deposits (Rohn 1994; Rogers and Kidwell 2007). However, considering the light weight of ichthyodonts as a group (0.87 g), as well as of scales (3.44 g), at least some of these elements were brought into suspension together with the finer-grained particles of the sediment at the beginning of the storm event, which demonstrates, in this case, a certain hydraulic equivalence between these bioclasts and perhaps coprolites in this size fraction and clay (Behrensmeier 1975).

For larger and denser coprolites, two processes explain their introduction in the SRDV layer. The first is related to the lag deposits (Figure 9). Many coprolites in the 16- and 5-mm fractions (40.64%) presented at least one breakage surface with rounded edges, a clear signal of reworking. However, the massive claystones intercalated with the SRDV layer indicate that under normal conditions, sedimentation occurred below the storm wave base. Thus, this reworking could have occurred due to more severe storms (energy higher than average storms, Speyer and Brett 1988), or during intervals of slightly lower base level (Meglhioratti 2006). Therefore, bottom traction currents affected these fossils, causing re-exposure during subsequent storm events (Thulborn 1991; Rogers and Kidwell 2007).

The second process, which can also explain the deposition of less dense coprolites in the 20-mesh fraction and the lack of other terrigenous clasts in the SRDV layer, is a lower sedimentation rate; thus, the faecal material produced by the vertebrate population continued to accumulate over time (Lamboy et al. 1994; Tapanila et al. 2008), generating condensed

assemblages (Meghioratti 2006; Irmis and Elliot 2006). During these periods, bioclasts were subjected to long-term exposure in the water/sediment interface (Simões and Torello 2003).

During the Corumbataí Formation depositional interval, a large, shallow epeiric sea of calm water prevailed. With variable dynamics at the relative base level of the basin and in a regressive regime context, this inland sea was influenced by frequent storms (Rohn 1994). During these more humid episodes, a larger sediment load was transported from the coast to the interior of the basin (Figure 9), with a predominance of proximal facies in the northern domain of the Paraná Basin (Ng et al. 2019). However, the SRDV deposition site would be located at a point of an embayment at the margins of the sea (Rohn 1994), at which the water body depth was greater, allowing the formation of distal tempestites.

In this context, we assume that environmental changes occurred cyclically. This is because the bioclast layer was preceded and succeeded by massive argillaceous layers interrupted by at least one more bioclast-rich layer (U.M. level) with characteristics similar to those of the main SRDV layer. Similar occurrences may exist in the upper portions of the outcrop. The argillaceous layers represent moments at which the local base level was relatively higher and the climate was more humid, with a consequent inflow of terrigenous material made available by storms. However, these would not be powerful enough to rework the bottom layers. During this cycle, the usual deposition conditions for this part of the basin would favour suspended clay deposition (Nichols 2009). However, moments of low sedimentation rate would follow under less humid conditions and/or different base levels, during which bioclasts accumulate, for being them the only clasts available. Figure 9 shows a schematic of the microfossil bonebed generation cycle in the Corumbataí Formation as a result of the combination of storm events and changes in the sedimentary budget. At the end of the storm, background sedimentation conditions would return, and the organic remains

would then be subject to diagenetic processes as well as reworking by the following storm episodes until their definitive burial.

Physicochemical depositional environment conditions

The mineral phases found in the fossil assemblages allowed us to understand the prevalent pH range in the fossil diagenetic environment. The main mineral phase was hydroxyapatite, which is present in teeth, scales, and coprolites, indicating that the pH range did not reach values lower than 5 because an acidic pH is capable of dissolving bioapatite (Noto 2011). On the contrary, a taphonomic filter in the SRDV layer promoted the preservation of this mineral phase to the detriment of others, such as calcium carbonate.

Both calcium phosphate and calcium carbonate precipitate in more alkaline media at similar pH values: 7.1 for the phosphate and 7.8 for the carbonate (Dar et al. 2017). In marine environments, where the pH is approximately 8, calcium carbonate is more stable than phosphate. With organic decay, the pH becomes slightly more acidic, approximately 7, leading carbonate to destabilise and dissolve, while phosphate still precipitates (Dornbos 2011). Thus, the pH of the interstitial waters of the SRDV sediment was maintained at approximately 7 for a long time, hampering the preservation of carbonate fossils. This pH range also explains the mineralisation of coprolites by chalcedony during diagenesis. Chalcedony is soluble at $\text{pH} \geq 9$ (Trewin and Fayers 2005) and precipitates only if the environment is supersaturated with silica and subsaturated with carbonate (Fairbridge 1979; Butts and Briggs 2011).

Given the preservation of faeces at the bottom of the water body as well as the scarce bioturbation evidence, we infer that anoxic conditions prevailed at the bottom of this water body. The colonisation of the substrate by benthic fauna was inhibited, which would explain the low bioturbation of both coprolites and substrate, which is a common feature in episodic

storm deposits but is lacking in SRDV (Kreisa and Bambach 1982; Lamboy et al. 1994; Myrow 2005; Jelby et al. 2020).

Despite the absence of more direct evidence of anoxia, such as the presence of sulphides (e.g. pyrite), the colour difference between the layers containing bioclasts and the mining front is noteworthy. Although the mining front was reddish, which is usually associated with the presence of Fe oxides and oxidising conditions, the matrix of the SRDV layers was greyish. According to Nichols (2009), this indicates low oxygenation conditions (a reducing environment). Moreover, although pH was the main phosphatisation control in the SRDV, Eh may have also played a role because, according to Dar et al. (2017), under highly oxidising conditions, PO_4^{-3} is removed by absorption and/or adsorption by $\text{Fe}(\text{OH})_3$ and clay minerals, so that little phosphate is available for the formation of apatite and, consequently, preservation of the bioclasts.

Taphonomic history

Phosphatisation is considered a syndiagenetic process; that is, it tends to occur synchronously with the deposition and initial burial of sediments and bioclasts. Under appropriate conditions and with the availability of phosphate-rich solutions, this process leads to the mineralogical replacement of several fossils such as carbonate fossils, bones, teeth, and coprolites (Fairbridge 1979). Soon after burial, organic matter decomposition ends up being a P source, and together with the metabolic action of microorganisms capable of accumulating phosphate, it contributes to changes in pH and the beginning of phosphatisation (Hollocher and Hollocher 2012; Schiffbauer et al. 2014). This initial diagenesis stage can extend from a few millimetres to 50 cm in depth, where bacteria close to the sediment surface influence the pH dynamics and carbonate dissolution (Fairbridge 1979), as well as favour the preservation of more resistant tissues and elements already enriched in phosphate (Dornbos 2011).

The bacteria that cover the surface of organic matter usually serve as an initial nucleus for phosphatisation and sometimes end up being phosphatised and incorporated into the fossil record (Dornbos 2011). In the case of coprolites, features attributed to the presence of bacteria are common and are generally associated with hollow, oval, and spherical structures observed in SEM images (e.g. Hollocher and Hollocher 2012; Dentzien-Dias et al. 2018; Mancuso et al. 2018; Dentzien-Dias et al. 2021). Such hollow structures were also present in the SRDV specimens (Figure 7C and 7D), as well as in biofilms, which in SEM images showed a mesh-like structure and were very similar to modern extracellular polymeric substances (EPS) described by Westall et al. (2000). The development of these microbial mats over coprolites and substrates would have acted as a seal (Figure 9B), contributing to an increase in phosphate saturation in the pore waters (Dornbos 2011). Lamboy et al. (1994) related the botryoidal nanostructures and globular cavities found in the phosphatic matrix of coprolites to extracellular precipitation around bacteria that later decomposed. Thus, there is strong evidence that phosphatisation in the SRDV layer was driven by bacterial activity, which must have contributed not only to phosphate saturation and authigenic deposition but also to early coprolite mineralisation.

This initial bioinduced mineralisation is important and necessary because it prevents faeces from being decomposed, disaggregated, or even completely deformed by sedimentation (Hollocher and Hollocher 2012; Qvarnström et al. 2016). Only 33.86% of SRDV coprolites underwent compaction, which is a pre-lithification feature (Tapanila et al. 2008). This means that these specimens had not been fully mineralised and were not fully hardened before being buried, probably because they were brought more recently to the depositional site than the other specimens of the assemblage, as demonstrated in Figure 9A.

Concerning the observed fractures, not all freshly broken surfaces were generated by transport once they were predominant in the fossil assemblage. It is most likely that these

features were partly generated after the deposition of all bioclasts in the SRDV layer (Figure 9C) by mechanical compaction and the presence of smectite in the matrix. In the literature, the rocks of the Corumbataí Formation are described as being predominantly composed of illite, with subordinate chlorite, smectite, and kaolinite (Godoy et al. 2017; Montibeller et al. 2020). Quartz, feldspar, muscovite, and biotite are also present in minor proportions (Zanardo et al. 2016). The XRF results are in accordance with the chemical composition of the mineral assemblage. The major elemental contents are similar to those obtained by Godoy et al. (2017) for clays from several mining fronts of quarries exploiting the Corumbataí Formation in the State of São Paulo. Therefore, we assumed that the matrix of the analysed rock samples consisted of the same minerals described by these authors. Thus, changes in sediment moisture stimulated the expansion and contraction of smectites over time, producing fractures and damaging fossils. Occasionally, the movement of clay plays an even more important role in fracturing and deformation than compaction, as movement occurs in many directions, whereas compaction is unidirectional (Behrensmeyer 1975; Noto 2011).

One feature that occurs only in ichthyodonts is a breakage surface, which is both plain and regular. Such a feature is possible if these elements have already undergone a fossil diagenetic process involving mineralisation when fracturing occurs. This is because previously fossilised bones and teeth are denser, less ‘elastic’, and more prone to wear and fragmentation, which results in regular and plane surfaces (Holz and Simões 2002). Several erosion, transport, and reworking episodes can be predicted from the deposition model. This, in turn, can be a plausible explanation for the lack of bones in the SRDV layer and the predominance of teeth and scales. According to Behrensmeyer (1975), teeth can resist these processes better than bones, especially if they are smaller and concentrated in older deposits. Additionally, teeth contain less organic matter than bones, resist weathering, and tend to gain greater durability when buried in P-rich sediments (Behrensmeyer 1975; Seilacher 1982).

Signs of bioclast transport were also evident on the surface appearances described, and were more conspicuous in coprolites. They presented erosional features on at least one face, totalling 42.43% of the coprolite assemblage, and can be interpreted as older elements. However, the percentage of specimens with at least one polished face was significantly higher (40.13%). Polishing, in the case of the SRDV coprolites, may have had three origins: 1) continuous erosion (e.g., Schwanke and Souto 2007; Souto and Nava 2007; Tapanila et al. 2008); 2) an original feature due to mucus in freshly produced excrement (Thulborn 1991; Dentzien-Dias and Francischini 2020); and 3) deposition of secondary calcium phosphate on the surface of these specimens.

This deposition on some specimens is responsible for the formation of irregular surfaces on the original coprolite. It is estimated that the coprolites showing evidence of this secondary deposition are black specimens (23.47% of the assemblage), because in several of these specimens, the material that conferred the black colouration was the same material that generated the ridges (Figure 6L). In this context, the valleys and irregularities seemed to be a response to the accommodation of the matrix and other bioclasts in contact with the coprolites. This deposition of amorphous calcium phosphate can also be observed around some coprolite fragments, which generated structures very similar to the concretions nucleated from a faecal fragment. This results from the differential microenvironment promoted by these organic particles, together with bacterial activity (Thulborn 1991; Lamboy et al. 1994; Dornbos 2011). The amygdaloidal features accompanying these concretions (Figures 7E and 7F), filled with materials of the same composition, most likely represent gas-release bubbles arising from microbial metabolic activity enveloping the coprolite.

Considering the broad spread of Mn oxide on at least half of the fossil assemblage and even on fresh breakage surfaces, we conclude that this must have been the last diagenetic event that took place in the SRDV layer. The deposition of Mn oxides is usually related to

weathering and occurs in various environments and conditions (Potter and Rossman 1979). The presence of Mn oxides in the SRDV layer suggests that, during the final diagenesis stages, an increase in pH and oxygenation levels may have occurred, favouring the precipitation of Mn oxides (Dixon and White 2002).

[Figure 9 near here]

Fossil group representation in the assemblage

Owing to low sedimentation rates, the greater the depositional gap, the greater the potential for richness and ecological mixing of fossil concentrations in condensed assemblages (Rogers and Kidwell 2007). However, after analysing the components present in the SRDV layer, it is evident that the microvertebrate record is restricted to the orders Xenacanthiformes and Paleonisciformes, the latter being dominant in the assemblage. Therefore, either this low-rate deposition moment was not significant in the SRDV, or a strong taphonomic bias occurred, affecting the preservation of these fossils (Tapanila et al. 2008). Storm events can generate biases in the composition and richness of species in the palaeocommunities represented by such layers (Kreisa and Bambach 1982; Miller et al. 1992). For example, as shown by Blob and Fiorillo (1996), preferential selection by fossil size within the assemblage can be reflected in the taxonomic relative abundance patterns.

However, according to Cifelli et al. (1996), large-scale sampling guarantees a good representation of fauna, independent of the fact that processing may contribute to greater wear or fragmentation of the fossils, which could hinder the recognition of other taxa. Thus, owing to the systematic sampling adopted here, we can discuss the possibility that the Corumbataí Formation ichthyofauna in the SRDV region was predominantly composed of these two fish orders. However, in other microfossil bonebeds of the Upper Permian Passa Dois Group, a greater taxonomic diversity of fish groups was also observed. It is worth noting that the

presence of these other taxa is variable among different deposits, whereas xenacanthid and palaeoniscoid remains are usually common elements in most of the Corumbataí microfossil bonebeds. Another possibility is that their remains are more resistant to transportation and reworking, whereas other fish groups may possess more fragile skeletal elements.

However, considering the ichthyodont characteristics, an essential factor that acted as an important taphonomic filter that can explain the lower Xenacanthidae proportion is the weight, shape, and size of the tooth of this chondrichthyan in comparison to the weight and conical shape of the palaeoniscoid tooth. The relationship between bioclast size and weight was analysed for individual teeth, as shown in Figure 10A. The greater concentration of points on the lefthand side of the graph demonstrates that the weight of the elements – which is proportional to density – is a stronger conditioning factor for the final configuration of the assemblage than size, influencing the frequency with which each microvertebrate type is present in the assemblage (Figure 10B), even if in Figure 10A a certain linear relationship is noted for the elements that are much heavier and longer.

In practice, the relationship between density and size can be observed in sample 8PH3/5, for example, where a single xenacanthid tooth with the base measuring 2.87 mm × 2.23 mm corresponds to 0.0107 g, which is very representative of the total weight of this sample (~12%), which contains almost 40 fragments of Palaeonisciformes ichthyodonts varying from 0.46 mm to 3.62 mm in length. The taphonomic state of each tooth in the assemblage should also be considered. In general, xenacanthid teeth are massive and opaque, suggesting recrystallisation and/or replacement by another mineral phase, besides being covered by sediment, which may have directly influenced the final weight and density of these remains (Irmis and Elliot 2006).

Individually, the few recovered xenacanthid teeth weighed on average 0.049 g, whereas the completely recovered palaeoniscid teeth weighed on average 0.0036 g. This was

the same weight as that obtained for the single-shell specimen, which was also close to the mean weight of 0.0031 g obtained for the individual scales. Therefore, the microvertebrate weights in this layer were concentrated mainly in the 0.0019–0.0047 g range (Figure 10B), implying that lighter and heavier elements were less frequent in the SRDV layer. Thus, the xenacanthid teeth were brought in smaller quantities to the final (distal) deposition site because they were denser than the Palaeonisciformes teeth. Thus, it must also be considered that bigger and heavier remains, including other taxa, were most probably destroyed during taphonomic processes or deposited somewhere else.

Nevertheless, the SRDV microfossil bonebed was still valid for retrieving palaeobiological information, even after the transportation, selection, and fragmentation demonstrated here. For example, some taxonomic identification and intraspecies variation between isolated Palaeonisciformes teeth were still possible by analysing their micro-ornamentations, which are distinguishable despite the great reworking they suffered (Jurigan et al. 2022). It was also possible to attest to the prevalence of the palaeofauna and environmental conditions, considering that the U.M. bonebed exhibited the same taphonomic and taxonomic constitution as the SRDV layer.

However, considering only the skeletal remains, distal tempestites, such as the SRDV layer, seem to have diverse low-resolution fossil concentrations. In addition, because of the specific size range of these elements in the layer promoted by selection, ontogenetic information cannot be assessed because it does not represent the original size class of the living population (Brinkman et al. 2007). Consequently, it yields poor information pertaining to the palaeobiocoenosis, which we know from other Corumbataí Formation's bonebeds used to be more diverse, especially with respect to the ichthyofauna population. Moreover, the SRDV microfossil bonebed could also reveal more information about some interspecies relationships and palaeoecological reconstruction if the coprolite population was considered.

[Figure 10 near here]

Conclusions

The fossil assemblage exhibited a mixture of taphonomic conditions from one constituent to another, suggesting a complex reworking history, the contribution of new elements, and periods of non-deposition that led to the accumulation of a time-averaged, condensed assemblage. This passage of time in the assemblage can be depicted by a mixture of elements with different taphonomic signatures, representative of specimens that were exposed for a longer or shorter period, and because of this, were more or less reworked. These characteristics correspond to an environment in which storm waves are the main transport and erosion agents. However, the restricted size selection of the fossils and the deposition of clay as a matrix suggest an association with tempestites formed in distal environments. Owing to these sedimentation dynamics, strong taphonomic filters affect the microfossil bonebed assemblage. The first was selection: there was an accumulation of microvertebrates, predominantly within the 20-mesh fraction. Even within this fraction, another filter played a role because the density of the clasts was a factor more important than size, as it prioritised remains with weights within the 0.0019–0.0047 g range. Such factors influenced the dominance of palaeoniscoids in the assemblage to the detriment of xenacanthids. However, the large variation in the size of the coprolites is due to lag accumulation during periods of non-deposition in this environment.

Owing to the diagenetic history of the fossil assemblage, they were subjected to important taphonomic compositional filtering. With the predominance of pH values in the range of 7, there was better preservation of remains of original phosphatic composition to the detriment of carbonate fossils. This compositional predominance in the assemblage is directly related to bioinduced phosphatisation by microbial activity. Nevertheless, a study of the

SRDV microfossil bonebed demonstrated that palaeobiological information, such as intraspecies variations, can still be retrieved from a distal tempestite. As long as the main processes acting on bioclast accumulation are recognised, it is possible to differentiate what was taphonomically created from the original features. Although species richness may be compromised in distal setting deposits, diversity may be underestimated if no other bonebeds or fossil occurrences from the same geologic unit are known.

Acknowledgements

We are grateful to E.T. for the SEM images obtained and to *pH7 Mineração de Calcário Ltda.* mining company for access and permission to collect material in their site. We thank F.B. and R.B. for field assistance. We also would like to thank the two anonymous reviewers that contributed to the improvement of this work.

Funding

This work was supported by the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, grant 2019/16727-3 ‘Paisagens tafonômicas’) and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, processes number 88882.329726/2019-01 and 307333/2021-3).

Disclosure statement

The authors report there are no competing interests to declare.

References

- Behrensmeyer AK. 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin Museum of Comparative Zoology*, 146(10): 474–578. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.22969>
- Blob RW, Badgley C. 2007. Numerical methods for bonebed analysis. In: Raymond RR, Eberth DA, Fiorillo AR, editors. *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*. Chicago (IL): The University of Chicago Press; p. 333-396.

- Blob RW, Fiorillo AR. 1996. The significance of vertebrate microfossil size and shape distributions for faunal abundance reconstructions: A Late Cretaceous example. *Paleobiology*, 22(3): 422–435. <https://doi.org/10.1017/S0094837300016377>
- Brinkman DB, Eberth DA, Currie PJ. 2007. From bonebeds to paleobiology: applications of bonebed data. In: Raymond RR, Eberth DA, Fiorillo AR, editors. *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*. Chicago (IL): The University of Chicago Press; p. 221-264.
- Butts SH, Briggs DEG. 2010. Silicification Through Time. In: Allison PA, Bottjer DJ, editors. *Taphonomy: Process and Bias Through Time*. 2nd ed. Dordrecht: Springer; p. 411–434. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8643-3_11
- Callefo F, Arduin DHH, Ricardi-Branco F, Galante D, Rodrigues F, Branco FC. 2018. The giant stromatolite field at Santa Rosa de Viterbo, Brazil (Paraná Basin) – A new paleoenvironmental overview and the consequences of the Irati Sea closure in the Permian. *Journal of South American Earth Sciences*, 84: 299–314. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.04.008>
- Chahud A, Fairchild TR. 2007. Vertebrados paleozóicos do estado de São Paulo. [Palaeozoic vertebrates from São Paulo state]. In: Carvalho IdeS, Cassab RdeCT, Schwanke C, Carvalho MA, Fernandes ACS, Rodrigues MAdeC, Carvalho MSSdeC, Arai M, Oliveira MEQ, editors. *Paleontologia: Cenários de vida: Vol.1*. 1st ed. Rio de Janeiro (RJ): Editora Interciência; p. 101–110. Portuguese.
- Cifelli RL, Madsen SK, Larson EM. 1996. Screenwashing and associated techniques for the recovery of microvertebrate fossils. In: Cifelli, RL, editor. *Techniques for recovery and preparation of microvertebrate fossils*. Oklahoma Geological Survey Special Publication, 96(4); p. 1-24.
- Dar SA, Khan KF, Birch WD. 2017. Sedimentary: Phosphates. Reference Module in Earth Systems and Environmental Science. Elsevier; p. 1–18. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10509-3>
- Della Fávera JC. 1987. Tempestades como agentes de poluição ambiental e mortandade em massa no passado geológico: caso das formações Santana (Bacia do Araripe) e Irati (Bacia do Paraná). [Storms as agents of environmental pollution and mass mortality in the geological past: the case of the Santana (Araripe Basin) and Irati (Paraná Basin) formations.] *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 1(2): 239–240. Portuguese.

- Dentzien-Dias P, Francischini H. 2020. Coprólitos e outros bromálitos de vertebrados. [Coprolites and other bromalites from vertebrates]. In: Sedorko D, Francischini H, editors. *Iconologia: interações entre organismos e substratos*. Curitiba (PR): CRV; p. 451-478. Portuguese.
- Dentzien-Dias P, Carrillo-Briceño JD, Francischini H, Sánchez R. 2018. Paleoecological and taphonomical aspects of the Late Miocene vertebrate coprolites (Urumaco Formation) of Venezuela. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 490: 590–603. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.11.048>
- Dentzien-Dias P, Hunt AP, Lucas SG, Francischini H, Gulotta M. 2021. Coprolites from shallow marine deposits of the Nanjemoy Formation, Lower Eocene of Virginia, USA. *Lethaia*, 54(1): 26–39. <https://doi.org/10.1111/let.12380>
- Dixon JB, White GN. 2002. Manganese Oxides. In: *Soil Mineralogy with Environmental Applications*. John Wiley and Sons, Ltd., Vol. 7; p. 367–388. <https://doi.org/10.2136/SSSABOOKSER7.C11>
- Dornbos SQ. 2011. Phosphatization through the Phanerozoic. In: Allison PA, Bottjer DJ, editors. *Taphonomy Process and Bias Through Time*. 2nd ed. Dordrecht: Springer; p. 435-456.
- Eberth DA, Shannon M, Noland BG. 2007. A bonebed database: classification, biases, and patterns of occurrence. In: Raymond RR, Eberth DA, Fiorillo AR, editors. *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*. Chicago (IL): The University of Chicago Press; p. 103-220.
- Fairbridge RW. 1979. Syndiagenesis, anadiagenesis, epidiagenesis: Phases in lithogenesis. *Developments in Sedimentology*, 25(B): 17–113. [https://doi.org/10.1016/S0070-4571\(08\)71044-6](https://doi.org/10.1016/S0070-4571(08)71044-6)
- Godoy LH, Sardinha DdeS, Moreno MMT. 2017. Major and trace elements redistribution in weathered claystones from the Corumbataí Formation, Paraná Sedimentary Basin, São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Geology*, 47(4): 615–632. <https://doi.org/10.1590/2317-4889201720170086>
- Hollocher K, Hollocher TC. 2012. Early processes in the fossilization of terrestrial faeces to coprolites, and microstructure preservation. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57: 79–92.
- Holz M, Simões MG. 2002. Elementos fundamentais de tafonomia. [Fundamental elements of taphonomy]. Porto Alegre (RS): Editora da Universidade/UFRGS. Portuguese.

- Holz M, França AB, Souza PA, Iannuzzi R, Rohn R. 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 29(2): 381–399. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2009.04.004>
- Irmis RB, Elliott DK. 2006. Taphonomy of a Middle Pennsylvanian marine vertebrate assemblage and an actualistic model for marine abrasion of teeth. *PALAIOS*, 21(5): 466–479. <https://doi.org/10.2110/palo.2005.P05-105R>
- Jelby ME, Grundvåg SA, Helland-Hansen W, Olaussen S, Stemmerik L. 2020. Tempestite facies variability and storm-depositional processes across a wide ramp: Towards a polygenetic model for hummocky cross-stratification. *Sedimentology*, 67(2): 742–781 <https://doi.org/10.1111/sed.12671>
- Jurigan I, Ricardi-Branco F, Delcourt R. 2022. Ichthyoliths of the Corumbataí Formation: new occurrences and interpretations for São Paulo state, Brazil (northeastern Paraná basin). *Journal of South American Earth Sciences*, 119, 103958. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103958>
- Kern HP, Lavina ELC, Paim PSG, Girelli TJ, Lana C. 2021. Paleogeographic evolution of the southern Paraná Basin during the Late Permian and its relation to the Gondwanides. *Sedimentary Geology*, 415, 105808. <https://doi.org/10.1016/J.SEDGEO.2020.105808>
- Kreisa RD, Bambach RK. 1982. The role of storm processes in generating shell beds in paleozoic shelf environments. In: Eisele G, Seilacher A, editors. *Cyclic and Event Stratification*. Berlin: Springer; p. 200–207. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-642-75829-4_15
- Lamboy M, Rao VP, Ahmed E, Azzouzi N. 1994. Nanostructure and significance of fish coprolites in phosphorites. *Marine Geology*, 120(3–4): 373–383. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(94\)90068-X](https://doi.org/10.1016/0025-3227(94)90068-X)
- Lavina E, Barberena DA, Azevedo SA. 1991. Tempestades de inverno e altas taxas de mortalidade de répteis mesossauros: Um exemplo a partir do afloramento Passo São Borja, RS. [Winter storms and high mortality rates of mesosaur reptiles: An example from the Passo São Borja outcrop, RS]. *Pesquisas em Geociências*, 18(1): 64-70. Portuguese. <https://doi.org/10.22456/1807-9806.21367>

- Limarino CO, López-Gamundí OR. 2021. Late Paleozoic basins of South America: Insights and progress in the last decade. *Journal of South American Earth Sciences*, 107, 103150. <https://doi.org/10.1016/J.JSAMES.2020.103150>
- Mancuso AC, Benavente CA, Previtera E, Arcucci AB, Irmis RB. 2018. Carnivore coprolites from the lower Carnian (Upper Triassic) Chañares Formation, northwestern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 489: 15–28. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.07.032>
- Maranhão MdaSAS, Petri S. 1996. Novas ocorrências de fósseis nas formações Corumbataí e Estrada Nova do estado de São Paulo e considerações preliminares sobre seus significados paleontológico e bioestratigráfico. [New occurrences of fossils in the Corumbataí and Estrada Nova formations in the state of São Paulo and preliminary considerations on their paleontological and biostratigraphic significance]. *Revista IG São Paulo*, 17(2): 33–54. Portuguese.
- Maranhão MdaSAS. 1995. Fósseis das Formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo: Subsídios ao conhecimento Paleontológico e Bioestratigráfico. [Fossils from the Corumbataí and Estrada Nova Formations in the State of São Paulo: subsidies to paleontological and biostratigraphic knowledge]. PhD thesis. São Paulo (SP): São Paulo University. Portuguese. <https://doi.org/10.11606/T.44.1995.tde-18092015-182742>
- Matos SA, Pretto FA, Simões MG. 2013. Tafonomia dos Pygocephalomorpha (Crustacea, Peracarida, Malacostraca), Permiano, Bacia do Paraná, Brasil, e seu significado paleoambiental. [Taphonomy of Pygocephalomorpha (Crustacea, Peracarida, Malacostraca), Permian, Paraná Basin, Brazil, and their paleoenvironmental significance]. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 16(1): 97–114. Portuguese. <https://doi.org/10.4072/rbp.2013.1.08>
- Meglhioratti T. 2006. Estratigrafia de seqüências das formações Serra Alta, Teresina e Rio do Rasto (Permiano, Bacia Do Paraná) na porção nordeste do Paraná e centro-sul de São Paulo. [Sequence stratigraphy from the Serra Alta, Teresina and Rio do Rasto formations (Permian, Paraná Basin) in northeastern Paraná and south-central São Paulo]. Master's dissertation. São Paulo (SP): State University of São Paulo. Portuguese.

- Milani EJ, Faccini UF, Scherer CM, Araújo LM, Cupertino JÁ. 1998. Sequences and stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), Southern Brazil. *Bol. IG USP, Série Científica*, 29: 125–173.
- Milani EJ, Melo JHGde, Souza PA, Fernandes LA, França AB. 2007. Bacia do Paraná. [Paraná Basin]. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 15(2): 265–287. Portuguese.
- Miller AI, Parsons KM, Cummins H, Boardman MR, Greenstein BJ, Jacobs DK. 1992. Effect of Hurricane Hugo on molluscan skeletal distributions, Salt River Bay, St. Croix, US Virgin Islands. *Geology*, 20(1): 23–26. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1992\)020<0023:EOHHOM>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1992)020<0023:EOHHOM>2.3.CO;2)
- Montibeller CC, Navarro GRB, Zanardo A, Rohn R, del Roveri C, Rocha RRda, Conceição FTda. 2020. Geochemistry of siltstones from the Permian Corumbataí Formation from the Paraná Basin (State of São Paulo, Brazil): Insights of provenance, tectonic and climatic settings. *Journal of South American Earth Sciences*, 102, 102582. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102582>
- Myrow P. 2005. Sedimentary Environments: Storms and storm deposits. *Encyclopedia of Geology*, 580–587. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B0-12-369396-9/00488-3>
- Ng C, Vega CS, Maranhão MdaSAS. 2019. Mixed carbonate-siliciclastic microfacies from Permian deposits of Western Gondwana: Evidence of gradual marine to continental transition or episodes of marine transgression? *Sedimentary Geology*, 390: 62–82. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2019.07.006>
- Nichols, G. 2009. *Sedimentology and Stratigraphy*. 2nd ed John Wiley and Sons, Wiley-Blackwell.
- Noto CR. 2011. Hierarchical Control of Terrestrial Vertebrate Taphonomy over Space and Time: Discussion of Mechanisms and Implications for Vertebrate Paleobiology. In: Allison PA, Bottjer DJ, editors. *Taphonomy Process and Bias Through Time*. 2nd ed. Dordrecht: Springer; p. 287-336.
- Perinotto JAdEJ, Etchebehere MLdeC, Simões LSA, Zanardo A. 2008. Diques clásticos na Formação Corumbataí (P) no nordeste da Bacia do Paraná, SP: Análise sistemática e significações estratigráficas, sedimentológicas e tectônicas. [Clastic dykes in the Corumbataí Formation (P) in the northeast of the Paraná Basin, SP: Systematic analysis and stratigraphic, sedimentological and tectonic significance]. *Geociências*, 27(4): 469–491. Portuguese.

- Peterson JE, Scherer RP, Huffman KM. 2011. Methods of microvertebrate sampling and their influences on taphonomic interpretations. *Palaios*, 26(2): 81–88. <https://doi.org/10.2110/palo.2010.p10-080r>
- Potter RM, Rossman GR. 1979. Mineralogy of manganese dendrites and coatings. *American Mineralogist*, 64 (11-12): 1219-1226.
- Qvarnström M, Niedźwiedzki G, Žigaitė Ž. 2016. Vertebrate coprolites (fossil faeces): An underexplored Konservat-Lagerstätte. *Earth-Science Reviews*, 162: 44–57. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.014>
- Ricardi-Branco F, Caires ET, Silva AM. 2006. Campo de estromatólitos gigantes de Santa Rosa de Viterbo, SP – Excelente registro do litoral do mar Permiano Irati, Bacia do Paraná, Brasil. [Giant stromatolite field of Santa Rosa de Viterbo, SP – Excellent record of the coast of the Permian Irati Sea, Paraná Basin, Brazil]. In: Winge M, Schobbenhaus C, Berbert-Born M, Queiroz ET, Campos DA, Souza CRG, Fernandes ACS, editors. *SIGEP*, 125; p. 371-380. Portuguese.
- Riccomini C, Chamani MAC, Agena SS, Fambrini GL, Fairchild TR, Coimbra AM. 1992. Earthquake-induced liquefaction features in the Corumbataí Formation (Permian, Paraná Basin, Brazil) and the dynamics of Gondwana. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 64(2): 210.
- Richter M. 2005. A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Teresina Formation, Permian of the Paraná Basin, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(2): 149–158. <https://doi.org/10.4072/rbp.2005.2.07>
- Rocha-Campos AC, Basei MAS, Nutman AP, Santos PR, Passarelli, CR, Canile FM, Rosa OCR, Fernandes MT, Ana HS, Veroslavsky G. 2019. U-Pb zircon dating of ash fall deposits from the Paleozoic Paraná Basin of Brazil and Uruguay: A reevaluation of the stratigraphic correlations. *Journal of Geology*, 127(2): 167–182. <https://doi.org/10.1086/701254>
- Rogers RR, Kidwell SM. 2007. A conceptual framework for the genesis and analysis of vertebrate skeletal concentrations. In: Raymond RR, Eberth DA, Fiorillo AR, editors. *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*. Chicago (IL): The University of Chicago Press; p. 1-63.
- Rohn R. 1994. Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná. [Environmental evolution of the Paraná Basin during the Neopermian in eastern Santa Catarina and Paraná]. PhD thesis. São Paulo (SP): São

- Paulo University. Portuguese. <https://doi.org/10.11606/T.44.1995.tde-22062015-145002>
- Schiffbauer JD, Wallace AF, Broce J, Xiao S. 2014. Exceptional Fossil Conservation through Phosphatization. *The Paleontological Society Papers*, 20: 59–82. <https://doi.org/10.1017/s1089332600002801>
- Schneider RL, Muhlmann H, Tommasi E, Medeiros RA, Daemon RF, Nogueira AA. 1974. Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná. [Stratigraphic Review of the Paraná Basin]. *Proceedings of the XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia*. Porto Alegre (RS): 41–65. Portuguese.
- Schwanke C, Souto PRdeF. 2007. Coprólitos espiralados da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba. [Spiral coprolites from the Pedra do Fogo Formation, Parnaíba Basin]. In: Carvalho IdeS, Cassab RdeCT, Schwanke C, Carvalho MA, Fernandes ACS, Rodrigues MAdeC, Carvalho MSSdeC, Arai M, Oliveira MEQ, editors. *Paleontologia: Cenários de vida: Vol.1. 1st ed.* Rio de Janeiro (RJ): Editora Interciência; p. 111–120. Portuguese.
- Seilacher A. 1982. General Remarks About Event Deposits. In: Einsele G, Seilacher A, editors. *Cyclic and Event Stratification*. Berlin: Springer; p. 161–174. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75829-4_11
- Simões MG, Torello FdeF. 2003. Modelo de tafofácies para os moluscos bivalves do Grupo Passa Dois (Formações Serra Alta, Teresina e Corumbataí), Permiano Superior, Bacia do Paraná, Brasil. [Taphofacies model for the bivalve molluscs of the Passa Dois Group (Serra Alta, Teresina and Corumbataí Formations), Upper Permian, Paraná Basin, Brazil]. *Revista Brasileira de Geociências*, 33(4): 369–378. Portuguese. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.2003334369378>
- Simões MG, Kowalewski M, Torello FdeF, Ghilardi RP, de Mello LH. 2000. Early onset of modern-style shell beds in the Permian sequences of the Paraná Basin: implications for the Phanerozoic trend in bioclastic accumulations. *Revista Brasileira de Geociências*, 30(3): 499–503. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.2000303499503>
- Soares MB. 2003. A taphonomic model for the Mesosauridae assemblage of the Irati Formation (Paraná Basin, Brazil). *Geologica Acta*, 1(4): 349–361.
- Sousa SHdeME. 1985. Fácies sedimentares das formações Estrada Nova e Corumbataí no estado de São Paulo. [Sedimentary facies of the Estrada Nova and Corumbataí formations in the state of São Paulo]. Master's dissertation. São Paulo (SP): University

- of São Paulo. Portuguese. <https://doi.org/https://doi.org/10.11606/D.44.1985.tde-28092015-104631>
- Souto PRdeF, Nava W. 2007. Coprólitos de vertebrados da localidade de Presidente Prudente, Formação Adamantina, Bacia do Paraná. [Vertebrate coprolites from the locality of Presidente Prudente, Adamantina Formation, Paraná Basin]. In: Carvalho IdeS, Cassab RdeCT, Schwanke C, Carvalho MA, Fernandes ACS, Rodrigues MAdeC, Carvalho MSSdeC, Arai M, Oliveira MEQ, editors. *Paleontologia: Cenários de vida: Vol.1*. 1st ed. Rio de Janeiro (RJ): Editora Interciência; p. 517–522. Portuguese.
- Speyer SE, Brett CE. 1988. Taphofacies models for epeiric sea environments: middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63(1-3): 225–262. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(88\)90098-3](https://doi.org/10.1016/0031-0182(88)90098-3)
- Strapasson A, Pinheiro FL, Soares MB. 2015. On a New Stereospondylomorph Temnospondyl from the Middle-Late Permian of Southern Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60(4): 843–855. <https://doi.org/10.4202/app.00059.2014>
- Tapanila L, Roberts EM, Bouare ML, Sissoko F, O’Leary MA. 2008. Phosphate Taphonomy of Bone and Coprolite Conglomerates: A Case Study from the Eocene of Mali, NW Africa. *PALAIOS*, 23(3): 139–152. <https://doi.org/10.2110/palo.2006.p06-113r>
- Thulborn RA. 1991. Morphology, preservation and palaeobiological significance of dinosaur coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83(4): 341–366. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(91\)90060-5](https://doi.org/10.1016/0031-0182(91)90060-5)
- Trewin NH, Fayers SR. 2005. Sedimentary Rocks - Chert. In: *Encyclopedia of Geology*. Selley RC, Cocks LRM, Plimer IR, editors. Elsevier, 51–62. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B0-12-369396-9/00315-4>
- Warren LV, Assine ML, Simões MG, Riccomini C, Anelli LE. 2015. A Formação Serra Alta, Permiano, no centro-leste do Estado de São Paulo, Bacia do Paraná, Brasil. [The Serra Alta Formation, Permian, east-central São Paulo State, Paraná Basin, Brazil]. *Brazilian Journal of Geology*, 45(1): 109–126. Portuguese. <https://doi.org/10.1590/23174889201500010008>
- Westall F, Steele A, Toporski J, Walsh M, Allen C, Guidry S, McKay D, Gibson E, Chafetz H. 2000. Polymeric substances and biofilms as biomarkers in terrestrial materials: Implications for extraterrestrial samples. *Journal of Geophysical Research: Planets*, 105(E10): 24511–24527. <https://doi.org/10.1029/2000JE001250>

Zanardo A, Montibeller CC, Navarro GRB, Moreno MMT, da Rocha RR, Roveri Cdel, Azzi ADA. 2016. Formação Corumbataí na região de Rio Claro/SP: Petrografia e implicações genéticas. [Corumbataí Formation in the region of Rio Claro/SP: Petrography and genetic implications]. *Geociências*, 35(3): 322–345. Portuguese.

TABLES

Table 1. Total weight for the materials analysed in this study.

BY MINING FRONT								
Front	Separated Total (g) ¹	Non- disaggre- gated (g)	Analysed Total (g) ²	Analysed clay (g)	Analysed coprolite (g)	Analysed tooth (g)	Analysed scale (g)	Analysed shell (g)
PH3	17359.35	3506.09	7031.84	5802.38	1226.45	0.65	2.36	0.0036
PH1	7363.80	2555.86	1989.19	1658.62	329.27	0.22	1.08	0.00
Total	24723.15	6061.95	9021.03	7461.00	1555.72	0.87	3.44	0.0036
		[%]	100.00	82.71	17.25	0.01	0.04	0.00004
BY FRACTION								
#20	9623.43	0	126.26	122.40	0	0.66	3.19	0
5 mm	9289.71	2288.71	7142.31	6318.20	823.73	0.18	0.19	0.0036
16 mm	5810.01	3773.24	1752.46	1020.40	731.99	0.02	0.05	0
Total	24723.15	6061.95	9021.03	7461.00	1555.72	0.87	3.44	0.0036

¹ the separated total weight material considered all analysed fractions, plus the 50-mesh and sieve bottom fractions, and the weight of the material that did not disaggregate.

² the analysed total weight was calculated without considering the 50-mesh and sieve bottom fractions and the weight of the material that did not disaggregate during sample processing.

Table 2. Chemical composition analysis by XRF of the Santa Rosa de Viterbo samples.

Sample	Clay		Whole rock
	149m	8m	8m/BIO
SiO_2	65.11	61.24	36.00
TiO_2	0.64	0.55	0.20
Al_2O_3	14.69	13.94	7.50
$Fe_2O_3(t)$	3.96	3.49	2.10
MnO	0.05	0.07	0.30
MgO	3.09	3.25	2.00
CaO	2.30	5.14	23.00
Na_2O	0.26	0.34	0.40
K_2O	3.17	3.04	1.50
P_2O_5	1.33	3.22	20.00
F	-	-	1.30
S	-	-	0.20
Sr	-	-	0.20
$LOI^* (1000^\circ C)$	5.21	5.53	5.50

*LOI = Loss on ignition at 1000 °C.

Table 3. Main taphonomic signatures observed in the coprolite fossil assemblage, respective explanations, and the relative representativity of each feature.

Feature	Classification	%	n	Description
Surface appearance	Irregular (Fig. 6A-B)	19.4	175	Craters on the surface create significant unevenness in the form of valleys and ridges. Commonly filled with sediment.
	Eroded (Fig. 6C-D)	40.0	361	Rough surface. Regions of valleys and ridges are present, but with smaller unevenness. Craters tend to be more regular and less filled with sediment.
	Polished (Fig. 6G-J)	37.36	337	Regular and smooth surface. It may have small, shallower craters with a circular and regular contour. Very little to no association with sediment.
Luster	No	66.33	599	Commonly associated with more polished surfaces, but also present in some ridges. Glossy appearance, greasy shine (Fig. 6B).
	Yes	33.67	304	
Breakage	Rounded	37.2	324	Edges of the broken region are rounded, with signs of rework.
	Fresh	50.29	438	Edges of the broken region are still sharp, with no sign of reworking.
	Without fracture	9.07	79	Integer coprolite
Compaction	No	66.14	588	More than one flattened face at the same time.
	Yes	33.86	301	
Mn oxides presence	No	48.06	434	Dark material in the form of dots scattered over the surface, dendrites or even coating some parts of the surface (Fig. 6F).
	Yes	51.72	467	
Haloe presence	No	55.88	504	Such a feature is mainly presented in the form of a lighter/darker cortex than the nuclei.
	Yes	44.12	398	
Surface fracturing	No	85.14	768	Microfractures that could or could not be filled with sediment. Most are superficial, but some can be wider and deeper.
	Yes	14.86	134	

Table 4. Classification of breakage surfaces observed in the SRDV ichthyodont assemblage.

Category	<i>n</i>	%
Rounded	51	24.06
Fresh	113	53.30
Fresh and rounded	5	2.36
Without fractures	20	9.43
Regular plane	23	10.85
TOTAL	212	100.00

FIGURES

Figure 1.

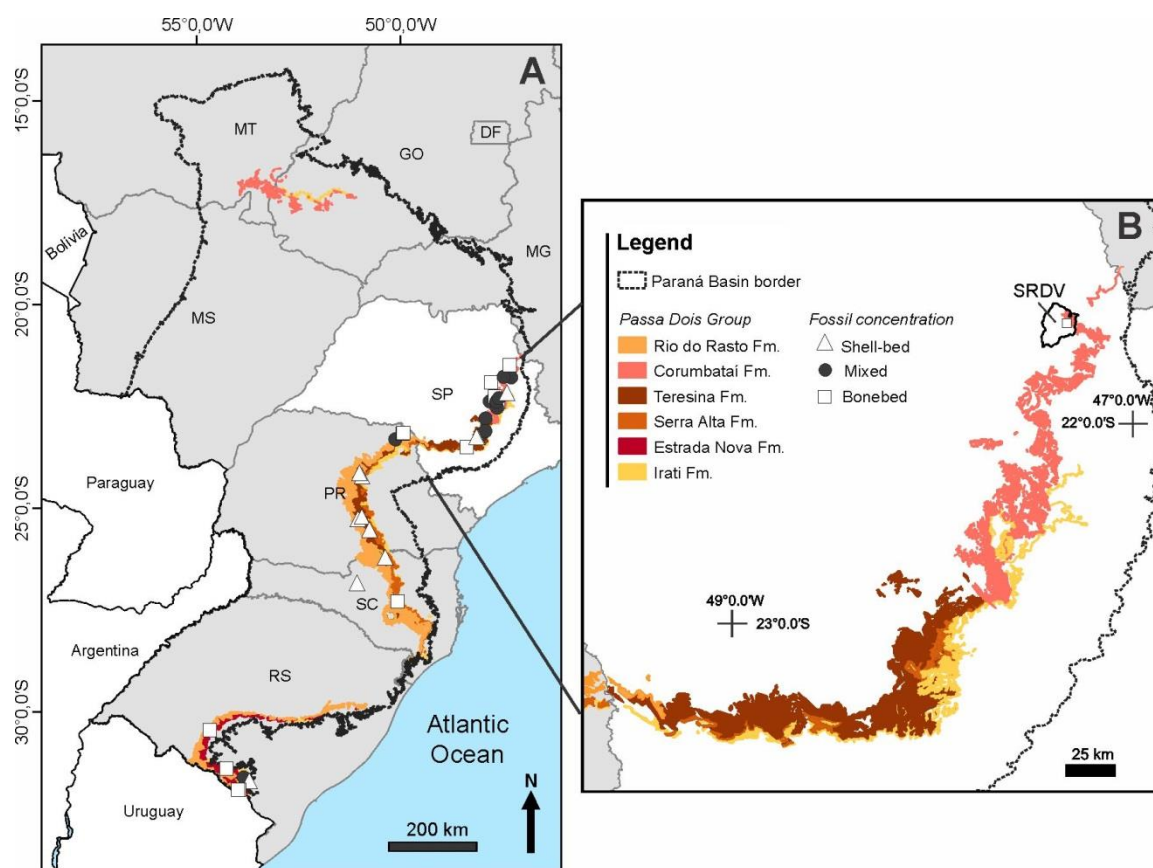


Figure 2.

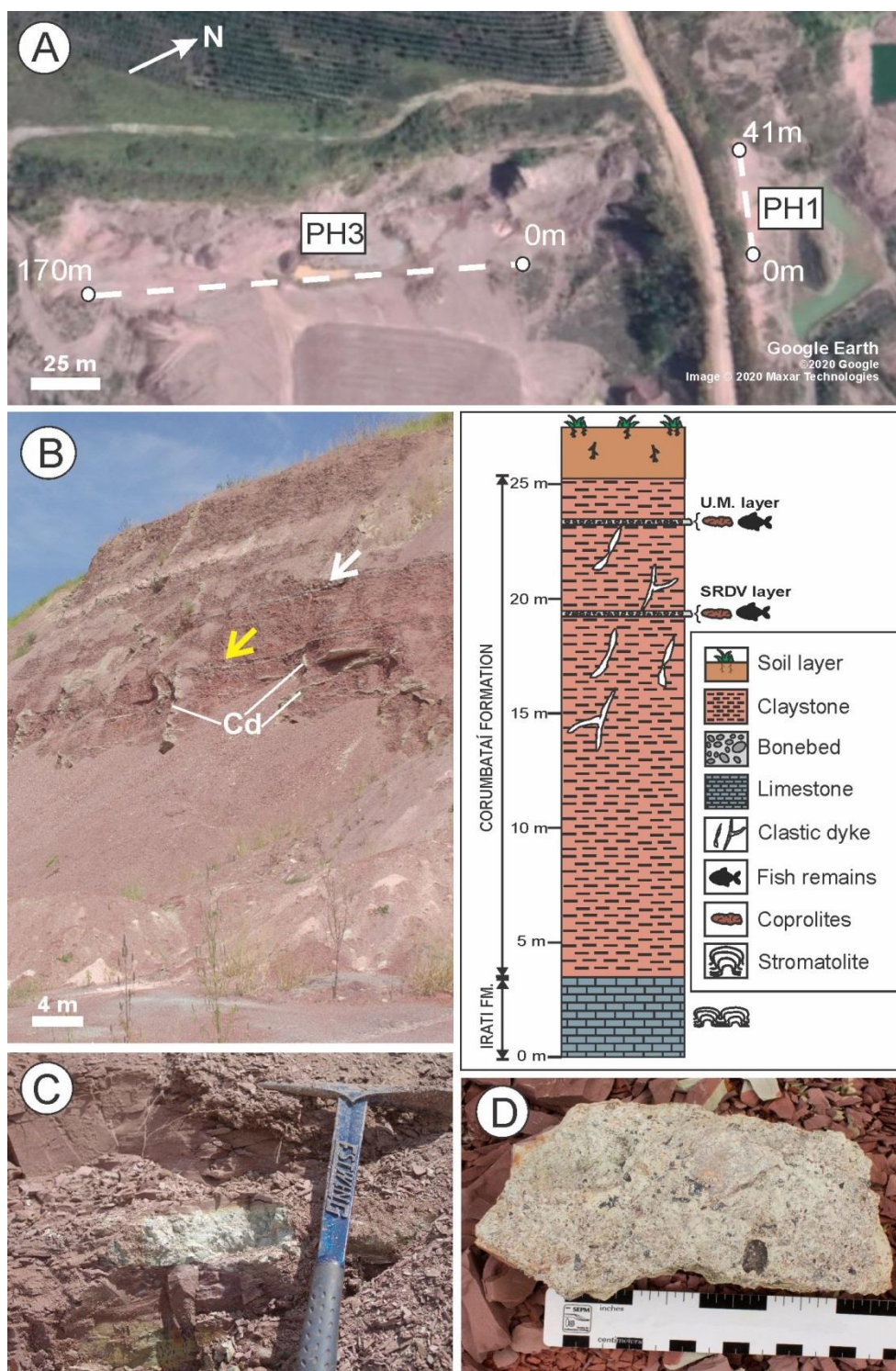


Figure 3.

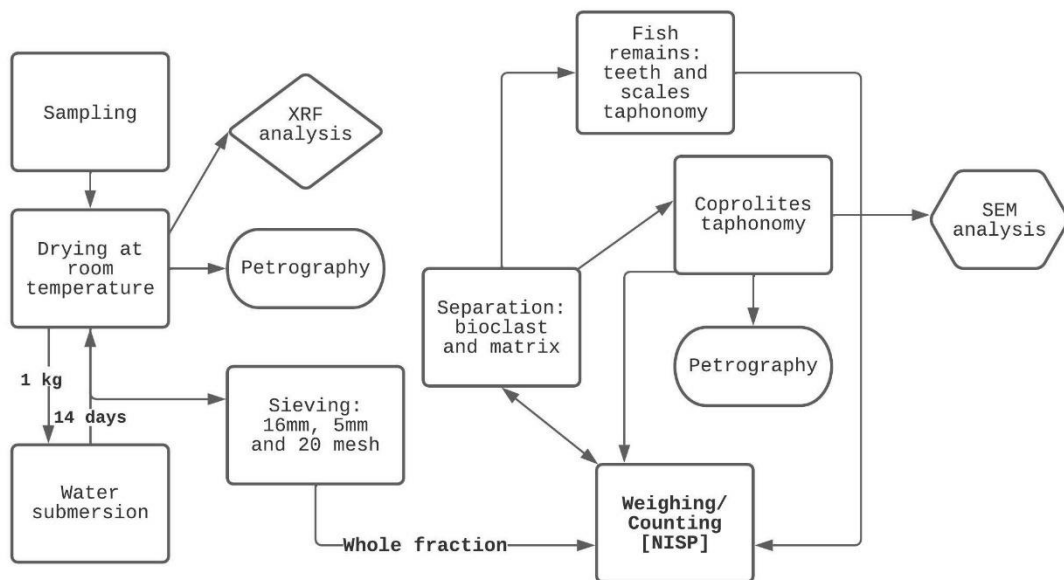


Figure 4.

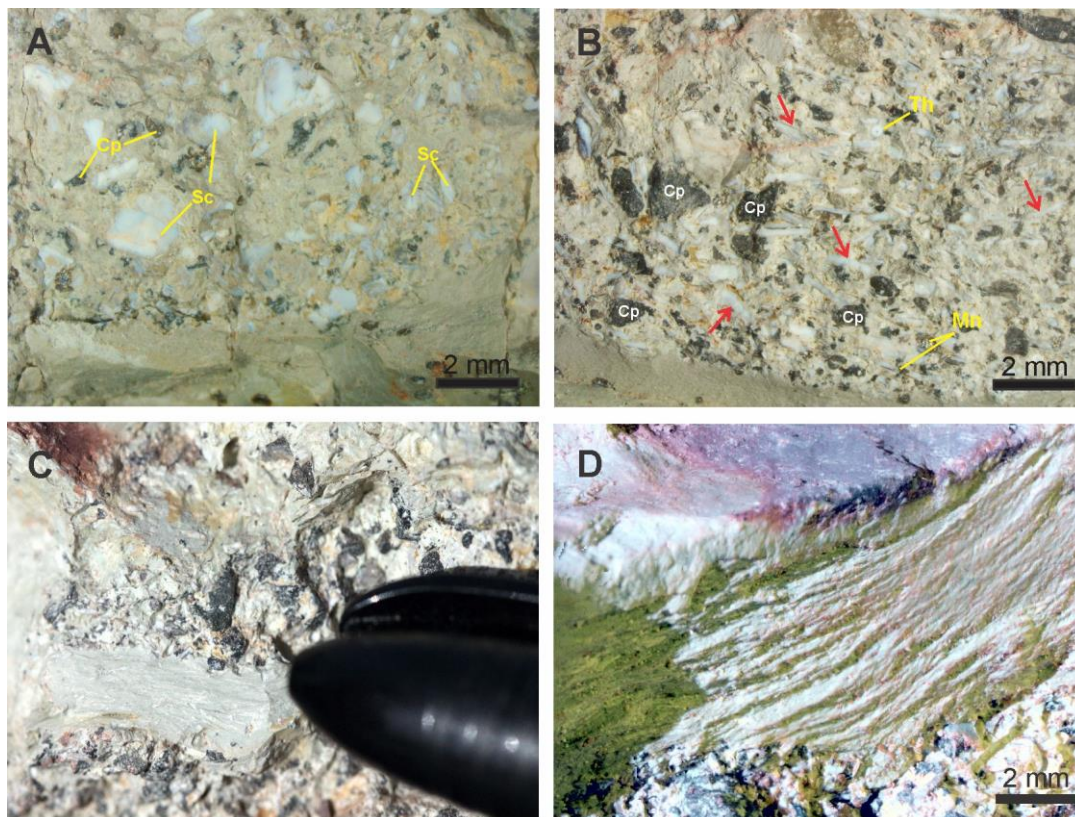


Figure 5.

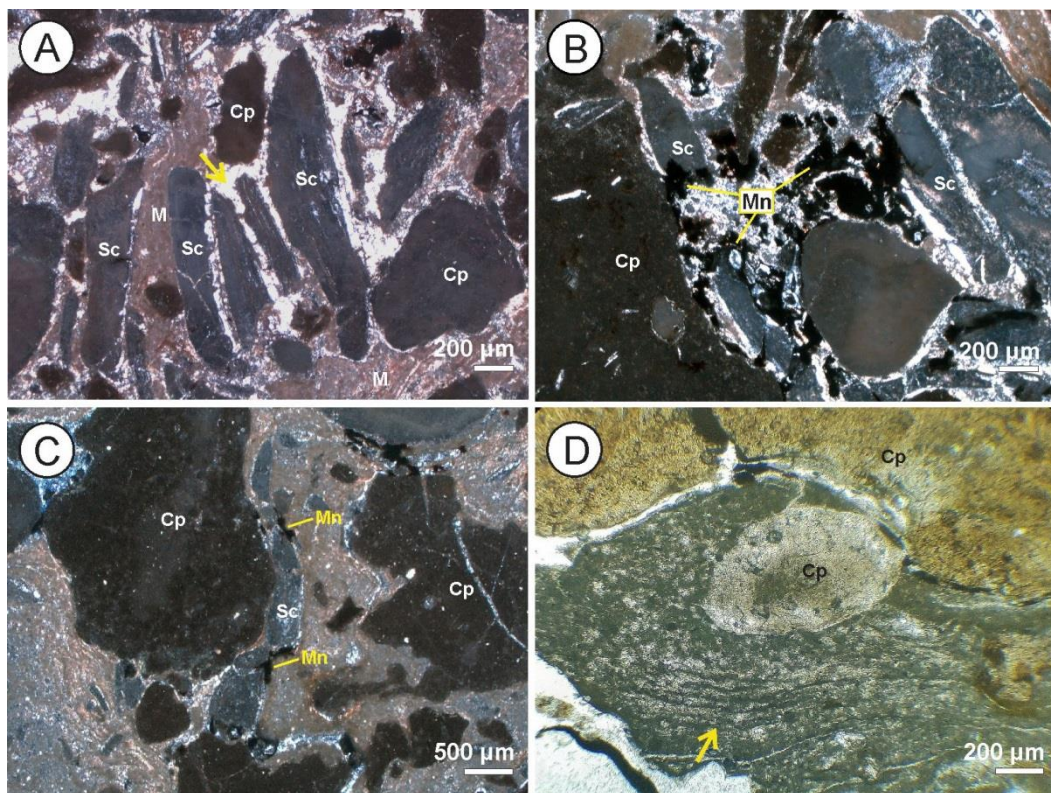


Figure 6.

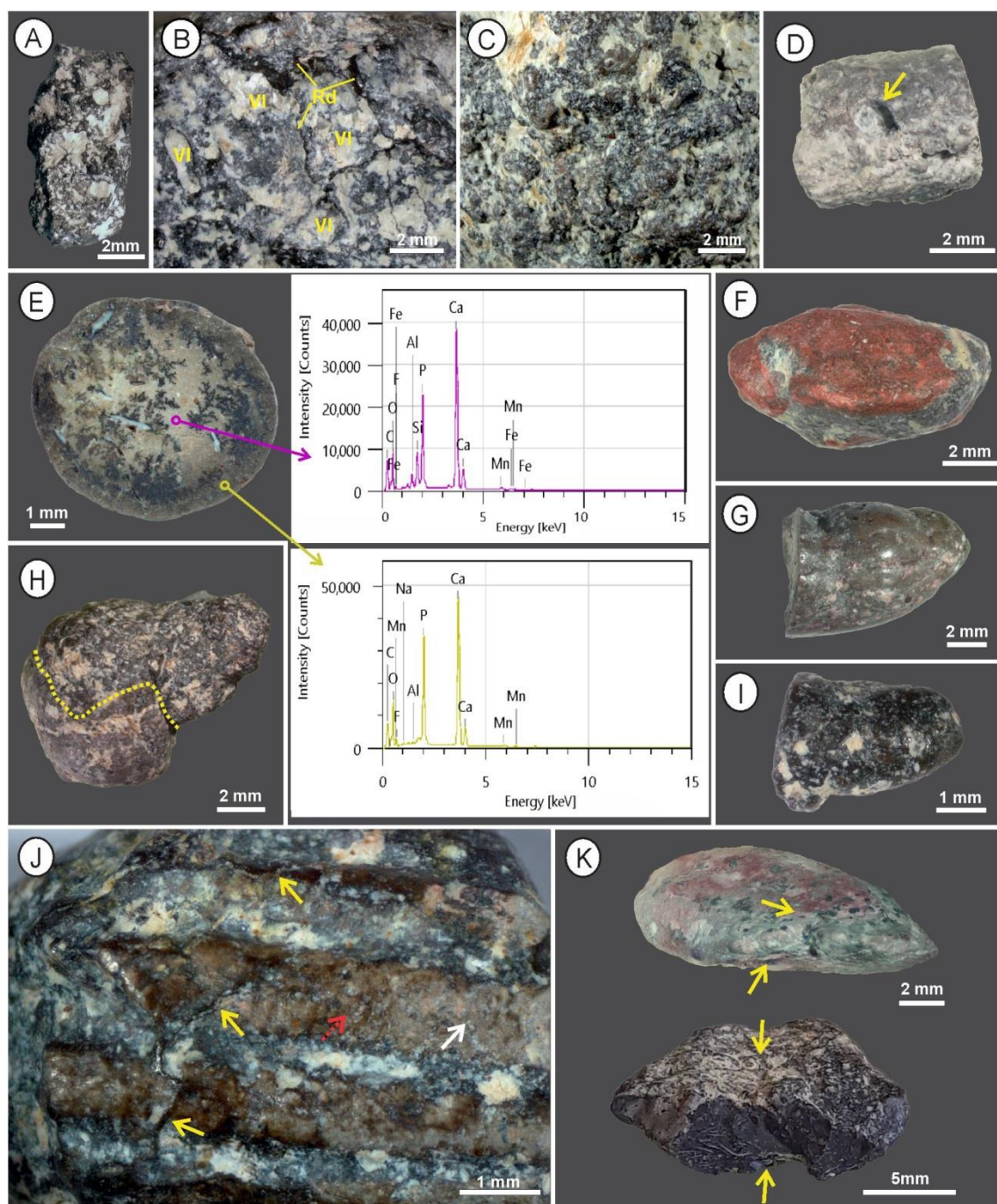


Figure 7.

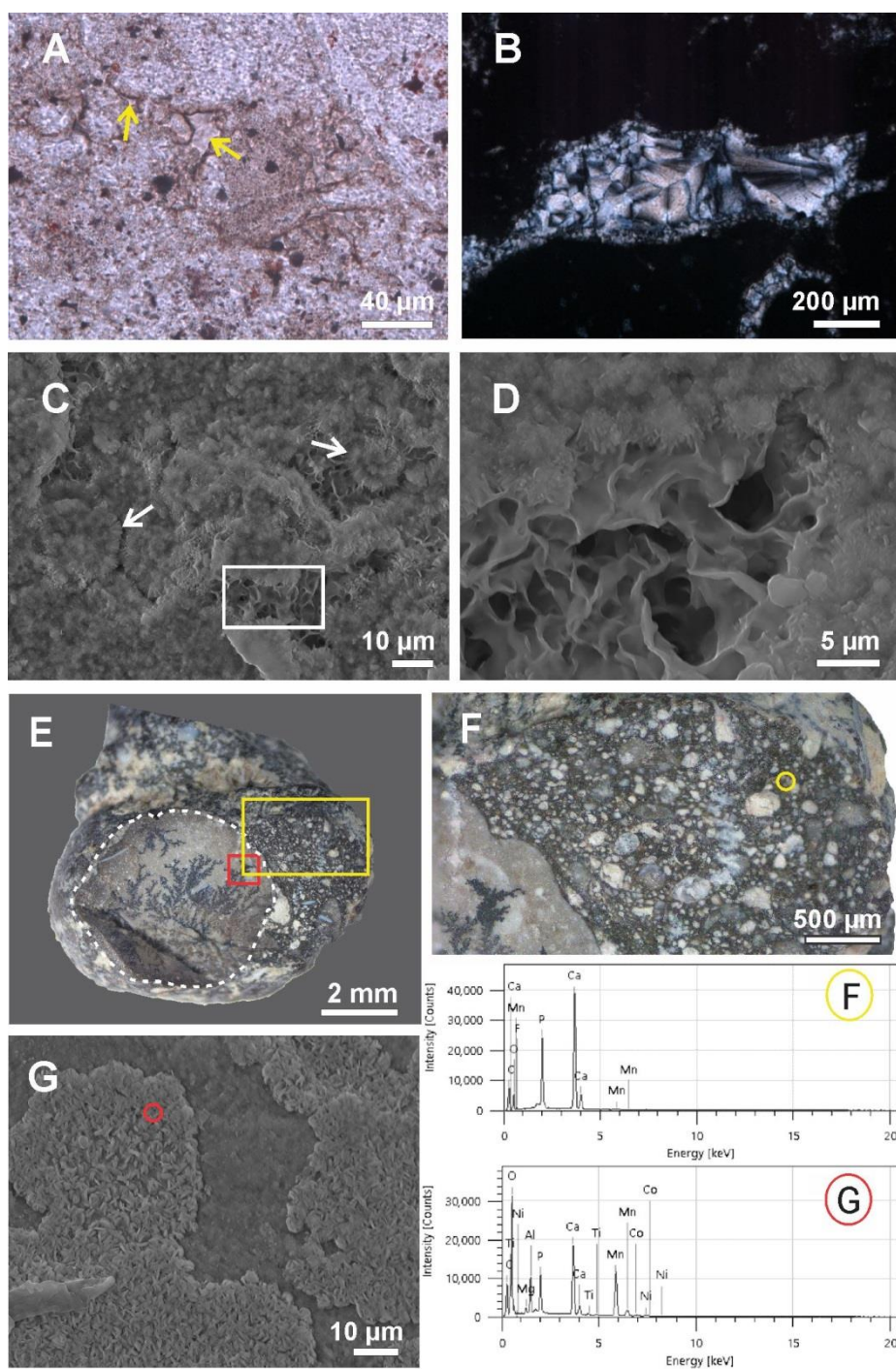


Figure 8.

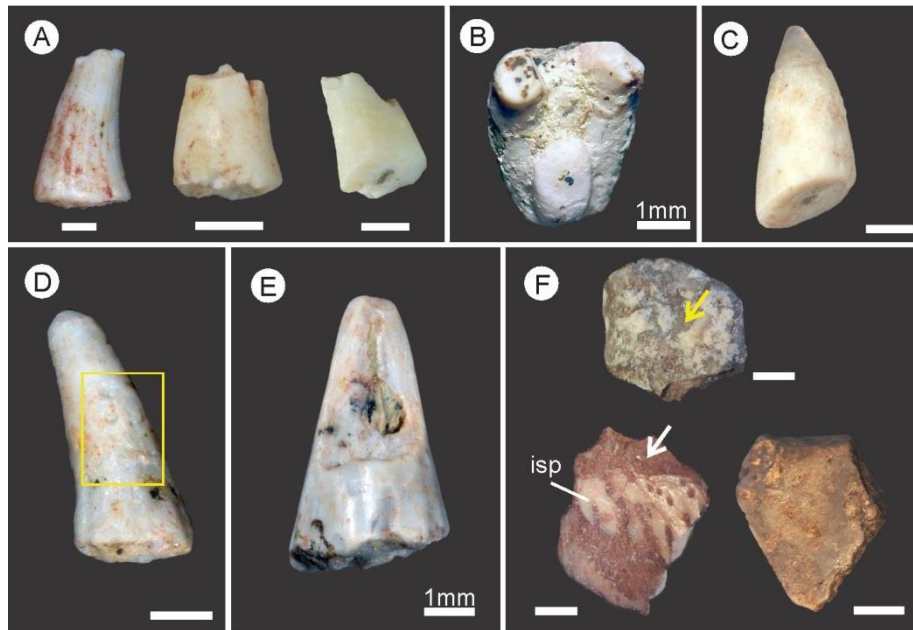


Figure 9.

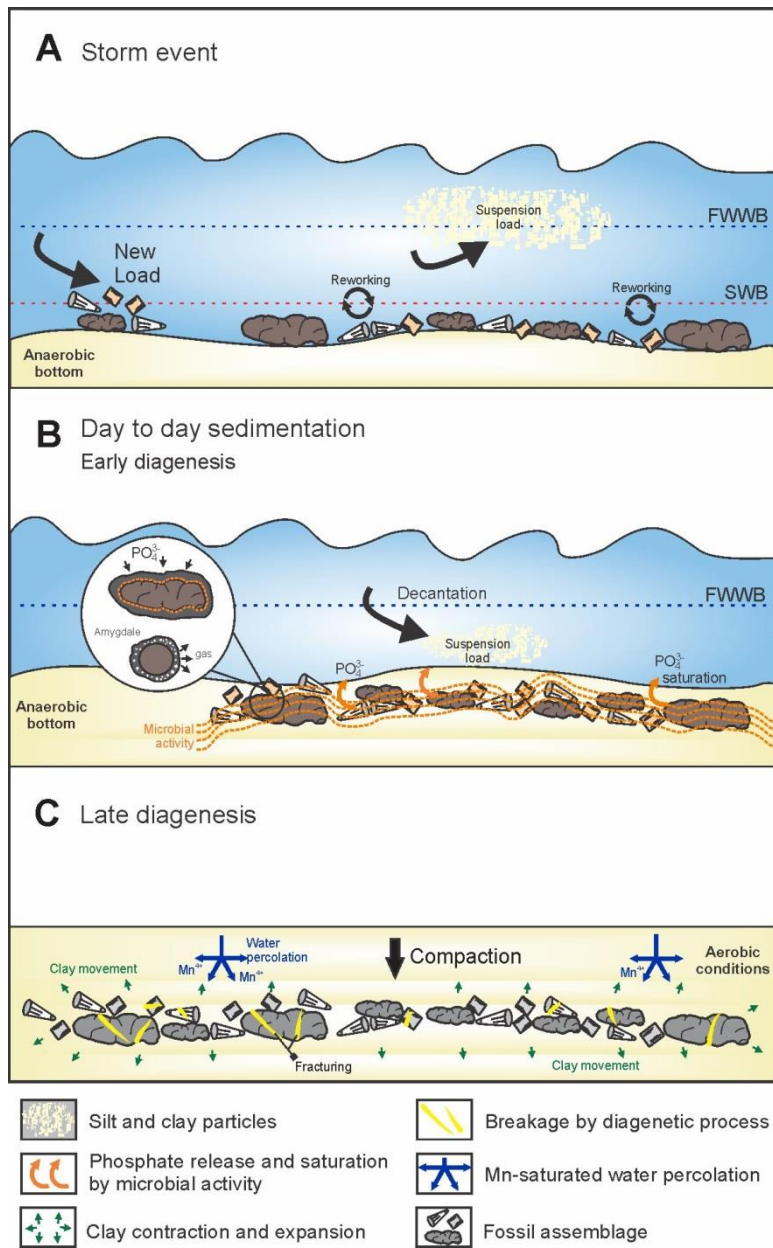


FIGURE CAPTIONS

Figure 1 caption. Distribution of the Passa Dois Group in the Brazilian part of the Paraná Basin showing the frequency of layers of fossil accumulation due to episodic high energy events (details of each occurrence can be found in Supplemental Materials) (A) and, in detail, the State of São Paulo, showing the different designations given to the Formations throughout the basin, as well as the location of the study area (B). SRDV = Santa Rosa de Viterbo.

Figure 2 caption. The general aspect of the quarry and the SRDV layer. **A)** Aerial image of the *pH7 Mineração de Calcário* fronts; the dashed line corresponds to the extension of the mining front from where samples were collected (modified after Google Earth). **B)** Mining front PH3, at the left; the yellow arrow indicates the SRDV layer and the white arrow the upper microfossil bonebed (U.M.). At the right, the vertical section of the outcrop indicates the position of the collected microvertebrate layers; in this profile quarry floor is around 7.5 m. **C-D)** General appearance of the layer in section view (C) and floor plan (D). Cd = clastic dyke.

Figure 3 caption. Flowchart representing the main steps of sample processing.

Figure 4 caption. SRDV layer hand specimens. **A)** Distribution of fossils in floor plan view. **B)** Distribution of fossils in section, red arrows indicate dermal scales. **C)** Argillaceous portion showing possible truncated laminations; the tip of a pen as scale. **D)** Detail of the structures observed in (C). Sc= scale; Cp = coprolite; Th = tooth; Mn = Mn oxide.

Figure 5 caption. Photomicrographs of the SRDV layer thin sections under polarised light. **A)** Arrangement of some scales (Sc) and coprolites (Cp) separated either by matrix (M) or cement (yellow arrow), CP2/202 [43/PH3-1]. **B)** Distribution of Mn oxide associated with the fossils; also, a scale partially altered to the same mineral as the cement, CP2/205 [7/PH1-A]. **C)** Fractured and deformed scale following the perimeter of the associated coprolite. Mn oxide is concentrated in the more concave portions of the deformation feature, CP2/205. **D)** Example of incipient laminations (yellow arrow) in the argillaceous matrix at the inferior portion of the image, natural light, CP2/202.

Figure 6 caption. Coprolite assemblage taphonomic features. A) Coprolite specimen with an irregular surface, 57PH3/5. B) Textural detail of the irregular surfaces, ridges (Rd) with a greasy shine, and valleys (Vl), where sediment accumulated, 83PH3/16. C) Detail of an eroded surface, 149PH3/16. D) Whitish specimen with a cavity (arrow) on the surface (bioturbation?), 150PH3/5. E) Haloes of different colours between the cortex and nucleus with their respective EDS analyses; Mn dendrites on the coprolite face, 14PH1/5. F) Specimen with surface polished by erosion, 57PH3/5. G) Coprolite specimen showing a polished surface as an original feature and fresh breakage surface in the lower edge, 14PH1/5. H) Coprolite fragment with secondary calcium phosphate deposition. The dashed line delimits the coprolite (left side) and the newly deposited material (right side), 18PH1/5. I) Polished surface resultant from the deposition of secondary mineral and rounded breakage surface on the lower edge, 83PH3/16. J) Probable formation of ridges on an irregular surface. The white arrow indicates the greyish coprolite original surface; the red dashed arrow indicates a transition region with a secondary mineral. On the left, yellow arrows indicate the formation of small ridges, 23PH1/5. K) Specimens with compaction signs; the arrows indicate the deformed faces, 14PH1/5, and 54PH3/5.

Figure 7 caption. Photomicrographs and SEM images of coprolites. A) Botryoidal characteristic of apatite crystals in the matrix, between one agglomerate and other pores are formed (arrows), natural light, CP6/276 [106PH3/5]. B) Multiple phases of calcedony deposition filling empty spaces, polarised light CP6/270A [149PH3/16]. C-D) BSE images, hand specimen 14PH1/5. C) Textural aspect of the botryoids of the matrix with the formation of a fringe of apatite acicular crystals (arrows). D) Detail of the area highlighted in C, showing rounded and hollow structures. E) Concretion of secondary calcium phosphate (darker material) with amygdaloidal texture around a coprolite (lighter nucleus, highlighted by the white dashed line), 18PH1/5. F) Amygdaloidal texture, detail of the area signalled in yellow in (E), and the respective compositional analysis by EDS (yellow circle), 31PH1-5. G) BSE image of Mn oxide precipitation on the coprolite surface, detail of the red area in (E), and the respective compositional analysis by EDS (red circle).

Figure 8 caption. Taphonomic signatures of fish remains. A) Palaeoniscoid teeth with fresh and irregular fractures. B) Xenacanthiformes tooth with broken cusps, but with already rounded breakage surface. Mn oxide (black spots) disseminated on the surface. C) Palaeoniscoid tooth fragment with the breakage surface forming a very regular plane. D) Palaeonisciformes tooth with surface showing erosion signs; the bumpy surface is highlighted. E) Fractured Palaeonisciformes (?) tooth showing pulp cavity filled with sediment and Mn oxide, with a regular broken surface. F) Scale fragments of palaeoniscoids with secondary mineral deposition on the surface (yellow arrows) and sediment (white

arrow). On the bottom right, a clay mould of a scale. Isp = isopedine. A, C, D, and F scale bar = 500 μm .

Figure 9 caption. Model of the taphonomic and depositional history of the fossil assemblage. **A)** During storm events, the wave base level reworks the bottom sediment and the remains already deposited, and also brings new elements, accentuating the time-averaging in the fossil record. **B)** After the high-energy event, the usual sedimentation conditions are resumed. With the assemblage burial, the secondary precipitation of phosphate and calcedony starts syndiagenetically, and newer elements are deformed. The situations in (A) and (B) repeat to the point that the wave base level fall does not disturb the assemblage anymore. **C)** Final diagenesis stages, environment pH, and Eh changes favour Mn oxide precipitation. FWWB = fair-weather wave base, SWB = storm wave base.

Figure 10 caption. Graphs of the weight relationship for each fish remain element in the assemblage. **A)** Graph shows the relationship between weight and size of some teeth weighed individually per identified taxon. **B)** Histogram with the absolute frequency of the individual weights of some scales and teeth separated by taxon.

4. DISCUSSÃO GERAL

Todas as assembleias fósseis são intrinsicamente enviesadas por processos tafonômicos e sedimentares. Esses processos são ainda salientados por mecanismos recentes de intemperismo, o que dificulta a avaliação do paleoambiente demonstrado por estes fósseis. Peterson *et al.* (2011) compararam métodos de coleta diferentes entre assembleias fossilíferas de microvertebrados, englobando o primeiro método a coleta de espécimes ainda litificados (*in situ* na rocha) e o segundo método a coleta de elementos rolados e intemperizados. Os autores demonstraram que a forma como se coleta adiciona mais um viés à análise da assembleia recuperada. As amostras de intemperismo, por exemplo, costumam apresentar elementos mais densos, maiores e com formato tabular (*plate-shaped*), ou seja, representam somente os itens mais duráveis e não refletem todo o depósito em si. Já a amostragem *in situ* acaba recuperando elementos menores, menos densos e menos alterados, o que permite quantificar a abundância fossilífera, mas que por outro lado pode conter uma grande quantidade de materiais não identificáveis e ser um método mais trabalhoso. No entanto, a vantagem deste último método é que há a diminuição no viés tafonômico, sedimentar e no perfil de intemperismo na assembleia (Peterson *et al.* 2011).

A coleta das camadas de microvertebrados em Santa Rosa de Viterbo se deu por esse último método de coleta e, de fato, pode-se atestar que comparativamente os elementos encontrados “litificados” são menores em tamanho do que os que foram observados no chão da pedreira e não foram contemplados neste estudo. Elementos maiores, que constituem neste estudo a fração de 16 mm, são a minoria na assembleia (cerca de 4% dos coprólitos e 3% dos ictiodontes), mas ainda assim também foram passíveis de serem recuperados. Logo, pode-se inferir que parte destes elementos foram naturalmente removidos da camada pelos processos intempéricos, mas que a proporção de abundância observada na camada coletada, entre elementos maiores e menores, deve ter sido mantida apesar disso. De acordo ainda com Peterson *et al.* (2011), não há diferenças significativas entre a composição da fauna recuperada entre amostras coletadas roladas e as *in situ*. Porém, levando-se em consideração o caso das amostras de SRDV, se a amostragem tivesse contemplado somente elementos intemperizados o que se teria recuperado seria somente os coprólitos, uma vez que os microvertebrados contidos na camada eram muito pequenos para serem facilmente reconhecidos no chão da pedreira. Com a coleta da camada toda foi possível contemplar uma maior quantidade de informações paleobiológicas, envolvendo a recuperação dos ictiodontes, e informações muito mais contextualizadas (Artigo 1). Assim, o método de coleta

padronizado juntamente com as análises quantificadas das feições tafonômicas permitirá no futuro comparações da composição faunística em SRDV com outras localidades e outras unidades geológicas, nas quais análises semelhantes sejam aplicadas (Blob & Badgley 2007).

As feições tafonômicas observadas na assembleia de SRDV, como arredondamento, abrasão e polimento, são consideradas por alguns autores como não diagnósticas de transporte (p.ex., Rogers & Kidwell 2000, Rogers & Brady 2010), uma vez que podem ser encontradas em *microsites* diversos sob diferentes contextos ambientais, incluindo condições de baixa energia. Além disso, de acordo Rogers & Brady (2010) é improvável que assembleias de microvertebrados sejam construídas a partir da seleção hidráulica, uma vez que múltiplas fontes de bioclastos não-contemporâneos tenderiam a se dispersar ao longo do tempo e não acumular passivamente (*attritional assemblage*) e preferencialmente em um único lugar. Porém, tendo em vista a classe de tamanho e peso dos microvertebrados obtidos para a camada de SRDV (Artigo 3) fica bem claro que para a construção da camada deve ter havido a participação de processos de transporte e de seleção hidráulica (Irmis & Elliot 2006) *versus* qualquer outra hipótese de formação de assembleias de microvertebrados, como escatológica (Mellet 1974) ou *input* somente de animais de pequeno porte na camada (Rogers & Brady 2010).

De acordo com Eberth *et al.* (2007), uma configuração de microfóssil bonebed como a observada em SRDV, isto é, uma camada de baixa diversidade e monodominante, no caso por Palaeonisciformes, tende a ser rara no registro fóssil. Ou por se preservarem menos ou então por naturalmente se formar em menores proporções do que assembleias de maior diversidade (Eberth *et al.* 2007). Assembleias de baixa diversidade tendem a se formar, por exemplo, devido a mortalidade em massa de organismos gregários, acumulação em local de baixa diversidade ecológica, ou devido a bromálitos (Rogers & Kidwell 2007). Apesar de uma origem escatológica para algumas das escamas e dentes encontrados na camada ser razoável, considerando-se a quantidade de coprólitos e os tipos de inclusões que contém (Artigo 2), essa origem como principal mecanismo de acumulação para os microfósseis foi descartada. Um dos motivos foi a discrepância entre algumas inclusões observadas nos coprólitos, mas não na composição dos bioclastos da camada, como por exemplo a ausência de espículas e ossos. Pelas condições físico-químicas inferidas para a diagênese na camada (Artigo 3), sabemos pelo processo de fosfatização e pela presença de calcedônia autigênica nos coprólitos, que ossos e espículas eram passíveis de serem preservados na camada caso viessem da alteração da massa fecal. Portanto, fica exemplificado que a ausência de ossos só pode ser explicada

pelo constante retrabalhamento da assembleia e preservação somente dos elementos mais resistentes (Behrensmeyer 1975), no caso os dentes e escamas ganóides. Ademais, na camada em si havia pouquíssimas evidências de alteração dos coprólitos, como por exemplo halos de sedimento alterado ou uma textura mais granular ou amorfa dos coprólitos (Thulborn 1991). Pelo contrário, com o processo de fosfatização e a baixa oxigenação do ambiente, a tendência era a de preservação destes elementos.

A presença de fosfato autigênico é um fator que geralmente se admite como sendo evidência de assembleias formadas durante períodos de baixa taxa de sedimentação e, portanto, condensadas (Antia 1979, Irmis & Elliot 2006). Sabe-se que quanto maior for a diferença de idade entre os fósseis de uma assembleia menor a relevância da camada na reconstrução do paleoambiente e biocenose, pois maior é a mistura de elementos (Rogers & Kidwell 2000). De fato, olhando para os fósseis de SRDV, a presença de elementos com diversas assinaturas tafonômicas e estados diferentes de preservação indicam uma assembleia com uma história complexa de acumulação durante um intervalo de tempo que não pôde ser especificado. Deste modo, a monodominância da assembleia neste ambiente distal considerado para a geração da camada de SRDV, também poderia ser explicada pela não preservação de outros táxons que compunham a diversa ictiofauna da Formação Corumbataí, os quais podem não ter superado os diversos filtros tafonômicos geradores da assembleia (Artigo 3).

Além disso, a mistura de elementos em diferentes estados de preservação nos dá a noção do tipo de deposição ocorrida na camada, mas não permitiram a reconstrução do ambiente de vida da assembleia. O que se sabe da interpretação paleoambiental da Formação Corumbataí é que o ambiente era marinho raso marginal, próximo a ambientes costeiros (Ng *et al.* 2019, Kern *et al.* 2021). Dessa forma sofria fortes influências de ondas e tempestades, além de descargas de água doces (Bergue *et al.* 2020). Com isso vários elementos alóctones de água doce eram trazidos para porções mais distais da bacia (Holz & Simões 2002, Warren *et al.* 2015), refletindo na mistura de faunas de ambientes diferentes (Artigo 1). Não obstante, a teia trófica apresentada para a Formação Corumbataí (Artigo 2) ainda assim é válida, pois diferentemente dos microvertebrados transportados e desarticulados da camada, as diversas inclusões que os coprólitos contém colocam vários indivíduos (predadores e presas) no mesmo ambiente e demonstram sua contemporaneidade, bem como uma relação direta entre esses organismos. Apesar de feições tafonômicas evidenciando transporte também estarem presentes nos coprólitos e, conseqüentemente sugerirem também um certo *time-averaging* no

acúmulo destes fósseis, a presença de possíveis esporos de fungos em pelo menos três morfotipos diferentes (cilíndricos, heteropolares e estriados-cilíndricos), sendo pelo menos um deles produzido por tetrápodes (estriado-cilíndrico) que habitavam um ambiente diferente do restante, reforça essa interpretação de contemporaneidade. Deste modo, os coprólitos, mesmo com alguns tendo sido possivelmente trazidos ao ambiente final de deposição e outros acumulados passivamente (*attritional*), indicam a fauna que habitava naquele corpo d'água e suas margens.

Analisando-se as inclusões contidas nos coprólitos estudados (Artigo 2), novamente fica clara a dominância de peixes paleoniscóides, sugerindo ou uma predileção alimentar pelos organismos que habitavam esse ambiente ou, o mais provável, que deveriam ser um recurso bastante abundante. É possível que este grupo de peixe compunha a base da cadeia alimentar por ser tolerante a diversos tipos de ambientes e as variações de salinidade aos quais o paleoambiente estava submetido durante o Permiano superior da Bacia do Paraná.

5. CONCLUSÕES

A seguir são resumidas as principais conclusões obtidas com o desenvolvimento deste trabalho:

1. Devido ao transporte a que foram submetidos os fósseis e aos vários eventos de retrabalhamento, que são intrínsecos à depósitos de tempestades, os únicos somatofósseis recuperados na camada (dentes e escamas) trouxeram informações limitadas quanto a taxonomia e paleodiversidade do ambiente. Foi possível a identificação de duas ordens de peixes, Palaeonisciformes e Xenacanthiformes, mas uma classificação a nível mais inferior não foi possível. Isso porque, para os xenacantídeos os dentes incompletos têm características ambíguas que podem indicar tanto o gênero *Xenacanthus*, quanto *Triodus*.
2. A análise de micro-estruturas obtidas por MEV em dentes de paleoniscídeos permitiu a distinção em morfotipos diferentes. A análise também demonstrou que, mesmo com um alto grau de abrasão alterando a percepção de partes destas micro-estruturas, as ornamentações conseguem de preservar e poderiam ser uma característica em potencial para uma melhor classificação taxonômica de dentes isolados, do que a simples descrição da forma do dente.
3. A fauna representada em SRDV é pouco diversa, como consequência da ação de vários filtros tafonômicos, desde químicos (pH), quanto hidráulico (densidade e tamanho), causando, por exemplo, uma super-representação de paleoniscóides em detrimento de xenacantídeos ou outros grupos de osteíctes e condrictes, e não registrando organismos de carapaça carbonática, como valvas de moluscos bivalves.
4. Categorizou-se sete diferentes morfotipos de coprólitos presentes na camada: anfipolares, heteropolares, subarredondados, discóides, cilíndricos, cilíndricos-estriados e reniforme.
5. Como possíveis produtores destes coprólitos temos: tubarões xenacantídeos (heteropolares), paleoniscídeos (cilíndricos, subarredondados, anfipolares e *teardrop*), temnospôndilos (discóides), caseídeos (cilíndrico-estriado), petalodontídeos e/ou dipnóicos (discóides).
6. Com o estudo dos coprólitos temos a complementação deste paleoambiente e um aumento na estimativa da paleodiversidade taxonômica representada pela camada. Desta forma, é possível que quatro grupos de peixes e dois de tetrápodes estejam representados, como também temos evidências de invertebrados (ostracodes, bivalves e esponjas Desmopongia e fungos).

7. A presença de coprólitos de tetrápodes soma ao escasso registro deste grupo de organismos na Formação Corumbataí.
8. Os coprólitos registraram ainda uma teia trófica desenvolvida sobre um contexto bastante estressante, de grande variabilidade de salinidade e temperatura.
9. Infere-se pelo estudo das texturas dos coprólitos que, durante o Permiano Superior, momento em que a Bacia do Paraná passava pelo início dos processos de continentalização, os xenacantídeos deveriam ter sido predadores do topo da cadeia alimentar. Os paleoniscóides deveriam ter sido a principal fonte de recursos dentro desta teia, já que eram abundantes e bem adaptados. Mas como predadores deveriam ser consumidores secundários e terciários. Os tetrápodes também deveriam ser consumidores secundários ou terciários. Os petalodontídeos e/ou peixes dipnoicos poderiam ter sido consumidores primários ou no máximo secundários, já que apresentavam uma estratégia alimentar diferente e se alimentavam no fundo por durofagia ou detritivoria. Deste modo, definitivamente deveriam ocupar nichos diferentes dos outros organismos. As esponjas e ostracodes, como organismos filtradores, também deveriam ocupar nichos tróficos mais baixos, e provavelmente também se caracterizavam como consumidores primários dentro da cadeia alimentar registrada.
10. O estudo detalhado de todos os componentes fósseis da assembleia, envolvendo a taxonomia aliada a tafonomia, constituíram ferramentas indispensáveis para o entendimento e reconstruções da paleofauna e paleoecossistema da Formação Corumbataí representados em SRDV.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida F.F.M. de. 1967. *Origem e evolução da plataforma brasileira*. Departamento Nacional da Produção Mineral, Boletim 241: 36 p.
- Almeida F.F.M. de. 1969. Diferenciação Tectônica da Plataforma Brasileira. *In*: 23º Congresso Brasileiro de Geologia, Sociedade Brasileira de Geologia, Salvador, *Anais*, p.: 29-46.
- Antia D.D.J. 1979. Bone beds: a review of their classification, occurrence, genesis, diagenesis, geochemistry, palaeoecology, weathering, and microbios. *Mercian Geologist*, **7**: 93–174.
- Assine M.L., Soares P.C., Milani E.J. 1994. Sequências Tectono-Sedimentares Mesopaleozóicas da Bacia do Paraná, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **24**(2): 77–89.
- Azevedo R.P.F., Vasconcellos P.L., Candeiro C.R. dos A., Bergqvist L.P. 2007. Restos microscópicos de vertebrados fósseis do Grupo Bauru (Neocretáceo), no oeste do estado de São Paulo, Brasil. *In*: I. de S. Carvalho, R. de C.T. Cassab, C. Schwanke, M.A. Carvalho, A.C.S. Fernandes, M.A. de C. Rodrigues, M.S.S. de C. Carvalho, M. Arai, M.E.Q. Oliveira (eds.) *Paleontologia: Cenários de vida*, Vol.1, Editora Interciência, Rio de Janeiro, 1º ed., p.: 541–549.
- Bastos L.P.H., Rodrigues R., Pereira E., Bergamaschi S., Alferes C.L.F., Augland L.E., Domeier M., Planke S., Svensen H.H. 2021. The birth and demise of the vast epicontinental Permian Irati-Whitehill sea: Evidence from organic geochemistry, geochronology, and paleogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **562**. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110103>
- Behre C.H. & Johnson J.H. 1933. Ordovician and Devonian fish horizons in Colorado. *American Journal of Science*, **s5-25**(150), 477–486. <https://doi.org/10.2475/ajs.s5-25.150.477>

Behrensmeyer A.K. 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin Museum of Comparative Zoology*, **146**(10): 474–578. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.22969>

Behrensmeyer A.K. 2007. Bonebeds through time. In: R.R. Rogers, D.A. Eberth, A.R. Fiorillo (eds.) *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*, The University of Chicago Press, Chicago, p.: 65-102.

Bergue C.T., Maranhão M.daS.A.S., Ng C. 2020. The Permian podocopids (Crustacea: Ostracoda) from the Serra Alta and Teresina formations, Paraná Basin, Brazil. *Micropaleontology*, **66**(4), 301–316. <https://doi.org/10.47894/mpal.66.4.03>

Blob R.W. & Badgley C. 2007. Numerical methods for bonebed analysis. In: R.R. Rogers, D.A. Eberth, A.R. Fiorillo (eds.) *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*, The University of Chicago Press, Chicago, p.: 333-396.

Blob R.W. & Fiorillo A.R. 1996. The significance of vertebrate microfossil size and shape distributions for faunal abundance reconstructions: A Late Cretaceous example. *Paleobiology*, **22**(3): 422–435. <https://doi.org/10.1017/S0094837300016377>

Bondioli J.G., Matos S.A., Warren L.V., Assine M.L., Riccomini C., Simões M.G. 2015. The interplay between event and background sedimentation and the origin of fossil-rich carbonate concretions: a case study in Permian rocks of the Paraná Basin, Brazil. *Lethaia*, **48**(4): 522–539. <https://doi.org/10.1111/LET.12124>

Brett C.E. & Baird G.C. 1986. Comparative Taphonomy: A Key to Paleoenvironmental Interpretation Based on Fossil Preservation. *PALAIOS*, **1**(3): 207–227.

Brett C.E., Zambito J.J., Schindler E., Becker R.T. 2012. Diagenetically-enhanced trilobite obrution deposits in concretionary limestones: The paradox of “rhythmic events beds.” *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **367–368**: 30–43. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.12.004>

Brinkman D.B., Eberth D.A., Currie P.J. 2007. From bonebeds to paleobiology: applications of bonebed data. *In*: R.R. Rogers, D.A. Eberth, A.R. Fiorillo (eds.) *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*, The University of Chicago Press, Chicago, p.: 221-264.

Burrow C.J. & Turner S. 2012. Fossil fish taphonomy and the contribution of microfossils in documenting Devonian vertebrate history. *In*: J.A. Talent (ed.). *Earth and Life: Global Biodiversity, Extinction Intervals and Biogeographic Perturbations Through Time, International Year of Planet Earth*. Springer, Dordrecht p.: 189–223. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3428-1_8

Caputo M.V., de Melo J.G., Streel M., Isbell J.L., Fielding C.R. 2008. Late Devonian and early Carboniferous glacial records of South America. *Geological Society of America Special Papers*, **441**: 161-173. [https://doi.org/10.1130/2008.2441\(11\)](https://doi.org/10.1130/2008.2441(11))

Catlos E.J., Mark D.F., Suarez S., Brookfield M.E., Giles Miller C., Schmitt A.K., Gallagher V., Kelly A. 2020. Late Silurian zircon U-Pb ages from the Ludlow and Downton bone beds, Welsh Basin, UK. *Journal of the Geological Society*, **178**(1): 18p. <https://doi.org/10.1144/jgs2020-107>

Cohen K.M., Finney S.C., Gibbard P.L., Fan J.-X. 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, **36**: 199-204.

Cifelli R.L., Madsen S.K., Larson E.M. 1996. Screenwashing and associated techniques for the recovery of microvertebrate fossils. *In*: R.L. Cifelli (ed.) *Techniques for recovery and preparation of microvertebrate fossils*. Oklahoma Geological Survey, **96**(4), p.: 1–24.

Della Fávera J.C. 1987. Tempestades como agentes de poluição ambiental e mortandade em massa no passado geológico: caso das formações Santana (Bacia do Araripe) e Irati (Bacia do Paraná). *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **1**(2): 239–240.

Della Fávera, J.C. 2001. *Fundamentos de estratigrafia moderna*. Editora da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 264 p.

Dodson P. 1973. The significance of small bones in paleoecological interpretation *Contributions to Geology*, **12** (1): 15-19.

Dott R.H. 1983. Episodic sedimentation - how normal is average? How rare is rare? Does it matter? *Journal of Sedimentary Research*, **53**(1): 4-23.
<https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1306/212F8148-2B24-11D7-8648000102C1865D>

Eberth D.A., Shannon M., Noland B.G. 2007. A bonebed database: classification, biases, and patterns of occurrence. *In*: R.R. Rogers, D.A. Eberth, A.R. Fiorillo (eds.) *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*, The University of Chicago Press, Chicago, p.: 103-220.

Elliot D.K., Blicek A.R.M., Gagnier P.-Y. 1991. Ordovician vertebrates. *In*: R. Barnes & S.H. Williams (eds.), *Advances in Ordovician Geology*, Geological Survey of Canada, p.: 93-106.

Fernández-Jalvo Y. & Andrews P. 2016. *Atlas of Taphonomic Identifications*. Springer Netherlands, Dordrecht, 359 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7432-1>

Foster J.R. & Heckert A.B. 2011. Ichthyoliths and other microvertebrate remains from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of northeastern Wyoming: A screen-washed sample indicates a significant aquatic component to the fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **305**(1-4): 264-279. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.03.007>

Gómez J.J. & Fernández-López S. 1994. Condensation processes in shallow platforms. *Sedimentary Geology*, **92**(3-4): 147-159. [https://doi.org/10.1016/0037-0738\(94\)90103-1](https://doi.org/10.1016/0037-0738(94)90103-1)

Harries P.J. 2009. Epeiric Seas: A Continental Extension of Shelf Biotas. *In*: V. Cilek, R. Smith, P.J. Harries (ed.) *Earth system: history and natural variability: vol. IV*. Eolss Publisher, Oxford, p.: 138-155.

Heckert A.B. & Jenkins, H.S. 2005. The microvertebrate fauna of the Upper Triassic (Revueltoian) Snyder Quarry, north-central New Mexico. *New Mexico Geological Society*, **56**: 319–334.

Holz M. & Simões M.G. 2002. *Elementos Fundamentais de Tafonomia*. Editora da Universidade/UFRGS, Porto Alegre, 224 p.

Holz M., França A.B., Souza P.A., Iannuzzi R., Rohn R. 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, **29**(2): 381–399. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2009.04.004>

Hübner T., Foth C., Heinrich W.-D., Schwarz D., Bussert, R. 2021. Research history, taphonomy, and age structure of a mass accumulation of the ornithomimid dinosaur *Dysalotosaurus lettowvorbecki* from the Upper Jurassic of Tanzania. *Acta Palaeontologica Polonica*, **66**. <https://doi.org/10.4202/app.00687.2019>

Huttenlocker A.K., Henrici A., John Nelson W., Elrick S., Berman D.S., Schlotterbeck T., Sumida S.S. 2018. A multitaxic bonebed near the Carboniferous–Permian boundary (Halgaito Formation, Cutler Group) in Valley of the Gods, Utah, USA: Vertebrate paleontology and taphonomy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **499**: 72–92. <https://doi.org/10.1016/J.PALAEO.2018.03.017>

Irmis R.B. & Elliott D.K. 2006. Taphonomy of a Middle Pennsylvanian marine vertebrate assemblage and an actualistic model for marine abrasion of teeth. *PALAIOS*, **21**(5), 466–479. <https://doi.org/10.2110/palo.2005.P05-105R>

Kay S.M. 1993. Late Paleozoic tectonics in southern South America: a global perspective. In: XII ICC-P *Comptes Rendus*, **1**: 109–122.

Kern H.P., Lavina E.L.C., Paim P.S.G., Girelli T.J., Lana, C. 2021. Paleogeographic evolution of the southern Paraná Basin during the Late Permian and its relation to the Gondwanides. *Sedimentary Geology*, **415**. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2020.105808>

Khort W.A. 1979. Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Annals of the Carnegie Museum*, **48**(15): 235–285.

Lavina E., Barberena D.A., Azevedo S.A. 1991. Tempestades de inverno e altas taxas de mortalidade de répteis mesossauros: Um exemplo a partir do afloramento Passo São Borja, RS. *Pesquisas Em Geociências*, **18**(1): 64-70. <https://doi.org/10.22456/1807-9806.21367>

Limarino C.O. & López-Gamundí O.R. 2021. Late Paleozoic basins of South America: Insights and progress in the last decade. *Journal of South American Earth Sciences*, **107**: 103150. <https://doi.org/10.1016/J.JSAMES.2020.103150>

Linol B., de Wit M.J., Milani E.J., Guillocheau F., Scherer C. 2015. New regional correlations between the Congo, Paraná and Cape-Karoo basins of Southwest Gondwana. In: M. de Wit & F. Guillocheau (eds.) *Geology and Resource Potential of the Congo Basin. Regional Geology Reviews*, Springer Berlin Heidelberg, p.: 245–268. https://doi.org/10.1007/978-3-642-29482-2_13

Maranhão M. da S.A.S. & Petri S. 1996. Novas ocorrências de fósseis nas formações Corumbataí e Estrada Nova do estado de São Paulo e considerações preliminares sobre seus significados paleontológico e bioestratigráfico. *Revista IG São Paulo*, **17**(2): 33–54.

Mellet J.S. 1974. Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. *Science*, **185**: 349-350. <https://doi.org/10.1126/science.185.4148.349>

Milani E.J. & Ramos V.A. 1998. Orogenias Paleozóicas no Domínio Sul-Occidental do Gondwana e os Ciclos de Subsidência da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, **28**(4): 473–484.

Milani E.J. 2004. Comentários sobre a origem e a evolução tectônica da Bacia do Paraná. *In*: V. Mantesso-Neto, A. Bartorelli, C.D.R. Carneiro, B.B. Brito-Neves (eds.) *Geologia do continente sul-americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida*, Beca, São Paulo, p.: 266–279.

Milani E.J., Faccini U.F., Scherer C.M., Araújo L.M., Cupertino J.A. 1998. Sequences and stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), Southern Brazil. *Boletim IG USP, Série Científica*, **29**: 125–173.

Milani E.J., Melo J.H.G. de, Souza P.A., Fernandes L.A., França A.B. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **15**(2): 265–287.

Miller C.G. & Märss T. 1999. A conodont, thelodont and acanthodian fauna from the Lower Přídolí (Silurian) of the Much Wenlock Area, Shropshire. *Palaeontology*, **42**(4), 691–714. <https://doi.org/10.1111/1475-4983.00093>

Muniz F.P., Bissaro-Junior E., Guilherme E., Souza Filho J.P., Negri F.R., Hsiou A.S. 2021. Vertebrate taphonomy of two Upper Miocene bonebeds in Western Proto-Amazonia (Solimões Formation, Brazil): Insights from macrovertebrate and microvertebrate fossils. *PALAIOS*, **36**: 269–282. <https://doi.org/10.2110/palo.2021.020>

Mutti E., Davoli G., Tinterri R., Zavala C. 1996. The importance of fluvio-deltaic systems dominated by catastrophic flooding in tectonically active basins. *Memorie Di Scienze Geologiche*, **48**: 233–291.

Ng C., Vega C.S., Maranhão, M.daS.A.S. 2019. Mixed carbonate-siliciclastic microfacies from Permian deposits of Western Gondwana: Evidence of gradual marine to continental transition or episodes of marine transgression? *Sedimentary Geology*, **390**: 62–82. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2019.07.006>

Noto C.R. 2011. Hierarchical Control of Terrestrial Vertebrate Taphonomy over Space and Time: Discussion of Mechanisms and Implications for Vertebrate Paleobiology. *In*: P.A.

Allison & D.J. Bottjer (eds.) *Taphonomy Process and Bias Through Time*, 2^a ed., Springer Netherlands, Dordrecht, p.: 287-336.

Nudds J. & Selden P. 2008. Fossil-Lagerstätten. *Geology Today*, **24**(4): 153–158. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2451.2008.00679.x>

Palmqvist P. & Arribas A. 2001. Taphonomic Decoding of the Paleobiological Information Locked in a Lower Pleistocene Assemblage of Large Mammals. *Paleobiology*, **27**(3): 512–530.

Peters S.E., Antar M.S.M., Zalmout I.S., Gingerich P.D. 2009. Sequence stratigraphic control on preservation of late Eocene whales and other vertebrates at Wadi Al-Hitan, Egypt. *PALAIOS*, **24**(5–6), 290–302. <https://doi.org/10.2110/palo.2008.p08-080r>

Peterson J.E., Scherer R.P., Huffman K.M. 2011. Methods of microvertebrate sampling and their influences on taphonomic interpretations. *PALAIOS*, **26**(2): 81–88. <https://doi.org/10.2110/palo.2010.p10-080r>

Qvarnström M., Niedźwiedzki G., Žigaitė Ž. 2016. Vertebrate coprolites (fossil faeces): An underexplored Konservat-Lagerstätte. *Earth-Science Reviews*, **162**: 44–57. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.014>

Ragonha E.W. 1984. Taxionomia de dentes e espinhos isolados de Xenacanthodii (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí: Considerações cronológicas e paleoambientais. Tese de doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 184 p. <https://doi.org/10.11606/T.44.1984.tde-03082015-144959>

Ramos V.A. 1988. Late Proterozoic-Early Paleozoic of South America - a collisional history. *Episodes*, **11**(3): 168–174. <https://doi.org/10.18814/epiiugs/1988/v11i3/003>

Richter M. 1985. Situação da pesquisa paleoictiológica no Paleozóico brasileiro. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*, **2**(27): 105–110.

Rogers R.R. & Brady M.E. 2010. Origins of microfossil bonebeds: insights from the Upper Cretaceous Judith River Formation of north-central Montana. *Paleobiology*, **36**(1): 80–112. <https://doi.org/10.1666/0094-8373-36.1.80>

Rogers R.R. & Kidwell S.M. 2000. Associations of Vertebrate Skeletal Concentrations and Discontinuity Surfaces in Terrestrial and Shallow Marine Records: A Test in the Cretaceous of Montana. *The Journal of Geology*, **108**(2): 131–154. <https://doi.org/10.1086/314399>

Rogers R.R. & Kidwell S.M. 2007. A conceptual framework for the genesis and analysis of vertebrate skeletal concentrations. In: Rogers R.R., Eberth D.A., Fiorillo A.R. (eds.) *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*, The University of Chicago Press, Chicago, p.: 1-63.

Rogers R.R., Eberth D.A., Fiorillo A.R. 2007. Preface. In: Rogers R.R., Eberth D.A., Fiorillo A.R. (eds.) *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*, The University of Chicago Press, Chicago, p.: vii-x.

Sander P.M. 1987. Taphonomy of the Lower Permian Geraldine Bonebed in Archer County, Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **61**(C): 221–236. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(87\)90051-4](https://doi.org/10.1016/0031-0182(87)90051-4)

Scherer C.M. dos S., Lavina E.L.C., Reis A.D., Horn D.L.D. 2021. Estratigrafia da sucessão sedimentar mesozoica da Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul. In: A.R. Jelinek & C.A. Sommer (eds.) *Contribuições à geologia do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina*, Sociedade Brasileira de Geologia, Porto Alegre, p.: 289-304. <https://doi.org/10.29327/537860.1-17>

Seilacher A. 1982. General Remarks About Event Deposits. In: G. Einsele & A. Seilacher (eds.) *Cyclic and Event Stratification*, Springer Berlin Heidelberg, p.: 161–174. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75829-4_11

Simões M.G. & Torello F.deF. 2003. Modelo de tafofácies para os moluscos bivalves do Grupo Passa Dois (Formações Serra Alta, Teresina e Corumbataí), Permiano Superior, Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **33**(4): 369–378. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.2003334369378>

Simões M.G., Kowalewski M., Torello F.deF., Ghilardi R.P., de Mello L.H. 2000. Early onset of modern-style shell beds in the Permian sequences of the Paraná Basin: implications for the Phanerozoic trend in bioclastic accumulations. *Revista Brasileira de Geociências*, **30**(3): 499–503. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.2000303499503>

Simões M.G., Matos S.A., Anelli L.E., Rohn R., Warren L.V., David J.M. 2015. A new Permian bivalve-dominated assemblage in the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil: Faunal turnover driven by regional-scale environmental changes in a vast epeiric sea. *Journal of South American Earth Sciences*, **64**: 14–26. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.09.009>

Smith R.M.H. 1993. Vertebrate Taphonomy of Late Permian Floodplain Deposits in the Southwestern Karoo Basin of South Africa. *PALAIOS*, **8**(1): 45-67. <https://doi.org/10.2307/3515221>

Soares M.B. 2003. A taphonomic model for the Mesosauridae assemblage of the Irati Formation (Paraná Basin, Brazil). *Geologica Acta*, **1**(4): 349–361.

Speyer S.E. & Brett C.E. 1988. Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**(1–3): 225–262. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(88\)90098-3](https://doi.org/10.1016/0031-0182(88)90098-3)

Thulborn R.A. 1991. Morphology, preservation and palaeobiological significance of dinosaur coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **83**(4): 341–366. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0031-0182\(91\)90060-5](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0031-0182(91)90060-5)

Toledo C.E.V. & Bertini R.J. 2005. Occurrences of the fossil Dipnoiformes in Brazil and its stratigraphic and chronological distributions. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**(1): 47–56. <https://doi.org/10.4072/RBP.2005.1.04>

Voorhies M.R. 1969. Taphonomy and population dynamics of an Early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *University of Wyoming Contributions to Geology Special Paper*, **1**: 1–69.

Voorhies M.R. 1985. A Miocene rhinoceros herd buried in volcanic ash. *National Geographic Society Research Reports*, **19**: 671–688.

Warren L.V. 2006. Evolução sedimentar da Formação Rio do Rasto na região centro-sul do estado de Santa Catarina. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 165p. <https://doi.org/10.11606/D.44.2006.tde-15032007-165547>

Warren L.V., Almeida R.P. de, Hachiro J., Machado R., Roldan L.F., Steiner S.dosS., Chamani M.A.C. 2008. Evolução sedimentar da Formação Rio do Rasto (Permo-Triássico da Bacia do Paraná) na porção centro sul do estado de Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **38**(2): 213–227.

Warren L.V., Assine M.L., Simões M.G., Riccomini C., Anelli L.E. 2015. A Formação Serra Alta, Permiano, no centro-leste do Estado de São Paulo, Bacia do Paraná, Brasil. *Brazilian Journal of Geology*, **45**(1): 109–126. <https://doi.org/10.1590/23174889201500010008>

Woodard G.D. & Marcus L.F. 1973. Rancho La Brea Fossil Deposits: A Re-Evaluation from Stratigraphic and Geological Evidence. *Journal of Paleontology*, **47**(1): 54–69.

Xavier P.L.A., Silva A.F., Soares M.B., Horn B.L.D., Schultz C.L. 2018. Sequence stratigraphy control on fossil occurrence and concentration in the epeiric mixed carbonate-siliciclastic ramp of the Early Permian Irati Formation of southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **88**: 157–178. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.08.014>

Zabini C., Holz M., Bosetti E.P., Matsumura W.M.K., Horodyski R.S. 2012. Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: A Devonian (Pragian/Eifelian) example of the Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **33**(1): 8–20. <https://doi.org/10.1016/J.JSAMES.2011.08.001>

Zálan P.V. 2004. Evolução fanerozóica das bacias sedimentares brasileiras. In: V. Mantesso-Neto, A. Bartorelli, C.D.R. Carneiro, B.B. Brito-Neves (eds.) *Geologia do continente sul-americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida*, Beca, São Paulo, p.: 595–612.

ANEXOS:

Carta de submissão ao Historical Biology Journal:



Aceites de artigos citados, porém não transcritos na atual tese, para o “Journal of South American Earth Sciences:

Decision on submission to Journal of South American Earth Sciences

 Você encaminhou esta mensagem em Qui, 28/07/2022 19:09



Journal of South American Earth Sciences <em@editorialmanager.com>

Para: Você

Iniciar a responder com:

 Agendar uma reunião

Manuscript Number: SAMES-D-22-00111R2

ICHTHYOLITHS OF THE CORUMBATAÍ FORMATION: NEW OCCURRENCES

AND INTERPRETATIONS FOR SÃO PAULO STATE, BRAZIL (NORTHEASTERN PARANÁ BASIN)

Dear Ms. Jurigan,

Thank you for submitting your manuscript to Journal of South American Earth Sciences.

I am pleased to inform you that your manuscript has been accepted for publication.

My comments, and any reviewer comments, are below.

Your accepted manuscript will now be transferred to our production department. We will create a proof which you will be asked to check, and you will also be asked to complete a number of online forms required for publication. If we need additional information from you during the production process, we will contact you directly.

We appreciate you submitting your manuscript to Journal of South American Earth Sciences and hope you will consider us again for future submissions.

Kind regards,
Reinhardt Fuck
Regional Editor

Journal of South American Earth Sciences

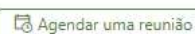
Decision on submission to Journal of South American Earth Sciences



Journal of South American Earth Sciences <em@editorialmanager.com>

Para: Você

Iniciar a responder com:



Manuscript Number: SAMES-D-23-00220R1

PERMIAN WESTERN GONDWANA FOOD CHAIN ELUCIDATED BY COPROLITES FROM THE CORUMBATAÍ FORMATION (PARANÁ BASIN, BRAZIL)

Dear Isabela Jurigan,

Thank you for submitting your manuscript to Journal of South American Earth Sciences.

I am pleased to inform you that your manuscript has been accepted for publication. Your accepted manuscript will now be transferred to our production department. We will create a proof which you will be asked to check, and you will also be asked to

complete a number of online forms required for publication. If we need additional information from you during the production process, we will contact you directly.

Open Access: In accordance with Funding Body requirements, Elsevier does offer alternative open access publishing options. Visit <https://www.elsevier.com/journals/cretaceous-research/0195-6671/open-access-options> for full information.

We appreciate you submitting your manuscript to Journal of South American Earth Sciences and hope you will consider us again for future submissions.

We encourage authors of original research papers to share the research objects – including raw data, methods, protocols, software, hardware and other outputs – associated with their paper. More information on how our open access Research Elements journals can help you do this is available at https://www.elsevier.com/authors/tools-and-resources/research-elements-journals?dgcid=ec_em_research_elements_email.

Kind regards,
Francisco J. Vega, PhD
Editor-in-Chief

Journal of South American Earth Sciences