

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

**TESE DE DOUTORADO**

**ICNOFÓSSEIS DAS FORMAÇÕES TAMENGO E GUAICURUS, GRUPO  
CORUMBÁ: IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS E PALEOECOLÓGICAS**

**CLEBER QUIDUTE CLEMENTE DINIZ**

**ORIENTADORA**

**PROFA. DRA. JULIANA DE MORAES LEME**

**CO-ORIENTADORA**

**PROFA. DRA. MARIA GABRIELA MÁNGANO**

**SÃO PAULO, SP**

**2022**

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**ICNOFÓSSEIS DAS FORMAÇÕES TAMENGO E GUAICURUS, GRUPO  
CORUMBÁ: IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS E PALEOECOLÓGICAS**

**CLEBER QUIDUTE CLEMENTE DINIZ**

Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutor em Geociências.

Área de concentração: Geotectônica

Orientadora: Profa. Dra. Juliana de Moraes Leme.

Co-orientadora: Profa. Dra. Maria Gabriela Mángano

**SÃO PAULO, SP**

**2022**

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

Serviço de Biblioteca e Documentação do IGc/USP  
Ficha catalográfica gerada automaticamente com dados fornecidos pelo(a) autor(a)  
via programa desenvolvido pela Seção Técnica de Informática do ICMC/USP

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de catalogação da publicação:  
Sonia Regina Yole Guerra - CRB-8/4208 | Anderson de Santana - CRB-8/6658

Quidute Clemente Diniz, Cleber  
Icnofósseis das formações Tamengo e Guaicurus,  
Grupo Corumbá: implicações paleoambientais e  
paleoecológicas / Cleber Quidute Clemente Diniz;  
orientador Juliana de Moraes Leme; coorientador  
Maria Gabriela Mangano. -- São Paulo, 2022.  
106 p.

Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em  
Geoquímica e Geotectônica) -- Instituto de  
Geociências, Universidade de São Paulo, 2022.

1. Icnologia. 2. Paleontologia. 3. Ediacarano.  
I. de Moraes Leme, Juliana, orient. II. Gabriela  
Mangano, Maria, coorient. III. Título.

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**" ICNOFÓSSEIS DAS FORMAÇÕES TAMENGO E GUAICURUS, GRUPO  
CORUMBÁ: IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS E PALEOECOLÓGICAS"**

**CLEBER QUIDUTE CLEMENTE DINIZ**

Orientadora: Profa. Dra. Juliana de Moraes Leme

Coorientadora: Profa. Dra. Maria Gabriela Mángano

Tese de Doutorado

**Nº 658**

COMISSÃO JULGADORA

Dra. Juliana de Moraes Leme

Dr. Dermeval Aparecido do Carmo

Dr. Ismar Carvalho

Dra. Flávia Callefo

Dra. Kamilla Borges Amorim

SÃO PAULO

2022

## **Dedicatória**

A Claudia Quidute Diniz, minha mãe. Que minhas escolhas honrem sua memória, pois a senhora é viva através de mim.

## Agradecimentos

Agradeço,

A FAPESP e ao Programa de Pós-graduação em Geoquímica e Geotectônica IGc/Usp, pelo suporte financeiro (2016/06114-6; 2017/25433-8; 2018/21995-4) que fizeram parte do desenvolvimento dessa pesquisa.

A CAPES pelo suporte financeiro que auxiliaram no desenvolvimento dessa pesquisa.

Ao Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo pelo suporte e infraestrutura que permitiram a realização da minha pesquisa.

A Prof<sup>a</sup> Juliana de Moraes Leme, pelo ensinamento, suporte e paciência nesses quase 10 anos de orientação, obrigado por ter acreditado em mim.

A Prof<sup>a</sup> Maria Gabriela Mángano e ao Ao Prof<sup>o</sup> Luiz Alberto Buatois, por construir o pensamento icnológico em mim. Esse trabalho não seria o mesmo sem o ensinamento de vocês.

Ao Dr. Alexander Liu pelos trabalhos de campo na qual encontramos os primeiros materiais, auxílio na obtenção de imagens tri-dimensionais e discussões.

Ao Prof. Thomas Richard Fairchild, pelos questionamentos críticos que aprimoraram meu trabalho.

A Dra. Luana Morais pelas conversas, *insights* e desabafos ao longo dessa caminhada.

Ao Dr. Anderson Camargo Moreira pela obtenção e tratamento das imagens tri-dimensionais dos icnofósseis que auxiliaram em seu entedimento.

Ao Dr. Isaac Jamil Sayeg, por me proporcionar dados de elementos químicos de excelente qualidade que fortificaram minha discussão.

Ao Dr. Evandro Pereira da Silva do laboratório de Química da USP por ter auxiliado na obtenção de dados dos compostos químicos presentes nas amostras.

## Resumo

Iconofósseis são estruturas sedimentares de origem biológica diretamente associados ao comportamento do organismo que o produziu. Utilizando ferramentas específicas entre a sedimentologia e biologia pode-se reconhecer o produtor, seu comportamento, fatores ambientais que influenciaram as atividades, ou o impacto que essas atividades causaram por meio da bioturbação. O objetivo deste trabalho foi identificar os iconofósseis das formações Tamengo e Guaicurus, Grupo Corumbá, analisar a distribuição estratigráfica das associações iconofossilíferas, seu vínculo com as fácies sedimentares reconhecidas e determinar suas influências e limitações paleoecológicas. A Formação Tamengo apresenta intercalação de fácies carbonáticas e siliciclásticas, atribuída ao Ediacariano Superior e detém registros de metazoários, macroalgas, microfósseis e iconofósseis. A Formação Guaicurus corresponde ao topo do Grupo Corumbá, possui sedimentação terrígena pelítica homogênea com o registro de macroalgas, esteiras microbianas e iconofósseis. A partir de análises com amostras de mão, lâminas petrográficas, imagens de microtomografia computadorizada e espectroscopia por energia dispersiva foi possível obter dados relacionados a morfologia, índice de bioturbação e composição química dos iconofósseis e de esteiras microbianas. Foram reconhecidos três icnotáxons ligados a atividades de locomoção e alimentação, *Planolites* isp. nov. e *Palaeophycus tubularis* que caracterizam etologias do tipo *Fodinichnia* e *Domichnia* e *Multina minima* com etologia do tipo *Pascichnia*. A bioturbação no plano de acamamento é baixa, com valor máximo de 10%, e seu índice de bioturbação nas laminações é o de nível 2, o mais comum para esse período. Foram encontrados iconofósseis sub-horizontais a levemente verticalizados, indício do começo da colonização em ecoespaços infaunais. Análises de EDS nos iconofósseis indicam alto valor de Fe e C no preenchimento e parede por filme pelítico em comparação com a rocha matriz. Esteiras microbianas foram encontradas somente na Formação Guaicurus onde o índice de bioturbação é menor. A associação de esteiras junto a iconofósseis é indício da preferência das escavações nesses locais, exercendo um controle sobre a preservação dos metazoários. A combinação do maior grau de bioturbação e fluxo hidrodinâmico na Formação Tamengo, impedem o desenvolvimento das esteiras e a capacidade de viverem em comunidade com os organismos, como ocorre na Formação Guaicurus, onde o ambiente deposicional foi predominantemente mais calmo.

Palavras-chave: Iconofóssil, bioturbação, Ediacariano, Formação Tamengo, Formação Guaicurus.

## Abstract

Ichnofossils are sedimentary structures of biological origin directly associated with the behavior of the organism that produced them. Using specific tools between sedimentology and biology, it is possible to recognize the producer, its behavior, environmental factors that influenced the activities, or the impact that these activities caused through bioturbation. The objective of this work is to identify trace fossils from the Tamengo and Guaicurus formations, Corumbá Group, analyze the stratigraphic distribution of trace fossil associations, their link with recognized sedimentary facies and determine their influences and limitations. The Tamengo Formation presents intercalation of carbonate and siliciclastics, facies attributed to the upper Ediacaran, and holds records of metazoans, macroalgae, microfossils and ichnofossils. The Guaicurus Formation corresponds to the top of the Corumbá Group, it has homogeneous pelitic sedimentation with the record of macroalgae, microbial mats and ichnofossils. From analyzes with hand samples, petrographic slides, computerized microtomography scans and energy dispersive spectroscopy, it was possible to obtain data related to morphology, bioturbation index and chemical composition of trace fossils and microbial mats. Three ichnotaxons linked to locomotion and feeding activities were recognized, *Planolites* isp. nov. and *Palaeophycus tubularis* that characterize *fodinichnia* and *domichnia* ethologies and *Multina minima* with *pascichnia* ethologies. The bedding plane bioturbation is low, with a maximum value of 10%, and the bioturbation index in the laminations is level 2, the most common for this period. Sub-horizontal to slightly vertical trace fossils were found, indicating the beginning of colonization in infaunal ecospace. EDS analyzes on trace fossils indicate a high value of Fe and C in the filling and pelitic film compared to the host rock. Microbial mats were found only in the Guaicurus Formation where the bioturbation is lower. The association of mats with ichnofossils is an indication of the preference of excavations in these places, exerting a control over the preservation of metazoans. The combination of the higher degree of bioturbation and hydrodynamic flow in the Tamengo Formation prevents the development of mats and the ability to live in community with the organisms, different from the Guaicurus Formation, where the depositional environment was predominantly calmer.

Keywords: Ichnofossil, Bioturbation, Ediacaran, Tamengo Formation, Guaicurus Formation.

## 1. INTRODUÇÃO

Os icnofósseis são estruturas sedimentares preservadas nas unidades litológicas e estão diretamente relacionados à comportamentos como locomoção, alimentação e construção (Seilacher, 1964a, 1964b). São essenciais para o estudo da evolução animal no Pré-Cambriano, pois diferente dos fósseis, os icnofósseis possuem uma preservação contínua entre as assemblagens do Ediacariano e Cambriano (Seilacher, 1967a, 1967b; Mángano & Buatois, 2020).

O estudo dos icnofósseis pode ser direcionado para diferentes temáticas, ajudam a responder questões ligadas às atividades do organismo focando na identificação, complexidade e diversidade morfológica do icnofóssil (Jensen *et al.*, 2006; Mángano e Buatois, 2014). Podem ser utilizados como ferramentas para análise dos parâmetros e estratégias comportamentais, elucidando questões sobre a origem de organismos bilaterais, suas funções ecológicas e suas interações com o substrato (McIlroy & Logan, 1999; Martin *et al.*, 2000; Jensen *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2010).

Outros estudos retratam a influência dos fatores ambientais na formação e preservação dos icnofósseis. Os produtores tendem a responder ao meio em que vivem, por exemplo, em ambientes de alto fluxo hidrodinâmico serão encontradas espessas escavações verticais, raramente associadas a rastros horizontais superficiais. Essas condições dificultam a preservação de estruturas na interface água/sedimento e indivíduos nesse habitat necessitam ter habilidades para maior proteção (Howard & Frey, 1973; Frey & Howard, 1975; Mángano & Buatois, 2014; Buatois *et al.*, 2016).

O contrário também pode acontecer: a presença de determinados organismos pode impactar o ambiente, suas atividades causam mudanças profundas no ecossistema modificando as estruturas físico-químicas do substrato, sendo chamados de “engenheiros de ecossistemas”. O ato de revolver o sedimento irá modificar a topografia e rigidez através da redistribuição de grãos, refletindo na quantidade de nutrientes, gases e partículas presentes no habitat (Meysman *et al.*, 2006; Erwin & Tweedt, 2012).

As bioturbações preservadas no registro geológico, são capazes de interferir nos fatores paleoambientais e sedimentares locais (Seilacher, 1956; Ekdale & Mason, 1988; McIlroy & Logan, 1999). A consolidação do comportamento de escavação foi essencial para evolução de organismos bilaterais, impactando a dinâmica paleoecológica na transição Ediacariano-Cambriano (Meyer *et al.* 2014).

Essa interação entre o organismo e o substrato leva ao uso de ferramentas específicas em um estudo entre a sedimentologia e a biologia. Conceitos como icnodiversidade e icnodispariedade revelam a quantidade de icnotáxons e suas variabilidades morfológicas. Icnotaxobases e etologia indicam estados comportamentais dos organismos levando em conta o substrato na qual o icnofóssil foi preservado. O índice de bioturbação juntamente com o conceito de Icnofácies evidenciam processos deposicionais e fatores ambientais ao longo do tempo. Análises quantitativas da bioturbação, mostram questões relacionadas a viabilidade do habitat, taxa de sedimentação, mudanças no nível do mar e o surgimento de novos comportamentos e organismos.

Essas ferramentas usadas de forma integrada são aplicadas em análises paleoambientais, paleoecológicas e estratigráficas de depósitos sedimentares (Ekdale & Bromley, 1984; Bromley & Ekdale, 1986; Pemberton *et al.*, 1992; Bromley, 1996; Gingras *et al.*, 1999, 2002; Maloof *et al.*, 2010; Knoll & Nowak, 2017; Cunningham *et al.*, 2017; Mángano & Buatois, 2020).

### **1.1 Icnofósseis no Pré-Cambriano**

As condições ambientais ediacarianas eram muito específicas, fatores como baixo nível de oxigenação nos oceanos (Fike *et al.*, 2006; McFadden *et al.*, 2008) e a presença de extensas esteiras microbianas (Seilacher, 1999; Bottjer *et al.*, 2000), formaram limites para o desenvolvimento ecológico dos organismos. Devido as camadas criadas pelas esteiras, um habitat com gradientes químicos abruptos, foi formado, começando a partir da interface água-sedimento e nos centímetros abaixo da superfície no substrato (Moreira *et al.*, 2004; Bosak *et al.*, 2012). Essa estratificação vertical foi hostil para organismos escavadores, pois impediam a entrada de fatores essenciais para

seu desenvolvimento, permitindo somente uma interação superficial (Seilacher, 1999; Droser *et al.*, 2005).

As características morfológicas e comportamentais dos organismos também eram limitadas. O sistema muscular não era adaptado ao sedimento rígido e sim a viver sobre ou levemente abaixo das esteiras microbianas dificultando escavações complexas e penetrativas (Miller, 2007; Seilacher, 2007). Icnofósseis do Ediacariano quando comparados aos do Fanerozoico apresentam baixa icnodiversidade com pouca diferenciação morfológica, são predominantemente rastros horizontais superficiais monoespecíficos e baixa icnodispariedade com baixa diferenciação comportamental (Jensen, 2003; Seilacher *et al.* 2005; Mángano & Buatois, 2014).

Interações entre organismos eram mínimas, com o mesmo padrão alimentar relacionado as esteiras superficiais devido a sua alta disponibilidade (Dzik, 2005; Fedonkin *et al.*, 2007b). Os principais modos de alimentação incluíam a exploração por pastadores superficiais e infaunais, trocas quimiosimbióticas ou absorções ventrais de organismos (Jensen, 2003; Seilacher *et al.*, 2003, 2005; Mángano & Buatois, 2014).

A ineficiência dos organismos em interagir com outros indivíduos e com o substrato no começo do Ediacariano limitaram seus nichos ecológicos às esteiras microbianas, sem a possibilidade de colonizar outros espaços. O aumento na complexidade e diversidade de icnofósseis que começou no final do Ediacariano e se consolidou no Cambriano criou maior variedade de padrões comportamentais. O aumento no tamanho juntamente com a intensidade e profundidade da bioturbação auxiliaram na capacidade de exploração e penetração no substrato marinho, destruindo as esteiras microbianas (Frey & Pemberton, 1985; Gehling, 1999; Hagadorn & Bottjer, 1999; Gehling *et al.*, 2005; Orvain, 2005; Laflamme *et al.*, 2013; Butterfield, 2018 Mángano & Buatois 2020).

A Revolução Agrônômica (Seilacher & Pfluger, 1994) é o nome dado às mudanças que ocorreram nos ecossistemas relacionados ao aumento da bioturbação em substratos marinhos, causando grande impacto no sedimento (Ichaso *et al.*, 2022). A partir do Cambriano os organismos já modificavam os parâmetros físico-químicos do ambiente, como a criação de estruturas, mudança

no teor de água no sedimento e transferências de oxigênio e nutrientes da coluna d'água, deixando o substrato mais homogêneo. Essa mudança no substrato afetou todo o ecossistema previamente conhecido em grande escala e criou novos habitats para os organismos (Seilacher, 1999; Gehling, 1999; Hagadorn & Bottjer, 1999; McIlroy & Logan, 1999; Erwin, 2012; Gougeon et al., 2018).

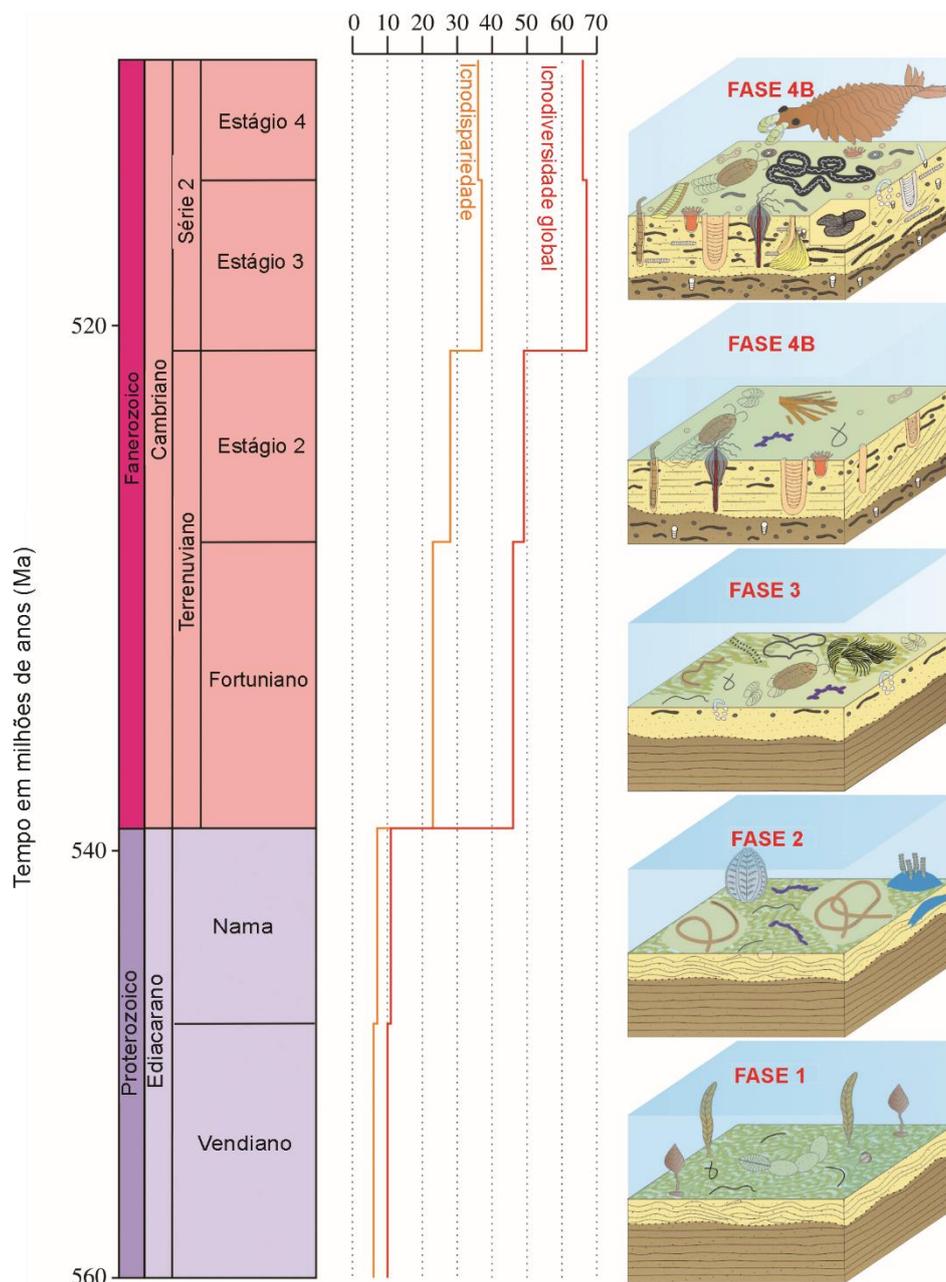
Essa mudança comportamental é considerada uma importante inovação evolutiva, na qual os engenheiros de ecossistemas tiveram a capacidade de influenciar, modificar e colonizar esses novos espaços (figura 1) (Mángano & Buatois, 2014; 2020). O aumento da diversidade morfológica, a alta irrigação do substrato e a complexidade das relações de alimentação, formou um ecossistema para organismos no Cambriano (Seilacher & Pfluger, 1994; Droser & Bottjer, 1988, 1993; McIlroy & Logan 1999; Kaufman, 2018; Laing *et al.* 2019).

Iconofósseis Pré-Cambrianos são marcas simples e de difícil reconhecimento podendo ser controversos e complicados, porém de extrema importância, pois são registros raros de um período em que se tem poucas evidências de atividades de bioturbação (Buatois & Mángano, 2016).

Embora sejam estruturas simples, precisam ser analisadas além de sua morfologia, sobre um contexto de relação com o sistema, informações sobre a rocha matriz, local de deposição e datação. A datação é um fator importante, pois iconofósseis podem estar em rochas que não foram datadas corretamente, ou escavações recentes podem ser formadas em rochas mais antigas (Seilacher *et al.*, 1998, 2005; Ramussen *et al.*, 2002; Jensen, 2005; Matz *et al.*, 2008; Mariotti *et al.*, 2016).

Adicionalmente, processos tectônicos e sedimentares podem formar estruturas que se assemelham a iconofósseis horizontais e sinuosos, por exemplo, correntes preservadas em esteiras, marcas de rachaduras causadas pela dessecação ou estruturas corrosivas que se assemelham a atividades microbianas, dificultando as interpretações de ocorrências de iconofósseis mais antigos (Jensen, 2005; Benerjee *et al.* 2006; Grosch & Mcloughlin, 2014; Staudigel *et al.* 2015).

Vestígios não são deixados somente por animais, microorganismos bentônicos também respondem ativamente a condições ambientais. *MISS* ou *microbially induced sedimentary structures* são estruturas sedimentares feitas pelo deslocamento de cianobactérias e outros microorganismos resultantes de um processo físico do depósito sedimentar (Nofke *et al.*1996; Nofke, 2010).



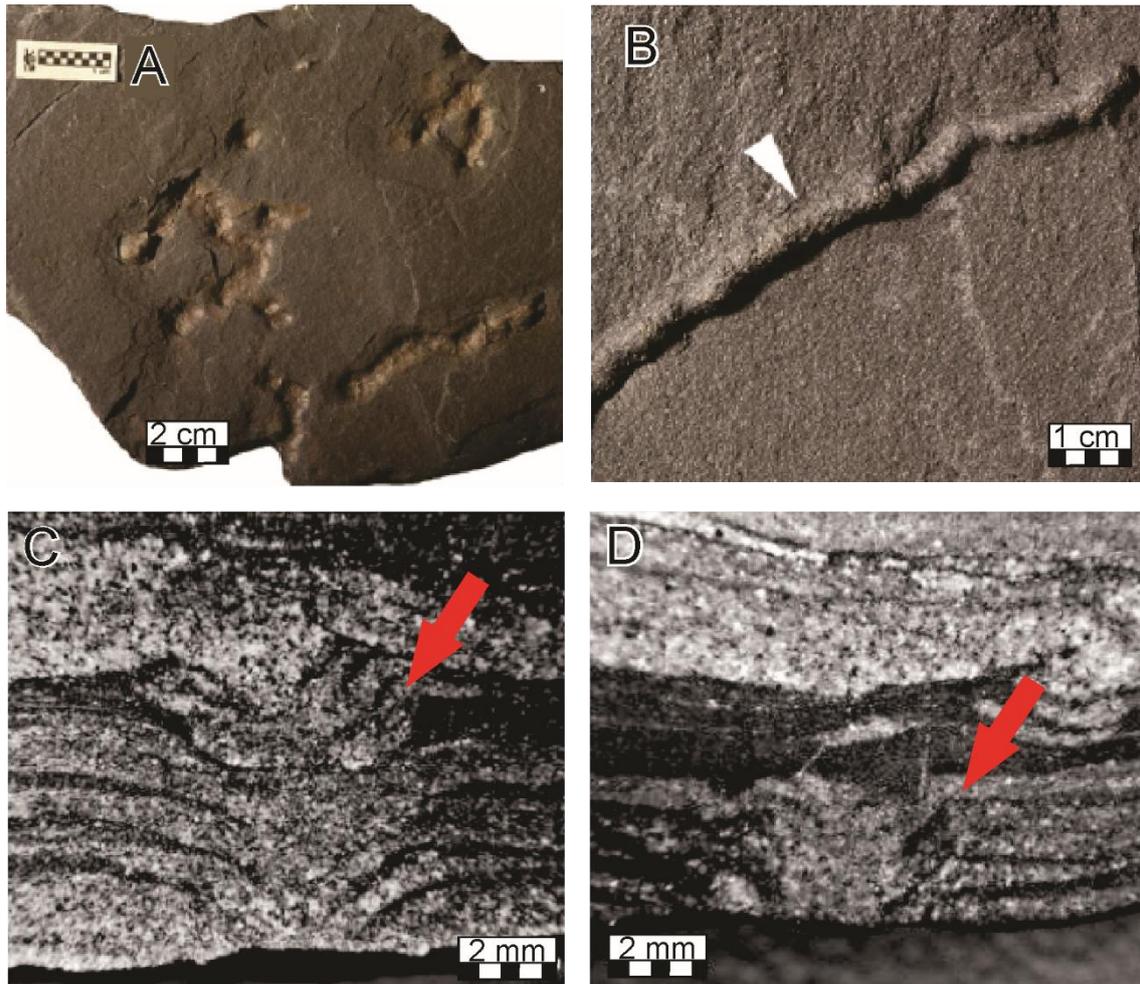
**Figura 1:** Imagem sobre o aumento na icnodiversidade e icnodispariedade durante o Ediacarano e Cambriano. É dividida em 4 fases a partir da interação do organismo com o substrato. A Fase 1 representa fósseis simples e horizontais que dependem de esteiras microbianas. A fase 2 registra a eficácia em modificar as estruturas sedimentares primárias com interações mais eficientes com o substrato. A Fase 3 possui um aumento significativo na icnodispariedade e icnodiversidade diretamente ligados a diversificação de organismos. A fase 4 ocorre uma reestruturação no ecossistema envolvendo novos padrões de alimentação e comportamentos para colonizar o substrato (modificado de Mángano & Buatóis, 2020).

Os registros de icnofósseis do Pré-Cambriano sofreram uma expansão significativa nos últimos anos e foram amplamente revisados (Jensen *et al.*, 2006; Carbone & Narbonne, 2014; Buatois *et al.*, 2016). O registro mais antigo de icnofósseis foi apresentado por Albani *et al.* (2019), na Bacia de Francevillian na África com datação aproximada de 2.1 bilhões de anos. São descritos como estruturas sinuosas direcionadas horizontalmente a verticalmente em forma de cordas, com preenchimento piritizado diferente da rocha matriz. Foram interpretados como células amebóides que se agregaram e migraram para uma fase viscosa conjunta em momentos de baixo teor de nutrientes para procurar alimento (figura 2 a-b).

A presença de icnofósseis no Ediacariano é consolidada, apresentam morfologia simples com baixa icnodiversidade e icnodispariedade. Rastros horizontais, escavações horizontais com preenchimento passivo ou ativo, escavações em forma de plug, impressões ovais e traços de raspagem são as formas mais encontradas para esse período (Buatois *et al.*, 1998; Ivantsov, 2013; Mángano & Buatois, 2016; Mángano & Buatois, 2020).

Os registros de icnofósseis ediacarianos no mundo estão limitados a ambientes marinhos intermediários em áreas entre o limite de base de onda de tempo bom e limite de base de onda de tempestade, onde sua abundância e diversidade alcançam seu nível máximo. Em raros casos ocupam os ambientes marinhos profundos. Não há registro de icnofósseis em áreas mais rasas, tanto pelo fato da maioria das unidades geológicas ediacarianas com icnofósseis se encontrarem em zonas de offshore, quanto pelo fato dessas zonas possuírem alta energia, dificultando a preservação de icnofósseis simples e superficiais (Walker & Plint, 1992; Plint, 2010; Mángano & Buatois, 2016).

Estruturas que podem representar o icnofóssil Ediacariano mais antigo são encontradas na Formação Fermeuse em Newfoundland, Canadá. Inserida na assemblagem de Avalon (575 -560 Ma) é descrita como estruturas de equilíbrio meniscadas (figura 2 c-d), empilhadas verticalmente abaixo de fósseis de *Aspidella* sp. Indicam alternância entre estados de descanso e de movimento vertical progressivo, em resposta as taxas de sedimentação (Menon *et al.*, 2013 Mángano & Buatois, 2016).



**Figura 2:** Icnofósseis mais antigos. **A-B:** Icnofóssil mais antigo de 2.1 bilhões de anos, interpretado como movimentação de células amebóides que se agregaram. **C-D:** Lâminas delgadas mostrando estruturas meniscadas (seta vermelha) encontradas abaixo dos fósseis ediacarianos de *Aspidella* sp. (retirado de Menon *et al.* 2013).

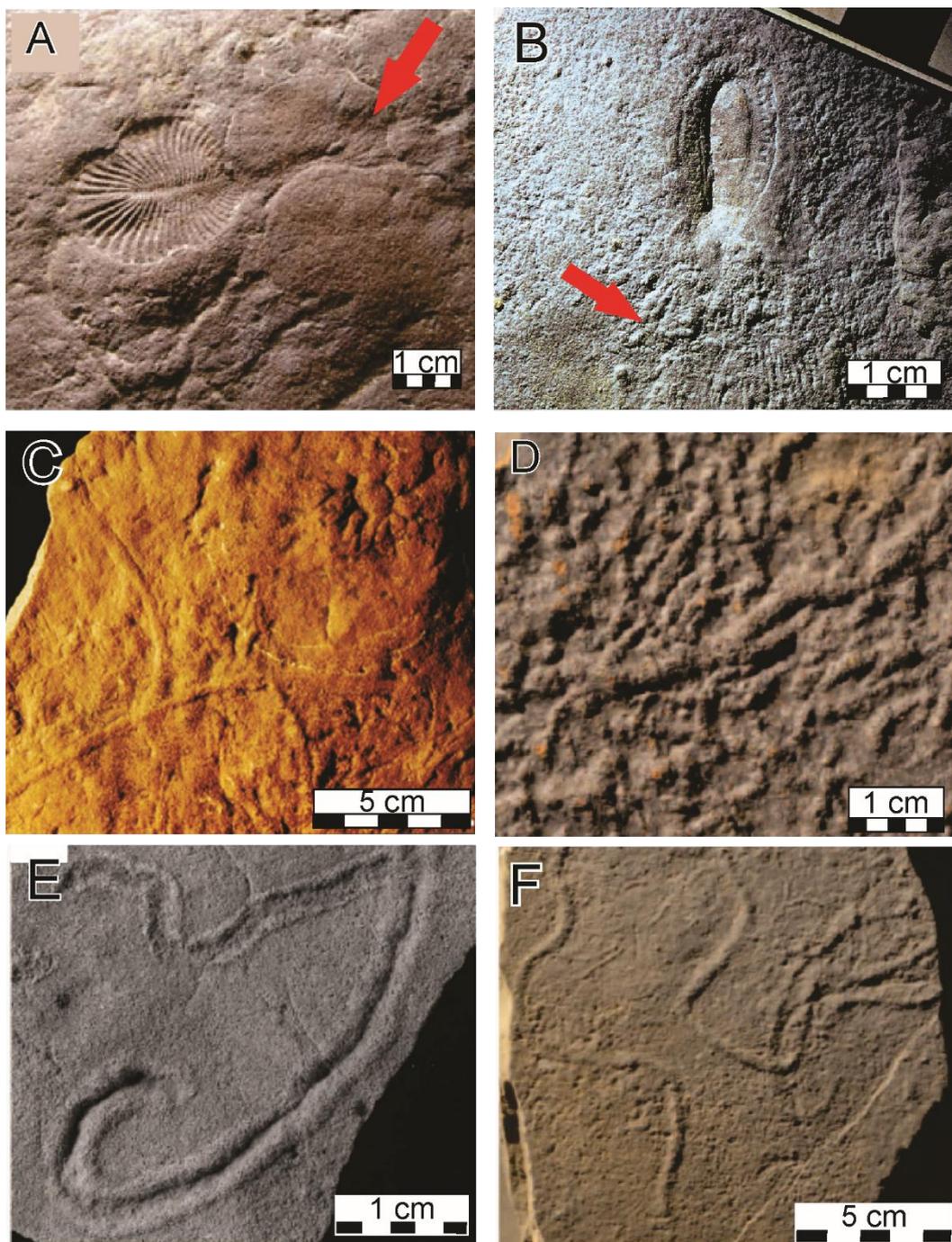
A partir da assemblagem de White Sea (560 – 550 Ma) são encontrados icnofósseis que interagem ativamente com o substrato (figura 3), em um limite superficial com índice de bioturbação baixo e sem ruptura das estruturas sedimentares primárias (Mángano & Buatois, 2020). *Epibaion* isp. (figura 3a) são impressões ovaladas que preservam características morfológicas do fóssil de *Dickinsonia* sp. encontrados na Rússia e na Austrália, *Kimberichnus* isp. (figura 3b) são marcas de raspagem realizadas pelo fóssil de *Kimberella* sp. (Ivantsov & Malakhovskaya, 2002; Fedonkin, 2003; Gehling *et al.*, 2005, 2014).

Escavações horizontais também começaram a ocupar esses espaços, as que possuem preenchimento passivo semelhante ao da rocha matriz são representadas por *Palaeophycus* isp. (figura 3c), com ampla distribuição geográfica como Canadá (Carbone & Narbonne, 2014), México (Sour-Tovar *et al.*, 2007), Rússia (Fedonkin, 1985) e Namíbia (Geyer & Uchman, 1995), podem

ser atribuídos a vermes bilaterais com comportamento predatório. Já as escavações com revestimento e preenchimento ativo são representadas por *Torrowangea* isp. (figura 3d), que implicam estratégias de alimentação de detritos ou de depósito sedimentares, encontradas no Canadá, na Namíbia e na China (Narbonne & Aitken, 1990; Geyer & Uchman, 1995).

A categoria mais abundante no registro Ediacariano são de rastros horizontais simples, curvilíneos e sem preenchimento que começaram a aparecer na assemblagem de White Sea. Representam organismos que viviam na interface água/sedimento, provavelmente pastadores não especializados, como *Archeonassa* isp. (Figura 3e), *Gordia* isp. e *Helminthopsis* isp. (figura 3f) (Jensen *et al.*, 2003; Mángano & Buatois, 2014). São encontrados no Canadá (Gehling *et al.*, 2001), Espanha (Jensen *et al.*, 2007) e África (Almond *et al.*, 2008). Por serem rastros extremamente simples vários organismos podem produzi-los, mas são atribuídos mais comumente a metazoários bilaterais semelhantes a vermes.

A icnodiversidade e icnodispariedade permanecem semelhantes em icnofósseis pertencentes a assemblagem de Nama (550 – 541 Ma), alguns táxons desaparecem no registro fóssil como *Epibaion* isp. e *Kimberichnus* isp, mas novos comportamentos começam a surgir (figura 1), principalmente relacionados a complexidade na alimentação e ao aumento na intensidade da bioturbação que envolvem a destruição das estruturas sedimentares e modos de penetração no substrato (Xiao & Laflamme 2009; Cribb *et al.*, 2019; Mángano & Buatois 2020).

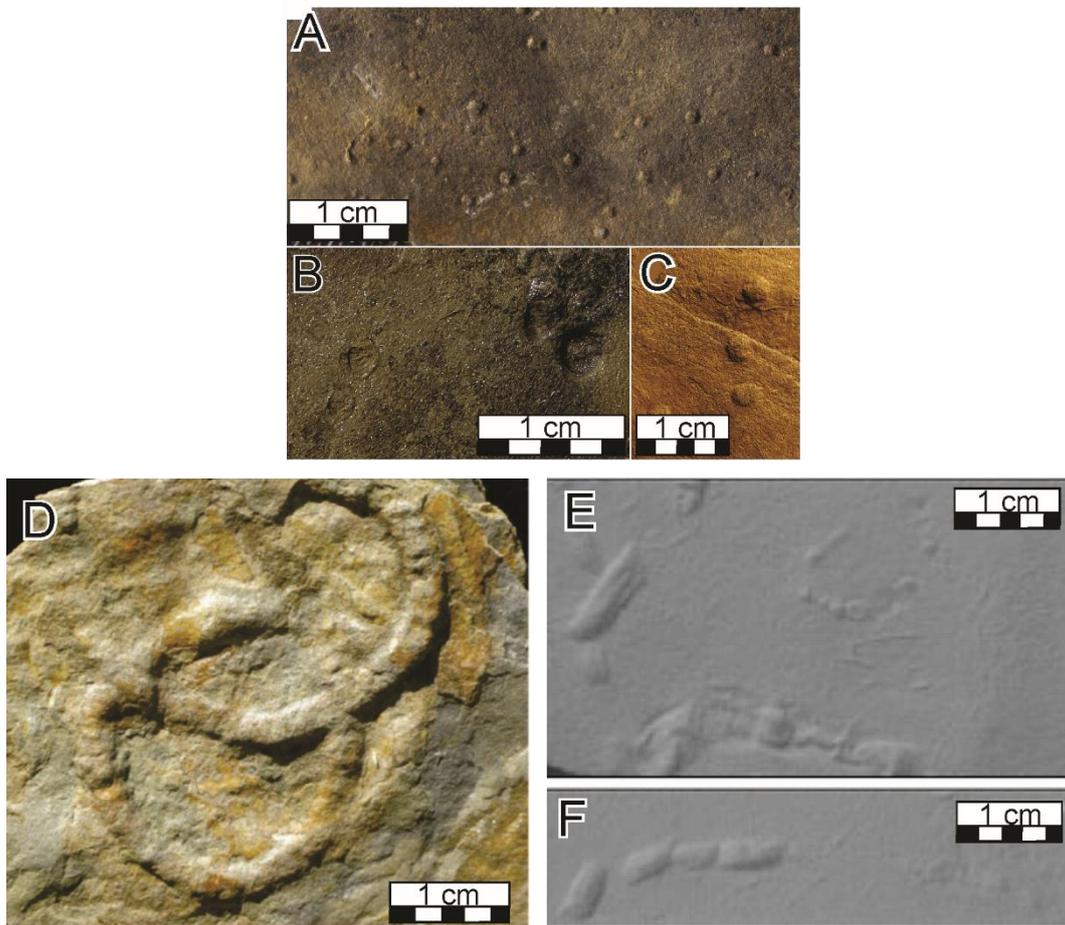


**Figura 3:** Icnofósseis que compõe a assemblagem de White Sea. **A:** icnofósseis de *Epibaion* isp. (seta vermelha) ao lado de fósseis de *Dickinsonia* sp. **B:** marcas de raspagem (seta vermelha) causadas pelo fóssil de *Kimberella* sp. (retirado de Fedonkin, 2013). **C:** escavações horizontais representadas por *Palaeophycus* isp. (Retirado de Mángano & Buatois, 2016). **D:** escavações de preenchimento ativo de *Torrowangea* isp. (retirado de Carbonne & Narbonne, 2014). **E:** icnofóssil com estrutura bilobada preservada, representado por *Archeonassa* isp. (retirado de Jensen, 2003). **F:** rastros horizontais com formas meandranes atribuídos a *Helminthopsis* isp. (retirado de Carbonne & Narbonne, 2014).

Rastros superficiais horizontais e simples permanecem ocupando a maior parte do espaço, icnofósseis de escavações com preenchimento ativo são representados por *Torrowangea* isp. (Geyer & Uchman 1995), de preenchimento

passivo por *Palaeophycus* isp., e icnofósseis de descanso em formato de plug por *Bergaueria* isp. (figura 4 a-c) (Darroch *et al.*, 2016).

Icnofósseis sub-horizontais, maiores em seu diâmetro e com preenchimento ativo também estão presentes, essas características refletem uma inovação do modo de escavação que envolve o processamento e retrabalhamento de sedimentos, como é o caso de *Parapsammichnites pretzeliformis* (figura 4 d) (Buatois *et al.* 2018). O último grupo de icnofóssil registrado no escavações tri-dimensionais com sistemas de ramificações referentes aos “treptiquínídeos” (figura 4 e-f) que na época definiram a fronteira entre o Ediacariano e Cambriano (Jensen *et al.*, 2000).



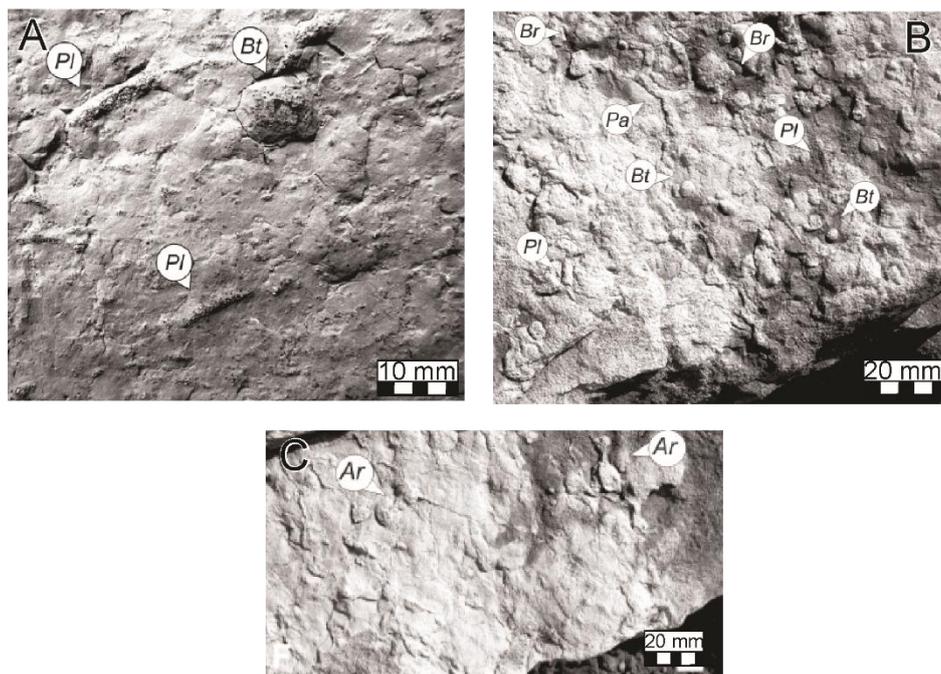
**Figura 4:** Icnofósseis representantes da assemblagem de Nama. **A-C:** Icnofósseis em formato de plug (retirado de Darroch *et al.*, 2016). **D:** *Parapsammichnites pretzeliformis* (retirado de Buatois *et al.*, 2018). **E-F:** Estruturas tri-dimensionais penetrativas atribuídas aos treptiquínídeos (retirado de Jensen *et al.*, 2000).

## 1.2 Icnofósseis no Pré-Cambriano do Brasil

No Brasil existem poucas unidades geológicas que compõem o limite Pré-Cambriano-Cambriano, somado à dificuldade de preservação de icnofósseis superficiais devido ao retrabalhamento sedimentar, o registro icnofossilífero é escasso.

A Bacia Camaquã, no Rio Grande do Sul, é composta por rochas sedimentares relacionadas a um sistema deltaico com incursões marinhas, e compõe uma das três unidades geológicas com icnofósseis ediacarianos no Sul do Brasil (Paim *et al.*, 2000; Netto, 2012). Os icnofósseis são encontrados de forma escassa e sem muita diversidade no Grupo Bom Jardim (592 – 571 Ma), representados por escavações horizontais simples como *Planolites* isp. e estruturas esféricas por *Beltanelliformis* isp. (Figura 5a).

No Grupo Santa Bárbara (559 – 540 Ma), é observada maior diversidade morfológica e taxonômica, além de serem encontradas estruturas horizontais simples como *Cochlichnus* isp. e escavações horizontais como *Planolites* isp. e *Palaeophycus* isp. (figura 5b). Também são encontradas escavações semelhantes a “treptiquinideos”, escavações em formato de plug representadas por *Bergaueria hemisférica* e *Beltanelliformis* isp. (figura 5b) e escavações horizontais em formato de halteres como *Arthraria antiquata* (figura 5c) (Martini-da-Rosa, 1999; Netto, 2012).



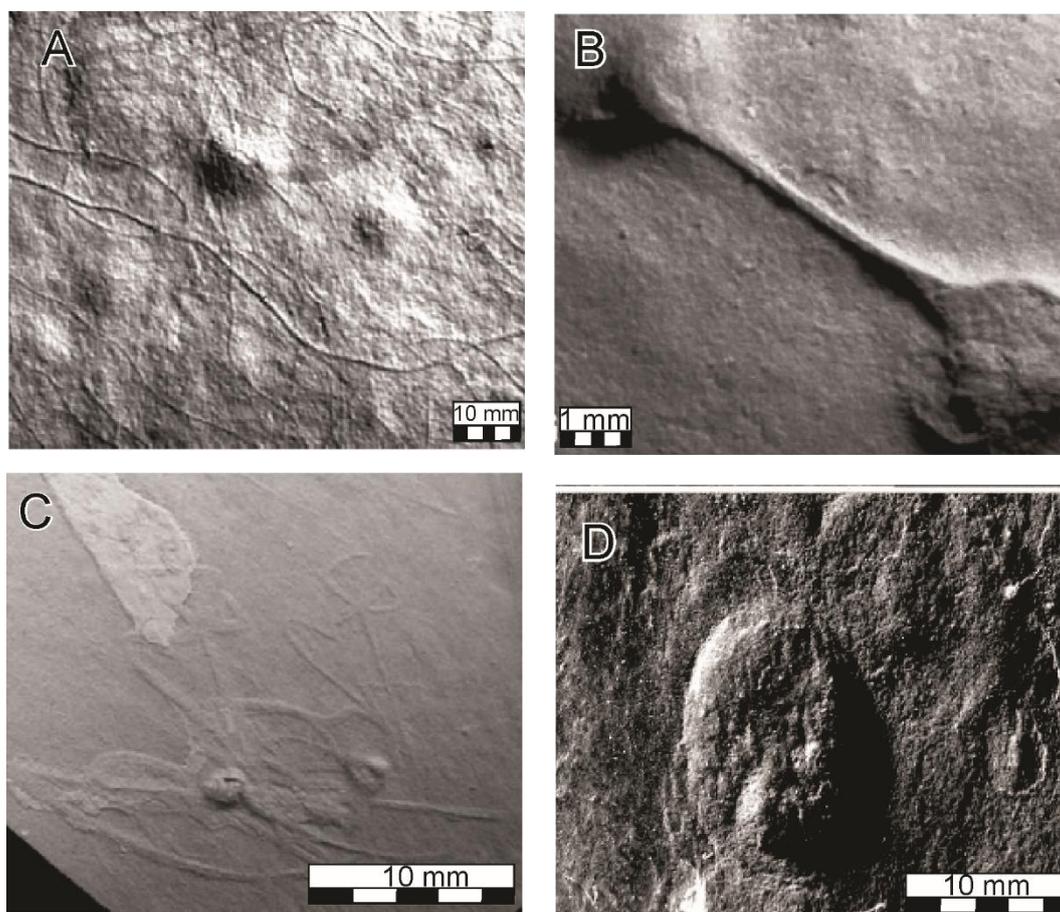
**Figura 5:** Icnofósseis presentes na Bacia de Camaquã e no Grupo Santa Bárbara. **A:** escavações simples de *Planolites* isp. (Pl) e em formato de plug de *Beltanelliformis* isp. (Bt) na Bacia de Camaquã. **B:** Icnofósseis de *Bergaueria hemisférica* (Br), *Beltanelliformis* isp., *Palaeophycus* isp. (Pa), e *Planolites* isp., presentes no Grupo Santa Bárbara. **C:** Icnofóssil de *Arthraria antiquata* presente no Grupo Santa Bárbara. Retirados de Netto (2012).

Na Bacia do Itajaí (SC), datada em aproximadamente  $563 \pm 0.3$  Ma (Fonseca, 2004), Netto & Zucatti da Rosa (1997) descreveram escavações horizontais relacionadas a *Gordia* isp., estruturas em forma de halteres a *Diplocraterion* isp. e estruturas radiadas atribuídas a ?*Oldhamia* isp. Zucatti da Rosa (2006) revisou a maioria dos icnofósseis, as estruturas horizontais foram atribuídas a *Helminthoidichnites* isp. devido ao formato alongado e meandrante, *Diplocraterion* isp. foi interpretado como impressões fósseis e através de análises comparativas as estruturas radiadas foram atribuídas a ?*Choia* isp. (Figura 6 a-c).

Recentemente, Becker-Kerber *et al.* (2020) reinterpretaram *Helminthoidichnites* isp. como filamentos microbianos excepcionalmente preservados e argumentaram que não há evidências suficientes que indicam a presença de icnofósseis na Bacia do Itajaí, e na verdade há uma associação entre fósseis e esteiras microbianas.

Na Bacia Camarinha, localizada no Paraná, aflora a Formação Camarinha, composta por depósitos marinhos em um contexto deltaico de

possível idade Ediacariana (Netto, 2012). Ciguel *et al.* (1992) encontraram icnofósseis de escavação simples horizontais, raramente verticais e com algum tipo de preenchimento, foram identificados através de análises morfológicas *Gordia arcuata*, *Planolites montanus*, e *Skolithos* isp., além de estruturas de descanso atribuídos a organismos medusóides. Drefahl & Silva (2007) tentaram realizar uma revisão desse material, mas encontraram somente as possíveis estruturas de descanso na qual atribuíram à *Beltanelliformis* isp. devido ao formato circular a elíptico e uma depressão central (Figura 6d).



**Figura 6:** Icnofósseis presentes nas Bacias da Região Sul do Brasil. **A:** *Helminthoidichnites* isp. **B:** Impressões fósseis antigamente interpretadas como *Diplocaterion* isp. **C:** estruturas radiadas atribuídas a *?Choia* isp. **D:** Icnofóssil de *Beltanelliformes* presente na Bacia de Camarinha. A-C: retirados de Netto (2012) e D retirado de Drefahl & Silva (2007)

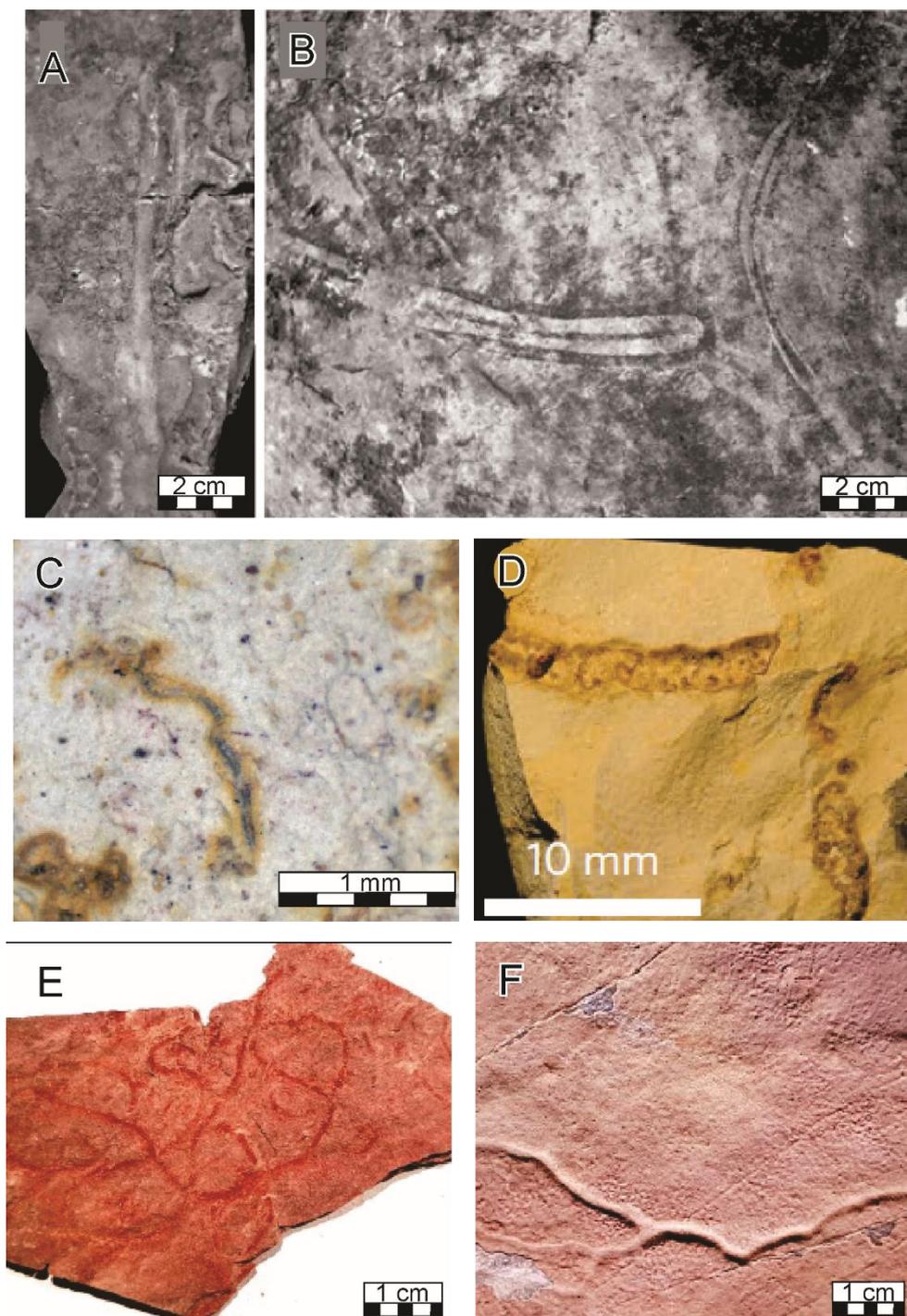
Warren *et al.* (2014) descreveram fósseis e icnofósseis para o Grupo Bambuí na Formação Sete Lagoas (Ediacariano) no Estado de Minas Gerais, caracterizada por fácies de calcário com estratificação cruzada *hummocky* intercaladas por camadas de esteiras microbianas em condições de água rasas. Foram descritas morfológicamente escavações horizontais simples e estruturas bilobadas curvilíneas atribuídas a *Palaeophycus* isp. (Figura 7a) e *Archaeonassa*

isp. respectivamente (Figura 7b). Recentemente Denezine (2022) analisou lâminas petrográficas e amostras de mãos dessas estruturas na Formação Sete Lagoas e interpretou como esteiras microbianas. Caetano-Filho *et al.* (2020) e Guacanema *et al.* (2021) analisaram isótopos de carbono e estrôncio que indicaram uma natureza metanogênica para Bacia com presença de sulfeto de hidrogênio (H<sub>2</sub>S) e baixo teor de oxigênio, o que coloca em dúvida a possibilidade do desenvolvimento e a colonização de organismos complexos

Barroso *et al.* (2014) identificou possíveis fósseis ediacarianos associados a icnofósseis de *Arenicolites* isp., *Palaeophycus* isp. e *Planolites* isp. em arenitos grossos, na Bacia de Jaibaras, Estado do Ceará. Posteriormente, Barroso (2016) atribuiu essa área geológica a Formação Ipu (Siluriano), como parte da Bacia do Parnaíba, e focou o restante de seu trabalho à identificação fossilífera sem especificar os icnofósseis.

Na faixa Paraguai Sul, em Mato Grosso do Sul, aflora o Grupo Corumbá, onde a Formação Guaicurus corresponde ao seu topo e possui contato inferior gradacional com a Formação Tamengo de idade aproximada de 542 Ma (Boggiani, 1997; Parry *et al.*, 2017). Parry *et al.* (2017) descreveram dois tipos de icnofósseis para o Grupo Corumbá, o primeiro icnofóssil presente nas formações Tamengo e Guaicurus, são um conjunto de escavações sub-horizontais revestidas por filme pelítico e preenchidas passivamente criando tramas emaranhadas nomeados *Multina minima* (figura 7c), que ocorrem associados a outros fósseis na Formação Tamengo como *Corumbella weneri* e vendotaenídeos. O Segundo icnofóssil ocorre na Formação Guaicurus, preservado como rastro horizontal, retilíneo, bilobado de preenchimento passivo, isolado não ramificado, denominado a *Didymaulichnus lyelli* (figura 7d).

Adorno (2019) identificou possíveis icnofósseis na Formação Tamengo, como *Gordia marina* (figura 7e) que são rastros superficiais, extremamente curvilíneos de preenchimento passivo que se sobrepõem em sua própria estrutura e, *Pilichnus* cf. *P. dichotomus* que são rastros horizontais irregulares sem revestimentos com preenchimento passivo, semelhante a rocha matriz e apresentam ramificações dicotômicas em forma de Y (figura 7f)



**Figura 7:** Icnofósseis presentes nas Bacias da Região Sudeste e Centro-Oeste do Brasil. **A-B:** possíveis icnofósseis de *Palaeophycus* isp e *Archaeonassa* isp respectivamente, presentes na Formação Sete Lagoas, retirado de Warren *et al.* (2014). **C-D:** icnofósseis de *Multina minima* e *Didymaulichnus yieli* respectivamente, presentes na Formação Tamengo, retirado de Parry *et al.* (2017). **E-F:** possíveis icnofósseis de *Gordia marina* e *Pilichnus* cf. *P. dichotomus* respectivamente, presentes na Formação Tamengo, retirado de Adorno (2019).

Fica evidente que o Brasil possui grande potencial para a identificação de icnofósseis Ediacarianos, com possíveis estruturas de origem biogênica e relativa datação das unidades geológicas. Devido à natureza simples e comum dos icnofósseis Ediacarianos, estudos morfológicos e comparativos não são o

suficiente, pois podem levar a erros e más interpretações, sendo necessário usar técnicas mais avançadas e que podem corroborar com a biogenicidade dessas estruturas, bem como auxiliar em sua identificação e interpretação.

Estudos de assemblagens icnológicas passam a ter papel fundamental, principalmente no caso de depósitos sedimentares caracterizados por conteúdo fossilífero escasso ou inexistente, como os depósitos do limite Ediacariano-Cambriano. Tais informações se tornam parâmetros adicionais à análise sedimentológica, por fornecer informações detalhadas sobre as condições do meio no momento da deposição sedimentar, como energia do fluxo, profundidade da lâmina de água, consistência do substrato, etc. (p.e. Howard & Frey, 1973; Frey & Howard, 1975; Frey & Pemberton, 1985; Beynon & Pemberton, 1992; Gingras *et al.*, 1999, 2002;).

Os icnofósseis presentes das formações Tamengo e Guaicurus serão fundamentais para o esclarecimento entre a interação dos organismos e o impacto que a bioturbação pode causar no desenvolvimento paleoecológico como por exemplo a formação e preservação de esteiras microbianas. E aprofundar questões paleoambientais, relacionados a bacia sedimentar que ocorreram no Neoproterozoico do Sul do Gondwana.

## 7. CONCLUSÕES

Três icnofósseis foram identificados no Grupo Corumbá, são escavações sub-horizontais de preenchimento massivo passivo e revestimento por filme pelítico representadas por *Palaeophycus tubularis*, escavações sub-horizontais de preenchimento ativo e sem revestimento representadas por *Planolites* isp. nov. que ocorrem na Formação Guaicurus e tramas caóticas com preenchimento passivo e revestida por filme pelítico denominadas *Multina minima* que ocorrem em ambas as formações.

A principal interação animal-sedimento observada foi o consumo de matéria orgânica das esteiras microbianas, pelos organismos edicarianos. Os icnofósseis de *Palaeophycus tubularis* são caracterizados por comportamentos do tipo moradia, predadores ativos ou suspensívoros de etologia *domichnia* as escavações de *Planolites* isp. nov. estão ligadas a depositívoros de etologia *fodinichnia*, ambos presentes em níveis pontuais da Formação Guaicurus e *Multina minima* estão associados a pastadores generalistas de etologia *pascichnia* abundante em toda a Formação Tamengo.

Devido à natureza genérica de *Planolites* e *Palaeophycus* que podem ser criados por diversos organismos, somada as etologias que também possuem ampla origem e significado, as formações Tamengo e Guaicurus possuem uma assemblagem icnofossilífera generalista.

Os índices de bioturbação em relação ao plano de acamamento é maior na Formação Tamengo daqueles da Formação Guaicurus, devido ao comportamento de escavação curvilíneo e em extrema quantidade produzido pelo organismo que produz *Multina minima*, ocupando um ecoespaço maior do que os outros icnofósseis. Mas o maior nível de bioturbação está presente nas laminações, devido a orientação sub-horizantal das escavações, demonstrando o começo da verticalização e a preferência por espaços infaunais.

Os índices de bioturbação podem impactar a preservação de outros organismos. A associação com a esteiras microbianas aparecem somente na Formação Guaicurus, com estruturas de nivelamento laminar e grãos orientados

ou fragmentadas, na Formação Tamengo só existe associação com outros fósseis, quando os icnofósseis se apresentam de forma escassa.

Na Formação Tamengo a grande quantidade de icnofósseis e as estruturas apresentadas indicam um ambiente repleto de matéria orgânica e nutrientes, mas devido ao maior grau de bioturbação e alto fluxo hidrodinâmico, que dificultam o desenvolvimento e preservação das esteiras, não são encontradas associadas aos icnofósseis.

A escassez de icnofósseis, menor bioturbação e fluxo de energia indicado pelas estruturas sedimentares na Formação Guaicurus, permitiu condições favoráveis ao desenvolvimento das esteiras microbianas. A associação com os icnofósseis inferem certo controle que as esteiras poderiam ter em habitats ediacarianos, servindo de nutrientes, oásis e micro-habitat para proteção dos organismos.

## 8. Referências

- Adorno R.R., Do Carmo D.A., Walde D.H., Denezine M., Boggiani P.C., Sousa S.C., Vasconcelos J.R., Tobias T.C., Guimarães E.M., Vieira L.C., Figueredo M.F., Caminha S.A., Suarez P.A.Z., Rodriguez C.G.V., Pinho D.M., Schneider G., Muyamba R. (2017). *Cloudina lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957), Tamengo Formation, Ediacaran, Brazil: taxonomy, analysis of stratigraphic distribution and biostratigraphy. *Precambrian Research* **301**, 19-35.
- Adorno R.R. 2019. Taxonomy, paleoecology and chronobiostratigraphy across the Ediacaran-Cambrian boundary: Tamengo and Guaicurus formations. Tese de Doutorado. Programa de Geologia da Universidade de Brasília, 217p.
- Albani, A.E., Mangano M.G., Buatois L.A., Bengtson S., Riboulleaud A., Bekker A., Konhauser K., Lyons T., Rollion-Bard C., Bankole O., Baghekema S.G.L., Meunier A., Trentesaux A., Mazurier A., Aubineau J., Laforest C., Fontaine C., Recourt P., Fru E.C., Macchiarelli R., Reynaud J.Y., Gauthier-Lafaye F., Canfield D.E. (2019). Organism motility in an oxygenated shallow-marine environment 2.1 billion years ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **116**:9, 3431-3436.
- Almeida F.F.M. 1945. Geologia do sudeste mato-grossense. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral, DNPM* **116**, 1–118.
- Almeida F.F.M. 1965. Geologia da Serra da Bodoquena (Mato Grosso) Brasil. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral, DNPM* **219**, 1–96.
- Almond J.E., Buatois L.A., Gresse P.G., Germs G.J.B. 2008. Trends in metazoan body size, burrowing behaviour and ichnodiversity across the Precambrian–Cambrian boundary: ichnoassemblages from the Group of South Africa. *In: Conference programme and abstracts, 15th biennial*

meeting of the Palaeontological Society of South Africa, Matjiesfontein, p. 15–20.

Alpert S.P. 1975. Planolites and Skolithos from the Upper Precambrian-Lower Cambrian White-Inyo Mountains. California. *Journal of Paleontology* **49**, 508-521.

Amorim K.B, Afonso G.W.L, Leme J.M, Diniz C.Q.C, Rivera L.C.M, Gutiérrez J.C.G, Boggiani P.C, Trindade, R.I.F. 2020. Paleoenvironment and biota distribution in the Ediacaran-Cambrian mixed carbonate ramp of Tamengo Formation (Upper Corumbá Group, Brazil). *Journal of Sedimentology*. doi: 10.1111/sed.12749.

Ahn S.Y. & Babcock L.E. 2012. Microorganism-mediated preservation of Planolites, a common trace fossil from the Harkless Formation, Cambrian of Nevada, USA. *Sedimentary Geology* **263–264**, 30-35.

Babcock L.E., Grunow A.M., Sadowski G.R., Leslie, S.A. 2005. Corumbella, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **220**, 7–18.

Babinski M., Boggiani P.C., Fanning M., Simon C.M., Sial A.N. 2008. U–Pb SHRIMP geochronology and isotope chemostratigraphy (C, O, Sr) of the Tamengo Formation, southern Paraguay belt, Brazil. South American Symposium on Isotope Geology, 6, San Carlos de Bariloche, Argentina, p. 160.

Banerjee N.R., Furnes H., Muehlenbachs K., Staudigel H., de Wit M. 2006. Preservation of ~3.4–3.5 Ga microbial biomarkers in pillow lavas and hyaloclastites from the Barberton Greenstone Belt, South Africa. *Earth and Planetary Science Letters* **241**, 707– 722.

Barroso F.R.G., Viana M.S.S., Lima Filho M.F., Agostinho S.M.O. 2014. First Ediacaran Fauna Occurrence in Northeastern Brazil (Jaibaras Basin? Ediacaran-Cambrian): Preliminary Results and Regional Correlation. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **86**, 1029-1042.

- Barroso F.R. 2016. Invertebrados fósseis da Formação Ipu (Siluriano), Grupo Serra Grande, Bacia do Parnaíba. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Pernambuco. p 108.
- Beynon B. M. & Pemberton, S. G. 1992. Ichnological signature of a brackish water deposit: an example from the Lower Cretaceous Grand Rapids Formation, Cold Lake oil sands area, Alberta. *In: Applications of Ichnology to Petroleum Exploration: A Core Workshop*, S. George Pemberton.
- Becker-Kerber, B., Pacheco, M.L.A.F., Rudnitzki, I.D., Galante, D., Rodrigues, F., Leme, J.M., 2017. Ecological interactions in *Cloudina* from the Ediacaran of Brazil: implications for the rise of animal biomineralization. *Scientific Reports* **7**, 1–11.
- Becker-Kerber B., Paim P.S.G, Chemale Junior F., Girelli T.J., Zucatti da Rosa A.L., El Albani A., Osés G.L., Prado G.M.E.M., Figueiredo M., Simões L.S.A., Pacheco M.L.A.F. 2020. The oldest record of Ediacaran macrofossils in Gondwana (~563 Ma, Itajaí Basin, Brazil). *Gondwana Research* **84**, 211–228.
- Boggiani P.C., Fairchild T.R., Coimbra A.M. 1993. O Grupo Corumbá (Neoproterozóico-Cambriano) Na região central da Serra da Bodoquena (Faixa Paraguai), Mato Grosso Do Sul. *Revista Brasileira de Geociências* **23**, 301–305.
- Boggiani P.C. 1998. Análise Estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozóico) - Mato Grosso do Sul. Tese de Doutorado. Programa de pós-graduação em Geociências da Universidade de São Paulo, 156p.
- Boggiani P.C., Gaucher C., Sial A.N., Simon C.M., Riccomini C., Ferreira V.P., Fairchild T.R., 2010. Chemostratigraphy of the Tamengo Formation (Corumbá Group, Brazil): A contribution to the calibration of the Ediacaran carbon-isotope curve. *Precambrian Research* **182**, 382–401.

- Bosak T., Liang B., Wu, T.-D. Templer S.P., Evans A., Vali H., Guerquin-Kern J.-L., Klepac-Ceraj V., Sim M.S., Mui J. 2012. Cyanobacterial diversity and activity in modern conical microbialites. *Geobiology* **10**, 384–401.
- Bottjer D.J., Hagadorn J.W., Dornbos S.Q. 2000. The Cambrian substrate revolution. *GSA Today* **10**, 1–7.
- Bromley R.G. 1990. Trace fossils: biology and taphonomy. Unwin Hyman Ltd, London, 280p.
- Bromley R.G., 1996. Trace fossils. Biology, taphonomy and applications. Chapman & Hall, London, 361p.
- Bromley R.G. & Ekdale A.A. 1986. Composite ichnofabrics and tiering of burrows. *Geological Magazine* **123**:59, 81-91.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Maples, C.G., Lanier, W.P. 1998. Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: the Tonganoxie Sandstone, Buildex Quarry, eastern Kansas, USA. *J. Paleontol.* **72**, 152–180.
- Buatois L.A., Mángano M.G. 2012. An early Cambrian shallow-marine ichnofauna from the Punco Viscana Formation of northwest Argentina: the interplay between sophisticated feeding behaviors, matgrounds and sea-level changes. *Journal of Paleontology* **86**:1, 7-18.
- Buatois L.A., Mángano M.G., Olea R.A., Wilson, M.A. 2016. Decoupled evolution of soft and hard substrate communities during the Cambrian Explosion and Great Ordovician Biodiversification Event. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113**, 6945–6948.
- Buatois LA, Almond J, Mángano MG, Jensen S, Germs GJ. 2018 Sediment disturbance by Ediacaran bulldozers and the roots of the Cambrian explosion. *Sci. Rep.* doi:10.1038/s41598-018-22859-9.

- Butterfield N.J. 2018. Oxygen, animals and aquatic bioturbation: an updated account. *Geobiology*. **16**, 3–16.
- Caetano-Filho S., Sansjofre P., Ader M., Paula-Santos G., Guacaneme C., Babinski M., Bedoya-Rueda C., Kuchenbecker M., Reis H.L.S., Trindade R.I.F. 2020. A large epeiric methanogenic Bambuí sea in the core of Gondwana supercontinent? *Geoscience Frontiers*. doi.org/10.1016/j.gsf.2020.04.055.
- Carbone, C. & Narbonne, G.M. 2014. When life got smart: the evolution of behavioral complexity through the Ediacaran and Early Cambrian of NW Canada. *J. Paleontol.* **88**,309–330.
- Chen Z., Zhou C., Meyer M., Xiang K., James D. Schiffbauer J.D, Yuan X., Xiao S. 2013. Trace fossil evidence for Ediacaran bilaterian animals with complex behaviors. *Precambrian Research* **224**, 690– 701.
- Ciguel, J.H.G.; Góis, J.R. & Aceñolaza, F.G. 1992. Ocorrência de icnofósseis em depósitos molássicos da Formação Camarinha (Neoproterozoico III-Cambriano Inferior), no Estado do Paraná, Brasil. *INSUGEO – Série Correlación Geológica*. **9**, 157-158.
- Cunningham J.A., Liu A.G., Bengtson S., Donoghue P.C.J. 2017. The origin of animals: Can molecular clocks and the fossil record be reconciled? *BioEssays* **39**, 1–12.
- Cribb A.T., Kenchington C.G., Koester B., Gibson B.M., Boag T.H., Racicot R.A., Mocke H., Laflamme M., Darroch S.A.F. 2019. Increase in metazoan ecosystem engineering prior to the Ediacaran-Cambrian boundary in the Nama Group, Namibia. *R. Soc. Open sci.* doi:10.1098/rsos.190548.
- Darroch S.A., Boag T.H., Racicot R.A., Tweedt S., Mason S.J., Erwin D.H., Laflamme M. 2016. A mixed Ediacaran-metazoan assemblage from the Zaris Sub-basin, Namibia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **459**, 198–208.

- Denezine, M. 2022. Taxonomia de microfósseis orgânicos da Formação Sete Lagoas, Brasil: bioestratigrafia e paleobiogeografia do Gondwana durante o Ediacariano. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília, 140 p.
- Diniz C.Q.C. 2017. Análise da distribuição estratigráfica de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Ediacarano): Implicações tafonômicas e paleoambientais. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo – USP, 156 p.
- Diniz C.Q.C., Leme J.M., Boggiani P.C. 2021. New Species of Macroalgae from Tamengo Formation, Ediacaran, Brazil. *Front. Earth Sci.* doi: 10.3389/feart.2021.748876.
- Drefahl M. & Silva R.C. Ocorrências de fósseis ediacaranos na Formação Camarinha (Neoproterozóico Superior), Sudeste do Estado do Paraná. In: XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2007, Buzios. Paleontologia: Cenários da Vida. Editora Interciência Ltda. Rio de Janeiro, RJ 1-11.
- Droser M.L., Bottjer D.J. 1988. Trends in depth and extent of bioturbation in Cambrian carbonate marine environments, western United States. *Geology* **16**, 233–236.
- Droser M.L., Bottjer D.J. 1993. Trends and patterns of Phanerozoic ichnofabrics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **21**, 205–225.
- Droser M.L., Gehling J.G., Jensen S. 2005. Ediacaran trace fossils: true and false. In: *Evolving Form and Function: Fossils and Development*. Briggs D.E.G. (ed.). Yale Peabody Museum Publications, New Haven, CT, pp. 125–138.
- Dzik J., 2005. Behavioral and anatomical unity of the earliest burrowing animals and the cause of the “Cambrian explosion”. *Paleobiology* **31**, 503–521.

- Ekdale A.A. & Bromley R. G. 1984. Comparative ichnology of shelf-sea and deep-sea chalk. *Journal of Paleontology* **58**, 322–332.
- Ekdale A.A., Mason T.R. 1988. Characteristic trace-fossil associations in oxygen-poor sedimentary environments. *Geology*, **16**:8, 720-723.
- Erwin D.H. 2012. Novelities that change carrying capacity. *J. Exp. Zool. Part B Mol. Dev. Evol.* **318**, 460–465.
- Erwin D.H., Tweedt S. 2012. Ecological drivers of the Ediacaran-Cambrian diversification of Metazoa. *Evol. Ecol.* **26**, 417–433.
- Fedonkin M.A., 1985. Paleoichnology of Vendian metazoa. *In: The Vendian system 1: historic-geological and palaeontological basis*. Nauka, Moscow, p. 112–116.
- Fedonkin M.A., 2003. Origin of the Metazoa in the light of Proterozoic fossil records. *Palaeontological Research* **7**,9–41.
- Fedonkin M.A., Simonetta A., Ivantsov A.Y. 2007. New data on Kimberella, the Vendian mollusk-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications. *In: The rise and fall of the Ediacaran biota*, vol. 286. Vickers-Rich P., Komarower P. (eds), pp. 157–179.
- Fillion D. 1989. Les critères discriminants a l'intérieur du triptyque Palaeophycus-Planolites-Macaronkhnus. Essai de synthèse d'un usage critique. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences de Paris* **2**:309,169-172.
- Fillion D., & Pickerill R.K. 1990. Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of eastern Newfoundland, Canada. *Palaeontographica Canadiana* **7**, 119 p.
- Fenchel T. 1998. Formation of laminated cyanobacterial mats in the absence of benthic fauna. *Aquatic Microbial. Ecology* **14**, 235–240.

- Fernandes, A.C.S; Borghi, L; Carvalho, I.S.; Abreu C.J. 2002. Guia dos Icnofósseis de invertebrados do Brasil. Editora intercienc Rio de Janeiro, Brasil 260 p.
- Fike D.A., Grotzinger J.P., Pratt L.M., Summons R.E. 2006. Oxidation of the Ediacaran ocean. *Nature* **444**, 744–747.
- Fonseca, M.M., 2004. Sistemas deposicionais e estratigrafia de sequências da Bacia do Itajaí, SC e detalhamento do Complexo Turbidítico de Apiúna. Tese de Doutorado UNISINOS, São Leopoldo.
- Freitas B.T., Warren L.V., Boggiani P.C., Almeida R.P., Piacentini T. 2011, Tectono-sedimentary evolution of the Neoproterozoic BIF-bearing Jacadigo Group, SW-Brazil. *Sedimentary Geology* **238**, 48–70.
- Frey R. W. & Howard J. D. 1975. Endobenthic adaptations of juvenile thalassinidean shrimp. *Bull. Geol. Soc. Denmark* **24**, 283–297.
- Frey R. W. & Pemberton S. 1985. Biogenic structures in outcrops and cores. I. Approaches to ichnology. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* **33**, 72–115.
- Gaucher C., Boggiani P.C., Sprechmann P., Sial A.N., Fairchild T.R. 2003. Integrated correlation of the Vendian to Cambrian Arroyo del Soldado and Corumbá Groups (Uruguay and Brazil): palaeogeographic, palaeoclimatic and palaeobiologic implications. *Precambrian Research* **120**, 241–278.
- Gehling J. G. 1999. Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics; Ediacaran death masks. *Palaios* **14**, 40–57.
- Gehling J.G., Jensen S., Droser M.L., Myrow P.M., Narbonne G.M., 2001. Burrowing below the basal Cambrian GSSP, Fortune Head, Newfoundland. *Geol. Mag.* **138**, 213–218.
- Gehling J.G., Droser M., Jensen S., Runnegar B. 2005. Ediacaran organisms: relating form to function. *In*: Briggs DEG (ed) *Evolving form*

and function: fossils and development. Spec. Pub. Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ., p. 43–66.

Gehling J.G., Runnegar B.N., Droser M.L., 2014. Scratch traces of large ediacara bilaterian animals. *J. Paleontol.* **88**,284–298.

Geyer G. & Uchman, A. 1995. Ichnofossil assemblages from the Nama Group (Neoproterozoic-Lower Cambrian) in Namibia and the Proterozoic-Cambrian boundary problem revisited. *Beringeria Spec.* **2**,175–202.

Germis G.J. 1972. New shelly fossil from Nama Group. South West Africa. *American Journal of Science* 752–761.

Geyer G. & Uchman A. 1995. Ichnofossil assemblages from the Nama Group (Neoproterozoic–Lower Cambrian) in Namibia and the Proterozoic–Cambrian boundary problem revisited. *Beringeria Spec* **2**, 175–202.

Gingras M.K., Pemberton S.G., Saunders T., Clifton H.E. 1999. The ichnology of modern and Pleistocene brackish-water deposits at Willapa Bay, Washington: variability in estuarine settings. *Palaio* **14**, 352–374.

Gingras M.K., Rasanen M.E., Pemberton, S.G., Romero L.P. 2002. Ichnology and Sedimentology Reveal Depositional Characteristics of Bay-Margin Parasequences in the Miocene Amazonian Foreland Basin. *Journal of Sedimentary Research* **72**, 871–883.

Guacaneme C., Babinski M., Bedoya-Rueda C., Paula-Santos G., Caetano-Filho S., Kuchenbecker M., Reis H.L.S., Trindade R.I.F. 2020. Tectonically-induced strontium isotope changes in ancient restricted seas: The case of the Ediacaran-Cambrian Bambuí foreland basin system, East Brazil. *Gondwana Research* **93**, 275–290.

Murray Gingras M., Hagadorn J.W., Seilacher A., Lalonde S.V, Pecoits E., Petrash D., Konhauser K.O. 2011. Possible evolution of mobile animals

in association with microbial mats. *Nature Geoscience*. doi:10.1038/NGEO1142.

Goldstein J., Newbury D.E., Patrick E., Joy D.C, Lyman C.E., Eric L., Sawyer L., Michael J.R. 2003. Scanning Electron Microscopy and X-Ray Microanalysis. Springer Science, Nova York, 708p.

Gougeon R.C., Mángano M.G., Buatois L.A., Narbonne G.M., Laing B.A. 2018. Early Cambrian origin of the shelf sediment mixed layer. *Nat. Commun.* **9**, 1909.

Grosch, E.G., & McLoughlin, N. 2014. Reassessing the biogenicity of Earth's oldest trace fossil with implications for biosignatures in the search for early life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**:23, 8380 – 8385.

Hagadorn J.W. & Bottjer D.J. 1997. Wrinkle structures: microbially mediated sedimentary structures in siliciclastic settings at the Proterozoic-Phanerozoic transition. *Geology* **25**, 1047–1050.

Hagadorn J. W. & Bottjer D. J. 1999. Restriction of a Late Neoproterozoic biotope: suspect-microbial structures and trace fossils at the Vendian-Cambrian Transition. *Palaios* **14**, 73-85.

Hahn G., Hahn R., Leonardos O.H., Pflug H.D., Walde D.H.G. 1982. Kfrperlich erhaltene Scyphozoen-reste aus dem Jungprekambrium Brasiliens. *Geologica et Paleontologica* **16**, 1–18.

Hall J. 1847. Paleontology of New York. Vol. 1, C. Van Benthuysen, Albany.

Hidalgo, R.L.L. 2002. Análise micropaleontologica da Formação Tamengo e Guaicurus, Grupo Corumba e Formação Araras, transição do Neoproterozóico - Fanerozóico. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, 147p.

- Howard J.D. & Frey R.W. 1973. Characteristic physical and biogenic sedimentary structures in Georgia estuaries. *AAPG Bullentin* **57**, 1169–1184.
- Ichaso A., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Thomas P., Marion D. 2022. Assessing the expansion of the Cambrian Agronomic Revolution into fan-delta environments. *Sci Rep* **12**, 14431.
- Ivantsov A.Y. & Malakhovskaya Y.E., 2002. Giant traces of Vendian animals. *Dokl. Earth. Sci.* **385a**,618–622.
- Ivantsov A.Y. 2013. Trace fossils of Precambrian Metazoans “Vendobionta” and “Mollusks”. *Strat. Geol. Correl.* **21**,252–264.
- Izumi K. 2013. Geochemical composition of faecal pellets as an indicator of deposit-feeding strategies in the trace fossil *Phymatoderma*. *Lethaia* **46**, 496–507.
- Izumi K. 2014. Utility of Geochemical Analysis of Trace Fossils: Case Studies Using *Phycosiphon incertum* from the Lower Jurassic Shallow-Marine (Higashinagano Formation, Southwest Japan) and Pliocene Deep-Marine Deposits (Shiramazu Formation, Central Japan). *Ichnos* **2**, 62–72.
- Jensen S., Saylor B.Z., Gehling J.G., Germs G.J.B. 2000. Complex trace fossils from the terminal Proterozoic of Namibia. *Geology* **28**,143–146.
- Jensen S. 2003. The Proterozoic and earliest Cambrian trace fossil record; patterns, problems and perspectives. *Integr. Comp. Biol.* **43**, 219–228.
- Jensen S., Droser M.L., Gehling J.G. 2005. Trace fossil preservation and the early evolution of animals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **220**, 19–29.
- Jensen S., Droser M.L., Gehling J.G. 2006. A Critical Look at the Ediacaran Trace Fossil Record. In: Xiao, S. & Kaufman, A. J. (eds) *Neoproterozoic*

*Geobiology and Paleobiology*. Dordrecht: Springer Netherlands, 115–157.

Jensen S., Palacios T., Martí Mus M., 2007. A brief review of the fossil record of the Ediacaran- Cambrian transition in the área of Montes de Toledo-Guadalupe, Spain. In: Vickers-Rich, P., Komarower, P. (eds) The rise and fall of the Ediacaran Biota. *Geol. Soc. Lond. Spec. Pub.* **286**,223–235.

Keighley D.G. & Pickerill, R.K. 1995. The ichnotaxa *Palaeophycus* and *Planolites*: historical perspectives and recommendations. *Ichnos* **3**, 301-309.

Kaufman A.J. 2018. The Ediacaran-Cambrian transition: a resource-based hypothesis for the rise and fall of the Ediacara Biota. *In: Chemostratigraphy across Major Chronological Boundaries*. Sial A.N., Gaucher C., Ramkumar M., Ferreira V.P. (eds.) Oxford: Wiley-Blackwell pp. 115–42.

Knoll A.H. & Nowak M.A. 2017. The timetable of evolution. *Science Advances* **3**, 1–13.

Laflamme M., Darroch S.A.F., Tweedt S.M., Peterson K.J., Erwin D.H. 2013. The end of the Ediacara biota: extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat? *Gondwana Res.* **23**, 558–573.

Laing B.A., Mángano M.G., Buatois L.A., Narbonne G.M., Gougeon R.C. 2019. A protracted Ediacaran–Cambrian transition: an ichnologic ecospace analysis of the Fortunian in Newfoundland, Canada. *Geological Magazine*. <https://doi.org/10.1017/S0016756819000141>

Liu A.G., McIlroy D., Brasier M.D. 2010. First evidence for locomotion in the Ediacara biota from the 565 Ma Mistaken Point Formation, Newfoundland. *Geology* **38**, 123–126.

- Leme, J.M.; Van Iken, H.; Simões, M.G. 2022. A New Conulariid (Cnidaria, Scyphozoa) from the Terminal Ediacaran of Brazil. *Frontiers in Earth Science*. doi.org/10.3389/feart.2022.777746
- Mángano M.G. & Buatois L.A. 2014. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran-Cambrian transition: evolutionary and geobiological feedbacks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. doi.org/10.1098/rspb.2014.0038
- Mángano M.G. & Buatois L.A. 2016. The trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. Vol 1 Precambrian and Paleozoic. Springer, p.458
- Mángano M.G. & Buatois L.A. 2020. The rise and early evolution of animals: where do we stand from a trace-fossil perspective? *Interface Focus*. doi.org/10.1098/rsfs.2019.0103.
- Maloolf A.C., Porter S.M., Moore J.L., Bowring S.A., Higgins J.A., Fike D.A., Edd, M P.(2010. The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change. *Bulletin of the Geological Society of America* **122**, 1731–1774.
- Marenco K.N. & Bottjer D.J. 2010. The intersection grid technique for quantifying the extent of bioturbation on bedding planes. *Palaios* **25**, 457–462.
- Mariotti G., Pruss S.B., Ai X., Perron J.T., Bosak, T. 2016. Microbial origin of early animal trace fossils? *Journal of Sedimentary Research* **86**, 287–293.
- Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring, S.A., Evans D.A.D., Fedonkin M.A., Kirschvink J.L. 2000. Age of Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: Implications for metazoan evolution: *Science* **288**, 841–845.
- Martini-da-Rosa, C.L. 1999. Interação organismo/sedimento nos depósitos do Alogruppo Santa Bárbara. Dissertação de Mestrado. Universidade do Vale do Rio dos Sinos, 71 p.

- Mata S.A., Bottjer D.J. 2012. Microbes and mass extinctions: paleoenvironmental distribution of microbialites during times of biotic crisis. *Geobiology* **10**, 3–24.
- Matz, M.V., Frank, T. M., Marshall, N. J., Widder, E. A. & Johnsen, S. 2008. Giant Deep-Sea Protist Produces Bilaterian-like Traces. *Current Biology* **18**, 1849–1854.
- McFadden K.A., Huang J., Chu X., Jiang G., Kaufman A.J., Zhou C., Yuan X., Xiao S. 2008. Pulsed oxygenation and biological evolution in the Ediacaran Doushantuo Formation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **105**, 3197–3202.
- McIlroy D. & Logan G.A. 1999. The impact of bioturbation on infaunal ecology and evolution during the Proterozoic-Cambrian transition. *Palaios* **14**, 58–72.
- Menon L.R., McIlroy D., Brasier M.D. 2013. Evidence for Cnidaria-like behavior in ca. 560 Ma Ediacaran *Aspidella*. *Geology*. doi:10.1130/G34424.1.
- Meyer M., Xiao S., Gill B.C., Schiffbauer J.D., Chen Z., Zhou C., Yuan X. 2014. Interactions between Ediacaran animals and microbial mats: insights from *Lamonte trevallisi*, a new trace fossil from the Dengying Formation of South China. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **396**, 62–74.
- Meysman F.J.R., Middelburg J.J., Heip C.H.R. 2006. Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends Ecol. Evol.* **21**, 688–695.
- Miller S.A. 1889. North American Geology and Paleontology. Western Methodist Book Concern, Cincinnati, 664 p.
- Miller M.F. & Smail S.E. 1997. A semiquantitative field method for evaluating bioturbation on bedding planes. *Palaios* **12**, 391–396.

- Moreira N.F., Walter L.M., Vasconcelos C., McKenzie J.A., McCall P.J. 2004. Role of sulfide oxidation in dolomitization: sediment and pore-water geochemistry of a modern hypersaline lagoon system. *Geology* **32**, 701–704.
- Narbonne G.M., Aitken J.D. 1990. Ediacaran fossils from the Sekwi Brook area, Mackenzie Mountains, northwestern Canada. *Palaeontology* **33**, 945–980.
- Netto, R.G. 2012. Evidences of life in terminal Proterozoic deposits of Southern Brazil: a synthesis. In: Netto, R.G., Carmona, N.B., Tognoli, F.M.W. (eds.) *Ichnology of Latin America – selected papers*. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Paleontologia. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 15 - 26.
- Netto, R.G. & Zucatti-da-Rosa, A.L. 1997. Registro icnofossilífero da bacia do Itajaí, SC: uma primeira revisão. *In: Congresso Brasileiro de Paleontologia 15, 1997. Boletim de Resumos, Águas de São Pedro*, p. 136.
- Nicholson H.A. 1873. Contributions to the study of the errant annelides of the older Palaeozoic rocks. Abstract. *Proceedings of the Royal Society of London* **21**, 288-290.
- Nicholson H.A. & Hinde G.J. 1874. Notes on the fossils of the Clinton, Niagara, and Guelph Formations of Ontario, with descriptions of new species. *Canadian Journal of Science, Literature and History* **14**, 137-160
- Noffke N., 2010. *Geobiology: Microbial Mats in Sandy Deposits from the Archean Era to Today*. Springer-Verlag, Heidelberg 194p.
- Noffke N., Knoll A.H., Grotzinger J.P. 2002. Sedimentary controls on the formation and preservation of microbial mats in siliciclastic deposits: a case study from the Upper Neoproterozoic Nama Group, Namibia. *Palaios* **17**, 533–544.

- Oliveira R.S. 2010. Depósitos de rampa carbonática ediacarana do Grupo Corumbá, região de Corumba, Mato Grosso do Sul. Programa de pós-graduação em Geologia pela Universidade Federal do Pará, 86 p.
- Oelowski S. 1968. Kambyr abtykiliny “lyskogórkiej” Gór Swietokrzyskich (Cambrian of Lysogóri Anticline in the Holy Cross Mountains). *Biuletyn Geologiczny* **10**, 195 – 221.
- Orlowski S. & Zylinska A. 1996. Non-arthropod burrows from the Middle and Late Cambrian of the Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* **41**, 385-409.
- Orvain F. 2005. A model of sediment transport under the influence of surface bioturbation: generalisation to the facultative suspension-feeder *Scrobicularia plana*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **286**,43-56
- Pacheco M.L.A.F., Galante G., Rodrigues F., Leme J.M., Bidola P., Hagadorn W., Stockmar M., Herzen J., Rudnitzki I.D., Pfeiffer F., Marques A.C. 2015. Insights into the skeletonization, lifestyle, and affinity of the unusual ediacaran fossil *Corumbella*. *PLOS ONE* **10**, 1–19.
- Paerl H.W., Pinckney J.L. 1996. A mini-review of microbial consortia: their roles in aquatic production and biogeochemical cycling. *Microbial Ecology* **31**, 225–247.
- Paim, P.S.G., Leipnitz I.I., da Rosa A.A.S., Zucatti-da-Rosa A.L. 1997. Preliminary report on the occurrence of *Chancelloria* sp. in the Itajaí Basin, southern Brazil. *Revista Brasileira de Geociências* **27**:03, 303-308.
- Paim, P.S.G., Chemale Jr. F., Lopes, R.C. 2000. A bacia do Camaquã. *In*: M. Holz & L.F. De Ros (eds.). Geologia do Rio Grande do Sul, CIGO/UFRGS, p. 231-274.
- Parry L., Boggiani P.C., Condon D.J., Garwood R.J., Leme J.M., McElroy D., Brasier M.D., Trindade R., Campanha G.A.C., Pacheco M.L., Diniz C.Q.C., Liu, A.G. 2017. Ichnological evidence for meiofaunal bilaterians

- from the terminal Ediacaran and earliest Cambrian of Brazil. *Nature Ecology and Evolution* **1**, 1455–1464.
- Pemberton S.G. & Frey R.W. 1982. Trace fossil nomenclature and the Planolites-Palaeophycus dilemma. *Journal of Paleontology* **56**, 843-881.
- Pemberton S.G., MacEachern J.A., Frey R.W. 1992. Trace fossils facies models: environmental and allostratigraphic significance. *In: Facies models: response to sea level change* eds RG Walker R.G., James N.P. (eds). St John's, Canada: Geological Association of Canada. pp. 47–72.
- Plint A. G., 2010, Wave- and storm-dominated shoreline and shallow-marine systems. *In: James, N. P. & Dalrymple, R. W., (eds.) Facies Models 4: GEOText 6*, Geological Association of Canada, St. John's, Newfoundland, p. 167–199.
- Ramussen B., Bengtson S., Fletcher I.R., McNaughton N.J. 2002 Discoidal Impressions and Trace-Like Fossils More Than 1200 Million Years Old. *Science*. **296**, 1112–1115.
- Reineck H.E. 1963. Sedimentgefüge im Bereich der südlichen Nordsee. *Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.* **505**, 1–138.
- Reineck H.E. 1967. Parameter von Schichtung und Bioturbation. *Geol. Rundschau* **56**, 420–438.
- Reolid J. & Reolid M., 2020. Geochemical compositional mapping of Lower Jurassic trace fossils: Palaeoenvironmental significance and methodological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **538**. doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109456
- Riding R., Liang L. 2005. Geobiology of microbial carbonates: metazoan and seawater saturation state influences on secular trends during the Phanerozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **219**, 101–115.

- Rusinelli, B.B., Branco, F. S.R.T., Fernandes, M.A., Callefo, F., Santos, T.J.S., Martine, A.M., Zabini, C., Galante, D. 2020 Taphonomy of ichnofossils in eopaleozoic sandstones, Pacujá, CE, Brazil. In: 30th Virtual LNLS Annual Users Meeting (RAU), 2020. 30th Virtual LNLS Annual Users Meeting (RAU) - Abstract Book, 138p.
- Sala, O. 2009. Fundamentos da espectroscopia Raman e no infravermelho. Ed. São Paulo: UNESP, 223p.
- Seilacher A. 1964a. Biogenic sedimentary structures. In *Approaches to Paleoecology*, ed. J. Imbrie, and N. Newell, Chichester, UK: John Wiley & Sons, pp. 296–316.
- Seilacher A. 1956. Der Beginn des Kambriums als biologische Wende. *Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh.* **103**, 155–180.
- Seilacher A. 1964b. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology*, **3**, 256–253.
- Seilacher A. 1967a. Fossil behaviour. *Scientific American*, **217**, 72–80.
- Seilacher A. 1967b. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, **5**, 413–428.
- Seilacher A. 1999. Biomat-related lifestyles in the Precambrian. *Palaios* **14**, 86–93.
- Seilacher A. 2007. Trace fossil analysis. Springer Science & Business Media. New York, NY 226p.
- Seilacher A. & Pflüger F. 1994. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution. Em: Krumbein W.E., Peterson D.M., and Stal L.J. (eds). *Biostabilization of sediments*. Odenburg: Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität, pp. 97–105.
- Seilacher A., Bose P.K., Pfluger F. 1998. Triploblastic Animals More Than 1 Billion Years Ago: Trace Fossil Evidence from India. *Science*. **282**, 80–83.

- Seilacher A., Buatois L.A., Mángano M.G. 2005. Trace fossils in the Ediacaran-Cambrian transition: Behavioural diversification, ecological turnover and environmental shift. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **227**, 323–356.
- Sour-Tovar F., Hagadorn J.W., Huitrón-Rubio, T. 2007. Ediacaran and Cambrian index fossils from Sonora, Mexico. *Palaeontology* **50**, 169–175.
- Stanley, D.C.A. & Pickerill, R.K. 1994. *Planolites constriannulatus* isp. nov. from the Late Ordovician Georgian Bay Formation of southern Ontario, eastern Canada. *Ichnos* **3** 119-123.
- Staudigel H., Furnes H., de Wit, M. 2015. Paleoarchean trace fossils in altered volcanic glass. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**, 6892 – 6897.
- Tarhan L.G., Planavsky N. J., Laumer C. E., Stolz J. F., Reid R. P. 2013. Microbial mat controls on infaunal abundance and diversity in modern marine microbialites. *Geobiology* **11**, 485–497.
- Taylor A.M., Goldring R. 1993. Description and analysis of bioturbation and ichnofabric. *J. Geol. Soc.* **150**, 141–148.
- Tobias T.C. 2014. Micropaleontologia da Formação Tamengo, Eco Parque Cacimba da saúde, Ediacarano, Grupo Corumbá, Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília 78 p.
- Uchman A. 2001 Eocene flysch trace fossils from the Hecho Group of the Pyrenees, northern Spain. *Beringeria* **28**, 3-41.
- Van Iten H., Marques A. C., Leme J.M., Pacheco M.L.A.F., Simões, M.G. 2014. Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: Major developments in the analysis of the taxon's proterozoic-cambrian history. *Palaeontology* **57**, 677–690.

- Vidal G. 1976b. Late Precambrian acritarchs from the Eleonore Bay Group and Tillite Group in East Greenland. A preliminary report. *Grönlads Geol. Unders. Bull.* **362**, 53.
- Xiao S. & Laflamme M. 2009. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends Ecol. Evol.* **24**, 31–40.
- Walde D.H.G., Weber B., Erdtmann B.D., Steiner, M. 2019. Taphonomy of *Corumbella weneri* from the Ediacaran of Brazil: sinotubulitid tube or conulariid test? *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* **43**:3, 335-350.
- Walker R.G. & Plint A.G. 1992. Wave- and storm-dominated shallow marine systems. In *Facies Models, response to sea level change*, ed. R.G. Walker and N.P. James, St John's, NL: Geological Association of Canada, 219–238.
- Warren L.V., Quaglio F., Riccomini C., Simões M.G., Poiré D.G., Strikis N.M., Anelli L.E., Strikis P.C. 2014. The puzzle assembled: Ediacaran guide fossil *Cloudina* reveals an old proto-Gondwana seaway. *Geology* **42**, 391–394.
- Xiao S., Chen Z., Zhou C., Yuan X. 2019. Surfing in and on microbial mats: Oxygen-related behavior of a terminal Ediacaran bilaterian animal. *Geology*. doi.org/10.1130/G46474.1.
- Zaine M.F. & Fairchild T.R. 1985. Comparison of *Aulophycus luciano* Beurlen & Sommer from Ladário (MS) and the genus *Cloudina* Germs, Ediacaran Namibia. *Anais academia Brasileira de Ciências* **57**, 130.
- Zaine, M.F. 1991. Análise dos Fósseis de parte da Faixa Paraguai (MS, MT) e seu contexto temporal e paleoambiental. Tese de Doutorado. Programa de pós-graduação em geologia pela Universidade de São Paulo 117 p.

Zucatti-da-Rosa, A.L. 2006. Evidências de vida no Ediacarano inferior da bacia do Itajaí, SC. Dissertação de Mestrado. Universidade do Vale do Rio dos Sinos,.

