

ICNOLOGIA

INTERAÇÕES ENTRE ORGANISMOS E SUBSTRATOS

Organizadores

Daniel Sedorko & Heitor Francischini



Daniel Sedorko
Heitor Francischini
(Organizadores)

ICNOLOGIA: interações entre organismos e substratos

Editora CRV
Curitiba – Brasil
2020

Copyright © da Editora CRV Ltda.
Editor-chefe: Railson Moura
Diagramação: Diagramadores da CRV
Capa: Designers da CRV e Os Organizadores
Revisão: Analista de Línguas CRV

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)
CATALOGAÇÃO NA FONTE

Bibliotecária responsável: Luzenira Alves dos Santos CRB9/1506

I61

Iconologia: interações entre organismos e substratos / Daniel Sedorko e Heitor Francischini (organizadores) – Curitiba : CRV, 2020.
672 p.

Bibliografia
ISBN Digital 978-65-5578-075-8
ISBN Físico 978-65-5578-074-1
DOI 10.24824/978655578074.1

1. Geociências 2. Geologia sedimentar 3. Paleontologia 4. Paleocologia I. Sedorko, Daniel. org. II. Francischini, Heitor. org. III. Título IV. Série.

CDU 55

CDD 551

Índice para catálogo sistemático
1. Geociências 551

ESTA OBRA TAMBÉM ENCONTRA-SE DISPONÍVEL
EM FORMATO DIGITAL.
CONHEÇA E BAIXE NOSSO APLICATIVO!



2020

Foi feito o depósito legal conf. Lei 10.994 de 14/12/2004
Proibida a reprodução parcial ou total desta obra sem autorização da Editora CRV
Todos os direitos desta edição reservados pela: Editora CRV
Tel.: (41) 3039-6418 – E-mail: sac@editoracrv.com.br
Conheça os nossos lançamentos: www.editoracrv.com.br

Conselho Editorial: Comitê Científico:

Aldira Guimarães Duarte Domínguez (UNB)	Adriane Piovezan (Faculdades Integradas Espírita)
Andréia da Silva Quintanilha Sousa (UNIR/UFRN)	Alexandre Pierezan (UFMS)
Anselmo Alencar Colares (UFOPA)	Andre Eduardo Ribeiro da Silva (IFSP)
Antônio Pereira Gaio Júnior (UFRRJ)	Antonio Jose Teixeira Guerra (UFRJ)
Carlos Alberto Vilar Estêvão (UMINHO – PT)	Antonio Nivaldo Hespanhol (UNESP)
Carlos Federico Dominguez Avila (Unieuro)	Carlos de Castro Neves Neto (UNESP)
Carmen Tereza Velanga (UNIR)	Carlos Federico Dominguez Avila (UNIEURO)
Celso Conti (UFSCar)	Edilson Soares de Souza (FABAPAR)
Cesar Gerónimo Tello (Univer .Nacional Três de Febrero – Argentina)	Eduardo Pimentel Menezes (UERJ)
Eduardo Fernandes Barbosa (UFMG)	Euripedes Falcao Vieira (IHGRRGS)
Elíone Maria Nogueira Diogenes (UFAL)	Fabio Eduardo Cressoni (UNILAB)
Elizeu Clementino de Souza (UNEB)	Gilmara Yoshihara Franco (UNIR)
Élsio José Corá (UFS)	Jairo Marchesan (UNC)
Fernando Antônio Gonçalves Alcoforado (IPB)	Jussara Fraga Portugal (UNEB)
Francisco Carlos Duarte (PUC-PR)	Karla Rosário Brumes (UNICENTRO)
Gloria Fariñas León (Universidade de La Havana – Cuba)	Leandro Baller (UFGD)
Guillermo Arias Beatón (Universidade de La Havana – Cuba)	Lídia de Oliveira Xavier (UNIEURO)
Helmuth Krüger (UCP)	Luciana Rosar Fornazari Klanovicz (UNICENTRO)
Jailson Alves dos Santos (UFRJ)	Luiz Guilherme de Oliveira (UnB)
João Adalberto Campato Junior (UNESP)	Marcel Mendes (Mackenzie)
Josania Portela (UFPI)	Marcio Jose Ornat (UEPG)
Leonel Severo Rocha (UNISINOS)	Marcio Luiz Carreri (UENP)
Lídia de Oliveira Xavier (UNIEURO)	Maurilio Rompatto (UNESPAR)
Lourdes Helena da Silva (UFV)	Mauro Henrique de Barros Amoroso (FEBF/UERJ)
Marcelo Paixão (UFRJ e UTexas – US)	Michel Kobelinski (UNESPAR)
Maria Cristina dos Santos Bezerra (UFSCar)	Rafael Guarato dos Santos (UFG)
Maria de Lourdes Pinto de Almeida (UNOESC)	Rosangela Aparecida de Medeiros Hespanhol (UNESP)
Maria Lília Imbiriba Sousa Colares (UFOPA)	Sergio Murilo Santos de Araújo (UFCG)
Paulo Romualdo Hernandes (UNIFAL-MG)	Simone Rocha (UnC)
Renato Francisco dos Santos Paula (UFG)	Sylvio Fausto Gil filho (UFPR)
Rodrigo Pratte-Santos (UFES)	Valdemir Antoneli (UNICENTRO)
Sérgio Nunes de Jesus (IFRO)	Venilson Luciano Benigno Fonseca (IFMG)
Simone Rodrigues Pinto (UNB)	Vera Lúcia Caixeta (UFT)
Solange Helena Ximenes-Rocha (UFOPA)	
Sydione Santos (UEPG)	
Tadeu Oliver Gonçalves (UFPA)	
Tania Suely Azevedo Brasileiro (UFOPA)	

Este livro passou por avaliação e aprovação às cegas de dois ou mais pareceristas *ad hoc*.

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO.....	11
PREFÁCIO	13
1. CONCEITOS, PRINCÍPIOS E CLASSIFICAÇÕES ICNOLÓGICAS	15
<i>Daniel Sedorko</i> <i>Heitor Francischini</i>	
2. ICNOTAXONOMIA: critérios de classificação dos icnofósseis	31
<i>Noelia Carmona</i>	
3. TAFONOMIA DE ICNOFÓSSEIS	49
<i>Zain Belaústegui</i> <i>Fernando Muñiz</i> <i>Rosa Domènech</i> <i>Jordi Martinell</i>	
4. APLICAÇÕES DA ICNOLOGIA NA PALEOECOLOGIA	75
<i>Renata Guimarães Netto</i> <i>Kimberly Silva Ramos</i> <i>Daniel Sedorko</i>	
5. O PARADIGMA DAS ICNOFÁCIES E ICNOFÁBRICAS	91
<i>Renata Guimarães Netto</i>	
6. ICNOFÁCIES MARINHAS	107
<i>Renzo D'Souza</i> <i>Sudipta Dasgupta</i> <i>Daniel Sedorko</i>	
7. ICNOFÁCIES SUBSTRATO-CONTROLADAS EM AMBIENTES MARINHOS	135
<i>Jorge Villegas-Martín</i> <i>Mariano Verde</i>	
8. ICNOFÁCIES CONTINENTAIS	143
<i>Mariano Verde</i> <i>Carlos Cónsole-Gonella</i> <i>João H. D. Lima</i> <i>Mariano Arregui</i>	

9. ICNOLOGIA APLICADA À ESTRATIGRAFIA DE SEQUÊNCIAS.....	171
<i>Daniel Sedorko</i>	
<i>Renata Guimarães Netto</i>	
<i>Luciano Alessandretti</i>	
10. UMA VISÃO HISTÓRICA DA PESQUISA ICNOLÓGICA NO BRASIL	183
<i>Antonio Carlos Sequeira Fernandes</i>	
<i>Giuseppe Leonardi</i>	
<i>Ismar de Souza Carvalho</i>	
11. ESCAVAÇÕES, PISTAS E TRILHAS DE INVERTEBRADOS.....	209
<i>João Henrique Dobler Lima</i>	
12. PEGADAS, PISTAS E TRILHAS DE VERTEBRADOS.....	227
<i>Heitor Francischini</i>	
13. TOCAS DE VERTEBRADOS ATUAIS E FÓSSEIS.....	247
<i>M. Cristina Cardonatto</i>	
<i>Ricardo N. Melchor</i>	
14. MICTURÁLITOS	277
<i>Marcelo Adorna Fernandes</i>	
15. NINHOS E SÍTIOS DE NIDIFICAÇÃO DE VERTEBRADOS	283
<i>André Barcelos-Silveira</i>	
<i>Heitor Francischini</i>	
16. TRAÇOS FÓSSEIS DE INSETOS EM PALEOSSOLOS.....	317
<i>Mariano Verde</i>	
17. ESTRUTURAS DE BIOEROSÃO PRODUZIDAS POR MACROINVERTEBRADOS EM SUBSTRATOS LÍTICOS MARINHOS..	331
<i>Jorge Villegas-Martín</i>	
<i>Mariano Verde</i>	
18. BIOEROSÕES EM OSSOS	347
<i>Voltaire Dutra Paes Neto</i>	
<i>Heitor Francischini</i>	
19. BIOEROSÃO EM TECIDOS VEGETAIS.....	371
<i>Esther R.S. Pinheiro</i>	
<i>Romulo Cenci</i>	
<i>Thamiris B. dos Santos</i>	
<i>Karen Adami-Rodrigues</i>	

20. ESTRUTURAS DE BIOEROSÃO PRODUZIDAS POR PEIXES	389
<i>Frederico T. S. Tâmega</i>	
<i>Paula Spotorno-Oliveira</i>	
21. RIZÓLITOS E OUTROS TRAÇOS PRODUZIDOS POR VEGETAIS ..	401
<i>Diego Luciano do Nascimento</i>	
22. ESTRUTURAS DE BIOESTRATIFICAÇÃO	431
<i>Samuel Henrique Noll</i>	
<i>Renata Guimarães Netto</i>	
23. COPRÓLITOS E OUTROS BROMÁLITOS DE VERTEBRADOS	451
<i>Paula Dentzien-Dias</i>	
<i>Heitor Francischini</i>	
24. ICNOLOGIA EM TESTEMUNHOS DE SONDAÇÃO: um exemplo do Devoniano da Bacia do Paraná.....	479
<i>Daniel Sedorko</i>	
<i>Leonardo Borghi</i>	
<i>Josiane Plantz</i>	
<i>Thiago Carelli</i>	
REFERÊNCIAS.....	491
SOBRE OS AUTORES	663
ÍNDICE REMISSIVO	669

APRESENTAÇÃO

No âmbito global, a Icnologia é reconhecida como uma importante Ciência dentro dos escopos das Geociências e Biociências. No Brasil, no entanto, ainda há poucos pesquisadores atuando nesta área. Deste modo, o número de graduandos e pós-graduandos atuantes na temática também é reduzido, o que faz da Icnologia uma área que é apenas superficialmente explorada nos cursos de formação em Geociências no Brasil. A proposta deste livro surgiu em 2018, quando os organizadores estavam concluindo o doutorado em instituições do Rio Grande do Sul (UNISINOS e UFRGS) e perceberam que a escassez de bibliografia em Língua Portuguesa é um dos muitos fatores responsáveis pela pequena aplicação da Icnologia em território nacional, e, em nível de graduação, esse tema é praticamente inexplorado. Ao mesmo tempo, a Icnologia tem se mostrado uma ciência extremamente dinâmica e se adaptado muito bem às novas metodologias de trabalho e tecnologias que vêm surgindo constantemente. Sendo assim, esse livro pretende apresentar os diversos ramos e aplicações da Icnologia e visa fornecer ao leitor os fundamentos teóricos e aspectos práticos que norteiam esta ciência, bem como almeja ser bibliografia introdutória para que alunos de todo o país possam dar seus primeiros passos neste terreno fértil que é a Icnologia.

Desde o início, um dos nossos objetivos foi congregar diversas áreas da Icnologia em um único volume e para isso pudemos contar com a participação de grandes icnólogos brasileiros e estrangeiros (que, por sua vez, também são nossos grandes amigos) e gostaríamos de agradecer a todos os que acreditaram nesse projeto, se comprometendo em redigir seus capítulos com extrema qualidade e rapidez. Também agradecemos ao Laboratório de Geologia Sedimentar da UFRJ (LAGESED), na pessoa do Dr. Leonardo Borghi, por acreditar e financiar esse projeto, auxiliando para a divulgação da Icnologia no Brasil. Por fim, agradecemos aos revisores, que mesmo com pouco tempo fizeram valiosas contribuições para manutenção do rigor científico deste livro, e à equipe editorial da CRV, por todo o apoio prestado na execução desse projeto. Não poderíamos esquecer de nossos orientadores, Renata G. Netto, Charles E. Savrda, Elvio P. Bosetti, Julianne Milléo, Cesar L. Schultz, Spencer G. Lucas, Marcelo A. Fernandes e Mariano Verde, que nos abriram as portas da ciência e da Icnologia e nos ensinaram a deixar nossos próprios traços.

Os organizadores

PREFÁCIO

Lá no longínquo ano de 1999, com meus parcos vinte e pouco anos, lembro-me claramente como o frio de julho das cidades de Tibagi e Ponta Grossa machucava minha ossatura e fazia com que eu refinasse a pronúncia de todos os palavrões que eu conhecia. Apesar desse incômodo eu tinha que dar continuidade às coletas de meu doutorado e contava com amigos preciosos que me ajudavam na empreitada. Dentre esses, lembro-me com muito carinho do saudoso Dr. Alexandre Salles que, por ser geólogo, possuía uma visão diferenciada do olhar de campo de um biólogo, como o meu. Nos levantamentos de perfis, que aprendi com ele a fazer, recordo-me claramente dele segurar em suas mãos amostras contendo *Skolithos*, *Zoophycos* ou *Cruziana* e me perguntar com seu sotaque nordestino característico:

- *Olhe, menino, certeza que você não vai associar esses icnofósseis em sua seção?*

- *Affe, Rálex* (seu apelido carinhoso), *eu só quero ver a variação da fauna na seção; joga fora isso* – respondia eu lembrando-me de mais alguns palavrões em italiano.

Ele apenas suspirava, mexia negativamente sua cabeça e jogava pelos ombros a amostra. Quem me dera poder voltar nesse tempo para atentar melhor aos icnofósseis daquelas seções. Não teria apenas uma melhor interpretação do ambiente de deposição aos quais eles estavam associados, como também teria, de forma mais fácil, utilizado uma ferramenta complementar para a análise das tafofácies que eu estabelecia naquele momento. Infelizmente o tempo não volta, mas fica o amadurecimento e a percepção da importância dos icnofósseis para a Paleontologia.

Esse fato fui perceber melhor quando comecei a trabalhar pelos idos de 2010 com o Dr. Daniel Sedorko. Cientista jovem, inteligente e muito aplicado, não tinha nenhum pudor em mostrar suas mãos calejadas do trabalho de serralheiro que fazia com seu tio. Assim como também não teve nenhum receio de mostrar ao nosso grupo de trabalho como os icnofósseis são importantes em nossas análises.

O tempo passou, e é com muita satisfação que apresento o livro “*ICNOLOGIA: interações entre organismos e substratos*” que o Dr. Sedorko, junto com o competente Dr. Heitor Francischini, organizaram. Os 37 autores esmiúçam nos 24 capítulos do livro (quase) todas as possibilidades de trabalho dentro da *ICNOLOGIA* como ciência. Enveredando por conceitos; aplicações não só no estabelecimento de fácies, mas também em paleoecologia, tafonomia e

estratigrafia de seqüências; por estruturas geradas por invertebrados, vertebrados e vegetais, além de estudos de caso aplicados, os autores demonstram a enorme miríade de possibilidades de trabalho com esse fascinante tema.

O livro se destina a alunos de graduação que se interessam por paleontologia, e para alunos de pós-graduação e profissionais paleontólogos que trabalham com interpretações paleoambientais e paleoecológicas. Indubitavelmente, os textos aqui apresentados são de grande valor e servirão como inestimável fonte de conhecimento aos atuais e futuros paleontólogos.

Bauru, 20 de março de 2020.

Renato Pirani Ghilardi
Presidente da Sociedade Brasileira de Paleontologia
Gestão 2020-2021

2. ICNOTAXONOMIA: critérios de classificação dos icnofósseis

Noelia Carmona

“In contrast to standard body-fossil taxonomy, ichnotaxonomy cannot be performed on purely observable morphological grounds” (Buatois & Mángano, 2011)

Introdução – Princípios de Icnotaxonomia

O principal objetivo desse capítulo é apresentar as bases da classificação icnotaxonômica e discutir alguns conceitos-chave de sua aplicação. Nos últimos anos têm surgido várias contribuições que discutem e revisam conceitos básicos utilizados nas classificações icnotaxonômicas e seus aspectos filosóficos (*e.g.* Bromley, 1996; Bertling *et al.*, 2006; Bertling, 2007; Buatois & Mángano, 2011; Rindsberg, 2012, 2018; Knaust, 2017, entre outros), mas nesse capítulo serão apresentados apenas os termos principais e sua aplicação prática.

Primeiramente, faz-se necessário apresentar algumas definições, tais como de taxonomia, sistemática, nomenclatura e icnotaxonomia. A taxonomia é a ciência encarregada de descrever, identificar e nomear os organismos em determinados sistemas, enquanto a sistemática é ciência que estuda a diversidade biológica atual ou fóssil, identificando suas relações evolutivas (Bertling *et al.*, 2006). Por outro lado, a nomenclatura biológica se encarrega das regras e normas para atribuição dos nomes científicos. Embora a taxonomia e a sistemática possam variar ao longo do tempo, a nomenclatura deve permanecer inalterada (Bertling *et al.*, 2006).

Após considerarmos esses conceitos, podemos introduzir o termo *Icnotaxonomia*, o qual se refere à disciplina encarregada da classificação dos traços fósseis (Bertling *et al.*, 2006; Bertling, 2007; Rindsberg, 2012, 2018). O principal objetivo dessa disciplina é comunicar sobre aspectos das estruturas biogênicas, o que é possível pela análise de uma série de caracteres morfológicos, descritos da maneira mais objetiva possível (Rindsberg, 2018). Para Buatois *et al.* (2002) e Buatois e Mángano (2011), embora a classificação icnotaxonômica seja imperfeita, ela fornece a melhor base para construir consenso e possibilita a comunicação entre os pesquisadores.

História da Icnotaxonomia

O desenvolvimento da Icnotaxonomia é abordado em vários trabalhos (*e.g.* Osgood, 1975; Pemberton & Frey, 1982; Pickerill, 1994; Baucon *et al.*, 2012, entre outros), por isso, nesse texto só serão mencionados acontecimentos chave para esse processo. Se focarmos na história recente da icnotaxonomia, podemos perceber que há muita complexidade, principalmente porque muitos icnofósseis de invertebrados foram originalmente descritos e interpretados como fósseis corporais de animais e plantas (os fucoides) (Bromley, 1996). Isso resultou na inclusão de termos estritamente botânicos ou zoológicos nas descrições de muitas das formas e, como sugeriu Pickerill (1994), favoreceu a formulação de um grande número de nomes, cuja grande maioria foi embasada em variações morfológicas mínimas e taxonomicamente irrelevantes, de acordo com a visão atual.

Houve outras dificuldades, que geraram mais confusão em relação à classificação dos traços fósseis. Por exemplo, em 1961, o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, na sigla em inglês) determinou que todos os icnotáxons definidos após 1930 deveriam ter seu organismo produtor identificado. Como Bromley (1996) mencionou, a determinação dessa afinidade é na maioria dos casos incerta e isso resultou na indisponibilidade de nomes pós-1930. Por outro lado, os nomes estabelecidos antes de 1931 continuariam sendo tratados da mesma forma que os corpos fósseis, o que significava que os nomes dos traços fósseis e os nomes dos organismos produtores poderiam competir sob o princípio da prioridade (Bromley, 1996).

Apesar dessas dificuldades, a maioria dos pesquisadores que trabalham com icnotaxonomia optou por seguir considerando os nomes válidos e não-válidos da mesma maneira (*e.g.* Häntzschel, 1962, 1975, nas diferentes versões do Tratado de Paleontologia de Invertebrados). Finalmente, depois que os problemas gerados pelas decisões de 1931 foram evidenciados, uma série de recomendações foram feitas por vários pesquisadores à Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica. Essas recomendações foram consideradas na versão revisada do ICZN de 1985, e a nomenclatura de traços fósseis deu um novo passo com a eliminação da regra de 1930/31. Assim, atualmente, todos os icnotáxons são cobertos pelo ICZN atual.

Icnogêneros, icnoespécies e icnofamílias

Assim como os fósseis corporais, os icnofósseis são classificados de acordo com a nomenclatura binominal, identificando icnogênero (icnogen. ou igen.) e icnoespécie (icnosp. ou isp., no plural icnospp. ou ispp.), com

SOBRE OS AUTORES

Daniel Sedorko

(ORCID: 0000-0002-9324-3460)

Laboratório de Paleontologia, *Campus* Monte Carmelo, Instituto de Geografia, Universidade Federal de Uberlândia. Monte Carmelo, MG, Brasil. *sedorko@ufu.br*

Heitor Francischini

(ORCID: 0000-0001-9809-7784)

Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, Brasil. *heitor.francischini@ufrgs.br*

André Barcelos-Silveira

(ORCID: 0000-0002-6879-6688)

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, Brasil. *barcelo-silveira@gmail.com*

Antonio Carlos Sequeira Fernandes

(ORCID: 0000-0001-6382-8508)

Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *fernande@acd.ufrj.br*

Carlos Cónsole-Gonella

(ORCID: 0000-0002-4457-1660)

Instituto Superior de Correlación Geológica e Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional de Tucumán. Yerba Buena, TM, Argentina. *carlosconsole@csnat.unt.edu.ar*

Diego Luciano Do Nascimento

(ORCID: 0000-0002-5140-7471)

Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP, Brasil. *dih.sapo@gmail.com*

Esther Pinheiro

(ORCID: 0000-0002-2179-0318)

Universidade do Estado de Minas Gerais. Passos, MG, Brasil. *esther.rspi-nheiro@gmail.com*

Fernando Muñiz

(ORCID: 0000-0002-5727-3646)

Departamento de Cristalografía, Mineralogía y Química Agrícola, Facultad de Química, Universidad de Sevilla. Sevilla, Espanha. *fmuniz@us.es*

Frederico Tapajós De Souza Tâmega

(ORCID: 0000-0003-2773-2036)

Programa de Pós-Graduação em Oceanologia, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande. Rio Grande, RS, Brasil. *fredtamega@gmail.com*

Giuseppe Leonardi

(ORCID: 0000-0003-0592-693X)

Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *leonardigiuseppe879@gmail.com*

Ismar De Souza Carvalho

(ORCID: 0000-0002-1811-0588)

Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *ismar@geologia.ufrj.br*

João Henrique Dobler Lima

(ORCID: 0000-0001-7736-5233)

Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, RS, Brasil. *joao-doblerlima@gmail.com*

Jordi Martinell

(ORCID: 0000-0003-2638-8106)

Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, Facultat de Ciències de la Terra, Institut de Recerca de la Biodiversitat, Universitat de Barcelona. Barcelona, Espanha. *martinell@ub.edu*

Jorge Villegas-Martín

(ORCID: 0000-0003-1222-3132)

Itt Fossil– Instituto Tecnológico de Micropaleontologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, RS, Brasil. *jvillegasmartin@gmail.com*

Josiani Plantz

(ORCID: 0000-0003-4262-2695)

Laboratório de Geologia Sedimentar – LAGESED, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *josianplantz@gmail.com*

Karen Adami-Rodrigues

(ORCID, 0000-0002-4316-369X)

Universidade Federal de Pelotas. Pelotas, RS, Brasil. *karen.adami@gmail.com***Kimberly Silva Ramos**

(ORCID, 0000-0001-5953-0995)

Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, RS, Brasil. *kimmysramos@gmail.com***Leonardo Borghi**

(ORCID: 0000-0002-3296-2840)

Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *lborghi@geologia.ufrj.br***Luciano Alessandretti**

(ORCID: 0000-0002-7050-2554)

Instituto de Geografia, Universidade Federal de Uberlândia. Monte Carmelo, MG, Brasil. *luciano.geors@gmail.com***Marcelo Adorna Fernandes**

(ORCID: 0000-0002-5335-2750)

Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos. São Carlos, SP, Brasil. *mafernandes@ufscar.br***María Cristina Cardonatto**

(ORCID: 0000-0002-8479-8325)

Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa. Santa Rosa, LP, Argentina. *mccardonatto@gmail.com***Mariano Germán Arregui**

(ORCID: 0000-0003-2080-6637)

Y-TEC (YPF Tecnología, S.A.) e Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Berisso, BA, Argentina. *mariano.g.arregui@ypftecnologia.com***Mariano Verde**

(ORCID: 0000-0002-0735-1124)

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. SNI-ANII-PEDECIBA Geociencias. Montevideo, MO, Uruguay. *verde@fcien.edu.uy*

Noelia B. Carmona

(ORCID: 0000-0003-0923-3719)

Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG), Universidad Nacional de Río Negro e CONICET. General Roca, RN, Argentina. *ncarmona@unrn.edu.ar*

Paula Dentzien-Dias

(ORCID: 0000-0001-8708-6799)

Núcleo de Oceanografia Geológica, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande. Rio Grande, RS, Brasil. *pauladentzien@gmail.com*

Paula Spotorno-Oliveira

(ORCID: 0000-0001-7771-3402)

Programa de Pós-Graduação em Oceanologia, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande. Rio Grande, RS, Brasil. *paula.spotorno@gmail.com*

Renata Guimarães Netto

(ORCID: 0000-0003-0168-9105)

Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, RS, Brasil. *nettorg@unisinós.br*

Renzo D'souza

(ORCID: 0000-0003-3266-2685)

Department of Earth Sciences, Indian Institute of Technology Bombay. Mumbai, Maharashtra, Índia. *184063012@iitb.ac.in*

Ricardo Néstor Melchor

(ORCID: 0000-0003-4130-322X)

Instituto de Ciencias de la Tierra y Ambientales de La Pampa (CONICET-UNLPam) e Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa. Santa Rosa, La Pampa, Argentina. *rmelchor@exactas.unlpam.edu.ar*

Romulo Cenci

(ORCID, 0000-0001-9310-7330)

Programa de Pós-Graduação em Geologia, Escola Politécnica, Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, RS, Brazil. *romulocenci@hotmail.com*

Rosa Domènech

(ORCID: 0000-0002-4174-8942)

Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, Facultat de Ciències de la Terra, Institut de Recerca de la Biodiversitat, Universitat de Barcelona. Barcelona, Espanha. *rosa.domenech@ub.edu*

Samuel Henrique Noll

(ORCID: 0000-0002-7452-4945)

Escola de Educação Básica FEEVALE – Escola de Aplicação. Universidade Feevale. Novo Hamburgo, RS, Brasil. *samuelnoll@feevale.br*

Sudipta Dasgupta

(ORCID: 0000-0002-8289-2991)

Department of Earth Sciences, Indian Institute of Technology Bombay. Mumbai, Maharashtra, Índia. *sdasgupta@iitb.ac.in*

Thamiris Barbosa dos Santos

(ORCID, 0000-0001-7604-514X)

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, Brasil. *thamiris.barbosa.santos@gmail.com*

Thiago Carelli

(ORCID: 0000-0002-5757-4422)

Laboratório de Geologia Sedimentar – LAGESED, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *carelli@geologia.ufrj.br*

Voltaire Dutra Paes Neto

(ORCID: 0000-0002-6903-8504)

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, Brasil. *voltai-rearts@gmail.com*

Zain Belaústegui

(ORCID: 0000-0002-1707-9670)

Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, Facultat de Ciències de la Terra, Institut de Recerca de la Biodiversitat, Universitat de Barcelona. Barcelona, Espanha. *zbelaustegui@ub.edu*

SOBRE O LIVRO

Tiragem: 1000

Formato: 16 x 23 cm

Mancha: 12,3 X 19,3 cm

Tipologia: Times New Roman 11,5/12/16/18

Arial 7,5/8/9

Papel: Pólen 80 g (miolo)

Royal Supremo 250 g (capa)

2. ICNOTAXONOMIA: critérios de classificação dos icnofósseis

Noelia Carmona

"In contrast to standard body-fossil taxonomy, ichnotaxonomy cannot be performed on purely observable morphological grounds" (Buatois & Mángano, 2011)

Introdução – Princípios de Icnotaxonomia

O principal objetivo desse capítulo é apresentar as bases da classificação icnotaxonômica e discutir alguns conceitos-chave de sua aplicação. Nos últimos anos têm surgido várias contribuições que discutem e revisam conceitos básicos utilizados nas classificações icnotaxonômicas e seus aspectos filosóficos (*e.g.*, Bromley, 1996; Bertling *et al.*, 2006; Bertling, 2007; Buatois & Mángano, 2011; Rindsberg, 2012, 2018; Knaust, 2017, entre outros), mas nesse capítulo serão apresentados apenas os termos principais e sua aplicação prática.

Primeiramente, faz-se necessário apresentar algumas definições, tais como de taxonomia, sistemática, nomenclatura e icnotaxonomia. A taxonomia é a ciência encarregada de descrever, identificar e nomear os organismos em determinados sistemas, enquanto a sistemática é a ciência que estuda a diversidade biológica atual ou fóssil, identificando suas relações evolutivas (Bertling *et al.*, 2006). Por outro lado, a nomenclatura biológica se encarrega das regras e normas para atribuição dos nomes científicos. Embora a taxonomia e a sistemática possam variar ao longo do tempo, a nomenclatura deve permanecer inalterada (Bertling *et al.*, 2006).

Após considerarmos esses conceitos, podemos introduzir o termo *Icnotaxonomia*, o qual se refere à disciplina encarregada da classificação dos traços fósseis (Bertling *et al.*, 2006; Bertling, 2007; Rindsberg, 2012, 2018). O principal objetivo dessa disciplina é comunicar sobre aspectos das estruturas biogênicas, o que é possível pela análise de uma série de caracteres morfológicos, descritos da maneira mais objetiva possível (Rindsberg, 2018). Para Buatois *et al.* (2002) e Buatois e Mángano (2011), embora a classificação icnotaxonômica seja imperfeita, ela fornece a melhor base para construir consenso e possibilita a comunicação entre os pesquisadores.

História da Icnotaxonomia

O desenvolvimento da Icnotaxonomia é abordado em vários trabalhos (*e.g.*, Osgood, 1975; Pemberton & Frey, 1982; Pickerill, 1994; Baucon *et al.*, 2012, entre outros), por isso, nesse texto só serão mencionados acontecimentos chave para esse processo. Se focarmos na história recente da icnotaxonomia, podemos perceber que há muita complexidade, principalmente porque muitos icnofósseis de invertebrados foram originalmente descritos e interpretados como fósseis corporais de animais e plantas (os fucoídes) (Bromley, 1996). Isso resultou na inclusão de termos estritamente botânicos ou zoológicos nas descrições de muitas das formas e, como sugeriu Pickerill (1994), favoreceu a formulação de um grande número de nomes, cuja grande maioria foi embasada em variações morfológicas mínimas e taxonomicamente irrelevantes, de acordo com a visão atual.

Houve outras dificuldades, que geraram mais confusão em relação à classificação dos traços fósseis. Por exemplo, em 1961, o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, na sigla em inglês) determinou que todos os icnotáxons definidos após 1930 deveriam ter seu organismo produtor identificado. Como Bromley (1996) mencionou, a determinação dessa afinidade é na maioria dos casos incerta e isso resultou na indisponibilidade de nomes pós-1930. Por outro lado, os nomes estabelecidos antes de 1931 continuariam sendo tratados da mesma forma que os corpos fósseis, o que significava que os nomes dos traços fósseis e os nomes dos organismos produtores poderiam competir sob o princípio da prioridade (Bromley, 1996).

Apesar dessas dificuldades, a maioria dos pesquisadores que trabalham com icnotaxonomia optou por seguir considerando os nomes válidos e não-válidos da mesma maneira (*e.g.*, Häntzschel, 1962, 1975, nas diferentes versões do Tratado de Paleontologia de Invertebrados). Finalmente, depois que os problemas gerados pelas decisões de 1931 foram evidenciados, uma série de recomendações foram feitas por vários pesquisadores à Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica. Essas recomendações foram consideradas na versão revisada do ICZN de 1985, e a nomenclatura de traços fósseis deu um novo passo com a eliminação da regra de 1930/31. Assim, atualmente, todos os icnotáxons são cobertos pelo ICZN atual.

Icnogêneros, icnoespécies e icnofamílias

Assim como os fósseis corporais, os icnofósseis são classificados de acordo com a nomenclatura binominal, identificando icnogênero (icnogen. ou igen.) e icnoespécie (icnosp. ou isp., no plural icnospp. ou ispp.), com letras destacadas do texto, geralmente em *italico*, assim como se faz para os demais nomes científicos. Deste modo, é possível identificar que esses nomes são oficiais (Simpson, 1975). Um trabalho interessante com a construção tecnicamente correta da nomenclatura icnológica foi recentemente publicado em Rindsberg (2015).

Categorias taxonomicamente superiores, como ordem ou classe, não são utilizadas nas descrições icnotaxonômicas, embora recentemente o ICZN tenha admitido o uso da categoria “icnofamília”, bem como outras categorias intermediárias àquelas já utilizadas (tais como icnosubespécie) (Bromley, 1996; Bertling, 2007). Considera-se que a categoria de icnofamília permite relacionar estruturas semelhantes mesmo que os grupos produtores não sejam filogeneticamente próximos. Especificamente, Bromley (1996) reconheceu 3 tipos de icnofamílias:

- aquelas baseadas na atividade de organismos produtores pertencentes a um táxon superior (e.g., a icnofamília *Pelecypodichmia* definida por Seilacher & Seilacher em 1994, que inclui todos os icnofósseis produzidos por bivalves);
- aquelas baseadas na semelhança morfológica com o organismo produtor (e.g., *Multipodichmia*, *Pentapodichmia* e *Tetrapodichmia*, categorias definidas por Walter em 1983, relacionadas ao número de apêndices dos organismos produtores);
- aquelas que refletem semelhanças morfológicas e funcionais dos traços fósseis, levando em conta, é claro, que a função das estruturas é interpretada (por exemplo, *Rhizocorallidae* e *Arenicolitidae*, definidas por Richter em 1926, para incluir estruturas em *U* com e sem spreite, respectivamente).

O consenso atual é que as icnofamílias devem estar embasadas na morfologia dos icnofósseis e não na afinidade biológica de seus organismos produtores (Bertling *et al.*, 2006). Embora alguns autores considerem que o reconhecimento e a descrição de icnofamílias permite obter uma aproximação funcional das paleocomunidades, essa categoria ainda é pouco utilizada em estudos icnotaxonômicos (Buatois *et al.*, 2002).

Outras categorias aceitas são as de icnosubgênero e icnosubespécie. No entanto, como apontou Rindsberg (1990), essas categorias raramente são usadas, embora possam ser úteis quando traços fósseis apresentam padrões muito complexos e distintos (por exemplo, *Paleodictyon*).

Outro ponto importante a ser mencionado é como proceder quando queremos nomear as estruturas biogênicas atuais. No caso de organismos produtores, é muito fácil discriminar entre organismos fósseis e organismos vivos. Entretanto, com traços fósseis, essa distinção não é tão direta (veja, por exemplo, os trabalhos em ambientes modernos de Ekdale, 1980, Wetzel, 1984). Nesse sentido, Bromley e Fürsich (1980) propuseram que, quando novos icnotáxons são revisados ou propostos, os espécimes-tipo devem ser materiais fósseis. Da mesma forma, ao descrever material moderno, que se possa ser relacionado, sem dúvidas, a um icnotáxon já descrito, a palavra “incipiente” deve ser adicionada (por exemplo, *Ophiomorpha* incipiente) (Bromley & Fürsich, 1980).

O quê descrever? O conceito de icnotaxobases

Embora as categorias de icnogênero e icnoespécie tenham sido utilizadas por anos, ainda se discute quais critérios usar na sua definição para que as descrições sejam realizadas da maneira mais objetiva possível (Bertling, 2007). Uma proposta interessante foi a de Fürsich (1974), que estabeleceu que as características morfológicas relacionadas a comportamentos diferentes constituiriam os caracteres diagnósticos dos icnogêneros (também chamados de caracteres significativos ou *significant features*). Por outro lado, características relacionadas a pequenas variações no comportamento do organismo produtor ou a certas condições de preservação deveriam ser consideradas diagnósticos das icnoespécies (caracteres acessórios). Este autor também considerou a existência de caracteres de terceira ordem, que

refletiriam diferenças de preservação e poderiam ser usados na definição de variações icnosubespecíficas. Embora a proposta de Fürsich seja atraente do ponto de vista teórico, ela não é funcionalmente prática porque seu uso pode gerar interpretações subjetivas.

Posteriormente, Uchman (1995) afirmou que o principal objetivo da icnotaxonomia é usar os nomes icnogênicos para caracterizar os diferentes comportamentos dos organismos produtores e, dessa forma, realizar interpretações paleoecológicas e comparações com outras icnocomunidades. Para este autor, as classificações icnoespecíficas e icnosubespecíficas fornecem informações relevantes, embora, em muitos casos, também provoquem uma falsa ideia da diversidade etológica das paleocomunidades. Sobre esse ponto, Goldring *et al.* (1997) propuseram que a taxonomia dos traços fósseis fosse considerada diferentemente da taxonomia das plantas e dos animais porque, embora a morfologia dos icnofósseis reflita de alguma maneira as características genéticas dos organismos produtores, ela também está em estreita relação com fatores externos, como o tipo de sedimento, o grau de erosão, a profundidade da estrutura biogênica, entre outros. Por esses motivos, Goldring *et al.* (1997) consideraram que esse tipo de informação deveria compor as classificações de estruturas biogênicas.

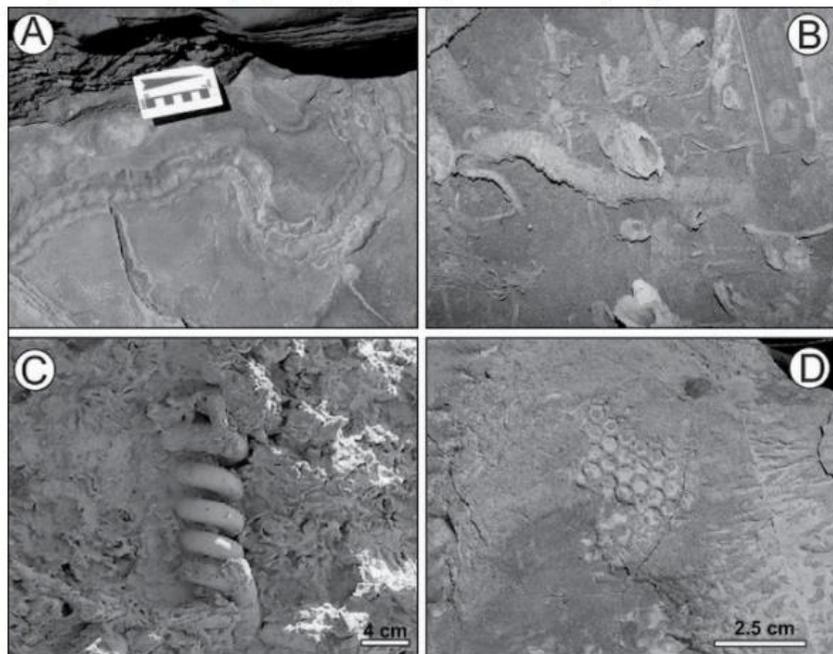
Bromley (1996) enfatizou que a base do nome de um icnotáxon deve refletir a morfologia do traço fóssil, que é, em última análise, a expressão do comportamento animal. Este autor mencionou que pouco foi escrito sobre o que é considerado ao se nomear icnofósseis, e, nesse sentido, propôs o conceito de icnotaxobases (Bromley, 1990, 1996). As icnotaxobases constituem uma série de características que balizam as descrições morfológicas das estruturas biogênicas. Entre as mais importantes, este autor considerou: (1) a forma geral; (2) a presença e tipo de parede ou revestimento; (3) as ramificações; (4) o tipo de preenchimento e (5) a presença de *spreiten*. Outro trabalho que aprofunda nesse conceito é o de Bertling *et al.* (2006), que analisaram detalhadamente uma série de potenciais icnotaxobases, mostrando as vantagens e desvantagens de cada uma. Seguindo a proposta de Bromley (1990, 1996), essas icnotaxobases são descritas abaixo.

Forma geral

Esta icnotaxobase considera tanto a morfologia geral quanto sua posição e orientação no substrato (Fig. 1). Para Bromley (1996), muitos grupos de icnofósseis são separados com base em seu “plano morfológico” ou configuração geral, o que nos dá uma ideia da ordenação espacial das estruturas biogênicas. Por sua vez, a orientação refere-se a estrutura ser inclinada, horizontal ou vertical em relação ao substrato, enquanto a posição no estrato considera se o traço é preservado como hiporrelevo, epirelevo ou relevo cheio.

Deve-se considerar que o tamanho geralmente não é uma característica de primeira ordem ao realizar atribuições icnotaxonômicas, embora possa ser usado para distinguir diferentes icnoespécies, desde que sejam realizadas as análises estatísticas necessárias para descartar variações ontogenéticas (Bromley, 1996; ver também Bertling, 2007). É válido lembrar que a forma de um traço está necessariamente relacionada à morfologia do organismo produtor e, portanto, também fornece muitas informações para análises icnotaxonômicas (Rindsberg, 2018).

Figura 1 – Exemplos de diferentes morfologias. A- *Scolicia prisca*. Camadas de Cabo San Pablo (Mioceno inferior), Terra do Fogo, Argentina. B- *Ophiomorpha nodosa*. Formação Monte León (Mioceno inferior), Argentina. C- *Gyrolithes variabilis*. Lepe (Plioceno), Huelva, Espanha. D- *Paleodictyon* isp. Camadas de Cabo Viamonte (Mioceno), Terra do Fogo, Argentina



Tipo de parede

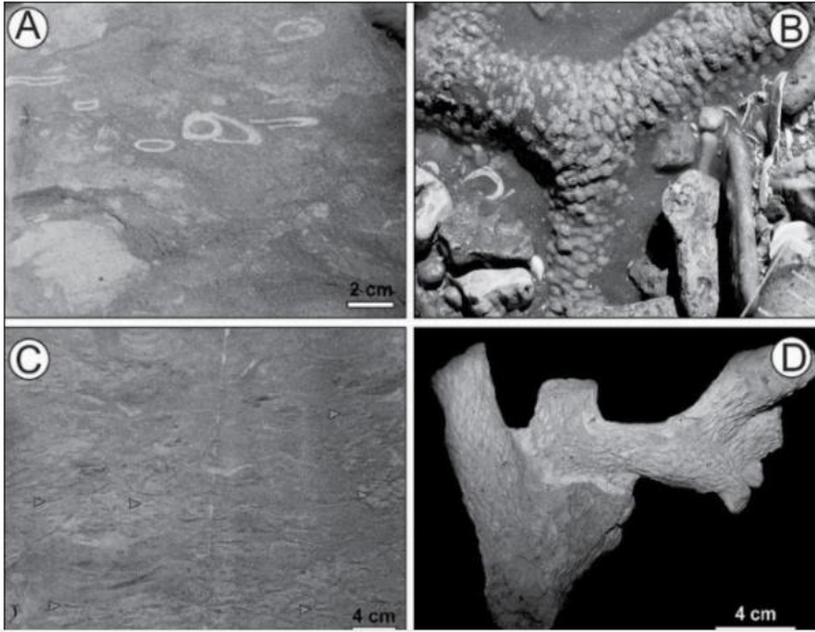
Muitas estruturas biogênicas são distinguidas pelo tipo de parede ou revestimento que apresentam. Em muitos casos, os limites das estruturas biogênicas fornecem informações sobre o modo de alimentação, a natureza do sedimento, a técnica de construção usada etc. Também deve-se ter em mente que existem certas características nas paredes que não são importantes em nível icnotaxonômico, como, por exemplo, os halos diagenéticos característicos de muitas estruturas.

A parede de uma estrutura biogênica compreende dois elementos principais, por um lado, o revestimento interno (ou *lining*) e, por outro, a deformação externa que é gerada no sedimento que circunda a estrutura (Bromley, 1996).

Segundo Bromley (1996), cinco tipos diferentes de paredes podem ser distinguidos:

- *parede fantasma ou sem revestimento (sem lining)*: o preenchimento das estruturas termina abruptamente em relação à rocha matriz, produzindo uma superfície descontínua visível (por exemplo, *Planolites*). Nenhum elemento estrutural é observado no limite da estrutura;
- *parede revestida com filme pelítico*: nas escavações cobertas por muco, quando ocorre a irrigação, é introduzido material em suspensão que se acumula passivamente nas paredes (e.g., *Palaeophycus*, *Schaubcylindrichnus*, Fig. 2A);
- *parede construída*: esse tipo de parede ocorre quando o organismo manipula e introduz sedimentos contra o limite das escavações, geralmente como um método para reforçar e evitar o colapso das estruturas (por exemplo, *Ophiomorpha*, Fig. 2B). Em alguns casos, também é comum que o material que se acumula passivamente nas escavações seja pressionado e incorporado nas paredes, em vez de ser transportado para fora;
- *parede zonada*: as estruturas apresentam um “manto” semelhante a um revestimento, mas que se origina do movimento contínuo de organismos depositivos através do sedimento. O manto constitui a parte mais externa do preenchimento ativo da estrutura biogênica e, portanto, não representa uma parede verdadeira (por exemplo, *Phycosiphon*) (Fig. 2C);
- *parede ornamentada*: é caracterizada pela presença de bióglifos (marcas de arranhões), que mostram um certo grau de compactação do sedimento no momento da construção da estrutura (por exemplo, *Spongiomorpha*) (Fig. 2D).

Figura 2 – Tipos de parede. A- Parede revestida com filme pelítico em *Schaubcylindrichnus* isp. Formação Magallanes (Cretáceo), Santa Cruz, Argentina. B- *Ophiomorpha nodosa* com parede construída. Pleistoceno, Pehuen-Co, Argentina. C- *Phycosiphon incertum* com parede zonada. Note o halo claro (setas) ao redor do núcleo escuro. Formação Magallanes (Cretáceo), Santa Cruz, Argentina. D- Parede ornamentada em um exemplar de *Spongiomorpha iberica* (Neomioceno), Murcia, Espanha



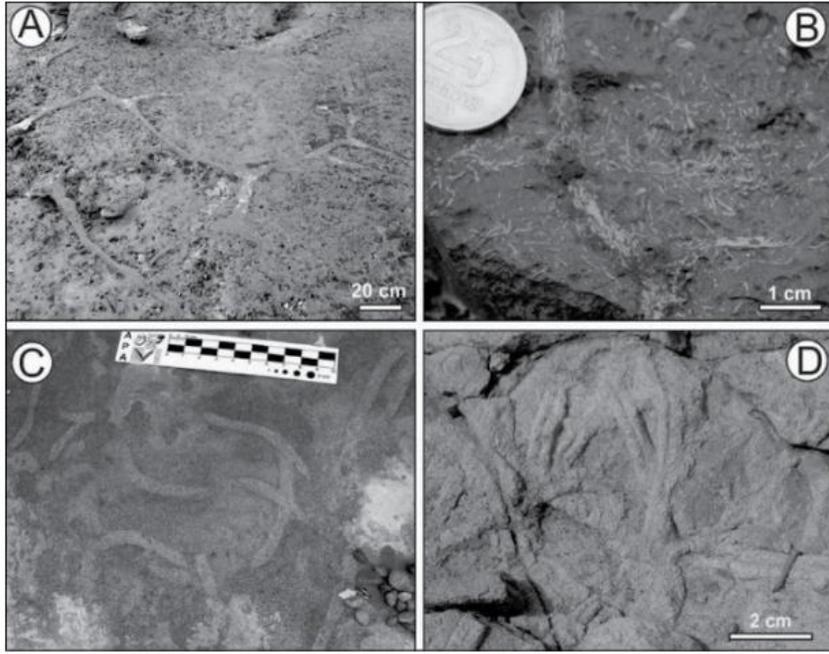
Ramificações

É crucial a identificação dos diferentes tipos de ramificações que uma estrutura biogênica pode apresentar, bem como o papel que a barreira da fossilização desempenha na sua preservação (Bromley, 1996). D'Alessandro e Bromley (1987) reconheceram três tipos principais de ramificação:

- *ramificações verdadeiras ou simultâneas*: referem-se, como o nome indica, a escavações que originalmente tinham ramificações e que funcionam como estruturas de moradia (Fig. 3A);
- *ramificações sucessivas secundárias*: incluem as estruturas anteriormente não ramificadas que são retrabalhadas por novos organismos e que produzem um novo ramo a partir do enchimento original;
- *ramificações sucessivas primárias*: compreendem as estruturas biogênicas originalmente não ramificadas que, devido a movimentos especiais do organismo produtor (como retorno ou reviravoltas em suas galerias), dão origem a estruturas cumulativas ramificadas (por exemplo, *Chondrites*, Fig. 3B). Nesse último caso, Bromley (1996) destacou que, embora a forma ramificada não corresponda à morfologia da estrutura original, ela está diretamente relacionada ao comportamento do organismo produtor, de modo que essas estruturas possuam um significado etológico, importante para estudos icnotaxonômicos.

Finalmente, as interseções oriundas do cruzamento entre duas estruturas não-ramificadas correspondem a pseudoramificações ou ramificações falsas e não têm importância icnotaxonômica, uma vez que não refletem nenhuma característica etológica dos organismos (Fig. 3C–D).

Figura 3 – Tipos de ramificações. A- Ramificações verdadeiras em *Thalassinoides suevicus*, Formação Monte León (Mioceno inferior), Argentina. B- Ramificações primárias sucessivas em *Chondrites* isp. Cabo Ladrillero (Mioceno), Terra do Fuego, Argentina. C- Pseudoramificações em exemplares de *Macaronichmus simplicatus*, Formação Chenque (Mioceno inferior), Argentina. D- Pseudoramificações em exemplares de *Gyrochorte comosa*. Formação Lajas (Jurássico), Neuquén, Argentina



Tipo de preenchimento

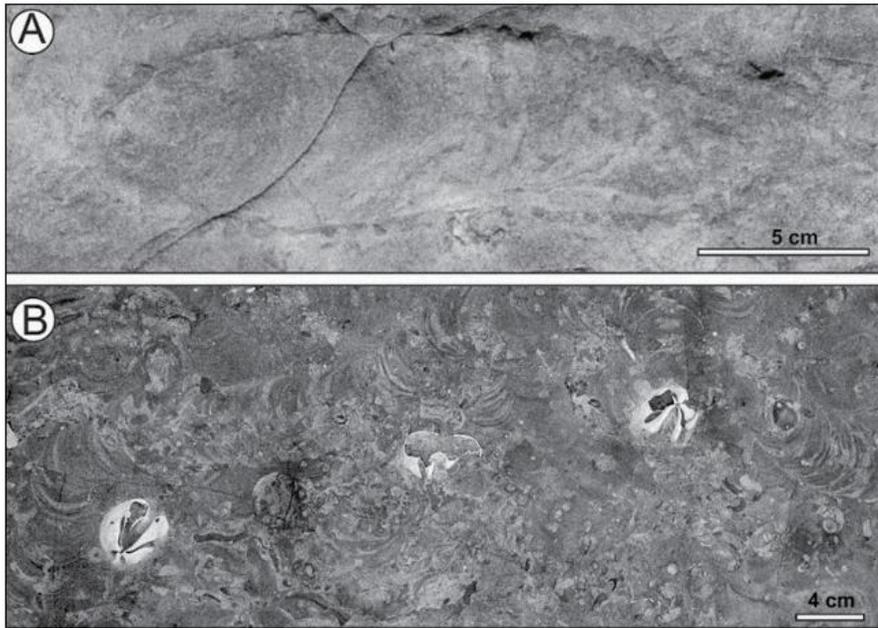
As escavações podem apresentar um preenchimento passivo ou ativo, sendo que as implicações etológicas de ambos são muito diferentes. O preenchimento passivo é introduzido gravitacionalmente na escavação e pode ser semelhante ou diferente da rocha hospedeira (Bromley, 1996). Esse tipo de preenchimento geralmente caracteriza escavações de organismos suspensívoros ou predadores estacionários.

De acordo com a estrutura que apresentam, existem diferentes tipos de preenchimentos passivos: *preenchimento maciço semelhante à rocha hospedeira* (sem contraste entre a rocha hospedeira e o preenchimento); *preenchimento maciço contrastante com a rocha hospedeira* e, finalmente, *preenchimento arqueado com canal periférico*. Neste último caso, a presença de lâminas inclinadas pode ser facilmente confundida com um preenchimento ativo meniscado (Fig. 4A). Nestes exemplos, a identificação dos limites da estrutura é crucial, pois o diâmetro indica o tamanho do tubo de abertura original para a superfície (Bromley, 1996).

Outro tipo de preenchimento é denominado *preenchimento concêntrico irregular*, que se caracteriza por entrada passiva de material, pressionadas contra as paredes das escavações, formando um revestimento concêntrico. De acordo com Buatois *et al.* (2002), esse tipo de preenchimento pode ser considerado uma forma de transição entre um preenchimento ativo e um passivo, pois há alguma manipulação do sedimento, que pode ou não ser acidental.

O preenchimento ativo é aquele acumulado pelo organismo dentro da escavação, geralmente contrastando com a rocha hospedeira, devido ao processamento biológico. É comum que todo ou parte do preenchimento dessas estruturas tenha passado pelo trato digestivo do organismo produtor (geralmente depositívoros e detritívoros). Vários tipos de preenchimento ativo são distinguidos (Bromley, 1996), entre os quais se destacam o *preenchimento meniscado por ingestão*, o que implica uma seleção diferencial de partículas de sedimentos (Fig. 4B); *preenchimento meniscado mecânico*, que envolve manipulação mecânica do sedimento, mas não sua ingestão; o *preenchimento concêntrico simples*, caracterizado por um tubo ou canal central com uma estrutura de ingestão meniscada, cercado por um manto ou cobertura concêntrica (ver tipos de parede) e o *preenchimento concêntrico múltiplo*, composto por um canal central cercado por lâminas concêntricas que formam bulbos. Também pode acontecer do preenchimento ativo ser maciço e carecer de estrutura interna, dificultando sua identificação.

Figura 4 – Tipos de preenchimento. A- Preenchimento arqueado com canal periférico em um exemplar de *Ophiomorpha* isp. Formação Chenque (Mioceno inferior), Argentina. Note que o preenchimento poderia ser confundido com um preenchimento ativo. B- Preenchimento ativo meniscado por ingestão em exemplares de *Scolicia* isp. Formação Chenque (Mioceno inferior), Argentina

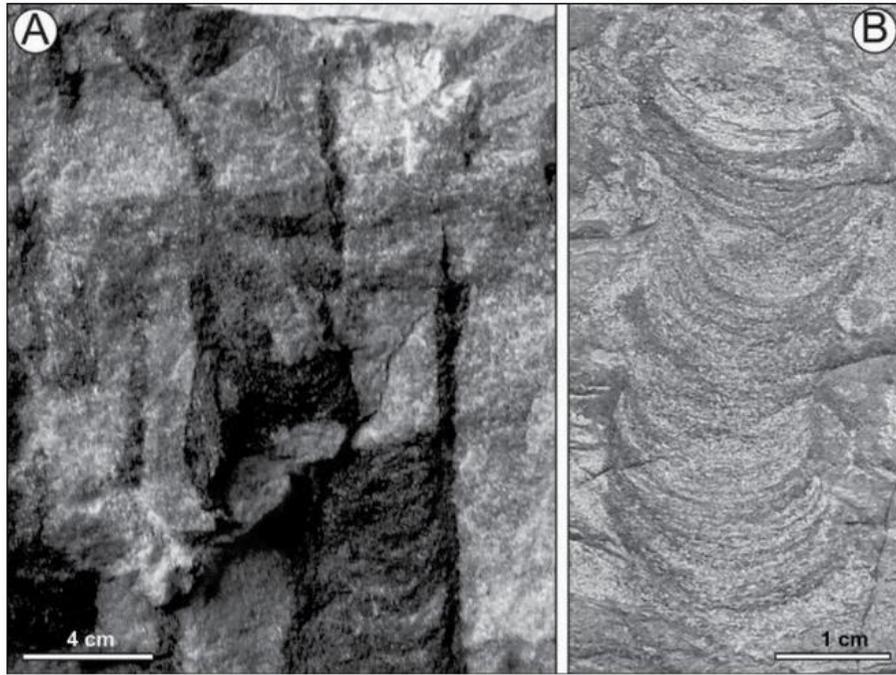


Spreite

O *spreite* se refere à laminação formada pelas paredes sucessivamente espaçadas de um túnel, resultantes do movimento lateral das escavações (Bromley, 1990, 1996). A presença de *spreite* constitui uma ferramenta fundamental para a interpretação do ambiente deposicional porque reflete, na maioria dos casos, as diferentes posições das estruturas em resposta às condições de erosão-deposição do fundo do oceano. Segundo Bromley (1996), o *spreite* reflete a capacidade dos organismos de habitar substratos instáveis.

Existem dois tipos de *spreiten*: protrusivos ou retrusivos. Um *spreite* protrusivo registra a migração do organismo para setores mais profundos, gerados em resposta ao crescimento ou erosão do substrato (Fig. 5A). Em contraste, um *spreite* retrusivo reflete a migração da estrutura biogênica para a interface água/sedimento em resposta a eventos de deposição (Fig. 5B). A presença de *spreite* também é de grande importância na análise dos mecanismos de alimentação das estruturas biogênicas e pode ser considerada uma icnotaxobase no nível icnogênico, por exemplo no caso de *Diplocraterion* (com *spreite*) e *Arenicolites* (sem *spreite*) (Buatois *et al.*, 2002; Buatois & Mángano, 2011).

Figura 5 – *Spreiten* em diferentes escavações. A- *Spreite* protrusivo em *Diplocraterion parallelum*. Grupo Dividal (Cambriano inferior), Noruega. B- *Spreite* retrusivo em *Teichichmus rectus*. Formação Chenque (Mioceno inferior), Argentina



Substrato: O caso de *Gastrochaenolites*

Nos estudos icnotaxonômicos, o substrato é geralmente considerado como um dos fatores extrínsecos mais importantes, pois exerce um controle fundamental sobre o comportamento dos organismos produtores (Bertling, 2007). Como afirmou Bromley (1996), a estratégia de escavação de um organismo é modificada de acordo com a natureza do substrato que será processado ou penetrado. Por exemplo, escavar um substrato “mole” ou inconsolidado requer técnicas totalmente diferentes da perfuração de um substrato cimentado, e todas essas diferenças de comportamento geralmente serão refletidas na morfologia dos traços fósseis (Bromley, 1990, 1996; Bertling, 2007). Com base nisso, também é lógico pensar que os organismos produtores (e seus traços) serão restritos a certos tipos de substratos (Bertling *et al.*, 2006). No entanto, há casos em que essas restrições não são rigorosas, como podemos ver no exemplo a seguir, e isso tem implicações ao classificar essas estruturas.

O icnogênero *Gastrochaenolites* foi definido principalmente para designar perfurações em forma de gota ou garrafa, desenvolvidas em substratos duros (*hardgrounds*), incluindo conchas, corais e carbonatos (Kelly & Bromley, 1984). De acordo com essa descrição, seu uso para estruturas desenvolvidas em substratos firmes (*firmgrounds*) seria controverso. No entanto, Carmona *et al.* (2007) analisaram a icnoespécie *Gastrochaenolites ornatus* (Fig. 6), desenvolvidos em substratos firmes em depósitos da Formação Chenque (Mioceno) da Patagônia, e argumentaram que se o mesmo organismo é capaz de escavar e perfurar, e a técnica de escavação é idêntica ao mecanismo de perfuração, o mesmo nome deve ser usado.

Nesse sentido, Ekdale e Bromley (2001) fizeram uma abordagem semelhante em relação a *Gastrochaenolites oelandicus*, uma vez que alguns dos espécimes estudados por esses autores parecem corresponder a perfurações (desenvolvidas em *hardgrounds*), enquanto outros são escavações (desenvolvidas em *firmgrounds*). Esses autores discutiram se o substrato constitui um critério válido para ser utilizado como uma icnotaxobase. Por sua vez, Mikuláš *et al.* (2003) indicaram que o uso de *Gastrochaenolites* para estruturas produzidas em substratos firmes contradiz o consenso de usar o substrato como uma icnotaxobase (Pickerill, 1994, p. 5; Bertling *et al.*, 2006, p. 275).

No entanto, fornecer nomes diferentes para escavações e perfurações é razoável quando os icnofósseis refletem diferentes adaptações (por exemplo, *Skolithos* e *Trypanites*). Por outro lado, seria confuso fornecer nomes diferentes quando as estruturas são morfologicamente idênticas e a mesma etologia e modo de construção são usados, mesmo que sejam construídos em substratos diferentes (Ekdale & Bromley, 2001). Nesse sentido, é interessante indicar que os bivalves foladídeos (produtores de *Gastrochaenolites*) nos ambientes atuais podem escavar substratos firmes, usando os mesmos movimentos que utilizam para perfurar substratos duros (Savazzi, 1999). Levando isso em conta e através da análise detalhada do material da Formação Chenque, Carmona *et al.* (2007) concluíram que esses espécimes são idênticos aos espécimes de *G. ornatus* produzidos em *hardgrounds*.

Nesse caso em particular, o uso do substrato como uma icnotaxobase teria sido artificial e enganoso. O substrato pode ser classificado como uma icnotaxobase de alto nível quando comparados traços fósseis desenvolvidos em substratos macios, duros ou em madeira, quando a morfologia reflete diferentes formas de interação entre o organismo e o substrato. Entretanto, quando o mesmo organismo é capaz de escavar e perfurar – como no caso dos foladídeos (Savazzi, 1999) – e quando a técnica de escavação é idêntica à técnica de perfuração mecânica (como demonstrado nos materiais da Formação Chenque), a validade do substrato como uma icnotaxobase desaparece.

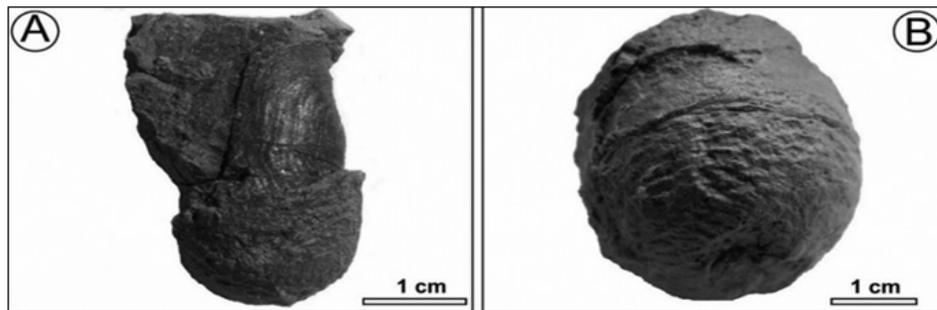
Em conclusão, embora tradicionalmente considerado uma perfuração, o icnogênero *Gastrochaenolites* também pode incluir escavações em substratos firmes e compactados, mas não litificados. Bromley e Asgaard (1993) definiram o icnogênero *Phrixichmus* para designar grandes perfurações em forma de garrafa que se assemelham a *Gastrochaenolites* em sua morfologia e tamanho geral, mas são claramente diferenciadas deste por sua ornamentação que consiste em sulcos arqueados e concêntricos, sua forma transversal retangular a oval, a distinção dentro da parede de áreas lisas e ornamentadas e mudanças bruscas em sua direção (Bromley & Asgaard, 1993).

Estruturas biogênicas compostas (*compound*) e combinadas (*composite*)

Em qualquer estudo icnotaxonômico é necessária a identificação de estruturas biogênicas compostas e combinadas. *Estruturas biogênicas compostas* são aquelas nas quais são reconhecidas formas gradacionais, passando gradualmente ou abruptamente de uma estrutura para outra (Pickerill, 1994; Pickerill & Narbonne, 1995 – ver capítulo 3). Em geral, as gradações respondem a uma mudança no comportamento do organismo. Por consenso, esses tipos de estruturas são nomeados de acordo com o componente principal e são referidas pela maneira em que a gradação se integra (Pemberton & Frey, 1982; ver também Bertling *et al.*, 2006).

As *estruturas biogênicas combinadas* são aquelas que parecem ser um sistema único, mas que resultam da junção de diferentes formas individuais (Pickerill, 1994; Pickerill & Narbonne, 1995). Exemplos clássicos incluem estruturas retrabalhadas pela ação de outros organismos. Em outros casos, a ação ou bioturbação de um organismo é o que permite a identificação de outra estrutura (por exemplo, estruturas de *Thalassinoides* fantasmas que são reconhecidas graças ao retrabalhamento do preenchimento por outros organismos, ver Fig. 3B). Estruturas combinadas não devem receber um único nome, mas sim ser designadas com base em seus componentes (Bromley, 1996; Bertling *et al.*, 2006).

Figura 6 – Exemplares de *Gastrochaenolites ornatus* da Formação Chenque (Mioceno), Argentina. A- Molde interno do organismo produtor com preservação da porção basal do icnofóssil. B- Vista lateral de um exemplar, com os bióglifos dispostos em um padrão circular

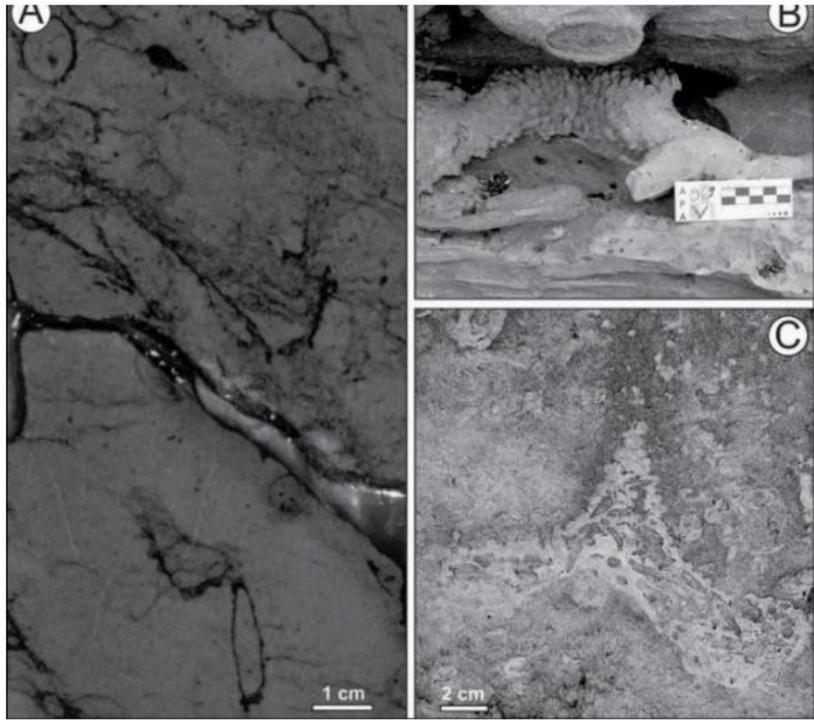


Traços fósseis em depósitos de subsuperfície

Conforme declarado no início deste capítulo, o objetivo deste trabalho é fornecer conceitos básicos e práticos para realizar as classificações icnotaxonômicas. Por isso, é necessário discutir como esses conceitos são aplicados ao estudo de depósitos em subsuperfície. Claramente, o trabalho com afloramentos e testemunhos será muito diferente (Fig. 7). A análise no afloramento geralmente permite observações em 2D ou 3D dos traços fósseis, o que fornece uma grande quantidade de informações sobre a morfologia da estrutura em estudo. Isso não é possível na realização de estudos em testemunhos de sondagem, nos quais só podemos obter informações muito limitadas sobre a morfologia geral dos traços fósseis, em particular quando eles apresentam padrões complexos (por exemplo, grafogliptídeos) ou são muito rasos (por exemplo, estruturas de pastagem superficiais). Em geral, os traços fósseis mais facilmente identificáveis em testemunhos de sondagem são os de alimentação e domicílio endostratais (ver capítulo 24) (Buatois & Mángano, 2011). No entanto, devido ao reconhecimento da importância de realizar caracterizações icnológicas para refinar as interpretações paleoambientais, a análise de traços fósseis tornou-se uma prática comum (Buatois & Mángano, 2011). De fato, nos últimos anos, vários atlas foram publicados com base em imagens de traços fósseis em testemunhos de sondagem (por exemplo, Pemberton *et al.*, 2001; Gérard & Bromley, 2008; Knaust, 2017; Ponce *et al.*, 2018).

É comum que os traços fósseis sejam classificados nos estudos em testemunhos de sondagem apenas em nível de icnogênero, embora seja possível uma atribuição icnoespecífica em casos em que as estruturas apresentem características diagnósticas muito distintas (Ekdale, 1977; Buatois & Mángano, 2011). De fato, nos testemunhos de sondagem é comum identificar detalhes muito sutis dos traços fósseis que não são comuns no afloramento (por exemplo, a estrutura da parede, o preenchimento etc.) (Buatois & Mángano, 2011; Knaust, 2017). Técnicas modernas complementares, como as da tomografia computadorizada tridimensional, fornecem muitas informações sobre a morfologia geral, as ramificações e a orientação dos traços fósseis, o que facilita a identificação adequada dos icnotáxons presentes (Dorador *et al.*, 2020).

Figura 7 – Diferentes exemplares de *Ophiomorpha*. A- em testemunhos de sondagem. B-C em afloramento. Em subsuperfície a análise dos icnofósseis está restrita a duas dimensões, enquanto em afloramento podemos ver, em geral, a morfologia completa dos icnotáxons



Comentários finais

Em trabalho recente, Rindsberg (2018) considerou que a icnotaxonomia ainda não é uma disciplina madura, porque, apesar dos esforços e avanços realizados nas últimas décadas, para ser considerada uma disciplina científica, deveria ser possível obter os mesmos resultados repetidamente. Nesse sentido, o autor afirmou que o objetivo é tornar a icnotaxonomia reproduzível, por meio da padronização de nomes e procedimentos, e propôs uma série de sugestões que são detalhadas abaixo (Rindsberg, 2018):

- Ter uma visão holística, realizando estudos sobre os materiais mais completos possíveis e sobre o maior número de amostras disponíveis;
- Fazer observações mais detalhadas e, sempre que possível, envolver também aspectos biológicos, uma vez que fornecem uma melhor compreensão das características morfológicas dos icnotáxons;
- Realizar descrições que envolvam todo o espectro de variáveis de um icnotáxon, não apenas a morfologia ideal;
- Fazer descrições usando termos padronizados;
- Se possível, selecionar icnotaxobases relacionadas à etologia e anatomia dos produtores (*bioprints* de acordo com Rindsberg & Kopaska-Merkel, 2005);
- Quando os dados forem suficientes, fornecer um nome único para todas as variações de uma série icnogenérica, eliminando variações tafonômicas;
- Fazer novos estudos dos materiais-tipo, especialmente quando os diagnósticos originais não são claros;
- Cumprir as regras de nomenclatura estabelecidas no ICZN (1999).

Como comentário final, também gostaria de mencionar que, para cumprir as boas práticas icnotaxonômicas, é necessário incorporar cada vez mais as informações de estudos baseados em estruturas biogênicas modernas. Nesse sentido, assim como em outros trabalhos, é feita referência à importância das *Workshops* de Icnotaxonomia (WII) para a discussão das regras e problemas dessa disciplina. Existem outras reuniões que podem ser fundamentais para avançarmos em direção a uma icnotaxonomia mais robusta, onde possamos entender melhor a morfologia das estruturas, com base nos estudos atuais. Um deles é o *Nereis Park*, que reúne pesquisadores que trabalham em diferentes aspectos da bioturbação, tanto em ambientes modernos quanto fósseis. A interação gerada nesse tipo de reunião é essencial para que os estudos modernos se concentrem nos aspectos das estruturas biogênicas que podem ultrapassar a barreira da fossilização, e também é essencial que os paleoicnólogos possam incorporar as informações dos estudos atuais para compreender as morfologias e processos envolvidos na construção dos traços (e.g., Rindsberg, 2018).

Agradecimentos

A Daniel Sedorko pela tradução deste texto para o português e aos organizadores por me convidarem a participar deste capítulo. À Renata Netto por seus comentários e a Juan José Ponce por sua colaboração com as figuras. Este trabalho foi financiado pelos projetos PI-UNRN 40-A 616 e PIP-CONICET 11220170100129CO.