

## TRAÇOS FÓSSEIS DOS DEPÓSITOS MARINHOS RASOS DA FORMAÇÃO PITINGA, SILURIANO SUPERIOR DA BACIA DO AMAZONAS, RIO TAPAJÓS, PA, BRASIL

MEIREANNY DE ALBUQUERQUE GONÇALVES, JOELSON LIMA SOARES,  
HUDSON PEREIRA SANTOS, AFONSO CÉSAR RODRIGUES NOGUEIRA

Programa de Pós-Graduação em Geologia e Geoquímica, Faculdade de Geologia, Universidade Federal do Pará,  
Rua Augusto Corrêa, 01, Guamá, 66075-110, Belém, Pará, Brasil. *meireanny10@gmail.com*,  
*jlsoares@ufpa.br*; *hudson@ufpa.br*; *anogueira@ufpa.br*

**ABSTRACT** – TRACE FOSSILS FROM SHALLOW MARINE DEPOSITS OF THE PITINGA FORMATION, UPPER SILURIAN OF THE AMAZONAS BASIN, TAPAJÓS RIVER, STATE OF PARÁ, BRAZIL. The Silurian-Devonian interval of the Amazonas Basin exhibits low trace fossils diversity. Transgressive post-glacial deposits (upper Silurian) in the Tapajós River edge shows a trace fossils assemblage composed by *Arthropycus*, *Beaconites*, *Bifungites*, *Diplichnites*, *Lockeia*, *Monocraterion*, *Planolites* and *Phycodes*, also indeterminate tubes and indeterminate arthropod scratches. This assemblage illustrates the *Cruziana* Ichnofacies preserved in laminated siltstone, wavy bedding sandstone with tabular and sigmoidal cross-stratification. The integration of ichnologic and sedimentologic datasets suggests a wave-dominated shallow marine palaeoenvironment. The predominance of epifaunal trace fossils indicates relatively calm water and deposition just below of the fair-weather wave base. The tracemakers were mostly worms and arthropods, but also rare bivalves. The gradual retreat of glaciers in the Silurian-Devonian transition led to the eustatic rise and the emergence of new ecospace in transgressive post-glacial sea. Thereby, the low ichnofaunistic diversity could be related to cold seas that dominated the Gondwana coast enabling infaunal occupation by organisms adapted to the environment stress during the Silurian. Oscillations in the sedimentation rates and erosion of the shallow-tiers traces fossils may also be responsible by the low diversity recorded in the studied deposits.

**Key words:** trace fossils, Pitinga Formation, Tapajós River, upper Silurian, Amazonas Basin.

**RESUMO** – O intervalo Siluriano-Devoniano da Bacia do Amazonas apresenta uma baixa diversidade de traços fósseis. Depósitos transgressivos pós-glaciais da Formação Pitinga (Siluriano superior) que afloram às margens do rio Tapajós exibem uma associação de traços fósseis composta por *Arthropycus*, *Beaconites*, *Bifungites*, *Diplichnites*, *Lockeia*, *Monocraterion*, *Planolites* e *Phycodes*, além de tubos indeterminados e traços indeterminados de artrópodes. Esta associação apresenta elementos da Ichnofacies *Cruziana* e são encontrados associados à siltitos laminados e arenitos com acamamento ondulado e estratificações cruzadas tabulares e sigmoidais. A integração entre dados faciológicos e icnológicos aponta para um paleoambiente marinho raso dominado por ondas. A predominância de traços horizontais sugere águas relativamente calmas e deposição logo abaixo da base de ondas normais. Os produtores dos traços fósseis foram, provavelmente, organismos vermiformes e artrópodes, além de raros bivalves. A retração gradual das geleiras silurianas na transição para o Devoniano elevou o nível do mar e criou novos ecoespaços em mares transgressivos pós-glaciais. Desta forma, a baixa diversidade icnofaunística pode estar associada aos mares frios que dominavam a costa do Gondwana durante o Siluriano e que possibilitava a ocupação do substrato apenas por organismos adaptados ao estresse ambiental. Variações na taxa de sedimentação e erosão de traços fósseis de *tiers* mais rasos também podem ser responsáveis pela baixa diversidade encontrada nos depósitos estudados.

**Palavras-chave:** traços fósseis, Formação Pitinga, Rio Tapajós, Siluriano superior, Bacia do Amazonas.

### INTRODUÇÃO

O Período Siluriano é marcado por importantes mudanças paleoclimáticas e paleogeográficas que culminaram na formação de extensas geleiras no Pólo Sul, e que foram seguidas por transgressões marinhas que invadiram grande parte das áreas emersas do supercontinente Gondwana (Carozzi *et al.*, 1973; Grahn & Caputo, 1992; Almeida & Carneiro, 2004; Johnson, 2006; Díaz-Martínez & Grahn, 2007). A localização do Gondwana em altas latitudes durante o Paleozoico inferior tornava estes mares silurianos frios, o que

explica a ausência de formações calcárias e a predominância de rochas siliciclásticas (Caputo & Crowell, 1985; Almeida & Carneiro, 2004; Boucot *et al.*, 2013). Foi neste contexto que os sedimentos que constituem a Formação Pitinga foram depositados. A Formação Pitinga é caracterizada por espessas camadas de folhelhos negros com raras intercalações de arenitos quartzosos, e conteúdo fossilífero composto principalmente por quitinozoários, graptolitos, acritarcas, prasinófitas, braquiópodes e esporomorfos (Carozzi *et al.*, 1973; Grahn, 1992; 2005; Grahn & Caputo, 1992; Grahn & Paris, 1992; Melo & Loboziak, 2003; Cardoso & Rodrigues,

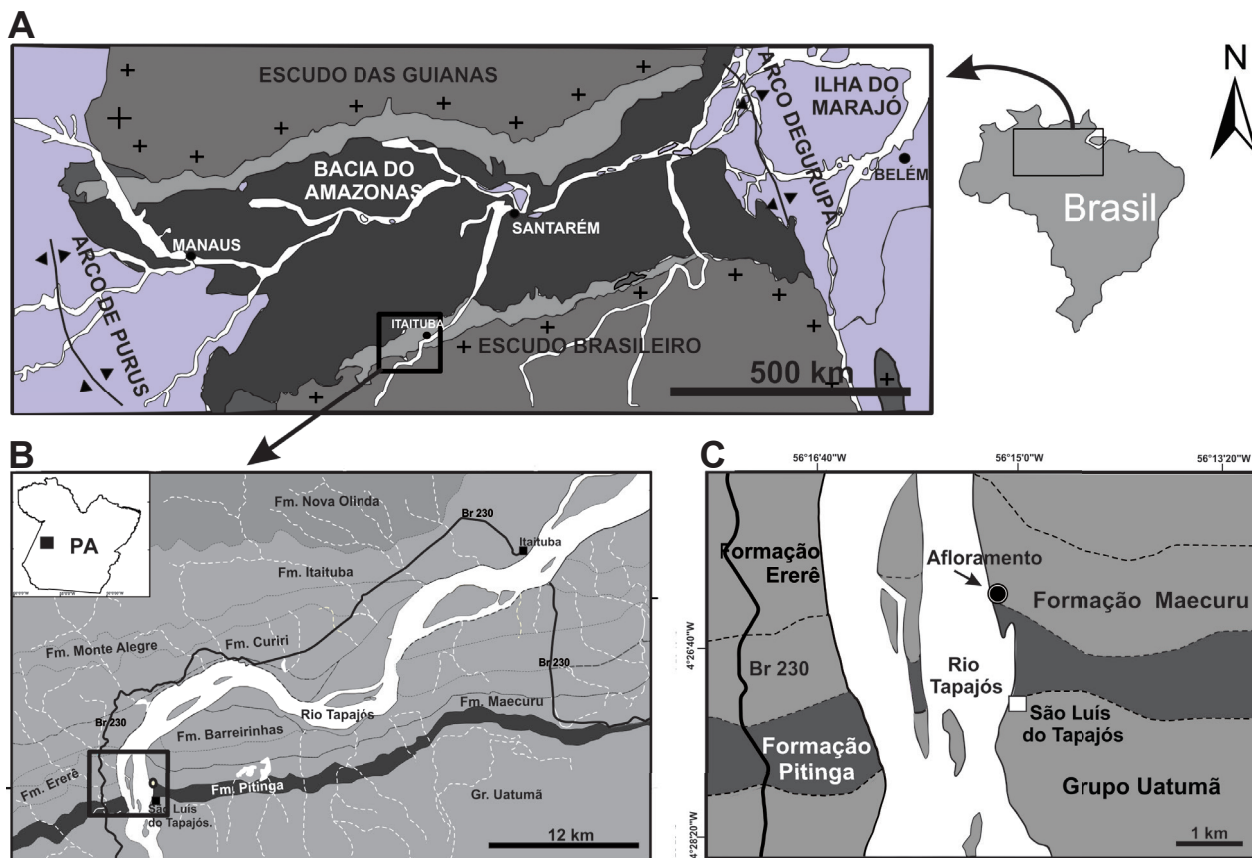
2005). O registro icnofossilífero era, até o momento, restrito à ocorrência do icnogênero *Arthropycus* (Caputo & Andrade, 1968; Matsuda *et al.*, 2010). A exposição de siltitos e arenitos intercalados pertencentes à Formação Pitinga às margens do Rio Tapajós mostrou uma associação de traços fósseis inédita para esta unidade. Neste afloramento, Matsuda *et al.* (2010) já haviam descrito a presença de *Arthropycus lateralis*, porém, sem mencionar a ocorrência de outras icnoespécies. Dessa forma, o objetivo deste trabalho é a caracterização dos traços fósseis da Formação Pitinga.

## MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo baseia-se em dados descritos em campo e de amostras coletadas para estudo em laboratório. Os depósitos da Formação Pitinga são encontrados principalmente em afloramentos expostos às margens do Rio Tapajós, região sudoeste do Pará. O afloramento estudado localiza-se a jusante do Rio Tapajós, no sudoeste do Estado do Pará, cerca de 70 km da cidade de Itaituba (coordenadas 04°26'17"S; 56°15'13"O), na desembocadura do Furo Areião, cerca de 1,5 km do município de São Luís do Tapajós (ponto

5 de Matsuda *et al.*, 2010) (Figura 1). A metodologia de trabalho consistiu em: (i) descrições das fácies sedimentares, que considerou parâmetros como geometria, estruturas sedimentares, textura, mineralogia, padrões de paleocorrentes e análise de associações icnológicas; (ii) análise do arranjo arquitetural das fácies, utilizando-se de perfis verticais. Essas características foram registradas em um perfil estratigráfico e uma seção panorâmica foi elaborada a partir de fotografias do afloramento. Também foi realizada a coleta de amostras com material icnofossilífero para posterior descrição. Estas amostras foram devidamente catalogadas sob a sigla UFPA-FG-IG 228 a 246 e todas estão armazenadas no Laboratório de Sedimentologia da Universidade Federal do Pará (UFPA).

A descrição icnológica foi realizada a partir das descrições morfológicas de cada exemplar. Para classificação icnotaxonômica, os traços fósseis foram identificados utilizando a chave de critérios morfológicos de Knaust (2012), baseada na hierarquia das principais icnotaxobases, propostas primeiramente por Bromley (1990), e que facilitam a identificação dos icnogêneros. Os aspectos etológicos foram baseados em Seilacher (1964), Rindsberg (2012) e Vallon *et al.* (2016). Em relação ao estudo de icnofácies, este foi



**Figura 1.** Localização da área de estudo. **A**, mapa geológico simplificado da Bacia do Amazonas (modificado de Wanderley Filho & Costa, 1991). **B**, mapas de localização e geológico da Bacia do Amazonas no sudoeste do Pará, com destaque para o afloramento às margens do rio Tapajós, na faixa de ocorrência dos depósitos da Formação Pitinga (modificado de Matsuda *et al.*, 2010). **C**, detalhe do mapa B que destaca a localização do afloramento estudado, próximo à cidade de São Luís do Tapajós.

**Figure 1.** Location of the study area. **A**, simplified geological map of Amazonas Basin (modified from Wanderley Filho & Costa, 1991). **B**, location and geological map of the Amazonas Basin in southwest of the State of Pará, pointing the outcrop of Pitinga Formation on the banks of the Tapajós River (modified from Matsuda *et al.*, 2010). **C**, detail of the map in B showing the location of the studied outcrop near the São Luís do Tapajós city.

baseado em Pemberton *et al.* (1992), MacEachern *et al.* (2010) e Gingras *et al.* (2011).

## GEOLOGIA REGIONAL

A Bacia do Amazonas está localizada na porção setentrional do continente sul-americano e seus limites são o Escudo das Guianas, a norte; o Escudo Brasileiro, a sul; o Arco de Gurupá, a leste e a oeste é demarcado pelo Arco de Purus, que a separa da Bacia do Solimões (Cunha *et al.*, 2007). Sua área é de aproximadamente 500.000 km<sup>2</sup>, abrangendo os estados do Pará e Amazonas. Os processos relacionados à sua origem estão associados com o ciclo de abertura e fechamento do Oceano Iapetus durante o Paleozoico, que reativou antigas zonas de falhas normais e de transferência com tendências NE-SW e NW-SE, respectivamente (Wanderley Filho & Costa, 1991).

A Bacia do Amazonas apresenta uma espessura de até 6.000 m de depósitos sedimentares emersos e submersos (Cunha *et al.*, 2007; Matsuda *et al.*, 2010). O preenchimento sedimentar é dividido em duas megassequências de primeira ordem: a primeira do Paleozoico, que é considerada de maior importância para as pesquisas petrolíferas (por conter rochas geradoras, reservatório e selantes), e a segunda do Meso-Cenozoico (Matsuda *et al.*, 2010). A Megassequência Paleozoica foi subdividida em três sequências de segunda ordem designadas de Sequência Ordovício–Devoniana (Grupo Trombetas); Sequência Devoniana–Tournasiana (referente aos grupos Urupadi e Curuá) e Sequência Pensilvaniano–Permiana (Grupo Tapajós), todas delimitadas por quebras significativas da sedimentação decorrentes dos eventos tectônicos que atuaram nas bordas da placa gonduânica e retratadas pelas expressivas discordâncias regionais que as separam (Cunha *et al.*, 2007; Matsuda *et al.*, 2010).

O Grupo Trombetas (Caputo, 1984) representa a deposição da Sequência Ordovício–Devoniana, que registra o estágio inicial da deposição sedimentar da Bacia do Amazonas, apresentando um caráter pulsante transgressivo-regressivo, truncado pela discordância decorrente da Orogenia Caledoniana (Cunha *et al.*, 1994). Esta sequência de segunda ordem apresenta alternâncias de sedimentos glaciais marinhos que ingressaram de leste para oeste, encontrando-se em *onlap* sobre o Arco de Purus na porção localizada mais a oeste da bacia, enquanto à leste a sedimentação ultrapassou a região do atual Arco de Gurupá inexistente até esse período, o que facilitou a conexão da Bacia do Amazonas com as bacias do noroeste africano (Cunha *et al.*, 2007). O Grupo Trombetas é composto pelas seguintes formações: (i) Autás-Mirim, caracterizada por arenitos e folhelhos neríticos; (ii) Nhamundá, que compreende arenitos neríticos e depósitos glaciogênicos; (iii) Pitinga, caracterizada por folhelhos marinhos e diamictitos; (iv) Manacapuru, que consiste de arenitos e pelitos neríticos e litorâneos; e (v) Jatapu, caracterizada por arenitos e siltitos marinhos (Cunha *et al.*, 1994, 2007; Matsuda *et al.*, 2010).

As datações do Grupo Trombetas provêm das análises bioestratigráficas com quitinozoários (Grahm, 1992; Grahm

& Paris, 1992). Segundo Grahm (2005), cerca de sete associações de quitinozoários podem ser distinguidas dentro do intervalo Siluro–Devoniano da Bacia do Amazonas. Os quitinozoários identificados por Grahm (2005) apontam uma idade entre o Llandoveryano (Rhuddaniano superior – Telichiano superior) e o Wenlock inferior (Sheinwoodiano) para a porção inferior da Formação Pitinga e Ludlow a Pridoli inferior para a sua porção superior. A identificação de determinados táxons nos depósitos da Formação Pitinga corrobora para o posicionamento desta unidade no Siluriano inferior, com destaque para a presença de elementos dos grupos de graptolitos, braquiópodes, gastrópodes, celenterados, pelecípodes, cefalópodes, anelídeos, quitinozoários, acritarcos e esporomorfos (Carrozzi *et al.*, 1973; Grahm, 1992; 2005; Grahm & Caputo, 1992; Melo & Loboziak, 2003; Cardoso & Rodrigues, 2005). Segundo Cardoso & Rodrigues (2005), os acritarcos e prasinófitas são abundantes na Formação Pitinga, onde 48 espécies foram classificadas. A datação baseada em acritarcos e prasinófitas corrobora com a idade llandoveryana proposta anteriormente por Grahm (1992, 2005). A presença de *Arthropycus* também sugere idade siluriana, apesar deste traço fóssil ser comum em rochas ordovicianas e mais raramente ocorrer em rochas pós-silurianas (Rindsberg & Martin, 2003). Segundo Fernandes *et al.* (2000), *Arthropycus* se tornou cosmopolita a partir do Siluriano inferior, antes era restrito ao Gondwana durante o Ordoviciano.

A Formação Pitinga, alvo de estudo deste trabalho, é composta por folhelhos negros, arenitos finos, siltitos e diamictitos subordinados (Carrozzi *et al.*, 1973; Caputo, 1984; Cunha *et al.*, 2007). A espessura máxima do pacote sedimentar preservado na bacia é de aproximadamente 280 m (Caputo, 1984; Cunha *et al.*, 2007). Assenta-se em conformidade sobre a Formação Nhamundá, mas também sobre as rochas sedimentares do embasamento Pré-Cambriano (Formação Prosperança) e rochas ígneas do Grupo Uatumã, nas bordas da bacia (Carrozzi *et al.*, 1973; Caputo, 1984). Grande parte do contato superior da Formação Pitinga ocorre concordantemente com a Formação Manacapuru, entretanto, pontualmente nas bordas da bacia, também ocorre discordantemente com as formações Maecuru (Devoniano da Sequência Ordovício–Devoniana), Monte Alegre (Carbonífero da Sequência Pensilvaniano–Permiana), Alter do Chão (Cretáceo), Solimões e Almeirim (Cenozoico) (Carrozzi *et al.*, 1973; Caputo, 1984; Matsuda *et al.*, 2010).

Segundo Carrozzi *et al.* (1973), o ciclo Pitinga iniciou com uma transgressão brusca e deposição de folhelhos radioativos, cuja fauna principal era de graptolitos, caracterizando um clima frio pós-glacial. Após ajustes isostáticos aliados às variações climáticas, o intemperismo químico atuou de forma favorável, com lixiviação e deposição de considerável volume de material caulínico (Carrozzi *et al.*, 1973). O aporte de material terrígeno criou condições mais restritas à bacia e, em sua porção mais a oeste, predominou a fácies siltica arenosa, onde foram registrados os traços fósseis *Arthropycus harlani* por Caputo & Andrade (1968) e *Arthropycus lateralis* por Matsuda *et al.* (2010).

## ANÁLISE FACIOLÓGICA

A análise de fácies da Formação Pitinga resultou em quatro fácies sedimentares (Tabela 1) caracterizadas pela predominância de arenitos finos a médios, quartzosos e siltitos. Na área de estudo, é possível observar um espessamento ascendente das camadas de arenito e, em contrapartida, o adelgaçamento das camadas de siltito (Figuras 2, 3A).

A porção basal é caracterizada pela alternância de delgadas camadas de arenitos com acamamento ondulado bioturbado (Aob) e siltitos laminados (SI). Os siltitos são cinza claros a escuros, com laminação plano-paralela que compõe camadas com espessura que varia entre 5 e 7 cm; estas camadas são lateralmente contínuas. Intercalações com finas camadas de arenitos são comuns. Localmente exhibe aspecto maciço, principalmente em camadas mais intensamente bioturbadas por *Planolites* e tubos indeterminados.

Arenitos com acamamento ondulado bioturbado (Aob) são finos a muito finos, com grãos moderadamente selecionados que variam de subarredondados a subangulosos. Marcas onduladas de crista reta, sinuosa e linguoide, localmente exibindo padrão de interferência, são observadas no topo das camadas de arenito. Na porção mais inferior do afloramento as camadas apresentam espessura entre 10 e 30 cm e se espessam em direção ao topo, onde alcança entre 50 e 60 cm. Lateralmente estas camadas se estendem por até 40 m. Estes arenitos exibem *Beaconites*, *Bifungites*, *Diplichnites*, *Lockeia*, *Monocraterion*, *Phycodes* e traços indeterminados de artrópodes.

A porção do topo da área de estudo é composta por camadas tabulares de arenitos com estratificação cruzada tabular e estratificação cruzada sigmoidal (Figura 3A). Estes arenitos estão em contato brusco com os arenitos da fácies (Aob), porém sem evidências de erosão. Os arenitos com

estratificação cruzada tabular (Act) são caracterizados por areias médias, bem arredondadas e selecionadas que compõem camadas com espessura entre 40 a 50 cm e continuidade lateral de 10 m. Localmente, no topo dos sets é possível observar marcas onduladas de crista reta, sinuosa e linguoide que formam intercruzamentos de até 90° (Figura 3B). Medidas de paleocorrentes indicam fluxos para NW (300° e 310°). Na base das camadas são encontrados *Arthropycus*. Os arenitos com estratificação cruzada sigmoidal (Acs) são finos a muito finos com grãos bem arredondados e selecionados. A espessura das camadas é de 20 a 25 cm e se estendem lateralmente por 10 m. Medidas de paleocorrentes indicam fluxos para NW (300°). Em direção ao topo da unidade os traços fósseis se tornam mais raros até desaparecerem completamente. Sobrepostos aos arenitos finos da Formação Pitinga ocorrem arenitos grossos com estratificação cruzada acanalada da Formação Maecuru, sendo o contato entre estas unidades de caráter erosivo (Figura 3C).

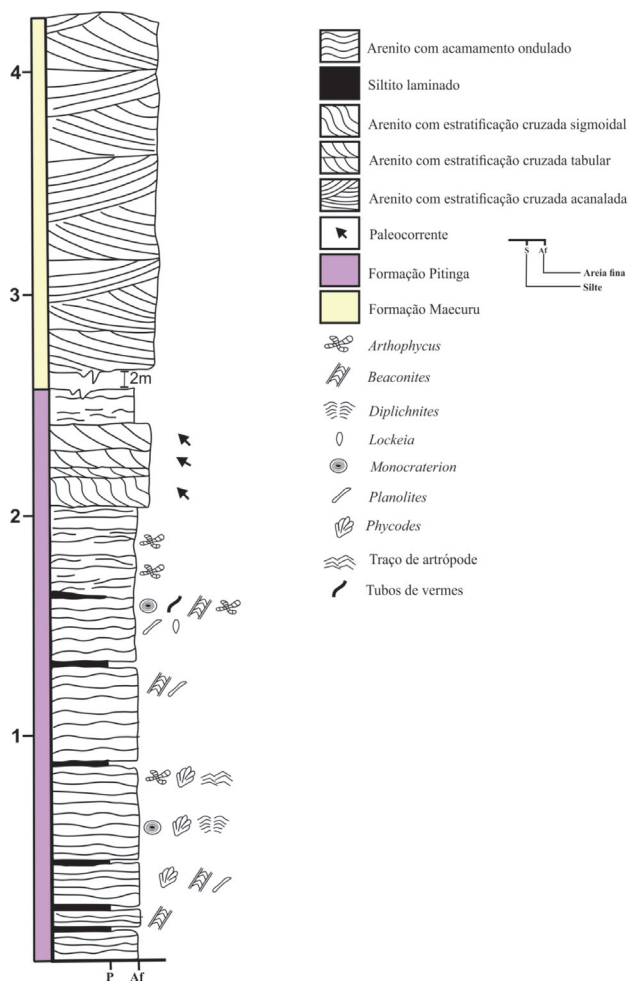
A presença de intercalações entre siltito e arenito indica alternância na energia do fluxo durante a deposição que, associada à ocorrência de marcas onduladas, sugere fluxos oscilatórios na deposição dos sedimentos. Marcas onduladas assimétricas e simétricas indicam proximidade da zona de base das ondas normais em ambientes de *shoreface* (e.g. MacEarchern & Pemberton, 1992). Estas características, associadas à presença predominante de traços fósseis horizontais e, mais raramente, verticais sugerem um ambiente relativamente calmo e de águas rasas. Em direção ao topo do perfil as camadas de siltito se adelgaçam, assim como também a frequência de traços fósseis diminui, o que pode estar relacionado a um aumento na energia do ambiente e um maior aporte de sedimentos. A presença de camadas de arenitos com estratificação cruzada tabular e sigmoidal indicam a migração

**Tabela 1.** Descrição e processos de formação das fácies sedimentares da Formação Pitinga.

**Table 1.** Description and process of the sedimentary facies of the Pitinga Formation.

Fácies	Descrição	Processos
Siltito laminado (SI)	Siltitos cinza claros a escuros com laminação plano-paralela com camadas lateralmente contínuas com espessura entre 5 e 7 cm. Intercalações com finas camadas de arenitos são comuns. A fácies apresenta localmente aspecto maciço, principalmente em camadas mais intensamente por <i>Planolites</i> e tubos indeterminados.	Deposição a partir de decantação em períodos de calma em ambientes onde predomina o transporte por suspensão. A intercalação com camadas de arenitos sugere alternâncias no nível de energia com momentos de maior energia com influxo de material arenoso.
Arenito com acamamento ondulado bioturbado (Aob)	Arenitos finos a muito finos com grãos moderadamente selecionados que variam de subarredondados a subangulosos com camadas acamamentos ondulados. Quando visto em planta as camadas apresentam marcas onduladas de crista reta, sinuosa e linguoide localmente exibindo padrão de interferência. As espessuras das camadas variam ente 10 e 60 cm e são lateralmente contínuas por até 40 m. Presença de traços fósseis de <i>Beaconites</i> , <i>Bifungites</i> , <i>Diplichnites</i> , <i>Lockeia</i> , <i>Monocraterion</i> , <i>Phycodes</i> e traços indeterminados de artrópodes	Migração de marcas onduladas em regime de fluxo inferior e águas relativamente rasas logo acima da base de ação de ondas normais. Marcas onduladas com padrão de interferência podem ser geradas por onda. Os traços fósseis apresentam características da Icnofácies <i>Cruziana</i> indicando que os organismos geradores habitavam um ambiente de baixa energia na região costeira.
Arenito com estratificação cruzada sigmoidal (Acs)	Arenitos finos a muito finos com grãos bem arredondados e estratificação cruzada sigmoidal. A espessura das camadas é de 20 a 25 cm e as medidas de paleocorrentes indicam fluxos para NW (300°).	Migração de formas de leito em fluxo unidirecional associada à rápida desaceleração do fluxo.
Arenito com estratificação cruzada tabular (Act)	Arenitos médios com grãos bem arredondados e estratificação cruzada tabular. Camadas tabulares com espessura entre 40 e 50 cm. Localmente o topo dos sets apresentam marcas onduladas. Medidas de paleocorrentes indicam fluxos para NW (300° e 310°).	Migração formas de leito 2D em regime de fluxo inferior.





**Figura 2.** Perfil estratigráfico da Formação Pitinga destacando as fácies sedimentares e a distribuição dos traços fósseis na sucessão estudada.

**Figure 2.** Stratigraphic profile of the Pitinga Formation showing the sedimentary facies and trace fossil distribution in the studied succession.

de dunas subaquosas em ambientes de águas moderadamente mais profundas que as que depositaram os siltitos intercalados com arenitos finos. A associação destas fácies e a presença predominante de traços fósseis horizontais indica um ambiente marinho raso influenciado por ondas dentro da zona de *shoreface* (e.g. Galloway & Hobday, 1996; Clifton, 2006).

### ICNOTAXONOMIA

No sítio icnológico às margens do Rio Tapajós foram identificados oito icnogêneros: *Arthropycus*, *Beaconites*, *Bifungites*, *Diplichnites*, *Lockeia*, *Monocraterion*, *Planolites* e *Phycodes*, além de tubos indeterminados e traços indeterminados de artrópode. Todos estes traços fósseis constituem elementos comuns na Icnofácies *Cruziana* (Seilacher, 1964; Frey, 1975; Bromley, 1990; MacEachern *et al.*, 2010; Buatois & Mángano, 2011) que indicam depósitos marinhos rasos para a Formação Pitinga. Os mais abundantes são *Arthropycus*, *Monocraterion* e *Planolites* (Tabela 2).

**Tabela 2.** Frequência dos traços fósseis descritos *in situ* e nas amostras da Formação Pitinga.

**Table 2.** Frequency of the trace fossils described *in situ* and in the samples of the Pitinga Formation.

Icnospécies	Quantidade de espécimes descritos		Total
	<i>In situ</i>	Amostras	
<i>Arthropycus alleghaniensis</i>	12	44	56
<i>Arthropycus lateralis</i>	0	4	4
<i>Beaconites capronus</i>	0	1	1
<i>Bifungites</i> isp.	1	1	2
<i>Diplichnites</i> isp.	1	1	2
<i>Lockeia siliquaria</i>	8	1	9
<i>Monocraterion</i> isp.	12	9	21
<i>Phycodes circinatum</i>	4	2	6
<i>Phycodes palmatus</i>	2	0	2
<i>Planolites beverleryensis</i>	16	5	21
Tubos indeterminados	0	15	15
Traços indeterminados de artrópodes	0	1	1
<b>Total</b>	<b>56</b>	<b>84</b>	<b>140</b>

As discussões e interpretações dos traços fósseis foram feitas ao final da descrição da última icnoespécie de cada icnogênero. Os traços fósseis identificados são descritos alfabeticamente.

#### *Arthropycus* Hall, 1852

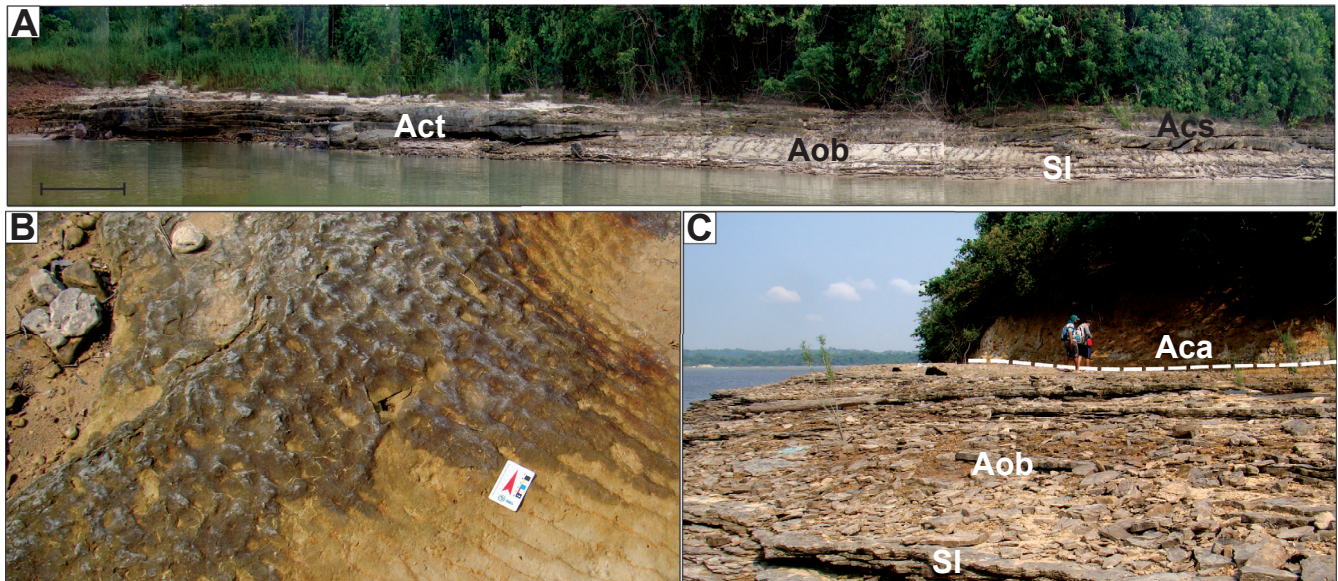
#### *Arthropycus alleghaniensis* (Harlan, 1831) (Figura 4A)

**Material analisado.** Doze espécimes descritos em campo, três placas UFPA-FG-IC 244, 245 e 246 com dezenas de espécimes, além de uma amostra com um único exemplar UFPA-FG-IC 242. Na placa 244 também ocorre *Arthropycus lateralis*.

**Descrição.** Escavação bilobada horizontal a sub-horizontal em seção longitudinal com *spreite* retrusivo; são observadas ainda falsas ramificações com sobreposições de túneis junto à zona de ramificação formando um feixe na forma de leque. O preenchimento é ativo e zonado, resultando em estruturas em forma de sulcos transversais retrusivos. O comprimento dos espécimes analisados varia de 18 a 20 cm e de 1 a 2,2 cm de diâmetro, em seção transversal. Onde preservadas, pode se observar a existência de pelo menos cinco estrias a cada 3 cm. As escavações são normalmente retilíneas, mas formas curvadas podem ocorrer. Intercruzamentos de túneis são comuns e geralmente formam ângulos de 90° a 100°. Todas as escavações estão preservadas em hiporrelevo convexo em camadas de arenitos intercalados com finas camadas de siltito laminado.

#### *Arthropycus lateralis* Seilacher, 2000 (Figura 4B)

**Material analisado.** Um espécime na amostra UFPA-FG-IC 243 e três na placa UFPA-FG-IG 244.



**Figura 3.** Fácies sedimentares da Formação Pitinga. **A**, seção panorâmica do afloramento estudado que mostra a relação lateral entre as fácies de siltito laminado (**Sl**), arenitos com acamamento ondulado bioturbado (**Aob**), arenitos com estratificações cruzadas tabulares (**Act**) e de arenitos com estratificações cruzadas sigmoidais (**Acs**). **B**, visão em planta das marcas onduladas de crista reta e sinuosa com direções que mostram padrão de interferência. **C**, detalhe do contato erosivo entre as fácies **Aca**, da Formação Maecuru e **Aob**, da Formação Pitinga.

**Figure 3.** Sedimentary facies from Pitinga Formation. **A**, panoramic view of the studied outcrop exhibiting the lateral relationship between laminated siltstone (**Sl**), sandstone with ripple-bedding (**Aob**), sandstone with tabular cross-stratification (**Act**) and sandstone with sigmoidal cross-stratification facies (**Acs**). **B**, plan view of ripple marks with straight and sinuous crests showing interference patterns. **C**, detail of the erosive contact between sandstone with cross-bedding stratification (**Aca**) of the Maecuru Formation and bioturbated sandstones with ripple-bedding (**Aob**) of the Pitinga Formation.

**Descrição.** Escavação bilobada horizontal retilínea e ornamentada por estrias transversais ao eixo do túnel. As ramificações são falsas e múltiplas, em forma de leque com *spreite* protusivo ou levemente curvados para os lados nas extremidades distais, com ângulos de 30° a 45°. O preenchimento é ativo e zonado, formando sulcos transversais protusivos. O comprimento dos espécimes estudados varia de 20 a 22 cm, o diâmetro variando de 1 a 2 cm e as estrias estão espaçadas de forma que pelo menos seis ocupam cada 3 cm. As ramificações apresentam dimensões menores que o túnel principal, com diâmetro entre 1 e 1,5 cm.

**Comentários.** *Arthropycus* é normalmente interpretado como escavação de alimentação (Fodinichnia) de artrópodes ou organismos vermiformes (Häntzschel, 1975; Seilacher, 2000; Neto de Carvalho *et al.*, 2003; Rindsberg & Martin, 2003). Artrópodes similares a trilobitas foram aventados como produtores de *Arthropycus* (ver Rindsberg & Martin, 2003), uma interpretação controversa, visto que trilobitas possuíam corpos curtos e a morfologia de *Arthropycus* sugere um produtor com corpo mais alongado (Mángano *et al.*, 2005). *Pleurata spinosa*, um artrópode com anatomia compatível com a morfologia de *Arthropycus* foi registrado por McCoy *et al.* (2012) em depósitos portadores de *A. alleghaniensis*, sendo assumido como seu provável produtor. De acordo com o diâmetro médio dos exemplares estudados, *A. lateralis* da Formação Pitinga foram provavelmente produzido por organismos menores que os produtores de *A. alleghaniensis*, de modo semelhante ao observado em outros registros por Seilacher (2000). *A. alleghaniensis* e *A. lateralis* foram previamente descritos

em depósitos da Formação Pitinga (Caputo & Andrade, 1968; Matsuda *et al.*, 2010). A preservação dos espécimes na interface siltito-arenito (fácies **Sl** e **Act**, respectivamente) reforça o comportamento de alimentação preferencial nessa interface descrito previamente para *Arthropycus* por Rindsberg & Martin (2003). O posicionamento dos espécimes nos estratos analisados sugere que as escavações foram geradas em substrato argiloso depositado pelo processo de suspensão no *toe set* de dunas subaquosas marinhas, que migraram por sobre o substrato argiloso e cobriram as escavações, preservando-os em hiporrelevo convexo.

*Beaconites* Vialov, 1962

*Beaconites capronus* Howard & Frey, 1984  
(Figura 4C)

**Material analisado.** UFPA-FG-IC 228 com um espécime.

**Descrição.** Escavações horizontais preservadas em relevo convexo, retilíneas a levemente sinuosas, sem ramificações e com preenchimento em forma de meniscos arqueados (*chevron*) e bordos demarcados por um fino revestimento. Os meniscos mostram-se regularmente espaçados, com espessuras médias de 6 mm. O comprimento das escavações varia de 25 a 30 cm e o diâmetro é de 2 cm.

**Comentários.** *Beaconites* é interpretado como escavações de artrópodes em ambientes continentais e crustáceos decápodes em ambientes marinhos (Frey *et al.*, 1984). Três icnoespécies de *Beaconites* são reconhecidas, baseadas



no tipo e morfologia do preenchimento: *B. antarcticus*, *B. capronus* e *B. coronus* (Keighley & Pickerill, 1994). Na Formação Pitinga foi registrada *B. capronus*, cuja principal característica é o preenchimento meniscado com laminações em *chevron*, diferindo das outras duas icnoespécies que possuem meniscos suavemente a moderadamente arqueados, variando em sua forma de retas e sinuosas (*B. antarcticus*) a suavemente serpentinadas (*B. coronus*). A julgar pela morfologia dos espécimes analisados neste estudo, os produtores de *B. capronus* preservados na Formação Pitinga eram invertebrados infaunais, não-secretores de muco, desprovidos de apêndices locomotores rígidos. Assim, os principais candidatos são detritívoros seletivos.

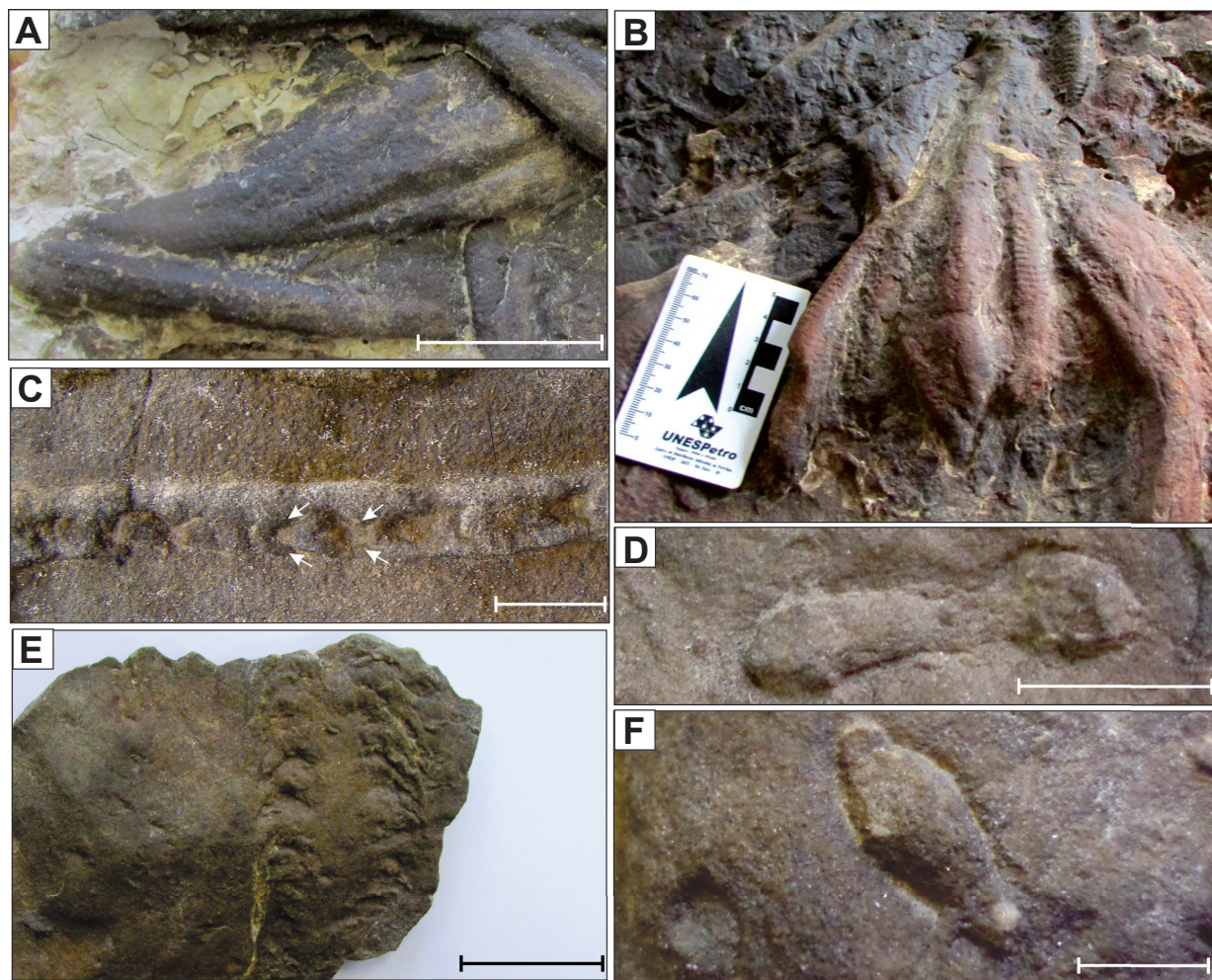
*Bifungites* Desio, 1940

*Bifungites* isp.  
(Figura 4D)

**Material analisado.** Um espécime descrito em campo e outro na amostra UFPA-FG-IC 238A.

**Descrição.** Escavações horizontais retilíneas preservadas em hiporrelevo convexo com forma que se aproxima de halteres. As terminações são arredondadas e interligadas por um eixo central com comprimento de 2,3 cm. O diâmetro do eixo central possui 0,3 cm; nas terminações, o diâmetro é de 0,5 cm.

**Comentários.** *Bifungites* foi originalmente descrito como um traço fóssil em forma de halteres, presentes em rochas devonianas da Líbia (Desio, 1940) e posteriormente interpretados como moldes de aberturas de tubos em forma de U de *Rhizocorallium* (ver Dubois & Lessertisseur, 1964), *Diplocraterion* ou tubos em forma de U sem *spreiten* (Rodríguez & Gutschick, 1970). Atualmente, *Bifungites* é considerado como a superfície basal de tubos duplos verticais em forma de  $\pi$  invertido desprovidos de *spreiten* e são classificados como tubos de habitação (*Domichnia*), provavelmente produzidos por organismos sedentários de



**Figura 4.** Traços fósseis da Formação Pitinga. **A**, *Arthropycus alleghaniensis* (UFPA-FG-IC 245). **B**, *A. lateralis* (UFPA-FG-IC 244). **C**, *Beaconites capronus* (UFPA-FG-IC 228). **D**, *Bifungites* isp. (UFPA-FG-IC 238A). **E**, *Diplichnites* isp., (UFPA-FG-IC 234). **F**, *Lockeia siliquaria*, (UFPA-FG-IC 238B). Escalas: A = 50 mm; B–C = 20 mm; D = 30 mm; E–F = 10 mm.

**Figure 4.** Trace fossils of the Pitinga Formation. **A**, *Arthropycus alleghaniensis* (UFPA-FG-IC 245). **B**, *A. lateralis* (UFPA-FG-IC 244). **C**, *Beaconites capronus*, (UFPA-FG-IC 228). **D**, *Bifungites* isp. (UFPA-FG-IC 238A). **E**, *Diplichnites* isp. (UFPA-FG-IC 234). **F**, *Lockeia siliquaria* (UFPA-FG-IC 238B). Scale bars: A = 50 mm; B–C = 20 mm; D = 30 mm; E–F = 10 mm.

corpo mole e suspensívoros, como anelídeos ou artrópodes (Seilacher, 1955; Osgood, 1970; Gutschick & Lamborn, 1975). As icnoespécies de *Bifungites* podem variar de acordo com seus corpos terminais em forma em seta (*B. bisagitta*, *B. bisagittula*, *B. bieuryagitta*, *B. halli*, *B. fezzanensis*, *B. paranaensis* e *B. piawaiensis*) (Gutschick & Lamborn, 1975; Seilacher, 1983; Agostinho *et al.*, 2004), de cruz (*B. cruciformis*) (Muniz, 1982), e assimétrico, com a terminação maior em forma de âncora e a menor circular (*B. munizi*) (Agostinho *et al.*, 2004), em similaridade a *B. biclavatus* (Seilacher, 1983). Apesar de apresentar terminações arredondadas, não foi possível identificar a qual icnoespécie pertencem os exemplares da Formação Pitinga, devido principalmente ao grau de preservação dos traços fósseis.

*Diplichnites* Dawson, 1873

*Diplichnites* isp.  
(Figura 4E)

**Material analisado.** Dois espécimes descritos, um *in situ* e outro na amostra UFPA-FG-IC 234.

**Descrição.** Trilha horizontal preservada em epirrelevo côncavo, composta por duas fileiras paralelas de impressões podiais, contínuas, ortogonais ao eixo central, e regularmente espaçadas. As impressões podiais individuais geralmente ocorrem sobrepostas e apresentam-se curvadas. Apresenta um eixo central de 2 cm de largura. Largura total da trilha varia de 3 a 4 cm. Comprimento médio das impressões podiais varia entre 1,5 a 2,5 cm.

**Comentários.** *Diplichnites* foi proposto por Dawson (1873) como uma estrutura produzida pela locomoção de crustáceos, vermes ou braquiópodes. *Diplichnites* também são atribuídos a atividades de miriápodes (Briggs *et al.*, 1979; Buatois *et al.*, 1998; Keighley & Pickerill, 1998). Espécimes analisados por Seilacher (1955), Gevers *et al.* (1971) e Mángano *et al.* (2001) mostraram que os principais organismos produtores de *Diplichnites* durante o Paleozoico Inferior eram trilobitas. *Diplichnites* sugere deslocamentos relacionados a caminhadas sobre a superfície do substrato, o que produziria traços mais superficiais e sem nenhuma impressão na porção central, já que o ventre do produtor não entraria em contato com o substrato (Seilacher, 2007). Apesar das diversas controvérsias quanto à taxonomia das icnoespécies de *Diplichnites*, existem atualmente pelo menos cinco icnoespécies bem definidas (Buatois *et al.*, 1998): (i) *D. gouldi* (Gevers *et al.*, 1971), é caracterizada por trilhas bisseriais simétricas perpendiculares ao eixo do traço (Buatois *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 2003); (ii) *D. aenigma*, que seria semelhante a *D. gouldi*, porém consideravelmente maior (Buatois *et al.*, 1998); (iii) *D. cuihensis* (Briggs *et al.*, 1979), que seria maior que *D. aenigma* e *D. gouldi*, apresenta trilhas bisseriadas com as impressões principalmente em curvadas e orientadas perpendiculares ao eixo central e seria produzido por grandes artrópodes como *Arthropleura* (Briggs *et al.*, 1979; Hunt *et al.*, 2004); (iv) *D. minimus* (Walter & Gaitzsch, 1988) exibe impressões na forma de ranhuras alongadas orientadas obliquas ao eixo central e as pistas apresentam uma tendência

mais assimétrica (Lucas *et al.*, 2005; Buatois *et al.*, 1998); e (v) *D. triassicus* (Linck, 1943), formado por duas fileiras paralelas compostas de múltiplas formas circulares que se sobrepõem (Pollard *et al.*, 2008). Entretanto, este icnogênero ainda precisa de uma revisão taxonômica, devido à grande quantidade de icnoespécies que vem sendo propostas recentemente. As trilhas descritas na Formação Pitinga apresentam similaridades com *D. cuihensis* com as impressões podiais curvadas em forma de crescente, porém, são consideravelmente menores do que em *D. cuihensis*. As impressões podiais curvadas e localmente sobrepostas são também encontradas em *D. gouldi* (Smith *et al.*, 2003). Contudo, os espécimes descritos na Formação Pitinga não têm feições preservadas suficientes para classificá-lo em nível de icnoespécie, dessa forma sendo classificados como *Diplichnites* isp.

*Lockeia* James, 1879

*Lockeia siliquaria* James, 1879  
(Figura 4F)

**Material analisado.** Oito espécimes descritos em campo e um espécime na amostra UFPA-FG-IC 238B.

**Descrição.** Escavações horizontais ovais ou em formas amendoadas, oblongas, com superfície lisa, preservadas em hiporrelevo convexo. Uma das extremidades é pontiaguda, amendoada, e a extremidade oposta apresenta forma arredondada. Ocorrem comumente isoladas. O comprimento varia de 10 a 12 mm e o diâmetro médio é de 5 mm.

**Comentários.** O icnogênero *Lockeia* é geralmente caracterizado como impressão de repouso e habitação de bivalves infaunais (Osgood, 1970; Radley *et al.*, 1998; Schlirf *et al.*, 2001; Mángano *et al.*, 1998, 2002) ou de conchostráceos (Bromley & Asgaard, 1979; Lucas *et al.*, 2010) e, de forma menos frequente, como estruturas de rastejamento de bivalves (Seilacher & Seilacher, 1994). Para este icnogênero são consideradas várias icnoespécies sendo que os espécimes descritos na Formação Pitinga possuem os caracteres diagnósticos de *Lockeia siliquaria*, quais sejam o formato amendoado, a ausência de ornamentação e as extremidades com terminações obtusas (Schlirf *et al.*, 2001). *Lockeia* pode ocorrer de forma isolada (*L. siliquaria*, *L. amygdaloides* e *L. ornata*) ou como aglomerados alinhados (*L. serialis* e alguns *L. ornata*) refletindo comportamentos diferentes (Mángano *et al.*, 1998). *L. serialis* e *L. ornata* refletem o deslocamento de bivalves no substrato (Seilacher & Seilacher, 1994; Mángano *et al.*, 1998; Radley *et al.*, 1998). A presença de *Lockeia* isoladas, tal como ocorre na área em estudo, é geralmente interpretada como traços de repouso de bivalves (Seilacher & Seilacher, 1994). *Lockeia* ocorre em ambientes marinhos rasos e profundos (Osgood, 1970; Mángano *et al.*, 2002), transicionais (Kamola, 1984; Mángano *et al.*, 1998; Radley *et al.*, 1998; Balistieri *et al.*, 2002) e continentais (Pollard & Hardy, 1991; Gluszek, 1995; Schlirf *et al.*, 2001; Netto *et al.*, 2012), estes frequentemente associados a Icnofácies Mermia (Buatois & Mángano, 1995, 1998). *Lockeia* já foi descrito dentro do Grupo Trombetas para a Formação Nhamundá (Nogueira *et al.*, 1999).



*Monocraterion* Torell, 1870

*Monocraterion* isp.  
(Figuras 5A–B)

**Material analisado.** Doze espécimes descritos *in situ* e nove espécimes nas amostras UFPA-FG-IC 231, 233, 236 e 239.

**Descrição.** Escavações verticais preservadas em relevo cheio que, em corte transversal, apresentam formas circulares a elípticas preservadas também em epi-relevo convexo. Na visão em planta, os tubos exibem laminações concêntricas ao redor de um tubo cilíndrico central (tubo causativo). O tubo central é curto, retilíneo, em forma de funil, perpendicular ao acamamento e apresenta 0,5 cm de diâmetro em média. O preenchimento do tubo central é de silte maciço, mas localmente pode apresentar laminações convexas. O diâmetro total dos círculos varia de 1,8 a 2 cm e as laminações concêntricas internas exibem espessuras de 0,3 cm. Os tubos penetram entre 0,5 e 1 cm de profundidade. Alguns poucos espécimes apresentam bordas mais elevadas em relação ao centro da estrutura exibindo uma feição semelhante à microcrateras. As laminações concêntricas são caracterizadas pela intercalação entre silte e areia fina.

**Comentários.** *Monocraterion* é interpretado como escavações de moradia produzidas por organismos vermiformes suspensivos (Jensen, 1997; McIlroy & Garton, 2004) ou anêmonas do tipo *Cerianthus* (Hallam & Swett, 1966). A forma em funil das escavações pode ser resultado de movimentos de escape do animal causado pelo influxo de sedimentos (Hallam & Swett, 1966) ou produto de movimentos realizados durante a alimentação do organismo (Goodwin & Anderson, 1974). Barwis (1985) descreveu escavações recentes de *Diopatra cuprea* em forma de funil no topo de barras fluviais. As laminações concêntricas poderiam ser produto do desmoronamento de sedimentos da porção mais superior da escavação, por sucessivas reativações da abertura do tubo (Goldring, 1962). Estes movimentos poderiam ter formado a forma em funil e o preenchimento estratificado desse funil, dando-lhe uma ornamentação concêntrica e um aspecto de convexidade das camadas concêntricas, quando visto em planta (Goldring, 1962; Hallam & Swett, 1966). Vários autores tem considerado *Monocraterion* como um sinônimo júnior de *Skolithos* (Clausen & Vilhjálmsson, 1986; Bromley, 1990) ou mesmo como uma icnoespécie de *Skolithos* (Frey & Howard, 1985). Para estes autores *Monocraterion* seria a porção superior de tubos de *Skolithos* que não foram erodidos. Durand (1984) afirma que ocasionalmente *Skolithos* apresentam formas em funil no topo das suas escavações e que *Monocraterion* e *Skolithos* ocorrem em diferentes associações de traços fósseis e ambientes (Durand, 1984, 1985). Contudo, vários autores ainda consideram a forma em funil como critério para determinação de *Monocraterion* como um icnogênero (Alpert, 1974; Fillion & Pickerill, 1990; Jensen, 1997). *Monocraterion* pode ser confundido, quando visto em planta, com *Rosselia* ou *Laevicyclus* (Fillion & Pickerill, 1990; Jensen, 1997). *Laevicyclus* exibe um tubo cilíndrico retilíneo que difere da forma em funil típica de *Monocraterion* (Han & Pemberton, 1997). *Rosselia* é geralmente fusiforme e pode exibir forma

cônica quando parcialmente erodida e um tubo central que penetra o funil (Nara, 1995). *Monocraterion* é registrado em sequências neríticas e marinhas profundas (Pickerill *et al.*, 1988).

*Phycodes* Richter, 1850

*Phycodes circinatus* Richter, 1850  
(Figura 5C)

**Material analisado.** Quatro espécimes descritos *in situ* e dois espécimes nas amostras UFPA-FG-IC 229 e 240.

**Comentários.** Escavação caracterizada por uma série de tubos cilíndricos horizontalizados dispostos em forma de feixe, preservados tanto em hiporrelevo convexo como em relevo cheio. Os tubos podem variar de retilíneos a levemente curvados e sem ornamentações. O preenchimento é maciço e semelhante ao da rocha hospedeira. Individualmente, os tubos apresentam diâmetro médio de 0,2 cm e comprimento de até 9 cm.

*Phycodes palmatus* Hall, 1852  
(Figura 5D)

**Material analisado.** Dois espécimes descritos *in situ*.

**Descrição.** Escavação composta por conjunto de tubos horizontais suavemente curvados e com terminações arredondadas que se ramificam a partir de um mesmo ponto e se assemelham à palma da mão aberta. Preservada preferencialmente em hiporrelevo convexo. Os diâmetros dos tubos individualmente variam entre 10 e 30 mm. Comprimento das ramificações variando entre 40 a 50 cm.

**Comentários.** Originalmente interpretado por Richter (1850) como um fucoide (vestígio fóssil de plantas) ou uma estrutura inorgânica, *Phycodes* caracteriza um sistema de túneis ramificados (Han & Pickerill, 1994). *Phycodes* é uma escavação de alimentação, onde o feixe de túneis representa diferentes episódios de prospecção sistemática de substratos ricos em nutrientes, principalmente na interface silte-argila, em busca de comida. Para alguns autores, caracterizam escavações temporárias de alimentação (*e.g.* Seilacher, 1955; Osgood, 1970; Han & Pickerill, 1994); para outros, seria uma escavação de moradia e alimentação, onde o organismo viveria no túnel principal e o feixe de túneis seria formado a partir de prospecção do substrato a partir de um ponto fixo desde o túnel principal (*e.g.* Marintsch & Finks, 1982). *Phycodes* é atribuído à atividade de anelídeos (Seilacher, 1955) ou organismos vermiformes (Han & Pickerill, 1994), porém estruturas semelhantes são produzidas por corais da Ordem Pennatulacea (Bradley, 1980, 1981). Existem cerca de quinze icnoespécies de *Phycodes* (Fillion & Pickerill, 1990; Han & Pickerill, 1994), entretanto na Formação Pitinga foram classificados apenas duas icnoespécies: *Phycodes circinatus* e *Phycodes palmatus*. Escavações com ramificações dispostas irregularmente em forma de feixe, sem ornamentações e retilíneos foram identificados como *P. circinatus* (Han & Pickerill, 1994). Os espécimes que exibem um sistema de tubos com terminações arredondadas e o formato semelhante à palma da mão foram descritos como *P. palmatus* (Fillion



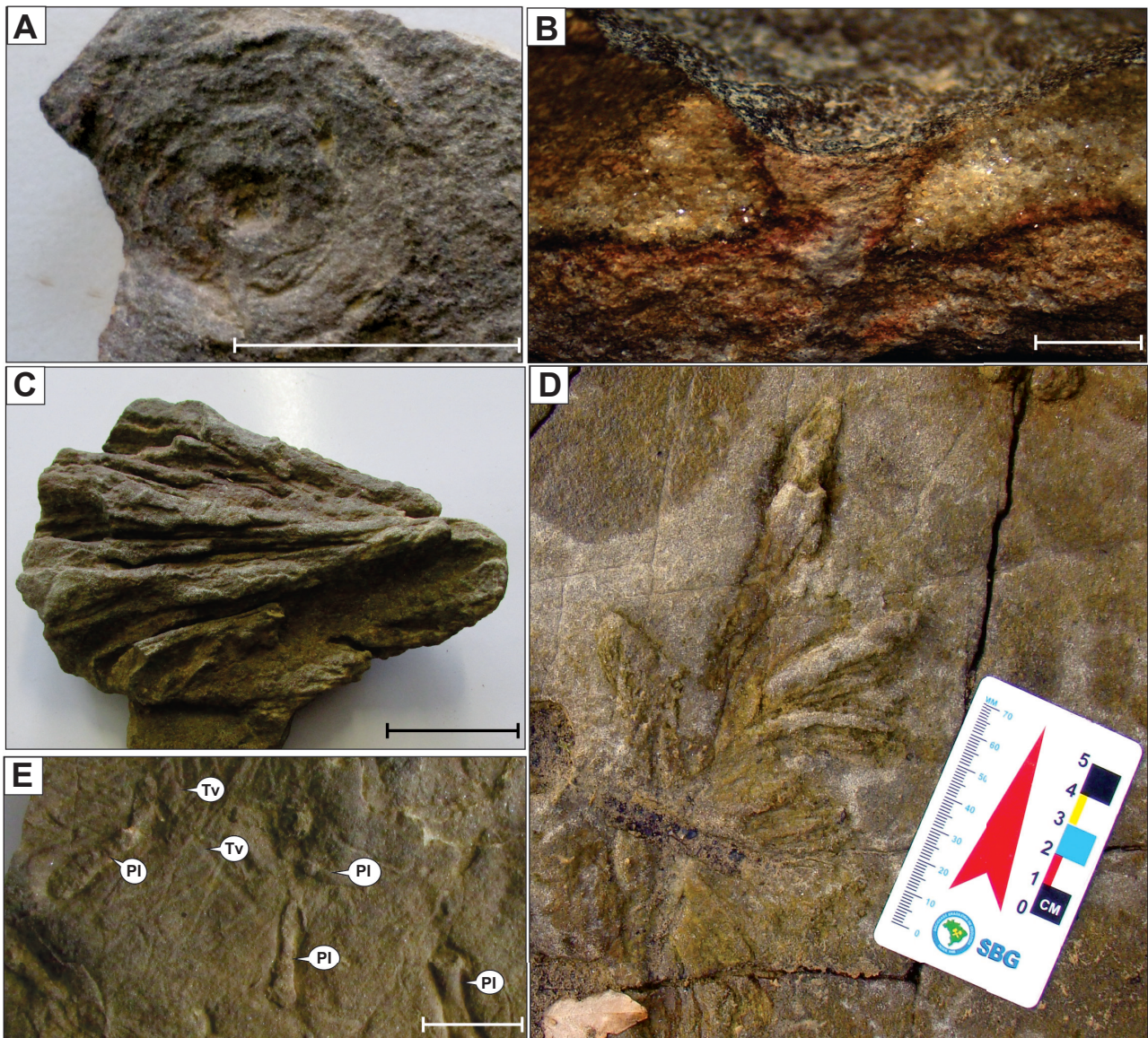
& Pickerill, 1990). Seilacher (2007) aponta que *P. circinatus* é semelhante à *Arthropycus alleghaniensis*, porém em uma versão menor e que a distinção entre os dois icnotaxons seria o tamanho. Ambos icnoespécies são encontrados na Formação Pitinga, e apresentam formas em leque. *P. circinatus* difere de *A. alleghaniensis* por apresentar tubos menores (diâmetro médio de 0,2 mm) sem ornamentações e preservação em hiporrelevo convexo ou relevo cheio, enquanto que *A. alleghaniensis* são escavações com diâmetro entre 1 e 2 cm que exibem sulcos transversais e preservação somente em hiporrelevo convexo. *Phycodes* é encontrado principalmente em ambientes marinhos de águas rasas, porém alguns poucos espécimes foram registrados em ambientes

marinhos profundos e continentais (Han & Pickerill, 1994). *Phycodes* indica níveis energéticos mais baixos a moderados, geralmente logo abaixo do limite de atuação de ondas normais (Han & Pickerill, 1994; MacEachern & Pemberton, 1992; MacEachern *et al.*, 1999; Hubbard *et al.*, 2012).

*Planolites* Nicholson, 1873

*Planolites beverleryensis* (Billings, 1862)  
(Figura 5E)

**Material estudado.** Dezenas de espécimes descritos *in situ* e cinco na amostra UFPA-FG-IC 236.



**Figura 5.** Traços fósseis da Formação Pitinga. **A.** *Monocraterion* isp. visto em planta (UFPA-FG-IC 239). **B.** *Monocraterion* isp. exibindo forma em funil (UFPA-FG-IC 231). **C.** *Phycodes circinatum* (UFPA-FG-IC 229). **D.** *Phycodes palmatus* visto *in situ*. **E.** *Planolites beverleryensis* (PI) e tubos de vermes (Tv) (UFPA-FG-IC 236). Escalas: A = 10 mm; B = 0,3 mm; C–E = 30 mm.

**Figure 5.** Trace fossils of the Pitinga Formation. **A.** *Monocraterion* isp. in plan view (UFPA-FG-IC 239). **B.** *Monocraterion* isp. displaying a funnel shape (UFPA-FG-IC 231). **C.** *Phycodes circinatum* (UFPA-FG-IC 229). **D.** *Phycodes palmatus* in situ. **E.** *Planolites beverleryensis* (PI) and worm tubes (Tv) (UFPA-FG-IC 236). Scale bars: A = 10 mm; B = 0,3 mm; C–E = 30 mm.



**Descrição.** Escavações horizontais, de tendência retilínea preservadas em hiporrelevo convexo, sem ramificações e sem presença de revestimento. O diâmetro médio das escavações é de 2,5 mm e o comprimento varia de 10 a 15 mm. O preenchimento é maciço e apresenta granulometria mais fina (silte-argila) do que a rocha hospedeira (arenito muito fino).

**Comentários.** *Planolites* são escavações efêmeras, construídas por organismos vermiformes sedentários, que preenchem ativamente a escavação durante o deslocamento em substrato arenoso ou na interface areia-argila (Alpert, 1975; Pemberton & Frey, 1982). Este icnogênero é caracterizado por não possuir revestimento do bordo da escavação e pela composição do preenchimento ser diferente daquela da rocha hospedeira (Pemberton & Frey, 1982; Keighley & Pickerill, 1995). Três icnoespécies são definidas conforme a presença de ornamentações (Pemberton & Frey, 1982). *Planolites montanus*, caracterizado por escavações horizontais delgadas, subcilíndricas com trajetória variando de retilínea a tortuosa, preenchidas por sedimentos mais claros e melhor selecionados do que os que compõem a rocha hospedeira. *P. annularis* exibem anulações (fragmentos não preservados ou removidos pela erosão ao longo da escavação) proeminentes de tamanho variado e espaçamentos regulares ou irregulares, mas com o diâmetro mais ou menos constante. Os espécimes descritos aqui apresentam tubos retos a suavemente curvados e limites externos sem ornamentações, o que sugere *P. beverleryensis*. O icnogênero *Planolites* apresenta uma ampla ocorrência nos mais variados ambientes marinhos e continentais (MacEachern & Pemberton, 1992; Kim *et al.*, 2002). É um icnogênero *facies crossing*, por este motivo, o ambiente no qual os organismos geradores de *Planolites* viveram só é determinável a partir da análise da associação icnofossilífera e suas relações com as fácies sedimentares.

Tubos indeterminados  
(Figuras 5E; 6A)

**Material estudado.** Todos os espécimes descritos estão na amostra UFPA-FG-IC 236 em associação com *Planolites*.

**Descrição.** Tubos horizontais retos a levemente curvados, que localmente se inter cruzam e cujo preenchimento é maciço e similar ao da rocha adjacente; preservados em epirrelevo convexo ou em relevo cheio. O comprimento destes tubos varia de 4 a 5 cm e o diâmetro é de 3 mm.

**Comentários.** Estas estruturas são semelhantes à *Palaeophycus*, porém os tubos são compridos e retilíneos, apresentam intensos inter cruzamentos e o preenchimento, apesar de ser semelhante à rocha hospedeira, não mostram feições que indiquem se foi passivo ou ativo, como meniscos ou laminações.

Traços indeterminados de artrópode  
(Figuras 6B–C)

**Material estudado.** O espécime foi descrito *in situ* (Figura 6B) e um fragmento desse espécime foi coletado (amostra UFPA-FG-IC 230, Figura 6C) para análise em laboratório.

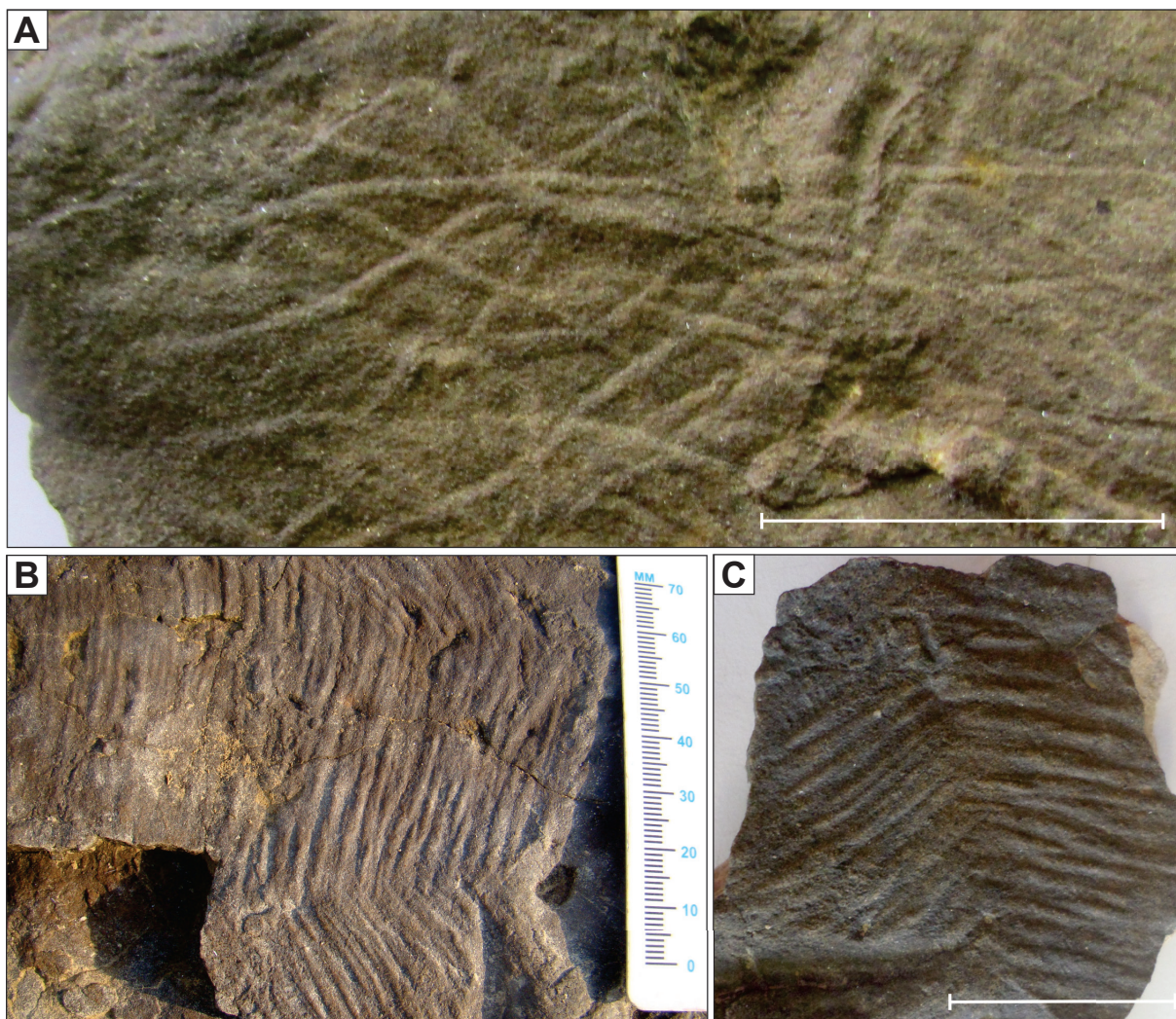
**Descrição.** Série de estrias horizontais preservadas em

epirrelevo côncavo, regularmente espaçadas formando um padrão em zig-zag e com cristas suaves separando as estrias. As estrias sempre convergem para um eixo central onde geralmente se truncam. O comprimento deste traço é de 16 cm, a distância entre os eixos é de 6 cm e o intervalo entre as estrias é de 3 mm.

**Comentários.** Este traço fóssil foi associado ao pastoreio (*Pascichnia*) de artrópodes, pois as estrias nos sedimentos indicam movimentações de apêndices em semelhança às trilhas de *Dimorphichnus obliquos*. *Dimorphichnus* também seriam associados a suaves deslocamentos laterais e oblíquos de artrópodes em fundo marinho (Seilacher, 2007). Entretanto, não é possível classificá-lo dentro deste icnogênero, pois os espécimes descritos apresentam um forte arqueamento das estrias, enquanto *Dimorphichnus* apresentam estrias mais suaves. O traço fóssil descrito também apresenta semelhanças com *Radulichnus* e *Monomorphichnus*. *Radulichnus* são caracterizados por estrias radiais em forma de leque, geralmente preservadas em hiporrelevo convexo, produzidas por moluscos (Gehling, 1996) que se alimentavam de esteiras microbiais (Dornbos *et al.*, 2004; Seilacher, 2007; Seilacher & Hagadorn, 2010). Exemplares fanerozoicos desse icnogênero apresentam padrões meandantes com conjuntos de estrias suavemente arqueadas (Seilacher & Hagadorn, 2010). Apesar das semelhanças o espécime descrito apresenta forte arqueamento e inter cruzamento das estrias, que são ausentes em *Radulichnus*. *Monomorphichnus* representam uma série de estrias retas ou sinuosas que ocorrem paralelas ou inter cruzadas, preservadas comumente em hiporrelevo convexo e mais raramente em epirrelevo côncavo (Crimes, 1970). As séries de estrias podem se repetir lateralmente, porém separadas uma da outra por poucos centímetros (Crimes, 1970; Shah & Sudan, 1983). Os espécimes descritos diferem de *Monomorphichnus*, principalmente, por exibirem séries de estrias lateralmente contínuas, sem as interrupções observadas nos exemplares desse icnogênero (Crimes, 1970; Crimes *et al.*, 1977; Shah & Sudan, 1983).

## DISCUSSÃO

A assembleia de traços fósseis da Formação Pitinga nas margens do Rio Tapajós é composta por *Arthropycus alleghaniensis*, *A. lateralis*, *Beaconites capronus*, *Bifungites* isp., *Diplichnites* isp., *Lockeia siliquaria*, *Monocraterion* isp., *Planolites beverleryensis*, *Phycodes circinatus* e *P. palmatus*, além de tubos indeterminados e traços indeterminados de artrópode. Esta associação de traços fósseis apresenta elementos da Icnofácies *Cruziana* (e.g. MacEachern *et al.*, 2010) com algumas características típicas dessa icnofácies como: (i) uma mistura de traços fósseis horizontais e verticais, alguns desses representando moradias permanentes ou semipermanentes; (ii) estruturas construídas por organismos em movimento; e (iii) predominância de estruturas produzidas por organismos detritívoros. Contudo, não são observadas características como alta diversidade e abundância, além da ausência de sobreposição de traços de *tiers* mais profundos sobre traços de *tiers* mais rasos. A associação dos traços fósseis com as fácies sedimentares indica condições deposicionais em ambientes de águas rasas, abaixo da base de ondas normais,



**Figura 6.** Traços fósseis da Formação Pitinga. **A**, tubos de verme (UFGA-FG-IC 236). **B**, trilhas de artrópodes visto *in situ*. **C**, trilhas de artrópode (UFGA-FG-IC 230). Escalas = 30 mm.

**Figure 6.** Trace fossils of the Pitinga Formation. **A**, worm tubes (UFGA-FG-IC 236). **B**, *arthropod trails in situ*. **C**, *arthropod trails* (UFGA-FG-IC 230). Scale bars = 30 mm.

em contextos marinhos francos (*e.g.* Pemberton *et al.*, 1992; Bromley, 1990; Buatois & Mángano, 2011; MacEachern *et al.*, 2012). A presença de icnotáxons estenohalinos, como *Arthropycus* e *Phycodes* indicam condições de salinidade oceânica (Buatois *et al.*, 2005), o que é coerente com as fácies dominadas por ondas diagnosticadas nos depósitos que contêm a icnofauna. A predominância de traços fósseis horizontais que refletem comportamentos relacionados ao deslocamento e alimentação de animais sugere que a disponibilidade de alimento (detritos orgânicos) estava concentrada dentro do sedimento, o que remete a condições deposicionais de águas relativamente calmas próximo ou logo abaixo da base de ondas normais (*e.g.* Gingras *et al.*, 2011; MacEachern *et al.*, 2012). A presença de marcas onduladas no topo das camadas em que ocorrem os traços fósseis corrobora esta interpretação. Dessa forma, a baixa icnodiversidade observada nos depósitos estudados pode estar relacionada à ação de ondas que não permitiriam a preservação de traços fósseis mais superficiais.

Os organismos produtores dos traços fósseis habitavam um substrato inconsolidado e provavelmente rico em nutrientes, como sugere a presença de abundantes traços de alimentação como *Arthropycus*, *Phycodes*, *Planolites* e *Beaconites*. A baixa ou esporádica disponibilidade de alimento em suspensão explica as poucas escavações verticais observadas nos afloramentos, como a restrição de *Monocraterion* a dois níveis estratigráficos distintos, nos quais concentram todos os espécimes descritos, e *Bifungites* que apresentam apenas dois espécimes (Figura 2, Tabela 2). Os traços de habitação (*Dominichnia*) como *Bifungites* e *Monocraterion* compreendem construções permanentes de organismos endobentônicos de hábito suspensívoro, carnívoro ou mesmo saprofágico (Fernandes *et al.*, 2002; Vallon *et al.*, 2016). Traços de locomoção superficial (*Diplichnites* e os traços indeterminados de artrópodes) e de repouso (*Lockeia*) são raros. A presença de traços fósseis que refletem comportamentos diferentes (alimentação, habitação, repouso e



locomoção) num mesmo pacote sedimentar sugere condições variáveis de disponibilidade de alimento e diversificado aproveitamento do substrato por organismos bentônicos (Seilacher, 1967; Ekdale *et al.*, 1984).

A identificação dos traços fósseis sugere que a fauna que habitava os mares silurianos da Amazônia era composta predominantemente por organismos vermiformes e artrópodes, além de raros moluscos bivalves. A diminuição da frequência até total ausência de traços fósseis em direção ao topo do perfil pode estar associada ao aumento na taxa de sedimentação. A ocorrência restrita de *Arthropycus* na interface arenito-siltito no topo do perfil sugere que seus produtores habitavam zonas de baixa energia na frente das dunas subaquosas e que eram frequentemente abandonados quando da migração das mesmas.

Os depósitos da Formação Pitinga começaram a se formar em um período pós-glaciação siluriana (Carrozzini *et al.*, 1973; Caputo & Crowell, 1985; Grahn & Caputo, 1992) quando o nível do mar global aumentou e invadiu diversas regiões continentais da América do Sul (Almeida & Carneiro, 2004). Estes mares eram frios, extensos e rasos, o que possibilitava a proliferação de organismos bentônicos e a ocupação do substrato podia ocorrer a quilômetros de distância de regiões continentais. O último evento glacial siluriano teria ocorrido no final do Llandoveryano (Grahn & Caputo, 1992), e somente a porção inferior da Formação Pitinga teria sido afetada pelo avanço e recuo das geleiras. O evento transgressivo pós-glacial é representado na Bacia do Amazonas pelos folhelhos e arenitos finos da porção superior das formações Pitinga e Manacapuru. A Formação Manacapuru apresenta uma icnodiversidade semelhante à da Formação Pitinga, com a presença de *Bifungites*, *Laevicyclus*, *Lockeia*, *Monocraterion*, *Phycodes*, *Planolites* e *Skolithos*, o que pode estar relacionado com o estabelecimento de condições paleoambientais menos estressantes (Soares & Nogueira, 2006). Acreditava-se que a Formação Pitinga tinha uma associação icnofossilífera muito parecida com a da Formação Nhamundá que é composta por *Arthropycus*, *Skolithos* e *Lockeia* e está associada a condições de estresse devido ao avanço e recuo de geleiras (Nogueira *et al.*, 1999). Entretanto, os traços fósseis descritos para a Formação Pitinga ocorrem em depósitos de *shoreface* formados provavelmente após o término dos eventos glaciais silurianos e sugerem condições ambientais menos estressantes.

## CONCLUSÕES

A partir da análise de fácies e da associação de traços fósseis foi possível reconhecer na Formação Pitinga importantes características paleoecológicas e sua relação com o paleoambiente no qual os organismos produtores dos traços viveram. A presença da Icnofácies *Cruziana* e sua relação com as fácies descritas confirmam condições de mares rasos e bem oxigenados. A icnofauna estudada indica a presença de organismos de hábito detritívoro, representados pelos icnotáxons *Arthropycus*, *Beaconites*, *Planolites* e *Phycodes*, e suspensívoros ou filtradores, a julgar pela presença de *Bifungites*, *Lockeia* e *Monocraterion*.

O contexto paleoambiental em que os depósitos da Formação Pitinga foram gerados está relacionado à transgressão marinha pós-glaciação siluriana, o que por sua vez gerou novos ecoespaços que foram ocupados por organismos endobentônicos e mais raramente epibentônicos. A baixa icnodiversidade observada nos depósitos estudados pode estar associada aos mares frios que dominavam a região costeira do Gondwana durante o Siluriano e que possibilitava a ocupação do substrato apenas por organismos adaptados ao estresse ambiental. Variações na taxa de sedimentação ou erosão dos depósitos mais superficiais pela ação de ondas podem também explicar a baixa icnodiversidade observada na Formação Pitinga.

## AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi realizado no âmbito do projeto “Rochas calcárias da Bacia do Amazonas e Plataforma Bragantina”, financiado pela FAPESPA, ICAAF 11/2014. Os autores agradecem à A.A.E. Nogueira pelas correções e sugestões; A. Ribeiro e P. Ronny pelo auxílio durante o trabalho de campo. Somos gratos também a R.G. Netto, J.H.D. Lima e R. Gandini pelos significantes comentários e sugestões que ajudaram a melhorar a versão final deste manuscrito.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho, S.; Viana, M.S.S. & Fernandes, A.C.S. 2004. Duas novas icnoespécies de *Bifungites* Desio, 1940 na Formação Pimenteira, Devoniano da Bacia do Parnaíba, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, **62**:519–530.
- Almeida, F.F.M. & Carneiro, C.D.R. 2004. Inundações marinhas fanerozóicas no Brasil e recursos minerais associados. In: V. Mantesso-Neto; A. Bartorelli; C.D.R. Carneiro & B.B. Brito-Neves (eds.) *Geologia do continente Sul-Americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida*, Beca Produções Culturais Ltda., p. 43–58.
- Alpert, S.P. 1974. Systematic review of the genus *Skolithos*. *Journal of Paleontology*, **48**:661–669.
- Alpert, S.P. 1975. *Planolites* and *Skolithos* from the upper Precambrian-Lower Cambrian, White-Inyo Mountains, California. *Journal of Paleontology*, **49**:509–521.
- Balistieri, P.; Netto, R.G. & Lavina, E.L.C. 2002. Ichnofauna from the Upper Carboniferous-Lower Permian rhythmites from Mafra, Santa Catarina State, Brazil: Ichnotaxonomy. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **4**:13–26.
- Barwis, J.H. 1985. Tubes of the modern polychate *Diopatra cuprea* as current velocity indicators and as analogs for *Skolithos* - *Monocraterion*. In: A.H. Curran (ed.) *Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments*, Tulsa, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, p. 225–235 (Special Publication 35).
- Boucot, A.J.; Xu, C.; Scotese, C. & Morley, R.J. 2013. *Phanerozoic paleoclimate: an atlas of lithologic indicators of climate*. Tulsa, Society for Sedimentary Geology, 30 p. (Concepts in Sedimentology and Paleontology 11).
- Bradley, J. 1980. *Scolicia* and *Phycodes*, trace fossils of Renilla (Pennatulacea). *Pacific Geology*, **14**:73–86.
- Bradley, J. 1981. *Radionereites*, *Chondrites* and *Phycodes*: trace fossils of anthoptiloid sea pen. *Pacific Geology*, **15**:1–16.

- Briggs, D.E.G.; Rolfe, W.D.I. & Brannan, J. 1979. A giant myriapod trail from the Namurian of Arran, Scotland. *Palaeontology*, **22**:273–291.
- Bromley, R.G. 1990. *Trace fossils. Biology and taphonomy*. London, Unwin Hyman, 280 p.
- Bromley, R.G. & Asgaard, U. 1979. Triassic freshwater ichnocoenoses from Carlsberg Fjord, East Greenland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **28**:39–80. doi:10.1016/0031-0182(79)90112-3
- Buatois, L.A.; Gingras, M.K.; MacEachern, J.A.; Mángano, M.G.; Zonneveld, J.P.; Pemberton, S.G.; Netto, R.G. & Martin, A. 2005. Colonization of brackish-water systems through time: evidence from the trace-fossil record. *Palaios*, **20**:321–347. doi:10.2110/palo.2004.p04-32
- Buatois, L.A. & Mángano, M.G. 1995. The paleoenvironmental and paleoecological significance of the lacustrine *Mermia* ichnofacies: an archetypical subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. *Ichnos*, **4**:151–161. doi:10.1080/10420949509380122
- Buatois, L.A. & Mángano, M.G. 1998. Trace fossil analysis of lacustrine facies and basins. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **140**:367–382. doi:10.1016/S0031-0182(98)00020-0
- Buatois, L.A. & Mángano, M.G. 2011. *Ichnology: organism-substrate interactions in space and time*. Cambridge, Cambridge University Press, 358 p.
- Buatois, L.A.; Mángano, M.G.; Maples, C.G. & Lanier, W.P. 1998. Taxonomic reassessment of the ichnogenus *Beaconichnus* and additional examples from the Carboniferous of Kansas, U.S.A. *Ichnos*, **5**:287–302. doi:10.1080/10420949809386427
- Caputo, M.V. 1984. *Stratigraphy, tectonics, palaeoclimatology and palaeogeography of northern basins of Brazil*. University of California. Ph.D. Thesis, 583 p.
- Caputo, M.V. & Andrade, F.G. 1968. *Geologia em semi-detalle do flanco sul da Bacia Amazônica, entre os rios Cupari e Abacaxis*. Belém, RENOR/Petróleo Brasileiro S.A. (Relatório Interno 598-A).
- Caputo, M.V. & Crowell, J.C. 1985. Migration of glacial centers across Gondwana during Paleozoic Era. *Geological Society of America Bulletin*, **96**:1020–1036. doi:10.1130/0016-7606(1985)96<1020:MOGCAG>2.0.CO;2
- Cardoso, T.R.M. & Rodrigues, M.A.C. 2005. Acrítarcos e Prasinófitas do Siluriano da Bacia do Amazonas: um poderoso auxílio na calibração bioestratigráfica do Grupo Trombetas. *Anuário do Instituto de Geociências*, **28**:131–142.
- Carozzi, A.V.; Pamplona, H.R.P.; Castro, J.C. & Contreiras C.J.A. 1973. Ambientes deposicionais e evolução tectono-sedimentar da seção clástica paleozóica da Bacia do Médio Amazonas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 27, 1973. *Resumos expandidos*, Aracaju, SBG, p. 279–314.
- Clausen, C.K. & Vilhjálmsson, M. 1986. Substrate control of Lower Cambrian trace fossils from Bornholm, Denmark. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **56**:51–68. doi:10.1016/0031-0182(86)90107-0
- Clifton, H.E. 2006. A reexamination of facies models for clastic shorelines. In: H.W. Posamentier & R.G. Walker (eds.) *Facies Models Revisited*, Tulsa, Society for Sedimentary Geology, p. 293–337 (Special Publication 84).
- Crimes, T.P. 1970. Trilobite tracks and other trace fossils from the Upper Cambrian of North Wales. *Geological Journal*, **7**:47–68. doi:10.1002/gj.3350070104
- Crimes, T.P.; Legg, I.; Marcos, A. & Arbolea, M. 1977. Late Precambrian – Lower Cambrian trace fossils from Spain. In: T.P. Crimes & J.C. Harper (eds.) *Trace Fossils 2*, Liverpool, Seel House Press, p. 91–138 (Geological Journal Special Issue 9).
- Cunha, P.R.C.; Gonzaga, F.G.; Coutinho, L.F.C. & Feijó, F.J. 1994. Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da Petrobras*, **8**:47–55.
- Cunha, P.R.C.; Melo, J.H.G. & Silva, O.B. 2007. Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da Petrobras*, **15**:227–251.
- Dawson, J.W. 1873. Impressions and footprints of aquatic animals and imitative markings on Carboniferous rocks. *American Journal of Science and Arts*, **5**:16–24. doi:10.2475/ajs.s3-5.25.16
- Desio, A. 1940. Vestigia problematica paleozoiche dele Libia. *Annali del Museo Libico di Storia Naturale*, **2**:47–92.
- Díaz-Martínez, E. & Grahn, Y. 2007. Early Silurian glaciation along the western margin of Gondwana (Peru, Bolivia and northern Argentina): palaeogeographic and geodynamic setting. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **245**:62–81. doi:10.1016/j.palaeo.2006.02.018
- Dornbos, S.Q.; Bottjer, D.J. & Chen, J.-Y. 2004. Evidence for seafloor microbial mats and associated metazoan lifestyles in Lower Cambrian phosphorites of Southwest China. *Lethaia*, **37**:127–137. doi:10.1080/00241160410004764
- Dubois, P. & Lessertisseur, J. 1964. Note sur *Bifungites*, trace problematique du Devonien du Sahara. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **6**:626–631. doi:10.2113/gssgfbull.S7-VI.5.626
- Durand, J. 1984. Ichnocoenoses du grès armoricain (ordovicien inférieur du massif armoricain) dans leur contexte sédimentologique. *Geobios*, **17**:189–199. doi:10.1016/S0016-6995(84)80172-2
- Durand, J. 1985. Le Grès Armoricain. Sédimentologie - trace fossiles. Milieux de dépôt. *Memoires et Documents du Centre Armoricain d'Etude Structurale des Socles*, **3**:1–150.
- Ekdale, A.A.; Bromley, R.G. & Pemberton, S.G. 1984. *Ichnology: the use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy*. Tulsa, Society for Sedimentary Geology, 117 p. (Short Course 15).
- Fernandes, A.C.S.; Borghi, L.; Carvalho, I.S. & Abreu, C.J. 2002. *Guia dos icnofósseis de invertebrados do Brasil*. 1ª ed. Rio de Janeiro, Interciência, 260 p.
- Fernandes, A.C.S.; Borghi, L. & Moreira, M.I.C. 2000. Sobre a ocorrência do icnogênero *Arthropycus* Hall, 1852 na Formação Furnas (Bacia do Paraná). *Boletim do Museu Nacional*, **52**:1–14.
- Fillion, D. & Pickerill, R.K. 1990. Comments on “substrate control of Lower Cambrian trace fossils from Bornholm, Denmark”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **80**:345–350. doi:10.1016/0031-0182(90)90142-T
- Frey, R.W. 1975. *The study of trace fossils*. New York, Springer-Verlag, 562 p.
- Frey, R.W. & Howard, J.D. 1985. Trace fossils from the Panther Member, Star Point Formation (Upper Cretaceous), Coal Creek Canyon, Utah. *Journal of Paleontology*, **59**:370–404.
- Frey, R.W.; Pemberton, S.G.; & Fagerstrom, J.A. 1984. Morphological, ethological and environmental significance of the *Scoyenia* and *Ancorichnus*. *Journal of Paleontology*, **58**:511–528.
- Galloway, W.E. & Hobday, D.K. 1996. *Terrigenous clastic depositional systems: applications to fossil fuel and groundwater resources*. 2nd ed. Nova York, Springer, 489 p. doi:10.1007/978-3-642-61018-9
- Gehling, J.G. 1996. *Taphonomy of the Terminal Proterozoic Ediacara Biota, South Australia*. University of California, Ph.D. Thesis, 222 p.
- Gevers, T.W.; Frakes, L.A.; Edwards, L.N. & Marzolf, J.E. 1971. Trace fossils in the Lower Beacon sediments (Devonian), Darwin Mountains, southern Victoria Land, Antarctica. *Journal of Paleontology*, **45**:81–94.
- Gingras, M.K.; MacEachern, J.A. & Dashtgard, S.E. 2011. Process ichnology and the elucidation of physic-chemical stress. *Sedimentary Geology*, **237**:115–134. doi:10.1016/j.sedgeo.2011.02.006

- Gluszek, A. 1995. Invertebrate trace fossils in the continental deposits of an Upper Carboniferous coal-bearing succession, Upper Silesia, Poland. *Studia Geologica Polonica*, **108**:171–202.
- Goldring, R. 1962. The trace fossils of the Baggy Beds (Upper Devonian) of North Devon, England. *Paläontologische Zeitschrift*, **36**:232–251. doi:10.1007/BF02986976
- Goodwin, P.W. & Anderson, E.J. 1974. Associated physical and biogenic structures in environmental subdivision of a Cambrian tidal sand body. *The Journal of Geology*, **82**:779–794. doi:10.1086/628029
- Grahn, Y. 1992. Revision of Silurian and Devonian strata of Brazil. *Palinology*, **16**:35–61. doi:10.1080/01916122.1992.9989406
- Grahn, Y. 2005. Silurian and Lower Devonian chitinozoan taxonomy and biostratigraphy of the Trombetas Group, Amazonas Basin, northern Brazil. *Bulletin of Geoscience*, **80**:245–276.
- Grahn, Y. & Caputo, M.V. 1992. Early Silurian glaciations in Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **99**:9–15. doi:10.1016/0031-0182(92)90003-N
- Grahn, Y. & Paris, F. 1992. Age and correlation of the Trombetas Group, Amazonas Basin, Brazil. *Revue de Micropaléontologie*, **35**:197–209.
- Gutschick, R.C. & Lamborn, R. 1975. *Bifungites* trace fossils from Devonian-Mississippian rocks of Pennsylvania and Montana, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **18**:193–212. doi:10.1016/0031-0182(75)90033-4
- Hallam, A. & Swett, K. 1966. Trace fossils from the Lower Cambrian Pipe Rock of the north-west Highlands. *Scottish Journal of Geology*, **2**:101–106. doi:10.1144/sjg02010101
- Han, Y. & Pemberton, S.G. 1997. Ichnotaxonomic analysis of *Skolithos* and allied shaft-like ichnofossils. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **29**:102.
- Han, Y. & Pickerill, R.K. 1994. *Phycodes templus* isp. nov. from the Lower Devonian of northwestern New Brunswick, eastern Canada. *Atlantic Geology*, **30**:37–46.
- Häntzschel, W. 1975. Trace fossils and problematica. In: C. Teichert (ed.) *Treatise on Invertebrate paleontology*, Boulder, University of Kansas Press, p. 177–243.
- Hubbard, S.M.; MacEachern, J.A. & Bann, K.L. 2012. Slopes. In: D. Knaust & R. Bromley (eds.) *Trace Fossils as indicators of sedimentary environments*, Amsterdam, Elsevier, p. 607–642 (Developments in Sedimentology Series 64). doi:10.1016/B978-0-444-53813-0.00020-4
- Hunt, A.P.; Lucas, S.G.; Lerner, A. & Hannibal, J.T. 2004. The giant *Arthropleura* trackway *Diplichnites cuithensis* from the Cutler Group (Upper Pennsylvanian) of New Mexico. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **36**:66.
- Jensen, S. 1997. Trace fossils from the lower Mickwitzia sandstone, south-central Sweden. *Fossil and Strata*, **42**:1–110.
- Johnson, M.E. 2006. Relationship of Silurian sea-level fluctuations to oceanic episodes and events. *GFF*, **128**:115–121. doi:10.1080/11035890601282115
- Kamola, D.L. 1984. Trace fossils from marginal-marine facies of the Spring Canyon Member, Blackhawk Formation (Upper Cretaceous), East-Central Utah. *Journal of Paleontology*, **58**:529–541.
- Keighley, D.G. & Pickerill, R.K. 1994. The ichnogenus *Beaconites* and its distinction from *Ancorichnus* and *Taenidium*. *Palaeontology*, **37**:305–337.
- Keighley, D.G. & Pickerill, R.K. 1995. Commentary: the ichnotaxa *Palaeophycus* and *Planolites*: historical perspectives and recommendations. *Ichnos*, **3**:301–309. doi:10.1080/10420949509386400
- Keighley, D.G. & Pickerill, R.K. 1998. Systematic ichnology of the Mabou and Cumberland groups (Carboniferous) of western Cape Breton Island, eastern Canada, 2: surface markings. *Atlantic Geology*, **34**:83–112. doi:10.4138/2041
- Kim, J.Y.; Kim, K.S. & Pickerill, R.K. 2002. Cretaceous nonmarine trace fossils of the Namhae area, Kyongsangnamdo, southeast Korea. *Ichnos*, **9**:41–60. doi:10.1080/10420940190034076
- Knaust, D. 2012. Trace-fossil systematics. In: D. Knaust & R.G. Bromley (eds.) *Trace fossils as indicators of sedimentary environments*, Amsterdam, Elsevier, p. 79–101 (Developments in Sedimentology Series 64). doi:10.1016/B978-0-444-53813-0.00003-4
- Linck, O. 1943. Die Buntsandstein-Kleinfährten von Nagold. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **B1943**:9–27.
- Lucas, S.G.; Lerner, A.J.; Hannibal, J.T.; Hunt, A.P. & Schneider, J.W. 2005. Trackway of a giant *Arthropleura* from the Upper Pennsylvanian of El Cobre Canyon, New Mexico. In: *Geology of the Chama Basin*, Albuquerque, New Mexico Geological Society, p. 279–282 (Field Conference Guidebook 56).
- Lucas, S.G.; Spielmann, J.A.; Klein, K. & Lerner, A.J. 2010. *Ichnology of the Upper Triassic (Apachean) Redonda Formation, east-central New Mexico*. Albuquerque, New Mexico Museum of Natural History and Science, 75 p. (Bulletin 47).
- MacEachern, J.A.; Bann, K.L.; Gingras, M.K.; Zonneveld, J.-P.; Dashtgard, S.E. & Pemberton, S.G. 2012. The ichnofacies paradigm. In: D. Knaust & R. Bromley (eds.) *Trace fossils as indicators of sedimentary environments*, Amsterdam, Elsevier, p. 103–138 (Developments in Sedimentology Series 64). doi:10.1016/B978-0-444-53813-0.00004-6
- MacEachern, J.A. & Pemberton, S.G. 1992. Ichnological aspects of Cretaceous shoreface successions and shoreface variability in the Western Interior Seaway of North America. In: S.G. Pemberton (ed.) *Applications of ichnology to petroleum exploration: a core workshop*, Tulsa, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, p. 57–84 (Core Workshops 17).
- MacEachern, J.A.; Pemberton, S.G.; Gingras, M.K. & Bann, K.L. 2010. Ichnology and facies models. In: N.P. James & R.W. Dalrymple (eds) *Facies Models 4*, Geological Association of Canada, p. 19–58.
- MacEachern, J.A.; Stelck, C.R. & Pemberton, S.G. 1999. Marine and marginal marine mudstone deposition: paleoenvironmental interpretations based on the integration of ichnology, palynology and foraminiferal paleoecology. In: K.M. Bergman & J.W. Snedden (eds.) *Isolated shallow marine sand bodies: sequence stratigraphic analysis and sedimentological interpretation*, Tulsa, Society for Sedimentary Geology, p. 205–225 (Geology Special Publication 64).
- Mángano, M.G.; Buatois, L.A. & Moya, M.C. 2001. Trazas fósiles de trilobites da la Formacion Mojotoro (Ordovícico Inferior-Médio de Salta Argentina): implicâncias paleoecológicas, paleobiológicas y bioestratigráficas. *Revista Española de Paleontología*, **16**:9–28.
- Mángano, M.G.; Buatois, L.A.; West, R.R. & Maples, C.G. 1998. Contrasting behavioral and feeding strategies recorded by tidal-flat bivalve trace fossils from the upper Carboniferous of eastern Kansas. *Palaios*, **13**:335–351. doi:10.1043/0883-1351(1998)013<0335:CBAFSR>2.0.CO;2
- Mángano, M.G.; Buatois, L.A.; West, R.R. & Maples, C.G. 2002. *Ichnology of a Pennsylvanian equatorial tidal flat: the Stull Shale Member at Waverly, eastern Kansas*. Lawrence, Kansas Geological Survey, p. 1–133 (Bulletin 245).
- Mángano, M.G.; Carmona, N.B.; Buatois, L.A. & Guinea, F.M. 2005. A new ichnospecies of *Arthropycus* from the Upper Cambrian-Lower Tremadocian of Northwest Argentina: implications for the Arthropycid lineage and potential in ichnostratigraphy. *Ichnos*, **12**:179–190. doi:10.1080/10420940591009132
- Marintsch, E.J. & Finks, R.M. 1982. Lower Devonian ichnofacies at Highland Mills, New York and their gradual replacement across environmental gradients. *Journal of Paleontology*, **56**:1050–1078.



- Matsuda, N.S.; Winter, W.R.; Wanderley Filho, J.R. & Cacula, A.S.M. 2010. O Paleozoico da borda sul da Bacia do Amazonas, Rio Tapajós – Estado do Pará. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **18**:123–152.
- McCoy, V.; Strother, P.K. & Briggs, D.E.G. 2012. A possible tracemaker for *Arthropycus alleghaniensis*. *Journal of Paleontology*, **86**:996–1001. doi:10.1666/11-133R1.1
- McIlroy, D. & Garton, M. 2004. A worm's eye view of the Early Palaeozoic sea floor. *Geology Today*, **20**:224–230. doi:10.1111/j.1365-2451.2004.00485.x
- Melo, J.H.G. & Loboziak, S. 2003. Devonian-Early Carboniferous miospore biostratigraphy of the Amazon Basin, Northern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **124**:131–202. doi:10.1016/S0034-6667(02)00184-7
- Muniz, G.C.B. 1982. Ichnofósseis Devonianos da Formação Longá, no Estado do Piauí. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 32, 1982. *Anais*, Salvador, SBG, p. 1305–1316.
- Nara, M. 1995. *Rosselia socialis*: a dwelling structure of a probable terebellid polychaete. *Lethaia*, **28**:171–178. doi:10.1111/j.1502-3931.1995.tb01610.x
- Neto de Carvalho, C.; Fernandes, A.C.S. & Borghi, L. 2003. Diferenciação das icnoespécies e variantes de *Arthropycus* e sua utilização problemática em icnoestratigrafia: o resultado de homoplasias comportamentais entre anelídeos e artrópodes? *Revista Española de Paleontología*, **18**:221–228.
- Netto, R.G.; Benner, J.S.; Buatois, L.A.; Uchman, A.; Mángano, M.G.; Ridge, J.C.; Kazakauskas, V. & Gaigalas, A. 2012. Glacial environments. In: D. Knaust & R. Bromley (eds.) *Trace fossils as indicators of sedimentary environments*, Amsterdam, Elsevier, p. 299–327 (Developments in Sedimentology Series 64). doi:10.1016/B978-0-444-53813-0.00011-3
- Nogueira, A.C.R.; Truckenbrodt, W. & Soares, E.A.A. 1999. O icnogênero *Arthropycus* de depósitos sublitorâneos da Formação Nhamundá, (Siluriano Inferior) da Bacia do Amazonas, região de Presidente Figueiredo. *Revista Brasileira de Geociências*, **29**:135–140.
- Osgood, R.G. 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. *Paleontographica Americana*, **6**:281–444.
- 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 fossil facies models: environmental and allostratigraphic significance. In: R.G. Walker & N.P. James (eds.) *Facies models: response to sea level change*, Geological Association of Canada, p. 47–72.
- Pickerill, R.K.; Fyffe, L.R. & Forbes, W.H. 1988. Late Ordovician–Early Silurian trace fossils from the Matapedia Group, Tobique River, western New Brunswick, Canada. II Additional discoveries with descriptions and comments. *Maritime Sediments and Atlantic Geology*, **24**:139–148. doi:10.4138/1646
- Pollard, J.E. & Hardy, P.G. 1991. Trace fossils from the Westphalian D of Writhlington Geological Nature Reserve, nr. Radstock, Avon. *Proceedings of the Geologists' Association*, **102**:169–178. doi:10.1016/S0016-7878(08)80214-3
- Pollard, J.; Selden, P. & Watts, S. 2008. Trace fossils of the arthropod *Camptophyllia* from the Westphalian (Carboniferous) rocks of Lancashire, UK and their palaeoenvironmental context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **270**:399–406. doi:10.1016/j.palaeo.2008.01.032
- Radley, J.D.; Barker, M.J. & Munt, M.C. 1998. Bivalve trace fossils (*Lockeia*) from the Barnes High Sandstone (Wealden Group, Lower Cretaceous) of the Wessex Subbasin, southern England. *Cretaceous Research*, **19**:505–509. doi:10.1006/cres.1997.0109
- Richter, R. 1850. Aus der thüringischen grauwacke. *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften*, **2**:198–206.
- Rindsberg, A.K. 2012. Ichnotaxonomy: finding patterns in a welter of information. In: D. Knaust & R.G. Bromley (eds.) *Trace fossils as indicators of sedimentary environments*, Amsterdam, Elsevier, p. 45–78 (Developments in Sedimentology Series 64). doi:10.1016/B978-0-444-53813-0.00002-2
- Rindsberg, A.K. & Martin, A.J. 2003. *Arthropycus* in the Silurian of Alabama (USA) and the problem of compound trace fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **192**:187–219. doi:10.1016/S0031-0182(02)00685-5
- Rodriguez, J. & Gutschick, R.C. 1970. Late Devonian–Early Mississippian ichnofossils from western Montana and northern Utah. In: T.P. Crimes & J.C. Harper (eds.) *Trace Fossils*, Seel House Press, p. 407–438.
- Schlirf, M.; Uchman, A. & Kümmel, M. 2001. Upper Triassic (Keuper) non-marine trace fossils from the Haßberge area (Franconia, southeastern Germany). *Paläontologische Zeitschrift*, **75**:71–96. doi:10.1007/BF03022599
- Seilacher, A. 1955. Spuren und Fazies in Unterkambrium. In: O.H. Schindewolf & A. Seilacher (eds.) *Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan)*, Akademie der Wissenschaften und der Literatur, p. 117–143.
- Seilacher, A. 1964. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology*, **3**:253–256. doi:10.1111/j.1365-3091.1964.tb00464.x
- Seilacher, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, **5**:413–428. doi:10.1016/0025-3227(67)90051-5
- Seilacher, A. 1983. Upper Paleozoic trace fossil from the Gilf Kebir–Abu Ras area in southwestern Egypt. *Journal of African Earth Sciences*, **1**:21–34. doi:10.1016/0899-5362(83)90028-3
- Seilacher, A. 2000. Ordovician and Silurian arthropycid ichnostratigraphy. In: M.A. Sola & D. Worsley (eds.) *Geological Exploration in Murzuk Basin*, Elsevier, p. 237–258.
- Seilacher, A. 2007. *Trace fossil analysis*. Heidelberg, Springer-Verlag, 226 p. doi:10.1007/978-3-540-47226-1
- Seilacher, A. & Hagadorn, J.W. 2010. Early molluscan evolution: evidence from the trace fossil record. *Palaaios*, **25**:565–575. doi:10.2110/palo.2009.p09-079r
- Seilacher, A. & Seilacher, E. 1994. Bivalvian trace fossils: a lesson from actuopalaeontology. *Courier Forschungsinstitut Institut Senckenberg*, **169**:5–15.
- Shah, S.K. & Sudan, C.S. 1983. Trace fossils from the Cambrian of Kashmir and their stratigraphic significance. *Journal Geological Society of India*, **24**:194–202.
- Smith, A.; Braddy, S.J.; Marriott, S.B. & Briggs, D.E.G. 2003. Arthropod trackways from the Early Devonian of South Wales: a functional analysis of producers and their behaviour. *Geological Magazine*, **140**:63–72. doi:10.1017/S0016756802006982
- Soares, J.L. & Nogueira, A.C.R. 2006. Fácies deposicionais e traços fósseis do Devoniano inferior da Bacia do Amazonas, região de Presidente Figueiredo, AM. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 43, 2006. *Livro de Resumos*, Aracaju, SBG, p. 283.
- Vallon, L.H.; Rindsberg, A.K. & Bromley, R.G. 2016. An updated classification of animal behavior preserved in substrates. *Geodinamica Acta*, **28**:5–20. doi:10.1080/09853111.2015.1065306
- Walter, H. & Gaitzsch, B. 1988. Beiträge zur Ichnologie limnisch-terrestrischer Sedimentationsräume Teil II: *Diplichnites minimus* n. ichnosp. aus dem Permosiles des Flechtinger Höhenzuges. *Freiberger Forschungshefte, C*, **427**:73–84.
- Wanderley Filho, J.R. & Costa, J.B.S. 1991. Contribuição à evolução estrutural da Bacia do Amazonas e suas relações com o embasamento. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DA AMAZÔNIA, 3, 1991. *Anais*, Belém, SBG, p. 244–259.