



Universidade de Brasília – UNB
Instituto de Geociências – IG
Programa de Pós-Graduação em Geologia

**Iconofósseis e Paleorraízes do Grupo Bauru, Cretáceo Superior, do Sudeste do
Brasil**

Tese de Doutorado n°145

Adriano Santos Mineiro

Orientador: Rodrigo Miloni Santucci

Brasília, Agosto de 2018



Universidade de Brasília – UNB
Instituto de Geociências – IG
Programa de Pós-Graduação em Geologia

**Iconofósseis e Paleorraízes do Grupo Bauru, Cretáceo Superior, do Sudeste do
Brasil**

Tese de Doutorado n° 145

Adriano Santos Mineiro

Orientador: Rodrigo Miloni Santucci

Tese de doutorado apresentada ao Instituto de Geociências da Universidade de Brasília como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Geologia, na área de concentração de Bioestratigrafia e Paleoecologia.

Brasília, Agosto de 2018

Banca Examinadora

Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci (UnB)

Prof. Dr. Antônio Carlos Sequeira Fernandes (UFRJ)

Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho (UFRJ)

Prof. Dr. Ricardo Lourenço Pinto (UnB)

Tese apresentada na forma de artigos conforme Art. 34 do Regimento da Pós-Graduação do Instituto de Geociências.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao meu orientador, Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci, por aceitar esse desafio de me orientar com um tema diferente do seu foco principal de estudos, por toda paciência, conselhos e incentivos ao longo dos últimos anos.

Aos meus pais, Marta dos Santos Oliveira e Manoel Mineiro de Oliveira por todo esforço, dedicação e apoio. E meu irmão André Santos Mineiro, que além de irmão é meu melhor amigo.

Aos meus amigos de infância e que até hoje me aturam: Abner, Bodão, Custela, Neném, Hizim, Guto e Dennis (onde estiver).

A todos meus familiares que me apoiaram, em especial à minha prima Vânia por todas conversas e incentivo.

Aos amigos e colegas de longa data na paleontologia Dr. Carlos Eduardo Maia de Oliveira, Dr. David Teixeira Guidoti, Dr. Marco Brandalise de Andrade e William Roberto Nava.

Aos colegas e amigos de pós-graduação Daniel Martins dos Santos, Fábio Antônio de Oliveira, Glauber Oliveira Cunha, Henrique Zimmermann Tomassi, Joyce Celerino de Carvalho, Lucila Monteiro de Souza, Roberto de Souza Dias Ricart, Felipe Mendes dos Santos Cardia e Marcos Vitor Dumont Júnior, por cada momento que me proporcionaram nessa jornada.

Um agradecimento especial aos professores, Dr. Ricardo Lourenço Pinto, Dr. José Roberto Pujol Luz e Dra. Dulce Maria Sucena da Rocha, por todo incentivo e sugestões ao longo desses anos.

Agradeço a Mírian Márcia Nascimento dos Reis, por me proporcionar momentos de alegria, mesmo estando distante.

Um obrigado a Alexandra Elbakyan por desenvolver o Sci-HUB e proporcionar a todos a possibilidade de ler um artigo científico.

A todos que me acolheram no Rio Grande do Sul, em especial aos amigos que fiz nessa jornada: Jorge Villegas-Martín, Samuel Noll, Marta Kekhoff, Ilana Lehn, Rodrigo Horodyski, Alan Jenisch, Jennifer Mesa, Daniel Sedorko, João Lima, Hugo Schmidt-Neto, Tânia Dultra e a professora Dra. Renata Guimarães Netto, por toda dedicação e amor no ensino da paleoicnologia.

Ao auxílio financeiro proporcionado por bolsa de estudos via CAPES.

Ao programa de Pós-Graduação, por proporcionar a realização dessa pesquisa, ao professor Dr. Demerval Aparecido do Carmo por disponibiliza a utilização dos equipamentos de microscopia do laboratório de micropaleontologia. E ao Laboratório de Geocronologia pela utilização do MEV (microscópio eletrônico de varredura).

Enfim, agradeço a todos que passaram pela minha vida, todos tiveram um significado que me proporcionaram chegar até aqui.

“... Pensa! O pensamento tem poder.
Mas não adianta só pensar.
Você também tem que dizer! Diz!
Porque as palavras têm poder.
Mas não adianta só falar.
Você também tem que fazer! Faz!
Porque você só vai saber se o final vai ser feliz
depois que tudo acontecer...”
Gabriel O Pensador (Se Liga Aí)

*“Eu escolhi escrever sobre coisas impossíveis,
porque sobre as possíveis já foi escrito demais”*

Silvio Rodríguez

Sumário

Apresentação	1
Capítulo 1 – Uma introdução à paleoicnologia e ao Grupo Bauru.....	2
Resumo.....	2
Introdução.....	2
Contexto geológico	4
Diversidade paleoicnológica do Grupo Bauru.....	4
Conclusão	7
Referências.....	7
Capítulo 2 - Ocorrência de excepcional preservação de aglomerado de glomerosporos na Formação Marília (Membro Echaporã), Grupo Bauru, Cretáceo Superior, Brasil	12
Resumo.....	12
Introdução.....	12
Contexto Geológico.....	14
Materiais e Métodos	15
Descrição	15
Discussão.....	18
Registro fossilífero.....	22
Análise paleoecológica e paleoambiental.....	23
Preservação do material fúngico.....	26
Conclusão	28
Agradecimentos	29
Referências.....	29
Capítulo 3 - Implicações tafonômicas da icnofábrica <i>Taenidium barretti</i> e bioerosões sobre ossos de Baurusuchidae (Crocodylomorpha) na Formação Adamantina, Cretáceo Superior do Brasil.....	39
Resumo.....	39
Introdução.....	39
Materiais e métodos	41
Contexto geológico	43
Resultados e Discussões.....	48
Experimento de decomposição.....	48
Icnofábrica <i>Taenidium barretti</i>	51
Bioerosões em ossos	52
Um caso de <i>Taenidium barretti</i> e deterioração óssea	54

Considerações finais.....	56
Agradecimentos	57
Referências.....	57
Capítulo 4 - Ichnofabrics and ichnofossils from the continental deposits of the Serra da Galga Member, Marília Formation, Bauru Group (Upper Cretaceous), Uberaba, Minas Gerais, Brazil64	
Abstract	64
1 – Introduction.....	64
2 – Material and methods.....	65
3 – Geological setting	66
3.1- The Serra da Galga Member	69
3.2 - Geology of the study area	70
4 – Ichnofabrics from the Serra da Galga Member.....	75
4.1 - Rhizobioturbation ichnofabric	75
4.2 - Rhizohalo- <i>Skolithos</i> ichnofabric	76
4.3 - <i>Skolithos</i> ichnofabric	77
4.4 - <i>Taenidium</i> ichnofabric.....	77
4.5 - <i>Skolithos-Taenidium barretti</i> ichnofabric.....	77
5 – Ichnofossils from the Caieira outcrop	79
6– Analysis and paleoecologic and paleoenvironmental interpretations.....	86
6.1 - The Caieira Outcrop	86
6.2 - BR 050 outcrop.....	89
7 - Conclusions	95
Acknowledgements.....	97
References.....	97
Conclusões finais	106

Apresentação

O formato dessa tese segue o Regulamento do Programa de Pós-graduação em Geologia da Universidade de Brasília, ano de vigência 2017, conforme o Art. 34 do regimento. No texto são apresentadas novas ocorrências de icnofósseis de invertebrados, fósseis de fungos associados a rizólitos e relações tafonômicas de icnofábrica *Taenidium barretti* e ossos de Baurusuchidae (Crocodylomorpha) em rochas do Grupo Bauru, Cretáceo Superior, do Sudeste do Brasil. O estudo é apresentado em quatro partes distintas, onde o Capítulo 1 trata sobre aspectos gerais do estudo de paleoicnologia e uma visão geral desses no Grupo Bauru. O Capítulo 2 trata de um trabalho de continuação do artigo publicado no mestrado, onde é descrita uma nova ocorrência de fungos micorrízicos arbusculares no Membro Echaporã, elaborado para ser submetido para o periódico *New Phytologist*. O Capítulo 3 se concentra em aspectos tafonômicas de Baurusuchidae (Crocodylomorpha) na Formação Adamantina, com realização de experimentos de decomposição, este capítulo poderá ser desmembrado em dois artigos posteriormente, onde a parte do experimento e comparação com material fóssil será possivelmente submetida para o periódico *Palaios* e a parte de *Taenidium barretti* associado à possível perfuração será submetido para o periódico *Ichnos*. O Capítulo 4 apresenta um artigo publicado no periódico *Journal of South American Earth Sciences* sobre icnofábrica e icnofósseis no Membro Serra da Galga, na região de Uberaba-MG.

Os textos foram elaborados seguindo basicamente os padrões dos periódicos internacionais distintos, que pretendemos publicar os trabalhos.

Capítulo 1 – Uma introdução à paleoicnologia e ao Grupo Bauru

Resumo

Neste capítulo um pequeno resumo da história dos estudos de paleoicnologia é apresentado, o qual narra as decisões tomadas pela comunidade icnológica, onde se entrou em consenso sobre definições das diretrizes icnotaxonômicas usadas ao longo desse texto. O Grupo Bauru também é retratado, com ênfase nas formações Adamantina e Marília, onde são destacados os icnofósseis até então encontrados, para introduzir o leitor ao contexto do assunto discutido.

Palavras chave: icnofósseis, rizólitos, Cretáceo, Bacia Bauru

Introdução

O estudo de icnofósseis fornece dados importantes para a sedimentologia (meio ambiente) e paleontologia (comportamento do produtor, evolução do ecossistema, estratigrafia) (Seilacher, 1953). As diretrizes para definição de icnofósseis sofreram modificações ao longo do tempo devido ao impasse entre pesquisadores e o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Além disso, há problemas causados por interpretações errôneas, algumas vezes por preservação e qualidade do material. Na icnologia, um icnotáxon é considerado como o nome atribuído a um icnofóssil (e.g. Bromley, 1990; Magwood, 1992; Pickerill, 1994) termo que é usado ambigualmente no glossário do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica apenas para "trilhas, pista ou tocas fossilizadas". De fato, muitas outras estruturas biogênicas também são vestígios fósseis e o termo obsoleto "atividade de um animal" não é usado na literatura icnológica moderna (Bertling *et al.*, 2003).

Geralmente, um icnofóssil pode ser definido como uma estrutura morfológicamente recorrente resultante da atividade de vida de um organismo individual (ou um grupo monoespecífico de organismos) que modifica o substrato (Bromley, 1996). Isso significa que a “atividade de organismos fossilizados” em que um substrato não é modificado, não se qualifica nem como um icnofóssil e nem como um icnotáxon. Ovos fósseis, galhas de plantas e atividade de animais não são considerados mais icnofósseis. As secreções realizadas por organismos também não são icnofósseis. Assim como teias de aranha, casulos, pupas, pérolas e cálculos, não são icnofósseis. Como os representantes da maioria desses grupos receberam nomes regidos pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, eles estão atualmente classificados em uma parataxonomia. Algumas outras estruturas são ocasionalmente listadas como icnofósseis, exemplo: estromatólitos, estruturas patológicas e solos, bem como sinais de tecnologia humana, nesse caso, não são nem icnotáxons e nem a “atividade de organismos fossilizados” e não devem ser abrangidos pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Bertling *et al.*, 2003).

Em Bertling *et al.* (2006) é apresentado um consenso de icnólogos de várias subdisciplinas com uma abordagem abrangente e uniforme da icnotaxonomia. Onde eles sugerem reformular o glossário do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica da seguinte maneira: ‘atividade de um animal’ deve ser substituído por ‘vestígio fóssil (icnofóssil)’ definido como ‘uma estrutura morfológica recorrente resultante da atividade vital de um organismo individual (ou organismos homotípicos) que altera o substrato, isto é, tocas, perfuração e impressão, coprólitos, gastrólitos, regurgitalitos, ninhos, teias de aranha, minas em folhas, marcas de mordida e roedura. Os não icnofósseis, ovos, cálculos, pérolas, estruturas de encaixe, solos, estromatólitos, estruturas patológicas e sinais de tecnologia humana.

Trabalhos de campo sob coordenação do Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci, realizados com intuito de descrever afloramentos nas regiões dos Estados de São Paulo (Municípios de Fernandópolis, Jales e Marília) e Minas Gerais (Município de Uberaba), em depósitos das formações Adamantina e Marília do Grupo Bauru, Cretáceo Superior, têm fornecido grande quantidade de icnofósseis (escavações e perfurações de invertebrados, coprólitos de vertebrados e rizólitos (icnofósseis de raízes)), associados com restos de vertebrados (crocodilomorfos e dinossauros saurópodos).

Contexto geológico

O Grupo Bauru aflora nos estados de São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás, ocupando uma área de aproximadamente 230.000 km² (Fulfaro *et al.*, 1994). As unidades mais importantes do ponto de vista paleontológico são as formações Araçatuba, Adamantina, Uberaba e Marília. Correspondem a depósitos essencialmente arenosos, acumulados por sistemas fluviais entrelaçados, com lagos efêmeros e leques aluviais marginais (Fernandes & Coimbra, 1994). O Grupo Bauru, em conjunto com os depósitos eólicos do Grupo Caiuá, forma a Bacia Bauru (Batezelli, 2010) (Fig. 1).

Diversidade paleoicnológica do Grupo Bauru

As unidades geológicas mais estudadas em termos de icnofósseis são as formações Adamantina e Marília, ambas sendo muito retratadas pelo seu conteúdo fossilífero em

geral, com ênfase principalmente no estudo de fósseis de vertebrados.

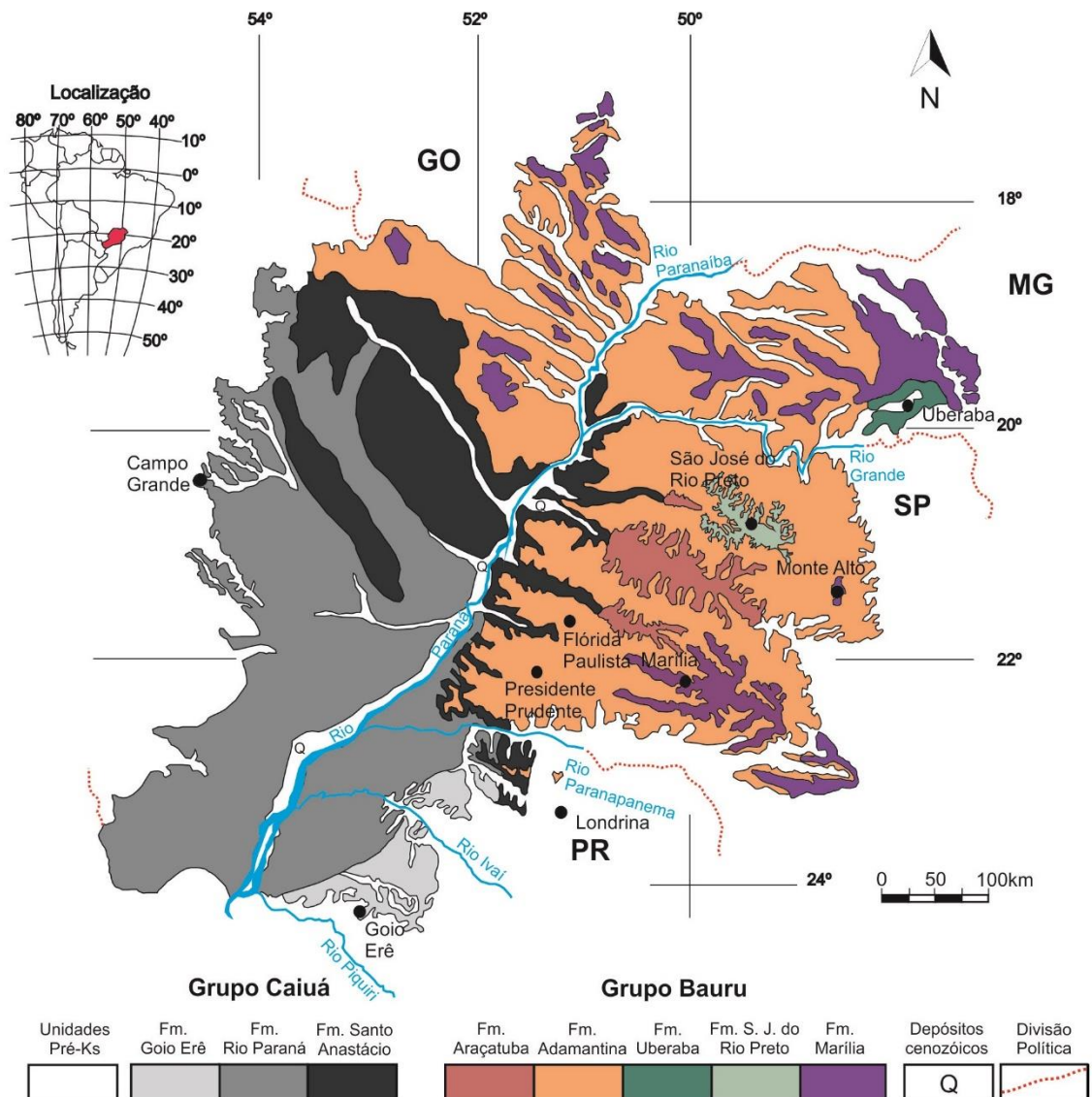


Figura 1. Mapa geológico da Bacia Bauru. Modificado de Fernandes (1998), Fernandes & Coimbra (1996).

Na Formação Adamantina Fernandes & Carvalho (2006) encontraram os exemplares de *Arenicolites* isp., *Macanopsis* isp., *Palaeophycus heberti* e *Taenidium barretti* em três pontos da região Sudoeste do Estado de São Paulo, indicando junto com os depósitos sedimentares das localidades um ambiente fluvial entrelaçado com barras arenosas expostas e planícies de inundação, onde eles sugerem a icnofácies *Scoyenia* para Formação Adamantina. Em Carvalho *et al.* (2009) é descrito uma icnoespécie de *Coprinisphaera* cf. *C. ecuadorinsis* Sauer, 1955. Que amplia a distribuição estratigráfica

do icnogênero, antes registrado somente no cenozoico. Vasconcellos & Carvalho (2010) descrevem uma assembleia paleoicnológica associada com Baurusuchidae na região de General Salgado no Estado de São Paulo, onde eles acrescentam o icnogênero *Trypanites* a Formação Adamantina estando associados a camadas de arenito fino com cimentação carbonática e sugerem que os produtores dos *Taenidium* encontrados associados aos Baurusuchidae estavam participando do processo de decomposição. E Cardoso *et al.* (2013), apresenta até então os icnogêneros já encontrados para Formação Adamantina com o crescimento de *Skolithos*.

A Formação Marília apresenta a maior quantidade de trabalhos relacionados a icnofósseis do Grupo Bauru, entre eles trabalhos com coprólitos na região de Peirópolis no Estado de Minas Gerais, com a descrição da morfologia e conteúdo interno do material (Souto & Fernandes, 2015; Oliveira & Santucci, 2017). Devido à preservação de paleossolos, uma das características dos sedimentos da Formação Marília é a ocorrência de rizólitos nos membros Echaporã e Serra da Galga (e.g. Fernandes, 2010; Dal’Bó *et al.*, 2010; Basilici *et al.*, 2016; Mineiro *et al.*, 2017). Ocorrências de escavação relacionadas a esses paleossolos são relatadas e identificadas. Entre elas a icnoespécie *Taenidium barretti* é a mais comum, também é observado outra estrutura meniscada, *Beaconites* isp., além de estruturas simples na vertical (*Skolithos*) (Mineiro *et al.*, 2017; Mineiro & Santucci, 2018). Também foram encontrados estruturas similares a estruturas de atividades de cupins (*Daimoniobarax*) (Nascimento *et al.*, 2017a). E estruturas de macroinvertebrados associados a planícies de inundação com desenvolvimento de paleossolos, provavelmente produzidos por lagostins (*Camborygma litonomos*) (Nascimento *et al.*, 2017b).

Nos últimos anos na região de Peirópolis no Estado de Minas Gerais foram relatados os icnogêneros *Arenicolites* e *Skolithos* que são identificados associados a

descoberta de um crocodilomorfo (Carvalho *et al.*, 2004), perfurações em pseudo-coprólitos (*Asthenopodichnium fallax*) que são interpretadas como sendo feitas por invertebrados em ambiente de água doce, onde os autores propuseram a icnofácie *Trypanites* (Francischini *et al.*, 2016), e recentemente bioerosões em ossos de titanossauros, onde foram descritos a presença de 4 morfotipos e fragmentos de tocas com similar morfologia a ophiomorphids (Paes Neto *et al.*, 2018). Em Mineiro & Santucci (2018) é apresentada uma descrição mais profunda sobre essas tocas, onde eles chegam a interpretação que seriam *Thalassinoides*-like, sendo estruturas produzidas por crustáceos e é proposto a icnofácie *Scoyenia*.

Conclusão

Os icnofósseis de invertebrados podem ser utilizados para tentar identificar o grupo taxonômico responsável por sua produção (identificação de invertebrados). Além disso, juntamente com os rizólitos, auxiliam na caracterização do ambiente atuante na deposição dos sedimentos onde estes fósseis foram encontrados. Atualmente, os trabalhos com paleoicnologia no Grupo Bauru têm aumentado, proporcionando novas evidências para as interpretações paleoambientais, paleoecológicas e sedimentológicas do Grupo Bauru.

Referências

Basilici G, Dal’Bó PFF, Oliveira EF. 2016. Distribution of palaeosols and deposits in the temporal evolution of a semiarid fluvial distributary system (Bauru Group , Upper Cretaceous , SE Brazil). *Sedimentary Geology* **341**: 245–264.

Batezelli A. 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências* **40**: 265–285.

Bertling M, Braddy SJ, Bromley RG, Demathieu GR, Genise J, Mikuláš R, Nielsen JK, Nielsen KSS, Rindsberg AK, Schlirf M, et al. 2006. Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia* **39**: 265–286.

Bertling M, Braddy S, Bromley RG, Demathieu GD, Mikuláš R, Nielsen JK, Rindsberg AK, Schlirf M, Uchman A. 2003. Draft proposal to emend the Code with respect to trace fossils: request for comments. *Bulletin of Zoological Nomenclature* **60(2)**: 141–142.

Bromley RG. 1990. *Trace fossils: biology and taphonomy*. London: Unwin Hyman.

Bromley RG. 1996. *Trace fossils: biology, taphonomy, and applications*. London: Chapman and Hall.

Cardoso CD, Carvalho IS, Fernandes ACS. 2013. O conteúdo icnológico da Formação Adamantina (Cretáceo superior, Bacia Bauru). In: XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. Gramado, 300–301.

Carvalho IS, Gracioso DE, Fernandes ACS. 2009. Uma câmara de coleóptero (Coprinisphaera) do Cretáceo Superior, Bacia Bauru. *Revista Brasileira de Geociências* **39**: 679–684.

Carvalho I de S, Ribeiro LCB, Avilla L dos S. 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* **7**: 975–1002.

Dal’Bó PFF, Basilici G, Angélica, R S. 2010. Factors of paleosol formation in a Late Cretaceous eolian sand sheet paleoenvironment, Marília Formation, Southeastern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **292**: 349–365.

Fernandes LA. 2010. Calcretes e registros de paleossolos em depósitos continentais neocretáceos (Bacia Bauru, Formação Marília). *Revista Brasileira de Geociências* **40**: 19–35.

Fernandes ACS, Carvalho IS. 2006. Invertebrate Ichnofossils From The Adamantina Formation (Bauru Basin, Late Cretaceous), Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* **9**: 211–220.

Fernandes LA, Coimbra AM. 1994. O Grupo Caiuá (Ks): revisão estratigráfica e contexto deposicional. *Revista Brasileira de Geociências* **24**: 164–176.

Francischini H, Paes Neto VD, Martinelli AG, Pereira VP, Marinho TS, Teixeira VPA, Ferraz MLF, Soares MB, Schultz CL. 2016. Invertebrate traces in pseudocoprolites from the Upper Cretaceous Marília Formation (Bauru Group), Minas Gerais State, Brazil. *Cretaceous Research* **57**: 29–39.

Fulfaro VJ, Perinotto JAJ, Barcelos JH. 1994. A margem goiana do Grupo Bauru: implicações na litoestratigrafia e paleogeografia. In: Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil. Rio Claro, 81–84.

Magwood JPA. 1992. Ichnotaxonomy: a burrow by any other name? In: Maples CG, West RR, eds. Trace Fossils. Paleontological Society Short Courses in Paleontology, 15–33.

Mineiro AS, Santucci RM. 2018. Ichnofabrics and ichnofossils from the continental deposits of the Serra da Galga Member, Marília Formation, Bauru Group (Upper Cretaceous), Uberaba, Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* **86**: 287–300.

Mineiro AS, Santucci RM, da Rocha DMS, de Andrade MB, Nava WR. 2017.

Invertebrate ichnofossils and rhizoliths associated with rhizomorphs from the Marília Formation (Echaporã Member), Bauru Group, Upper Cretaceous, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* **80**: 529–540.

Nascimento DL, Batezelli A, Ladeira FSB. 2017a. First record of lobed trace fossils in Brazil's Upper Cretaceous paleosols: rhizoliths or evidence of insects and their social behavior? *Journal of South American Earth Sciences* **79**: 364–376.

Nascimento DL, Batezelli A, Ladeira FSB. 2017b. Freshwater Decapoda trace fossils in floodplain paleosols of Marília Formation in Minas Gerais State (SE Brazil). *Revista Brasileira de Paleontologia* **20**: 287–298.

Oliveira FA, Santucci RM. 2017. Criteria for recognition and taphonomy of coprolites from the Serra da Galga Member, Marília Formation (Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* **78**: 1–16.

Paes Neto VD, Francischini H, Martinelli AG, Marinho TDS, Ribeiro LCB, Soares MB, Schultz CL. 2018. Bioerosion traces on titanosaurian sauropod bones from the Upper Cretaceous Marília Formation of Brazil. *Alcheringa*: 1–12.

Pickerill RK. 1994. Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. In: Donovan SK, ed. *The palaeobiology of trace fossils*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 3–42.

Seilacher A. 1953. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* **96**: 421–452.

Souto PRF, Fernandes MA. 2015. Fossilized excreta associated to dinosaurs in Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* **57**: 32–38.

Vasconcellos FM, Carvalho IS. 2010. Paleoichnological assemblage associated with *Baurusuchus salgadoensis* remains, a Baurusuchidae Mesoeucrocodylia from the Bauru Basin, Brazil (Late Cretaceous). *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* **51**: 227–237.

Capítulo 2 - Ocorrência de excepcional preservação de aglomerado de glomerosporos na Formação Marília (Membro Echaporã), Grupo Bauru, Cretáceo Superior, Brasil

Resumo

Esse trabalho reporta e descreve a presença de um aglomerado de glomerosporos encontrado no Estado de São Paulo, Brasil, em um afloramento da Formação Marília, Grupo Bauru (Cretáceo Superior), apresentando excepcional estado de preservação, com morfotipo entrofosporoide. Estes fungos ocorrem em um filamento micélico associados a um molde de raiz. Sua morfologia é similar aos espécimes atuais *Acaulospora colombiana* e *Archaeospora schenckii*. É feita uma interpretação com associação de icnofósseis de invertebrados para o transporte destas micorrizas no ambiente, que indica a provável ocorrência de micorrizas em outras regiões da Formação Marília; e uma análise de uma possível causa de preservação com base na precipitação de calcita. Essas características e novos estudos, podem indicar novas ocorrências desses materiais em outras áreas do Grupo Bauru e estudos com isótopos de C indicaram a proveniência da calcita encontrada.

Palavras chave: Micorrizas, calcita, icnofósseis, rizólitos, glomerosporos

Introdução

As micorrizas são organismos simbiontes de associação obrigatória com raízes majoritariamente terrestres, sendo que aproximadamente 90% das plantas terrestres apresentam relação mutualística com fungos dos solos, onde aumentam a zona de absorção de fósforo, apresentam maior crescimento e tolerância a estresses bióticos e

abióticos do ambiente, sendo de grande importância para a manutenção dos mesmos (Cairney, 2000; Smith & Read, 2008a; Brundrett & Tedersoo, 2018).

A classificação dos fungos micorrízicos arbusculares (FMA) apresenta muitas modificações nos últimos anos, onde estes foram considerados como representantes da família Endogonaceae, passando para ordem Glomales (dentro dos Zygomycetes, grupo contido em Zygomycota na classificação mais antiga), e mudando para o filo Glomeromycota se separando dos Zygomycota. Em trabalhos recentes, os FMA são classificados sistematicamente como Glomeromycotina, sendo grupo-irmão de Muromycotina, dentro do filo Mucoromycota (Spatafora *et al.*, 2016; Tang *et al.*, 2016).

Evidências de possíveis ocorrências de Glomeromycotina são relativamente raras, tendo sido relatadas para o Cambriano (Pirozynski & Dalpé, 1989; Horodyskyj *et al.*, 2012), no Ordoviciano com presença de esporos e hifas (Redecker *et al.*, 2000, 2002). Além das excelentes preservações do Devoniano relacionadas à flora de Rhynie, que são as evidências fósseis mais antigas de glomeromicotas em simbiose com plantas terrestres (e. g. Remy *et al.*, 1994; Taylor *et al.*, 1995; Redecker, 2002; Helgason & Fitter, 2005; Strullu-Derrien *et al.*, 2014). Para o Carbonífero foram descritos FMA-like (Krings *et al.*, 2011) e FMA associados com raízes pequenas (Strullu-Derrien *et al.*, 2009) e, para o Permiano, foram reportados exemplares de glomeromycota, gênero *Glomites*, com hifas que lembram o tipo-*Paris* (Harper *et al.*, 2013). Para o Mesozoico, são conhecidos nódulos de fungos arbusculares em raízes de coníferas do Triássico (Schwendemann *et al.*, 2011), e, no Jurássico da Argentina, são relatadas hifas tipo-*Arum* (García-Massini *et al.*, 2016) e esporos atribuídos a glomeromycetes (*Glomus*) (García-Massini *et al.*, 2012). Além de nódulos de micorrizas em coníferas do Cretáceo Inferior da Austrália (Cantrill & Douglas, 1988) e, para o Cretáceo médio, foram relatados chlamydosporos de Glomeromycota em âmbar na França (Adl *et al.*, 2011).

Dada a relação simbiótica que esses fungos possuem com determinadas plantas terrestres, o estudo desse tipo de fóssil, quando possível, devido à raridade de sua preservação no registro fóssil, fornece informações importantes sobre a dinâmica da vegetação e do solo dos locais onde ocorrem.

Aqui descrevemos um exemplar de fungo micorrízico arbuscular (FMA), encontrado na região de Marília-SP (Brasil), coletado junto a um esqueleto de dinossauro saurópodo em uma escavação que removeu aproximadamente 5000 toneladas de rocha associadas ao Membro Echaporã da Formação Marília, Grupo Bauru. O material se encontra em excelente estado de preservação, associado a rizólitos e icnofósseis de invertebrados. Discutimos suas implicações paleoecológicas, paleoambientais e um possível fator de preservação para esse raro material fúngico.

Contexto Geológico

De acordo com Batezelli (2010), o Membro Echaporã da Formação Marília consiste de arenitos finos a grossos, com conglomerados intercalados, cimentados por carbonato de cálcio, com seixos de quartzo, gnaiss, quartzito, basalto, kamafugitos, nódulos carbonáticos e intraclastos de argilito, os quais representariam depósitos aluviais distais e/ou fluviais. De maneira geral, os arenitos são maciços e apresentam marcas de raízes. Outra proposta considera que o Membro Echaporã representa lençóis de areia eólica com canais fluviais subordinados (Fernandes, 2010; Dal’Bó *et al.*, 2010). Neste trabalho, seguimos a proposta de Batezelli (2010).

Em trabalhos baseados no conteúdo fossilífero, foi estipulada a idade maastrichtiana para a Formação Marília (Dias-Brito *et al.*, 2001; Santucci & Bertini, 2001; Gobbo-Rodrigues, 2002). Sendo a unidade do topo do Grupo Bauru, tendo como

composição essencialmente arenitos maciços e, em menor quantidade, conglomerados, cimentados por calcita, que conferem à paisagem um característico relevo de platôs.

Materiais e Métodos

O material aqui descrito encontra-se depositado na Universidade de Brasília (Campus de Planaltina), com o número de tombo FUP-Ic 79. Os rizólitos são interpretados com base em Klappa (1980) e os filamentos fúngicos foram interpretados como rizomorfos seguindo a interpretação de Mineiro *et al.* (2017) para o material. A arquitetura dos tipos de hifas é baseada em Friese & Allen (1991) entre elas a rede de infecção derivada da raiz (RIN), aqui sendo utilizada a terminologia *RIN-like*. A descrição dos esporos segue a terminologia (Glomerosporos) definida por Goto & Maia (2006), aqui utilizando-se o termo *glomerosporo-like* quando não é possível distinguir glomerosporos de sáculo esporífero.

As imagens foram feitas em estereomicroscópio ZEISS SteREO Discovery.V20 e as imagens de microscopia eletrônica de varredura (MEV) e espectroscopia de energia dispersiva (EDS) foram realizadas com microscópio JEOL Quantas 450. Todas imagens foram editadas e trabalhadas com Inkscape.

Descrição

Os rizomorfos se encontram em volta do molde da raiz, apresentam estruturas tubulares ramificadas, com conexões anastomosadas, de cor branca, com forma tipo teia e apresentam diâmetro variando de 140 a 600 μm , com engrossamento nas conexões (Fig. 1 A, B e C). Dentro dos tubos dos rizomorfos, observam-se cordões que se conectam às paredes (paralelas) internas, sendo prováveis hifas entrelaçadas que se abrem próximo às paredes. Apresentam forma de acorde (*chord-like fashion*, interpretado como uma

estrutura RIN-like), tendo largura máxima aproximada no centro de 18 μm e suas bases sempre mais largas, chegando à 91 μm (Fig. 1C e D). Também é observado em um dos RIN-like uma estrutura em forma de alça, com comprimento de 9.5 μm e largura 5 μm (Fig. 1 E). O aglomerado de glomerosporos-like se encontra dentro de parte do rizomorfo, não apresentando perídio e ocupando uma área de aproximadamente 1266 μm de comprimento e largura média de 270 μm (Fig. 2 A e na Fig. 2 B, observa-se que aglomerado provavelmente tem continuidade, a qual não é visível por causa de seu aprofundamento no sedimento).

Sáculo. Apresenta-se um exemplar definido como sáculo, com formato globoso com 56 μm de comprimento da conexão do pescoço até a outra extremidade e 65 μm de largura, com parede lisa, achatado no centro e com dobras nas extremidades. Na parte superior apresenta uma abertura 6 μm com extensão de 23 μm em direção ao centro. A hifa pescoço está na horizontal, próxima da base do glomerosporo, com comprimento de 27 μm e 4 μm de largura (Fig. 2 A e D). Ocorre também um possível sáculo esporífero que aparenta estar desenvolvendo glomerosporos nas proximidades da parede do tubo (rizomorfo), de difícil visualização, com sua parede toda colapsada/dobrada, com largura máxima de 22 μm e comprimento de 28 μm . O glomerosporo conectado a ele apresenta a base mais estreita (possível pescoço) de 3 μm , com comprimento total de 8 μm e terminal mais ovoide (possível glomerosporo) de 7 μm (Fig. 2 B).

Glomerosporos. O exemplar é caracterizado como glomerosporo (morfortipo entrofosporoide), pois está ligado a um sáculo esporífero (Fig. 2 A e D). Ele apresenta formato variando de globoso a elíptico, com parede lisa, porém está colapsado, apresentando comprimento de 85 μm e largura de 42 μm .

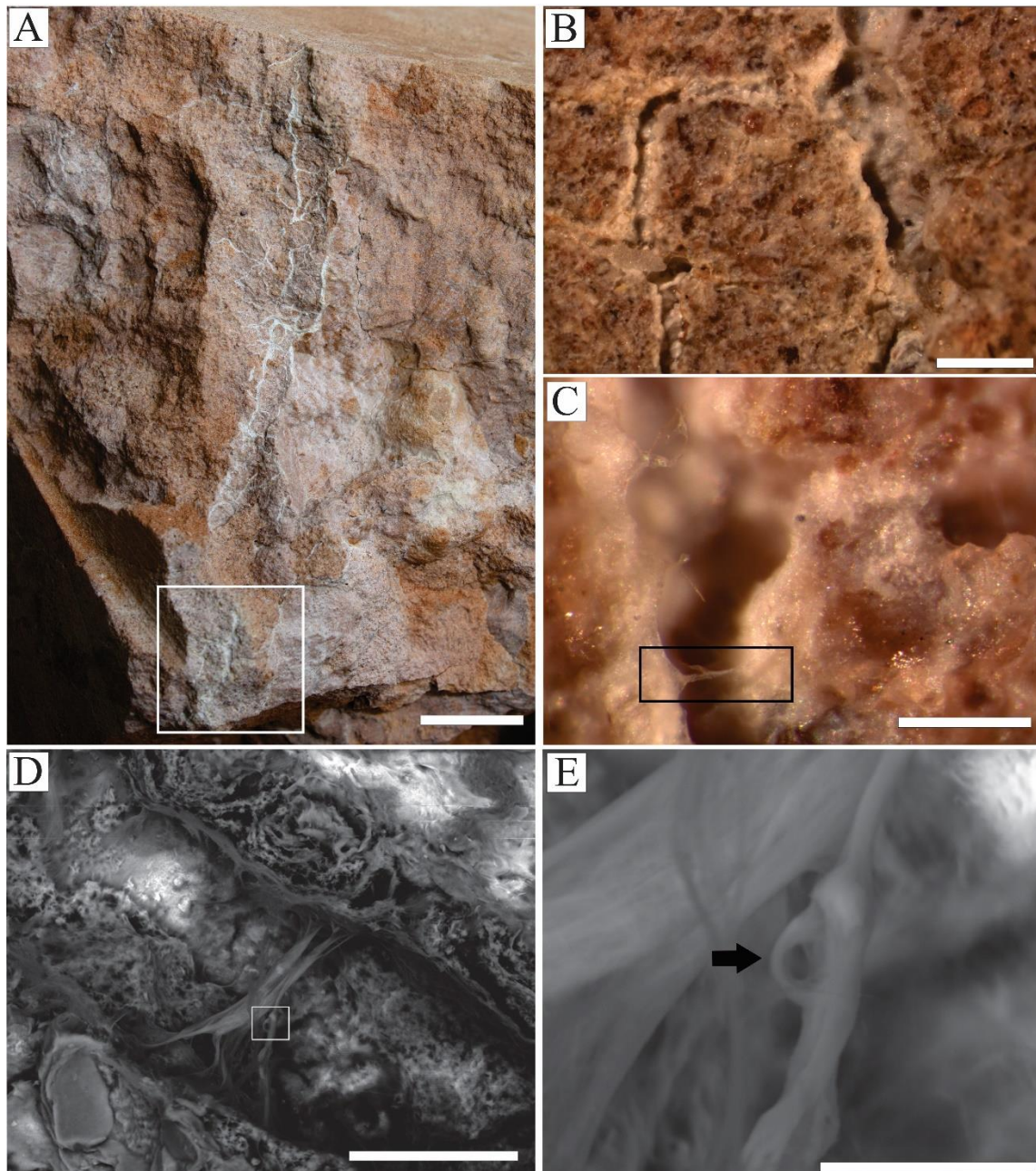


Figura 1. Imagens de lupa e MEV feitas no exemplar FUP-Ic 79, demonstrando associação de rizólito e rizomorfo. **A**, exemplar de rizomolde com cordão micélico (como uma rede) em toda sua extensão, quadrado branco delimitando área utilizada para MEV. **B**, tubos micélicos de coloração branca, onde se observa sua cavidade e maior largura nas suas conexões. **C**, imagem aproximada do tubo micélico, onde se tem vários filamentos interligando as paredes opostas (*RIN-like*, como destacado pelo retângulo preto). **D**, *RIN-like* conectando paredes do rizomorfo, com maior largura próximo às paredes, quadrado branco mostrando área ampliada na imagem **E**. **E**, imagem ampliada do *RIN-like* mostrando um exemplar com forma de alça (seta preta). Escalas em A = 1 cm, B = 1 mm, C = 200 μm , D = 100 μm e = 20 μm .

Glomerosporos-like. São observados aproximadamente 23 espécimes com formato globosos-subglobosos que, em sua maioria, estão achatados e deformados, com diâmetro médio entre 60-63 μm . A superfície da parede em geral é lisa (Fig. 2) e alguns exemplares

aparentam ter pequenas perfurações (Fig. 2 B, C e D). Três exemplares estão desconectados do agrupamento, mas apresentam suas hifas de sustentação conectadas (Fig. 2 A, B e D). Não é possível verificar camadas de paredes e dois exemplares apresentam uma pigmentação diferenciada (mais escura), estando conectados diretamente na parede do rizomorfo.

Hifas. As hifas estão dispersas por todo o limite do tubo e é possível observar nas extremidades um tipo de manto na parede conectado à hifa (Fig. 2 A). São cenocíticas com extensivas ramificações com junções em formas Y, T e H; apresentando irregularidades (pequenas projeções angulares) com diâmetro maior nas junções, chegando a 19 μm na junção de tipo H e variando entre 5-8 μm nos cordões ao longo da amostra. Não foram observadas conexões anastomosadas e encontramos uma hifa torcida e uma enrolada (Fig. 2 A, D e). As hifas próximas aos glomerosporos-*like* (sustentação) apresentam dimensões regulares, com diâmetro aproximado de 5 μm (Fig. 2 A e D).

Discussão

Os FMA são divididos em três principais componentes: a própria raiz, estruturas fúngicas dentro e em torno das células vegetais e micélio extrarradicular no solo (Smith & Read, 2008b). Nas amostras encontradas temos o material extrarradicular preservado e as raízes estão preservadas em forma de rizólito, no exemplar aqui descrito em rizomolde (Fig. 1 A).

Optamos pela terminologia aglomerado em vez de esporocarpo, devido o material estar contínuo/distribuído e não concentrado em grupos separados com hifas peridicas que os circundariam (Fig. 2 A e B). Os esporocarpos são definidos como uma estrutura de frutificação, na qual os glomerosporos são produzidos em conjunto e que podem ser circundados por hifas peridicas (Schenck & Pérez, 1990; Goto & Maia, 2005).

É possível identificar FMA por padrões de colonização nas raízes, com base na morfologia do micélio (hifas aseptadas, com projeções angulares e anastomose), mas é difícil chegar a uma identificação taxonômica ao nível de espécie. Para se obter uma identificação mais precisa é necessária uma análise da morfologia (exemplo: parede, coloração, ornamentação) e características da formação dos glomerosporos (acaulosporoide, entrofosporoide, gigasporoide, glomoide, radial glomoide, e escutelosporoide), e análise molecular (e. g. Brundrett *et al.*, 1996; INVAM; Oehl *et al.*, 2011; Redecker, 2002; Schüßler *et al.*, 2001; Smith & Read, 2008b; Souza, 2015; Spatafora *et al.*, 2016). Na amostra aqui descrita não é possível identificar camadas de parede. Porém, é possível identificar um glomerosporo no aglomerado com hifa pescoço ligada ao sáculo esporífero (Fig. 2 A e D), que é uma característica de produção de esporos conhecida como acaulosporoide e entrofosporoide.

Sáculo esporífero ocorre nos morfotipos acaulosporoide (gêneros *Acaulospora*, *Ambispora*, *Archaeospora* e *Otospora* (Redecker *et al.*, 2013)) e entrofosporoide (gênero *Entrophospora* (Kaonongbua *et al.*, 2010) e as espécies *Acaulospora colombiana* e *A. kentinensis* (Kaonongbua *et al.*, 2010) e *Archaeospora schenckii* (Schüßler & Walker, 2010) também apresentam morfotipo entrofosporoide. Segundo Kaonongbua *et al.* (2010), o morfotipo entrofosporoide representa uma característica convergente de pouca significância filogenética. Dimorfismo ocorre com estruturas acaulosporoide e glomoide, essa característica é descrita para espécies de Archaeosporaceae (Morton & Redecker, 2001) e Ambisporaceae (Morton & Benny, 1990; Walker *et al.*, 2007). Segundo Sieverding & Oehl (2006), glomerosporos acaulosporoides são formados lateralmente no pescoço do sáculo esporífero e glomerosporos entrofosporoides se formam por inchaço no talo da hifa do sáculo esporífero. Na amostra aqui analisada, é possível identificar um exemplar de glomerosporo entrofosporoide, devido a hifa pescoço estar ligada à lateral

da parede do glomerosporo (Fig. 2 A e D). Não é possível distinguir outros exemplares entre glomerosporos e sáculos esporíferos, pois as imagens de MEV não distinguem a espessura das paredes e cor.

As pequenas projeções angulares (Fig. 2 A, D e E) que são observadas em todo o micélio, segundo Taylor *et al.* (1995), podem representar hifas deterioradas. Os glomerosporos, glomerosporos-*like* e o sáculo esporífero dobrados/achatados (Fig. 2) são similares aos atuais quando postos sob pressão. Desta forma, o sáculo pode ter colapsado por estar vazio. A dimensão dos glomerosporos é a maior do reino Fungi, com variação interespecífica (10 – 1050 μm) e intraespecífica (Goto & Maia, 2006; Goto, 2009). As amostras aqui têm diâmetro entre 60 à 63 μm , estando próximas dos gêneros *Acaulospora* (acaulosporoide e glomoide), *Archaeospora* (acaulosporoide e glomoide), *Ambispora* (glomoide), *Claroideoglomerus* (glomoide), *Diversispora* (glomoide), *Glomus* (glomoide), *Paraglomerus* (glomoide), *Rhizophagus* (glomoide) e *Septoglomerus* (glomoide) (ver tabela 4.1 de Souza, 2015). Porém, o tamanho dos glomerosporos não deve ser usado para diferenciar espécies (e. g. Goto, 2009; Mosse & Bowen, 1968; Trappe & Schenck, 1982). Os glomerosporos e glomerosporos-*like* apresentam tamanho similar aos de *Acaulospora colombiana* e *Archaeospora schenckii* (ver figura 3 C e 5 em Sieverding & Oehl (2006)) que são exemplares que apresentam morfotipo entrofosporoide, sendo prováveis parentes próximos do fóssil aqui descrito.

Os tubos rizomorfos aparentemente sofreram uma deterioração, onde é possível ver seu interior (Fig. 1 B e C). Esses tubos apresentam ligações internas, semelhantes àquelas observadas no experimento de Friese & Allen (1991), onde eles descrevem arquitetura de hifas externas à raiz, sendo mais próxima em diâmetro e formato à “rede de infecção derivada da raiz (RIN)” (ver figura 3 (Friese & Allen, 1991)). Optamos pela terminologia RIN-*like*, pois a rede aqui está entre as paredes internas dos rizomorfos,

diferente do observado por Friese & Allen (1991), onde os filamentos de hifas saem de fragmentos de raízes e infectam outras raízes.

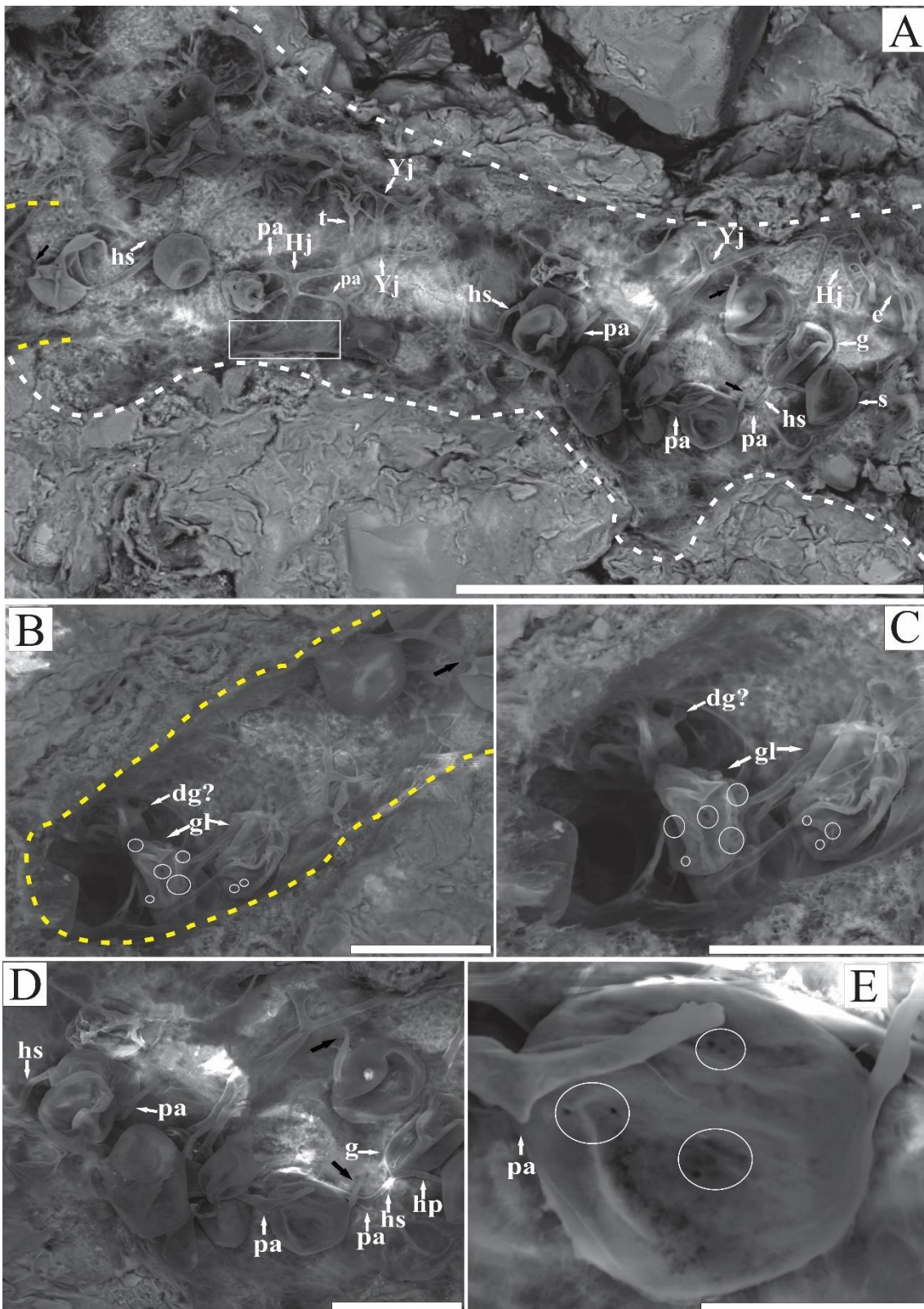


Figura 2. Imagens de MEV de tubo de rizomorfo, onde se observa um aglomerado de glomerosporos ligados por hifas. **A**, tubo com a maior porção do aglomerado, linhas tracejadas em amarelo indicam a continuação da imagem (**B**), glomerosporos-like (gl) por toda extensão do tubo ligados por hifas, em sua

maioria os gl estão achatados e dobrados, poucos exemplares estão desconectados das hifas (flechas pretas), com 1 exemplar de glomerosporo (g) ligado a um sáculo esporífero (s). Também é observada uma grande variedade de formas de hifas, com junções em forma de h (Hj), y (Yj) e t (Tj), uma hifa enrolada (e) e outra torcida (t); e ao longo delas são encontradas várias projeções angulares (pa), com uma certa regularidade nas hifas de sustentação (hs). **B**, tubo micélico se aprofundando na rocha, com 3 glomerosporos-like (gl), com algumas perfurações (círculos brancos), um possível desenvolvimento de glomerosporo (dg?), ligados por hifas e um glomerosporo desconectado (seta preta). **C**, imagem ampliada dos glomerosporos-like (gl) e possível desenvolvimento de glomerosporo (dg?) observados na imagem (**B**), círculos brancos indicam perfurações nas paredes. **D**, imagem ampliada, demonstrando a hifa pescoço (hp) que liga um glomerosporo (g) ao sáculo esporífero (s), vários glomerosporos-like com hifas de sustentação (hs), com 2 exemplares desconectados (seta preta) e projeções angulares (pa) nas hifas. **E**, glomerosporo-like com parede lisa, dobrada e com algumas perfurações (círculos brancos), e uma com projeção angular (pa). Escalas:, A = 500 µm, B, C e D = 100 µm e E = 40 µm.

Em Mineiro *et al.* (2017), foram encontrados rizomorfos associadas a rizólitos.

Na análise de MEV feita na amostra FUP-Ic 79, eles retiraram um fragmento da parte superior do exemplar e, no estudo aqui realizado, foi analisada a parte basal (Fig. 1 A). A estrutura em forma de alça (Fig. 1 E) é semelhante a *clamps*, porém essa característica é de hifas septadas. O exemplar aqui não apresenta septos e tem uma cor opaca que dificulta a visualização dessa característica, além de estar associado aos RIN-like, podendo ser uma estrutura deste. É necessário ressaltar que a hifa observada em Mineiro *et al.* (2017) é septada, sendo um fator importante, que pode explicar essa possível estrutura *clamp* vista no material aqui estudado.

Registro fossilífero

A ocorrência de fósseis fúngicos é rara e necessita de uma preservação privilegiada, pois o organismo não apresenta partes duras. As principais formas de preservação são por impressão, compressão, carbonização, moldes, petrificações e permineralização, material inalterado (ex: âmbar) (mais informações ver Taylor *et al.*, 2015). A evidência mais antiga de possíveis micorrizas é registrada em rochas do Ordoviciano (455-460 Ma) (Redecker *et al.*, 2000). Sendo a associação mais antiga de plantas e fungos arbusculares para o Devoniano (400 Ma) (Remy *et al.*, 1994; Taylor *et al.*, 1995).

Espécies extintas podem ser similares às atuais (e. g. *Glomytes*, *Glomorphites* e *Palaeoglomus* (= *Glomus*), *Gigasporytis* (= *Gigaspora*), *Scutellosporytis* (= *Scutellospora*) (Taylor *et al.*, 1995; Phipps & Taylor, 1996; Redecker *et al.*, 2002; Dotzler *et al.*, 2006; García-Massini, 2007), mas não há como saber se essas linhagens se perpetuaram por tanto tempo, sendo um obstáculo na classificação de FMA fósseis o fato que as definições de micorrizas modernas incluem uma mistura de caracteres morfológicos, fisiológicos e moleculares que são difíceis, ou mesmo impossíveis, de determinar em fósseis (Schwendemann *et al.*, 2011).

Em Taylor *et al.* (2015b) é ressaltado o cuidado que se deve ter para que não haja interpretação errônea e associação do material com fungos atuais, sendo necessário detalhar o cenário sedimentológico e a história deposicional, especialmente a geoquímica, das sequências de rochas. Aqui as amostras coletadas foram encontradas à 4 m abaixo da superfície rochosa, onde pelo menos 1,5 m é de uma camada de calcrete resistente (ver figura 2 de Mineiro *et al.* (2017), camada D) onde se encontram as amostras de micorrizas). Assim, temos evidências sólidas de que o material fúngico aqui descrito não é proveniente de contaminação (material recente ou posterior a fossildiagnese), pois, caso contrário, os mesmos tipos de fungos deveriam ser encontrados nos níveis acima.

Análise paleoecológica e paleoambiental

A região de Marília e arredores é bem conhecida pela presença de somatofósseis (vertebrados e invertebrados) e ocorrências de icnofósseis de invertebrados (Nobre & Carvalho, 2006; Nobre *et al.*, 2007; Ghilardi *et al.*, 2010; Nava & Martinelli, 2011; Machado *et al.*, 2013; Mineiro *et al.*, 2017). Quando falamos de vegetais para o Grupo Bauru, estamos limitados até o momento a vestígios de raízes (Fernandes, 2010; Dal'Bó *et al.*, 2010; Mineiro *et al.*, 2017) e a poucas ocorrências de pólenes associados a coprólitos

(Oliveira & Santucci, 2017). Fungos são ainda mais raros, tendo sido encontrados na Formação Marília em coprólitos na forma de esporos no Membro Serra da Galga (Oliveira & Santucci, 2017) e associados a rizólitos como rizomorfos no Membro Echaporã (Mineiro *et al.*, 2017).

Quando se avalia o tipo e forma de associação micorrízica deve-se levar em conta o contexto ecológico das plantas (Strullu-Derrien *et al.*, 2014). No material encontrado aqui, não há muita informação das plantas associadas, visto que somente vestígios das raízes (rizólitos) foram encontrados. Diferentes ambientes com clima estável podem apresentar diferenças nos padrões de tipos de micorrizas, sendo que em vários ambientes recentes se obtém dados de colonização e influência das micorrizas nas plantas tanto em sucessões primárias e secundárias (Smith & Read, 2008c e suas referências). Além disso, segundo Friese & Allen (1991), as hifas do solo são importantes para o entendimento funcional e ecológico de uma micorriza, destacando a importância de se descrever a arquitetura micélica, entre elas o transporte de substâncias para o hospedeiro e a produção de estruturas capazes de colonizar novas raízes.

Segundo Friese & Allen (1991), em localidades com alta densidade de enraizamento, como áreas perturbadas e terras áridas sazonais, a matriz externa do micélio pode desempenhar um papel reduzido no desenvolvimento de novas micorrizas. Tais condições de clima árido semiárido já foram propostas para a Formação Marília (e.g. Batezelli, 2015). Entretanto, deve se levar em conta que o estudo dos rizomorfos (sempre concentrados nos rizólitos) ainda é incipiente em depósitos do Grupo Bauru e novas áreas podem apresentar novas informações. Dessa forma, deve-se levar em consideração a prospecção desse tipo de fóssil em novas áreas da Formação Marília, devido ao fato do transporte de esporos e esporocarpos de fungos ser relativamente fácil. Alguns trabalhos (e.g. Allen, 1988; Allen *et al.*, 1989; Warner *et al.*, 1987) mostram que

esporos de FMA são transportados por até 2 km pelo vento e por animais. Lilleskov & Bruns (2005) mostram exemplos de artrópodes no transporte de esporos de ectomicorrizas, tanto pelo trato digestivo, quanto associado (preso) ao corpo externo. Seguindo essa linha, é possível que as micorrizas (glomerosporos e fragmentos) fossem transportadas nesses sedimentos, pois temos evidências de icnofósseis de invertebrados associados (*Beaconites*, *Skolithos* e *Taenidium*) a esses depósitos (ver Mineiro *et al.*, 2017) (Fig. 3).

Algumas plantas não-micorrizíticas, podem apresentar hifas e vesículas associadas às suas raízes, mas não arbúsculos, sendo determinantes para sua definição como micorrizas arbusculares. Porém, raízes antigas não apresentam arbúsculos (nem sempre usados para diagnose) (Brundrett, 2009, 2017). Com isso torna-se difícil determinar se as plantas/raízes eram arbusculares.

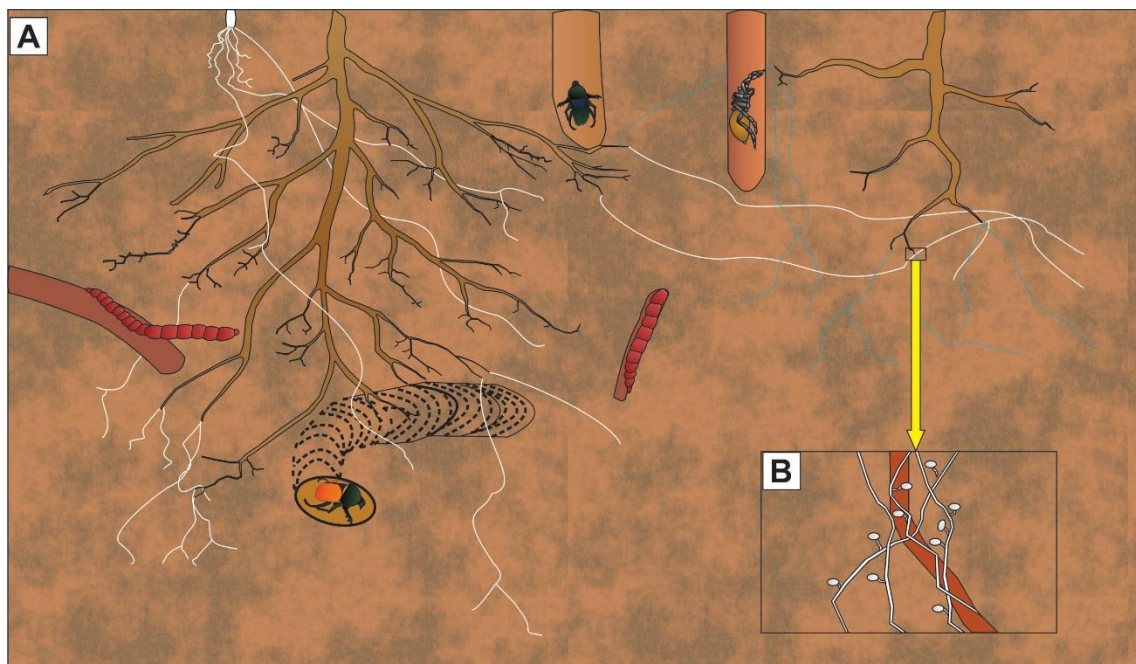


Figura 3. A, Exemplificação da ecologia de interação entre o micélio de micorrizas com raízes do paleossolo do Membro Echaporã, com escavações feitas por invertebrados. B, Ampliação do micélio em volta da raiz com presença de glomerosporos.

Preservação do material fúngico

Como relatado acima, a preservação de partes duras é mais comum no registro fóssil. Outros tipos de tecidos, quando encontrados, são muito importantes para o entendimento do paleoambiente e do próprio contexto em que se deu essa preservação excepcional. Muitas vezes, esse tipo de preservação é facilitada pela precipitação de carbonato de cálcio ou outros minerais autigênicos, controlados por uma distinta assinatura geoquímica de microambientes relacionados com decaimento da matéria orgânica (e. g. Briggs, 2003, 1999; Sagemann *et al.*, 1999). Em ambientes secos alguns fungos mineralizam externamente calcita em seus filamentos micélicos, nestes ambientes as soluções intersticiais podem ser supersaturadas em relação à CaCO_3 , favorecendo a rápida precipitação de CaCO_3 como calcita microcristalina (micrita) (Jackson *et al.*, 2009).

Na amostra aqui estudada observamos, com análise de EDS, ocorrências de silício, cálcio, alumínio e magnésio nos glomerosporos e hifas, enquanto na rocha imediatamente ao redor dos fósseis não é observado cálcio (Fig. 4). Vários trabalhos mostram uma relação de interação entre fungos e cálcio (e. g. Duhoux *et al.*, 2001; Quirk *et al.*, 2012; Verrecchia, 2000; Verrecchia *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 1981), entre eles os processos fisiológicos que impulsionam a biomineralização, sendo uma explicação plausível para sua própria preservação pela precipitação de carbonato de cálcio como autolitificação (Verrecchia *et al.*, 1993; Verrecchia, 2000; Jackson *et al.*, 2009; Rosling *et al.*, 2009; Smits *et al.*, 2009).

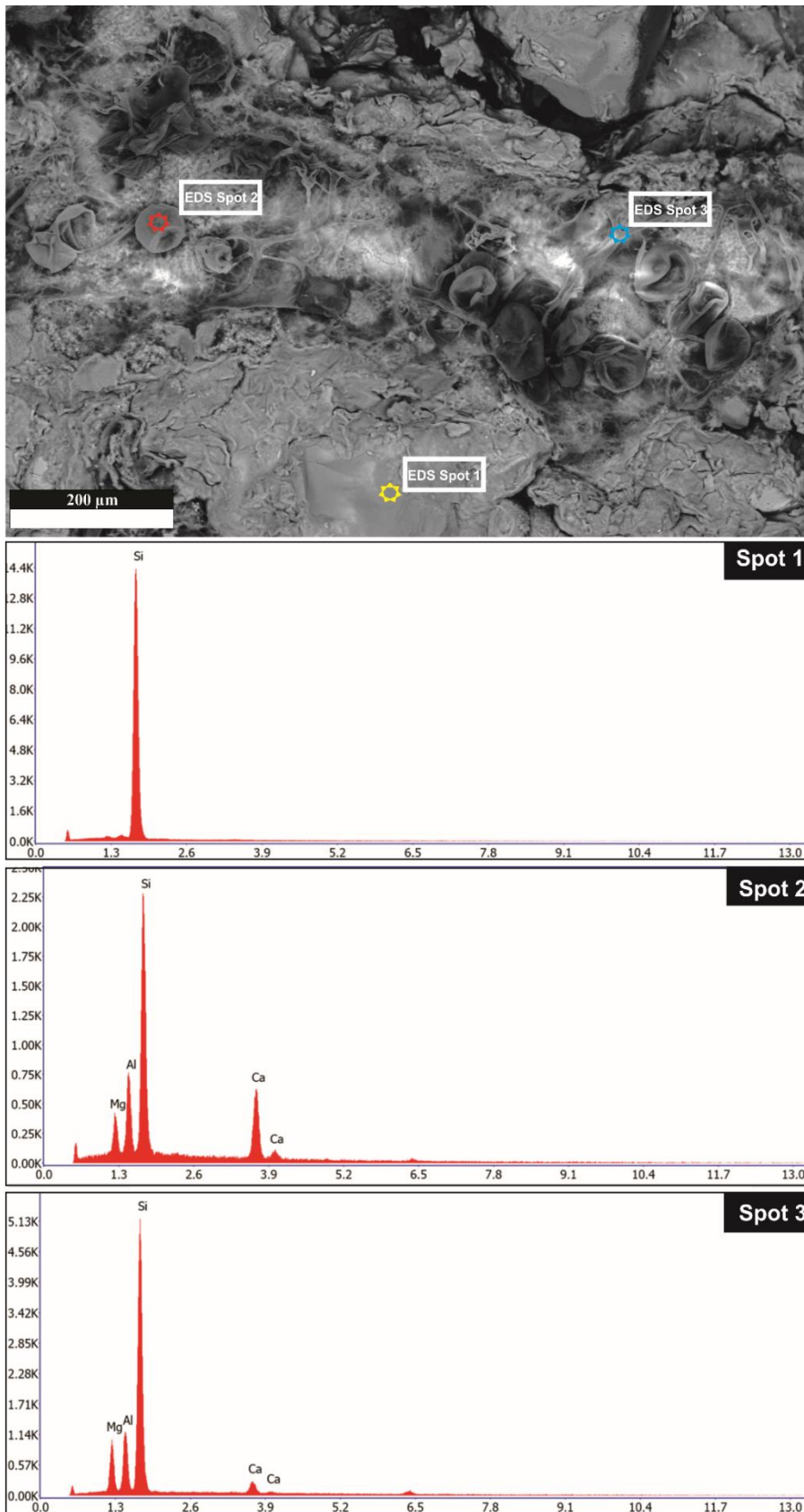


Figura 4. Análise de EDS do aglomerado de glomeroporos-like (FUP-ic 79). Foram analisados 3 pontos (spots), todos apresentando silício (Si), o ponto 1 (grão de quartzo) apresenta somente silício. Os pontos 2 (glomeroporos-like) e 3 (hifa) estão dentro do tudo de rizomorfo, que apresentam cálcio (Ca), alumínio (Al) e magnésio (Mg).

Os rizomorfos encontrados estão todos associados (imediatamente ao redor) a rizólitos (Mineiro *et al.*, 2017), não sendo possível afirmar que eles se estendiam e quanto eles poderiam se espalhar no sedimento/solo. Uma possível interpretação para o achado desse tipo raro de preservação é que nas partes onde eles estavam mais concentrados, poderia haver uma maior tendência de formação de carbonato de cálcio próximo das hifas, como discutido acima.

Também é válido ressaltar que a rocha apresenta cimentação carbonática inorgânica, principalmente a camada logo acima (calcrete) e na camada do exemplar aqui descrito, onde são observados vários nódulos carbonáticos. Isso poderia ser um indicador de que a diagênese (precipitação/deposição carbonática) ocorreu logo depois do soterramento dos organismos, caso contrário, devido à fragilidade do tecido mole dos fungos, eles deveriam ter sido decompostos. Isso acaba levantando perguntas como: por que as raízes não foram preservadas? Será devido ao tipo da matéria orgânica delas em relação à quitina dos fungos? Trabalhos futuros, utilizando análise de isótopos estáveis de C poderão avançar nessa questão, visto que há diferença na razão isotópica de C¹³ dos carbonatos inorgânicos e orgânicos (e.g. Gussone *et al.*, 2005).

Conclusão

Uma nova localidade com fungos fossilizados em excelente estado de preservação foi encontrada. Estes apresentam forma globosa, com ligação por hifa pescoço, tamanho médio e hifas aseptadas, essas características indicam glomerosporos de micorrizas arbusculares do morfotipo entrofosporoide.

Também é observado relação temporal com icnofósseis de invertebrados, que podem indicar o transporte desses materiais para outras localidades. Estando relacionado a um ambiente árido e com indicação de que a precipitação de calcita está relacionada ao

êxito da preservação, sendo provável que a calcita realocada para a parede das hifas (por elas) tenha sido responsável por essa preservação. Estudos posteriores, com análise de isótopos estáveis de C talvez possa ser respondido se a origem da calcita presente nos fungos é de origem orgânica ou inorgânica.

Mais análises devem ser feitas para identificar novos fungos nas amostras coletadas e comparações com outras áreas da Formação Marília, pois há um grande potencial de preservação, assim ampliando a diversidade de fungos no período Cretáceo. Vale ressaltar a necessidade de se observar com mais cuidado exemplares de rizólitos, pois podem ocorrer interpretações incorretas sobre as estruturas observadas, onde rizomorfos são interpretados como pequenas raízes ao redor dos rizólitos.

Agradecimentos

Ao laboratório de geocronologia da UnB, pelas imagens de MEV e análises de EDS. Projeto financiado por bolsa de doutorado fornecida pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq: 474381/2010-2) pelo financiamento do projeto de escavação.

Referências

Adl S, Girard V, Breton G, Lak M, Maharning A, Mills A, Perrichot V, Trionnaire M, Vullo R, Néraudeau D. 2011. Reconstructing the soil food web of a 100 million-year-old forest : The case of the mid-Cretaceous fossils in the amber of Charentes (SW France). *Soil Biology & Biochemistry* **43**: 726–735.

Allen MF. 1988. Re-establishment of VA mycorrhizas following severe disturbance: comparative patch dynamics of a shrub desert and a subalpine volcano. *Proceedings of*

the Royal Society of Edinburgh **94**: 63–71.

Allen MF, Hips LE, Wooldridge GL. 1989. Wind dispersal and subsequent establishment of VA mycorrhizal fungi across a successional arid landscape. *Landscape Ecology* **2**: 165–171.

Batezelli A. 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências* **40**: 265–285.

Batezelli A. 2015. Continental systems tracts of the Brazilian Cretaceous Bauru Basin and their relationship with the tectonic and climatic evolution of South America. *Basin Research* **27**: 1–25.

Briggs DEG. 1999. Molecular taphonomy of animal and plant cuticles: selective preservation and diagenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **354**: 7–17.

Briggs DEG. 2003. The role of decay and mineralization in the preservation of soft-bodied fossils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **31**: 275–301.

Brundrett MC. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: Understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* **320**: 37–77.

Brundrett MC. 2017. Global diversity and importance of mycorrhizal and nonmycorrhizal plants. *Ecological Studies* **230**: 533–556.

Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N. 1996. *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture.*

Brundrett MC, Tedersoo L. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist.*

Cairney JWG. 2000. Evolution of mycorrhiza systems. *Naturwissenschaften* **87**: 467–475.

- Cantrill DJ, Douglas JG. 1988.** Mycorrhizal conifer roots from the Lower Cretaceous of the Otway Basin, Victoria. *Australian Journal of Botany* **36**: 257–272.
- Dal’Bó PFF, Basilici G, Angélica, R S. 2010.** Factors of paleosol formation in a Late Cretaceous eolian sand sheet paleoenvironment, Marília Formation, Southeastern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **292**: 349–365.
- Dias-Brito D, Musacchio EA, de Castro JC, Maranhão MSAS, Suárez JM, Rodrigues R. 2001.** The Bauru group: a continental Cretaceous unit in Brazil - concepts based on micropaleontological, oxygen isotope and stratigraphical data. *Revue de Paleobiologie* **20**: 245–304.
- Dotzler N, Krings M, Taylor TN, Agerer R. 2006.** Germination shields in Scutellospora (Glomeromycota: Diversisporales, Gigasporaceae) from the 400 million-year-old Rhynie chert. *Mycological Progress* **5**: 178–184.
- Duhoux E, Rinaudo G, Diem HG, Auguy F, Fernandez D, Bogusz D, Franche C, Dommergues Y, Huguenin B. 2001.** Angiosperm *Gymnostoma* trees produce root nodules colonized by arbuscular mycorrhizal fungi related to *Glomus*. *New Phytologist* **149**: 115–125.
- Fernandes LA. 2010.** Calcretes e registros de paleossolos em depósitos continentais neocretáceos (Bacia Bauru, Formação Marília). *Revista Brasileira de Geociências* **40**: 19–35.
- Friese CF, Allen MF. 1991.** The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia* **83**: 409–418.
- García-Massini JL. 2007.** A Glomalean Fungus from the Permian of Antarctica. *International Journal of Plant Sciences* **168**: 673–678.
- García-Massini JL, Channing A, Guido DM, Zamuner AB. 2012.** First report of fungi and fungus-like organisms from Mesozoic hot springs. *Palaios* **27**: 55–62.

- García-Massini JL, Escapa IH, Guido DM, Channing A. 2016.** First glimpse of the silicified hot spring biota from a new Jurassic chert deposit in the Deseado Massif, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* **53**: 205–230.
- Ghilardi RP, Carbonaro FA, Simone LRL. 2010.** *Physa mezzalirai*: um novo gastrópode da Formação Adamantina (Bacia Bauru), Cretáceo Superior, São Paulo, Brasil. *Gaea - Journal of Geoscience* **6**: 63–68.
- Gobbo-Rodrigues SR. 2002.** Caulóides de Charophyta maastrichtianos na Formação Marília (Grupo Bauru) na região de Uberaba (MG), Brasil. In: VI Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, II Simpósio sobre el Cretácico da America del Sur. São Pedro, Brazil: Boletim de Resumos, 395–400.
- Goto BT. 2009.** Taxonomia de Glomeromycota: revisão morfológica, chaves dicotômicas e descrição de novos táxons.
- Goto BT, Maia LC. 2005.** Sporocarpic species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota), with a new report from Brazil. *Acta Botanica Brasilica* **19**: 633–637.
- Goto BT, Maia LC. 2006.** Glomerospores: a new denomination for the spores of Glomeromycota, a group molecularly distinct from the Zygomycota. *Mycotaxon* **96**: 129–132.
- Gussone N, Böhm; F, Eisenhauer A, Dietzel M, Heuser A, Teichert BMA, Reitner J, Wörheide G, Dullo WC. 2005.** Calcium isotope fractionation in calcite and aragonite. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **69**: 4485–4494.
- Harper CJ, Taylor TN, Krings M, Taylor EL. 2013.** Mycorrhizal symbiosis in the Paleozoic seed fern *Glossopteris* from Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* **192**: 22–31.
- Helgason T, Fitter A. 2005.** The ecology and evolution of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologist* **19**: 96–101.

Horodyskyj LB, White TS, Kump LR. 2012. Substantial biologically mediated phosphorus depletion from the surface of a Middle Cambrian paleosol. *Geology* **40**: 503–506.

INVAM. International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi | West Virginia University. <https://invam.wvu.edu/home>.

Jackson FD, Jin X, Schmitt JG. 2009. Fungi in a Lower Cretaceous turtle egg from China: evidence of ecological interactions. *Palaios* **24**: 840–845.

Kaonongbua W, Morton JB, Bever JD. 2010. Taxonomic revision transferring species in *Kuklospora* to *Acaulospora* (Glomeromycota) and a description of *Acaulospora colliculosa* sp . nov . from field collected spores. *Mycologia* **102**: 1497–1509.

Klappa CF. 1980. Rhizoliths in terrestrial carbonates: classification, recognition, genesis and significance. *Sedimentology* **27**: 613–629.

Krings M, Taylor TN, Taylor EL, Dotzler N, Walker C. 2011. Arbuscular mycorrhizal-like fungi in Carboniferous arborescent lycopsids. *New Phytologist* **191**: 311–314.

Lilleskov EA, Bruns TD. 2005. Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella sublilacina*, via soil food webs. *Mycologia* **97**: 762–769.

Machado EB, Avilla L dos S, Nava WR, Campos DA, Kellner AWA. 2013. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Brazil. *Zootaxa* **3**: 301–321.

Mineiro AS, Santucci RM, da Rocha DMS, de Andrade MB, Nava WR. 2017. Invertebrate ichnofossils and rhizoliths associated with rhizomorphs from the Marília Formation (Echaporã Member), Bauru Group, Upper Cretaceous, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* **80**: 529–540.

Morton JB, Benny GL. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and

Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* **37**: 471–491.

Morton JB, Redecker D. 2001. Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera Archaeospora and Paraglomus, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia* **93**: 181.

Mosse B, Bowen GD. 1968. A key to the recognition of some Endogone spore types. *Transactions of the British Mycological Society* **51**: 469–483.

Nava WR, Martinelli AG. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **83**: 291–299.

Nobre PH, Carvalho I de S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: A new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research* **10**: 370–378.

Nobre PH, Carvalho I de S, Vasconcellos FM, Nava WR. 2007. *Mariliasuchus robustus*, um Novo Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ* **30**: 32–43.

Oehl F, Sieverding E, Palenzuela J, Ineichen K, Alves da Silva G. 2011. Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA Fungus* **2**: 191–199.

Oliveira FA, Santucci RM. 2017. Criteria for recognition and taphonomy of coprolites from the Serra da Galga Member, Marília Formation (Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* **78**: 1–16.

Phipps CJ, Taylor TN. 1996. Mixed arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. *Mycologia* **88**: 707–714.

Pirozynski KA, Dalpé Y. 1989. Geologic history of the Glomaceae with particular reference to mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis* **7**: 1–36.

- Quirk J, Beerling DJ, Banwart SA, Kakonyi G, Romero-Gonzalez ME, Leake JR. 2012.** Evolution of trees and mycorrhizal fungi intensifies silicate mineral weathering. *Biology Letters* **8**: 1006–1011.
- Redecker D. 2002.** Molecular identification and phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* **244**: 67–73.
- Redecker D, Kodner R, Graham LE. 2000.** Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* **289**: 1920–1921.
- Redecker D, Kodner R, Graham LE. 2002.** *Palaeoglomus grayi* from the Ordovician. *Mycotaxon* **84**: 33–37.
- Redecker D, Schüßler A, Stockinger H, Stürmer SL, Morton JB, Walker C. 2013.** An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* **23**: 515–531.
- Remy W, Taylor TN, Hass H, Kerp H. 1994.** Four hundred-million-year-old. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **91**: 11841–11843.
- Rosling A, Roose T, Herrmann AM, Davidson FA, Finlay RD, Gadd GM. 2009.** Approaches to modelling mineral weathering by fungi. *Fungal Biology Reviews* **23**: 138–144.
- Sagemann J, Bale SJ, Briggs DE., Parkes RJ. 1999.** Controls on the formation of authigenic minerals in association with decaying organic matter: an experimental approach. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **63**: 1083–1095.
- Santucci RM, Bertini RJ. 2001.** Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências* **31**: 307–314.
- Schenck NC, Pérez Y. 1990.** *Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi*. Gainesville: Synergistic Publications.

- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C. 2001.** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological research* **105**: 1413–1421.
- Schüßler A, Walker C. 2010.** *The Glomeromycota A species list with new families and new genera*. Gloucester.
- Schwendemann AB, Decombeix A-L, Taylor TN, Taylor EL, Krings M. 2011.** Morphological and functional stasis in mycorrhizal root nodules as exhibited by a Triassic conifer. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 13630–13634.
- Sieverding E, Oehl F. 2006.** Revision of Entrophospora and description of Kuklospora and Intraspora, two new genera in the arbuscular mycorrhizal Glomeromycetes. *Journal of Applied Botany and Food Quality* **80**: 69–81.
- Smith SE, Read DJ. 2008a.** *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press.
- Smith SE, Read DJ. 2008b.** The symbionts forming arbuscular mycorrhizas. In: *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, 13–41.
- Smith SE, Read DJ. 2008c.** The roles of mycorrhizas in successional processes and in selected biomes. In: *Mycorrhizal Symbiosis*. 525–572.
- Smits MM, Herrmann AM, Duane M, Duckworth OW, Bonneville S, Benning LG, Lundström U. 2009.** The fungal-mineral interface: Challenges and considerations of micro-analytical developments. *Fungal Biology Reviews* **23**: 122–131.
- Souza T. 2015.** *Handbook of Arbuscular Mycorrhizal Fungi*. Springer.
- Spatafora JW, Chang Y, Benny GL, Lazarus K, Smith ME, Berbee ML, Bonito G, Corradi N, Grigoriev I, Gryganskyi A, et al. 2016.** A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia* **108**: 1028–1046.
- Strullu-Derrien C, Kenrick P, Pressel S, Duckett JG, Rioult JP, Strullu DG. 2014.** Fungal associations in Horneophyton ligneri from the Rhynie Chert (c. 407 million year

old) closely resemble those in extant lower land plants: Novel insights into ancestral plant-fungus symbioses. *New Phytologist* **203**: 964–979.

Strullu-Derrien C, Rioult JP, Strullu DG. 2009. Mycorrhizas in upper Carboniferous Radiculites-type cordaitalean rootlets. *New Phytologist* **182**: 561–564.

Tang N, San Clemente H, Roy S, Bécard G, Zhao B, Roux C. 2016. A Survey of the gene repertoire of *Gigaspora rosea* unravels conserved features among glomeromycota for obligate biotrophy. *Frontiers in Microbiology* **7**: 1–16.

Taylor TN, Krings M, Taylor EL. 2015a. How fungal fossils are formed and studied. In: Taylor TN, Krings M, Taylor EL, eds. *Fossil Fungi*. Elsevier, 13–26.

Taylor TN, Krings M, Taylor EL. 2015b. Glomeromycota. In: Taylor TN, Krings M, Taylor EL, eds. *Fossil Fungi*. Elsevier, 103–128.

Taylor TN, Remy W, Hass H, Kerp H. 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia* **87**: 560–573.

Trappe JM, Schenck NC. 1982. Taxonomy of the fungi forming endomycorrhizae. In: Schenck NC, ed. *Methods and principles of mycorrhizal research*. American Phytopathological Society, 244.

Verrecchia EP. 2000. Fungi and sediments. In: Riding R, Awramik SM, eds. *Microbial Sediments*. Berlin Heidelberg: Springer, 68–75.

Verrecchia EP, Braissant O, Cailleau G. 2006. The oxalate–carbonate pathway in soil carbon storage: the role of fungi and oxalotrophic bacteria. In: Gadd GM, ed. *Fungi in Biogeochemical Cycles*. Cambridge: Cambridge University Press, 289–310.

Verrecchia EP, Dumont J-L, Verrecchia KE. 1993. Role of calcium oxalate biomineralization by fungi in the formation of calcretes: a case study from Nazareth, Israel. *Journal of Sedimentary Petrology* **63**: 1000–1006.

Walker C, Vestberg M, Demircik F, Stockinger H, Saito M, Sawaki H, Nishmura I,

Schüßler A. 2007. Molecular phylogeny and new taxa in the Archaeosporales (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., Ambisporaceae fam. nov., and emendation of Archaeospora and Archaeosporaceae. *Mycological Research* **111**: 137–153.

Warner NJ, Allen MF, MacMahon JA. 1987. Dispersal agents of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem. *Mycologia* **79**: 721–730.

Wilson MJ, Jones D, McHardy WJ. 1981. The weathering of serpentinite by *Lecanora atra*. *Lichenologist* **13**: 167–176.

Capítulo 3 - Implicações tafonômicas da icnofábrica *Taenidium barretti* e bioerosões sobre ossos de Baurusuchidae (Crocodylomorpha) na Formação Adamantina, Cretáceo Superior do Brasil

Resumo

Essa pesquisa apresenta uma visão tafonômica com base em icnofábricas relacionadas a dois conjuntos distintos de ossos de Baurusuchidae (Crocodylomorpha) da região de Jales-SP. O primeiro apresenta uma cauda e parte de ossos da cintura pélvica que, além da concentração da icnofábrica *Taenidium barretti*, também apresenta bioerosões nas placas dérmicas. O segundo espécime é composto por tíbia e fíbula, onde é mostrado um caso de desarticulação por presença da icnofábrica e outros icnofósseis, onde também é discutida a relação de *Taenidium barretti* com predação/consumo de ossos. Além disso, são apresentados os resultados de experimentos de decomposição, onde é relacionada a possibilidade de a ilha de decomposição ajudar na preservação de esqueletos. Com esses estudos, foi possível dizer que os icnofósseis em sua maioria ali encontrados estão relacionados ao processo de decomposição dos animais.

Palavras-chave: Mesozoico, Grupo Bauru, decomposição, icnofósseis, tafonomia.

Introdução

O Grupo Bauru apresenta alguns trabalhos de tafonomia com vertebrados fósseis (e. g. Avilla et al., 2004; Henriques et al., 2005; Bertini et al., 2006; Vasconcellos & Carvalho, 2010; Cabral et al., 2011; Araújo Júnior & Marinho, 2013; Azevedo et al., 2013; Paes Neto et al., 2018) que, em sua maioria, não discutem as relações com possíveis bioturbações provocadas por invertebrados nos sedimentos, que poderiam estar associadas ao período de decomposição ou posterior na zona tafonômica ativa (ZTA). A

pesquisa realizada por Araújo Júnior & Marinho (2013) apresenta uma análise com material de pós-crânio de Baurusuchidae da região de Jales-SP, onde eles estipulam exposição e mistura temporal (*time-averaging*), durante o transporte e soterramento do organismo. Em Vasconcellos & Carvalho (2010) o material de Baurusuchidae é associado com alguns icnofósseis, onde os autores sugerem que o organismo produtor do icnogênero *Taenidium* estaria relacionado à decomposição do material. Avilla et al. (2004) sugerem que perfuração na cauda de um exemplar de Baurusuchidae encontrado em Jales-SP seria proveniente de combate com outro Baurusuchidae. Já em Cabral et al. (2011) são apresentadas evidências de patologias e perfurações feitas por insetos em um Baurusuchidae da cidade de Irapuru-SP.

Os icnogêneros identificados até o momento na Formação Adamantina são *Arenicolites*, *Coprinisphaera*, *Macanopsis*, *Palaeophycus*, *Skolithos*, *Taenidium* e *Trypanites* (Fernandes & Carvalho, 2006; Carvalho et al., 2009; Vasconcellos & Carvalho, 2010; Cardoso et al., 2013).

Quando não se tem uma visão tridimensional dos icnofósseis de invertebrados, onde apenas se observa a textura gerada pela atividade de bioturbação em duas dimensões, essa é descrita como icnofábrica, sendo na maioria das vezes difícil a identificação de todos os vestígios (Bromley, 1996). Os estudos de icnofábricas são mais focados em ambientes marinhos (Taylor & Goldring, 1993; Taylor et al., 2003) e em menor intensidade nos ambientes continentais (Genise et al., 2004). Icnofábricas podem ser avaliadas por quatro atributos: fatores de sedimentação primários, índice de bioturbação, tamanho da toca e frequência, e diversidade icnológica (Taylor et al., 2003). No ambiente marinho a mudança do nível do mar e/ou grandes mudanças paleoambientais forçam a migração das comunidades, alterando as formas dos icnofósseis (Bromley &

Ekdale, 1986; McIlroy, 2004). Já em paleossolos, elas geralmente estão relacionadas com a umidade do solo e o lençol freático (Hasiotis et al., 1993; Hasiotis & Dubiel, 1994).

Perfurações em ossos são definidas como estruturas biogênicas que cortam ou destroem os ossos como resultado de processos mecânicos e/ou químicos, sendo as morfologias mais comuns: perfurações, sulcos na superfície óssea, câmaras, trilhas, tubos, canais, ranhuras e estrias (Pirrone et al., 2014). São importantes na reconstrução tafonômica, particularmente durante os primeiros estágios de decomposição, tendo como possíveis principais produtores os cupins (e.g. Mastotermitidae e Termitidae) e os besouros dermestídeos (Dermestidae) (Britt et al., 2008; Backwell et al., 2012). Devido às crescentes publicações com marcas em ossos, Pirrone et al. (2014) propõem icnotaxobases para classificar e interpretar as marcas deixadas.

Esse artigo tem como objetivo descrever icnofósseis de invertebrados associados com ossos de Baurusuchidae na região de Jales-SP, dando ênfase à icnoespécie *Taenidium barretti* e bioerosões. Além disso, são realizadas comparações desses materiais com um experimento de decomposição, utilizando técnicas de entomologia forense.

Materiais e métodos

Os materiais de vertebrados fósseis analisados e o conjunto de icnofósseis que está preservado, principalmente como icnofábricas e bioerosões, foram descritos através de observação direta e coleta de algumas amostras para análise em laboratório. Os espécimes/amostras coletados estão depositados na coleção da Faculdade UnB Planaltina associados ao prefixo FUP.

Para a descrição das icnofábricas foram levadas em consideração as principais icnotaxobases (morfologia geral, parede da toca, preenchimento da toca e ramificação,

sensu Bromley, 1996). Seguimos as diretrizes icnotaxonômicas propostas por Bertling et al. (2006). O grau de bioturbação (apresentado no texto como índice de bioturbação (BI)) foi baseado na escala proposta por Reineck (1963). As perfurações foram descritas com base nos termos das icnotaxobases para bioerosões em ossos propostos por Pirrone et al. (2014). Aqui seguimos Begon et al. (2006) sobre a distinção entre os grupos de saprófagos, sendo decompositores (bactérias e fungos) e detritívoros (animais consumidores de matéria orgânica morta).

O experimento de decomposição foi realizado com um canídeo (*Canis lupus familiaris*, cachorro) em um ambiente de Cerrado, no sítio experimental de tafonomia da UnB, Planaltina-DF (Fig. 1). O experimento foi realizado entre os dias 03/09/2015 a 11/12/2015, o animal apresentava peso de 33,7 kg, sendo colocado em uma cova rasa de 5 cm de profundidade e sem cobertura de solo sobre o experimento, ficando totalmente exposto as intemperes do ambiente, onde foi confeccionada uma gaiola feita com tela de alambrado (moldada e fixada em poste de madeira com lacre plástico tipo abraçadeira), com 2,5 m de comprimento, 0,8 m de largura e altura máxima de 0,8 m (Fig. 1 A). O exemplar foi conseguido junto ao Departamento de Zoonoses do Distrito Federal, tendo sido escolhido dentre os animais já sacrificados por essa instituição.

No período de decomposição (Fig. 4) foram observados os animais (invertebrados) que foram até a carcaça e os vestígios deixados por eles (Fig. 5). Após o período de decomposição, foi feita uma trincheira em volta de onde estava a carcaça (Fig. 1 B), onde colocamos parafina derretida em alguns túneis (Fig. 1 C) para observação das estruturas em 3D deixadas pelos invertebrados no solo (Fig. 5 D). Além disso, também foi realizada uma escavação em degraus de cerca de 5 cm (Fig. 1 D) para observação das estruturas e alterações ocorridas no solo.

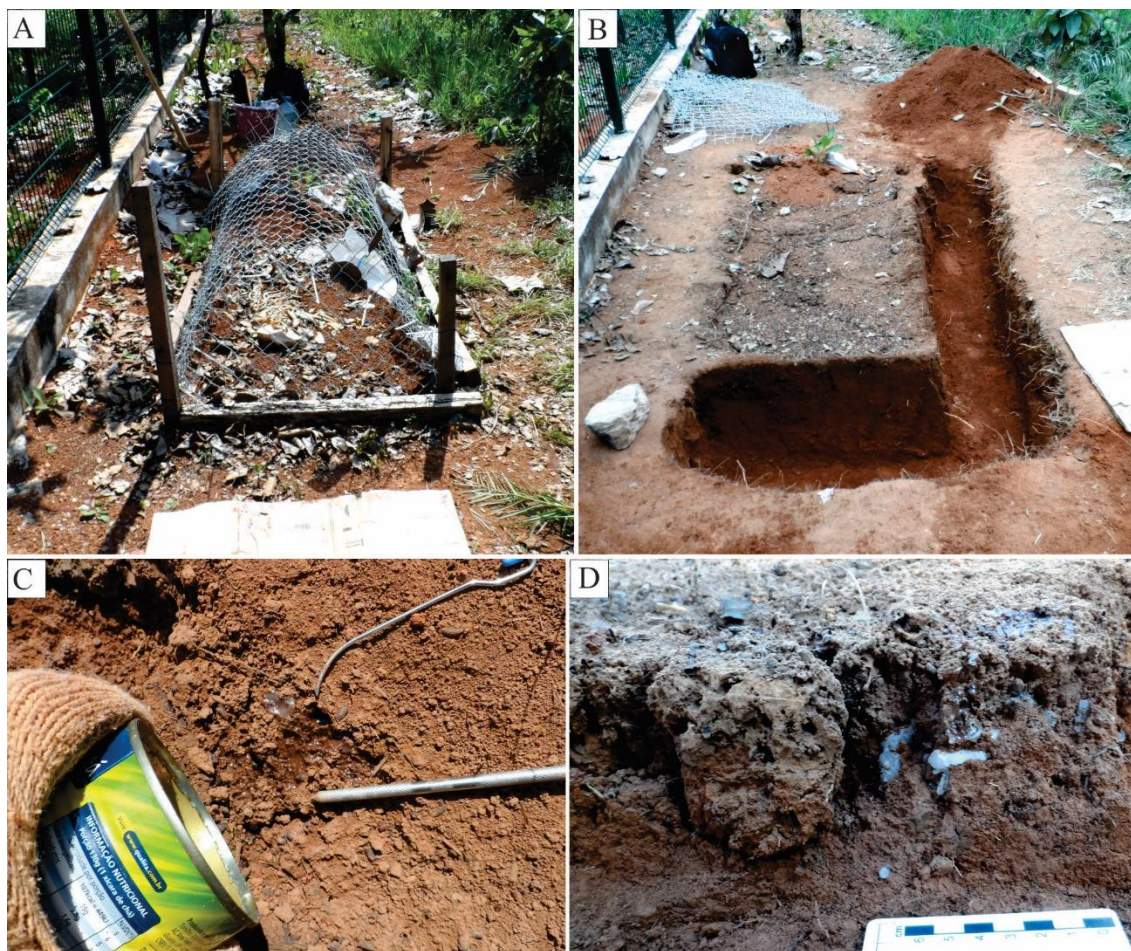


Figura 1. Técnicas empregas no experimento com carcaças. **A**, gaiola com tela de alambrado com esqueleto de canídeo (*Canis lupus familiaris*, cachorro). **B**, trincheiras para isolar a área com aproximadamente 40 cm de profundidade, feita para facilitar a preparação da cova rasa onde estava a carcaça de canídeo. **C**, técnica de infiltração de parafina nos túneis de invertebrados que foram preservados no experimento. **D**, camada de aproximadamente 5 cm, onde se observa parafina seca na escavação.

Contexto geológico

A Formação Adamantina (Fig. 2) tem duas propostas de idade com base em fósseis, uma sugere uma idade campaniana superior/maastrichtiana inferior (Gobbo-Rodrigues, 2001, 2002; Santucci & Bertini, 2001), baseada em ostracodes e dinossauros saurópodes, respectivamente, e a outra, proposta por Dias-Brito et al. (2001), considera sua parte inferior como turoniana-coniaciana e a sua parte superior coniaciana-santoniana, baseada em ostracodes e carófitas. Mais recentemente, Castro et al. (2018) obtiveram uma idade máxima para depósitos da Formação Adamantina na região de General Salgado (localidade próxima de Jales e apresentando o mesmo tipo de litofácies)

de 87,7 Ma baseada em datação radiométrica (U-Pb) em cristais de zircão. Os autores sugerem, dessa forma, que a idade de deposição seria mais recente que o Turoniano.

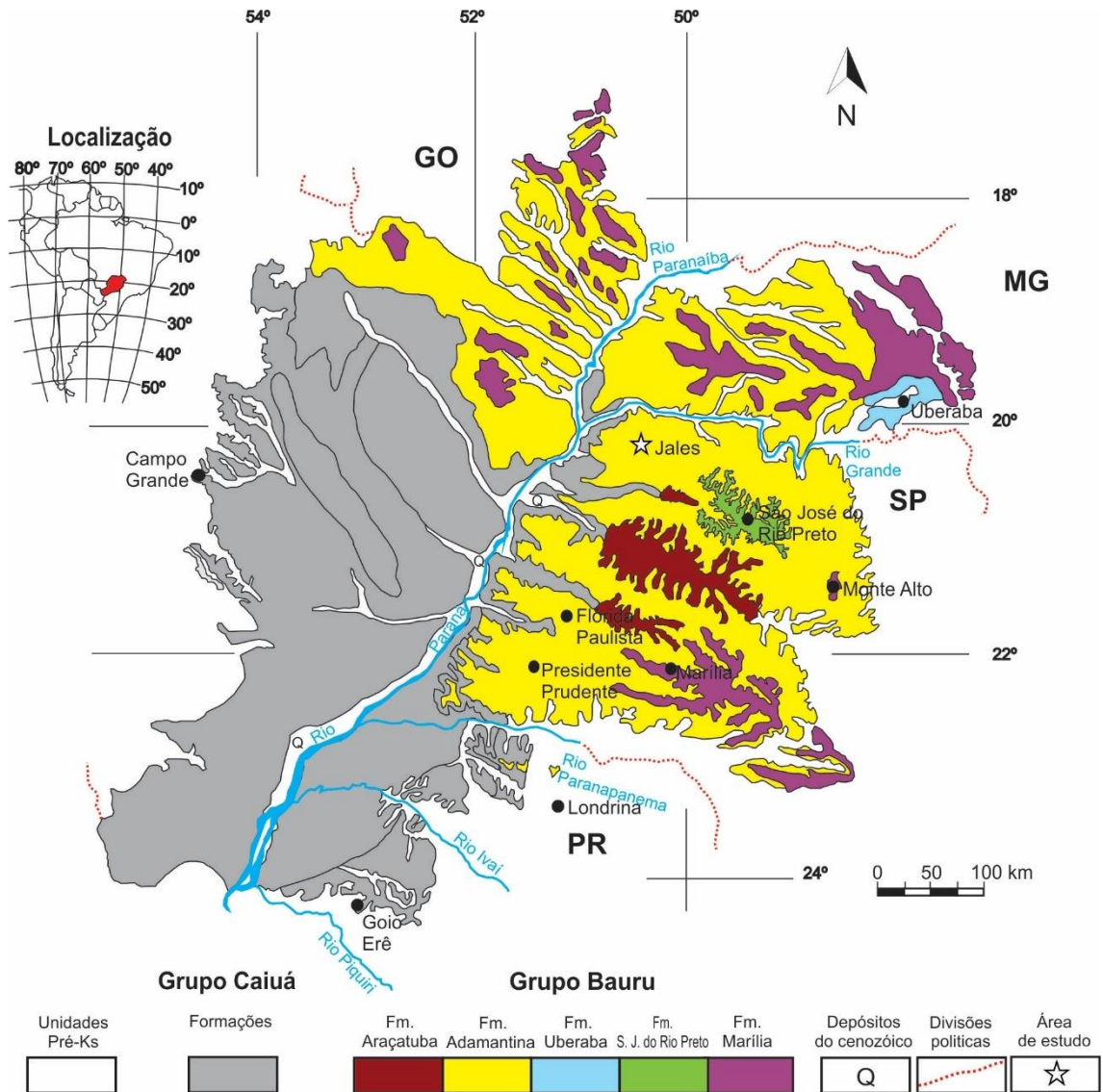


Figura. 2. Mapa geológico da Bacia Bauru. Modificado de Fernandes (1998), Fernandes and Coimbra (1996).

As rochas da Formação Adamantina são interpretadas como depositadas por um sistema de rios entrelaçados (Fernandes & Coimbra, 2000; Batezelli et al., 2003). Segundo Batezelli (2010), ela é caracterizada por arenitos avermelhados, lamíticos, e subordinadamente, por conglomerados, com intercalações lamíticas, constituídos por grãos arredondados a sub-arredondados de quartzo e hematita, com seleção moderada.

Assenta-se de forma gradacional sobre a Formação Araçatuba no Estado de São Paulo e, de maneira discordante, sobre os basaltos da Formação Serra Geral nas demais localidades da bacia.

O afloramento se encontra na cidade de Jales-SP (Fig. 2), apresentando somente rochas da Formação Adamantina. O perfil foi levantando com base na parte mais baixa do afloramento, próximo a um córrego, sendo descrito por camadas (representadas também na Fig. 3):

- A) Apresenta na base um arenito alterado de cor avermelhada, maciço, com granulometria predominante de areia fina e raros grãos de tamanho médio, com maior presença de grãos esféricos e geralmente angulosos, sendo os grãos de areia média são arredondados. Por volta dos 3,4 m de altura é encontrada o mesmo tipo de litologia, mas não são observados grãos de areia média, sendo presentes grãos de areia muito fina geralmente angulosos. Esta litologia segue inalterada até por volta dos 6,8 m.
- B) Camada com arenito com cor rosa/avermelhado, apresentado mesma granulometria da base, com uma incipiente estratificação plano-paralela (Fig. 3 A), que é evidenciada pelo intemperismo e pela forma como as camadas se quebram (partindo-se em planos horizontais). Apresenta laminação plano paralela a partir dos 8,5 m, onde as camadas das lâminas de cor mais clara são de arenito muito fino e nas camadas mais escuras os grãos chegam a apresentar tamanho médio, nesse ponto não é observada estratificação por uma amplitude de 20 cm.
- C) Apresenta o mesmo arenito maciço da base, com cor rosa-arroxeadado e com seixos subcentimétricos. Por volta dos 11,9 m é observada uma camada de 4 cm de arenito mal selecionado (fino-médio) com cimentação carbonática. Os

seixos compõem menos de 10% da matriz rochosa e, geralmente, variam de angulosos a sub-arredondados. O contato não foi observado. Nesse nível ocorrem ninhos, coprólitos e ossos todos atribuídos a crocodylomorfos Baurusuchidae (com icnofábrica *Taenidium barretti* concentrada em torno dos ossos (Fig. 3 B)). Apresenta BI entre 1 a 2.

D) Arenito semelhante ao da camada anterior (médio a muito fino), mas com porções irregulares (geralmente lamito com grãos de areia), com aumento das bioturbações chegando 4 a 5 BI, com presença de rizólitos. Até chegar aos 14,3 m é observada intercalação de camadas com cor marrom e esverdeadas (maior quantidade de lamito) e estratificação plano-paralela mais evidente, com BI entre 3 a 4. Acima dos 14,3 m ocorre arenito maciço de cor rosa a roxeado, de granulometria média a muito fina, com seixos de arenito com cimentação carbonática. Mais próximo do topo ocorre intemperismo e vegetação alterando a rocha. Observa-se um arenito lamoso com BI entre 2 a 3, mas podendo ter interferência de vegetação recente.

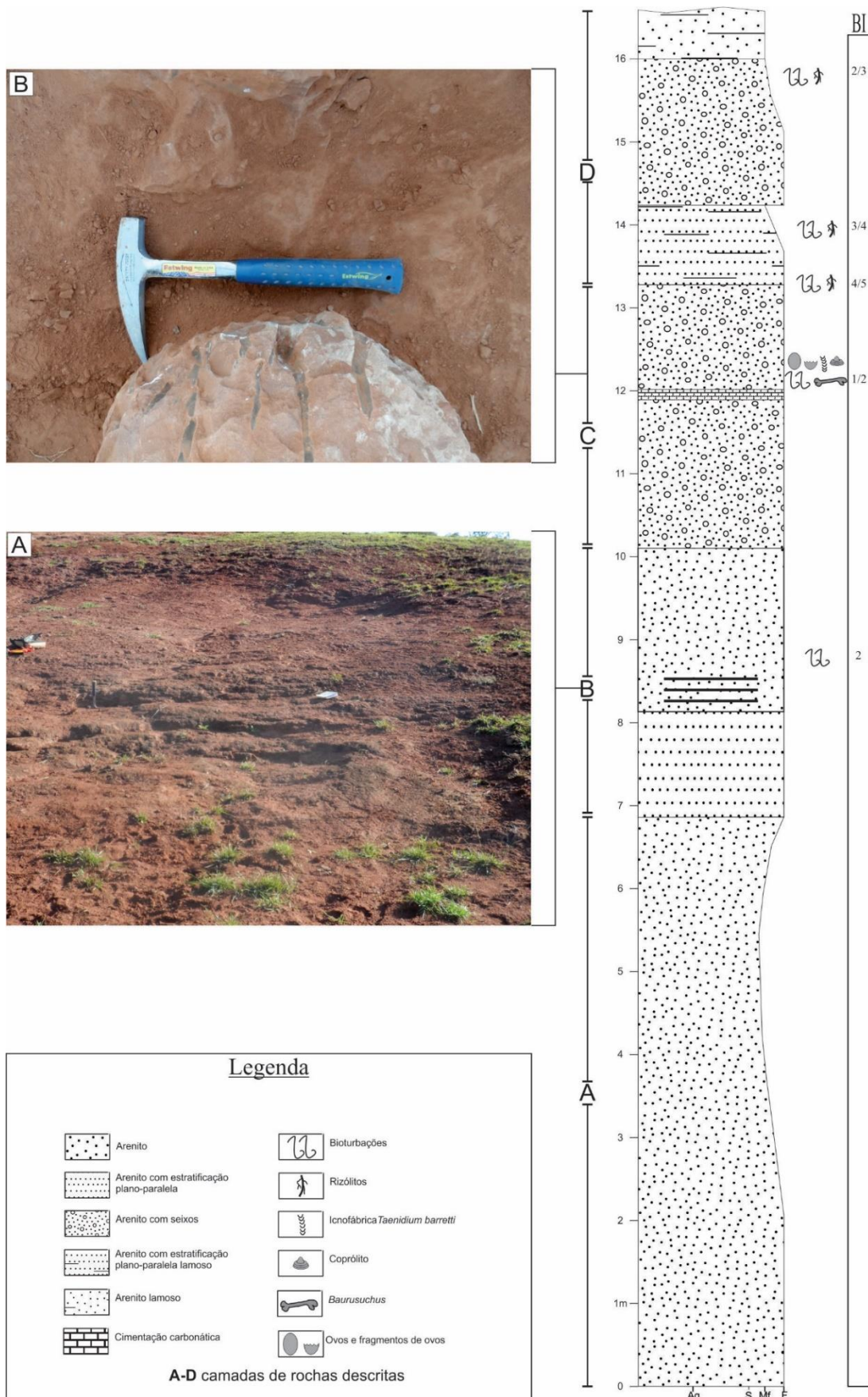


Figura 3. Perfil litológico do afloramento no Município de Jales, com divisão das camadas e índice de bioturbação (BI). **A**, vista geral do afloramento com ênfase na camada B. **B**, bloco isolado, com icnofábrica *Taenidium barretti*.

Resultados e Discussões

Experimento de decomposição

O experimento com canídeo foi realizado em um solo siltoso (latossolo), onde foram observadas estruturas de bioturbação na vertical e horizontal (Fig. 4 e 5), sua decomposição completa durou cerca de 70 dias, devido a um período de baixa umidade e sem ocorrência de chuvas, onde o espécime passou por uma fase de mumificação natural (Fig. 4 D). Houve grande presença de moscas (dípteros) (Fig. 4 B), cupins (isópteros) (Fig. 5 F) e, vale notar, uma predominância de larvas de besouros (coleóptera, Dermestidae) (Fig. 4 C). Na preparação da cova rasa foram observados: minhocas (oligoqueta), aranha (aracnídeo) e piolho-de-cobra (diplópode).

A camada superficial, principalmente abaixo da carcaça e nas extremidades, foi a área mais bioturbada e que apresentou maior resistência (dura) do sedimento (Fig. 5 D, G e H). Essa camada é conhecida na entomologia forense como ilha de decomposição (onde a maioria dos fluidos do cadáver e larvas estavam) (Carter et al., 2007). Nas camadas seguintes são observadas algumas escavações, como estruturas parecidas com *Taenidium serpentinum* (Fig. 5 A e B), câmara de besouro (coleóptera) (Fig. 5 C), tubo preenchido na horizontal como *Palaeophycus* (Fig. 5 E) e estruturas de câmaras de cupins (isópteros) associados diretamente com os ossos (Fig. 5 F).

A icnoespécie *Taenidium serpentinum* é mostrada em trabalho neioicnológico realizado por Verde et al. (2007) como sendo produzido por minhoca (oligoqueta). Onde cada menisco representa um pelete fecal do produtor. Essa ocorrência diferencia do encontrado no material fóssil, que tem como predominante a icnoespécie *Taenidium barretti*, que possivelmente é produzida por larvas de besouros (ver Smith & Hasiotis, 2008; Counts & Hasiotis, 2009). Devido a profundidade em que foi encontrado os espécimes similares a *T. serpentinum*, eles não têm a mesma associação que os *T. barretti*,

esses estariam relacionados a decomposição direta e *T. serpentinum* teriam uma associação indireta relacionados aos produtos (fungos, protozoários etc.) da decomposição.



Figura 4. Fases de decomposição de um cachorro (*Canis lupus familiaris*) adulto em cova rasa. **A**, fase inicial do experimento, com 3 horas após o óbito. **B**, mostra a fase gasosa com 48 h, onde já se observa um inchaço e uma grande quantidade de moscas. **C**, fase de deterioração, com 10 dias, a ilha de decomposição já delimita sua área, com uma grande quantidade de larvas de *Dermestes*. **D**, carcaça entrou em fase de mumificação (25 dias após a morte) devido à baixa umidade da época. **E**, reativação da decomposição após chuva, com 50 dias depois do óbito. **F**, fase ossos, após 70 dias, os ossos se encontram praticamente sem tendões, músculos e cartilagens. Escalas de 30 cm.

Vários icnogêneros são designados como câmara de besouros, entre eles estão *Coprinisphaera*, *Pallichnus*, *Eatonichnus*, *Monesichnus*, *Fontanai* e *Teisseirei*, sendo bons indicadores de ambiente continental (Genise et al., 2000).

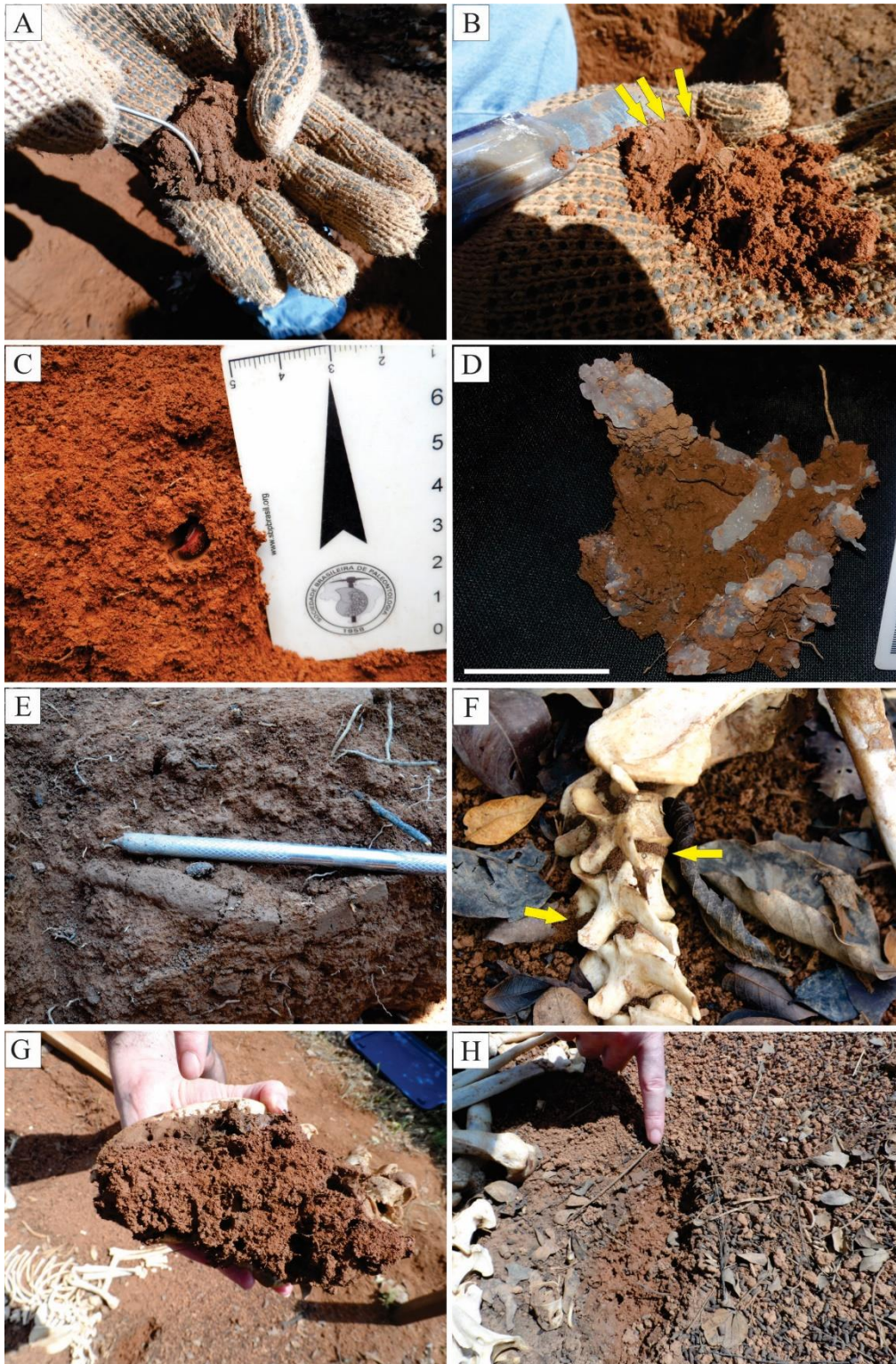


Figura 5. Resultados obtidos na decomposição da carcaça de cachorro. **A e B**, estruturas semelhantes com o icnofóssil *Taenidium serpentinum*, em **B** observa-se corte transversal, onde ficam evidentes os meniscos (setas amarelas). **C**, câmara oval, com seu produtor dentro (besouro (coleóptero)). **D**, escavações ocas preenchidas por parafina, com muitas ramificações e junções (referente ao preenchimento Fig. 1C e D). **E**, tubo horizontal, com características semelhantes ao icnogênero *Palaeophycus*. **F**, túneis de cupins (setas amarelas) entre cada vertebra lombar do cachorro. **G e H**, mostram acamada mais bioturbada, em torno do crânio. Escala D = 5 cm

O icnogênero *Palaeophycus* é conhecido por ser um tubo simples de posicionamento horizontal, curvado a levemente curvado, com o mesmo preenchimento da matriz rochosa, sendo produzido por organismos vermiformes e artrópodes (Keighley & Pickerill, 1995; Fernandes et al., 2002).

As estruturas feitas pelos cupins nos ossos de canídeo estão utilizando os espaços nos ossos. O icnogênero *Taotieichnus* apresenta características semelhantes, sendo cupins o principal possível produtor, como proposto por Xing et al. (2013). Os cupins também são conhecidos pelas perfurações ósseas (Britt et al., 2008; Backwell et al., 2012).

Icnofábrica *Taenidium barretti*

Os fósseis de Baurusuchidae estudados nesse trabalho ocorrem em rochas associados à icnofábrica *Taenidium barretti*, que é descrita pela predominância de escavações da icnoespécie *Taenidium barretti* (Fig. 6), com um índice de bioturbação de 4 a 5 somente ao redor do bloco (Fig. 3 B). Encontra-se em volta do bloco de arenito próximo aos ossos de Baurusuchidae, sendo caracterizada por preenchimento arenítico de cor cinza e avermelhada (Fig. 6 B-D), estando mais concentrada na parte final da cauda do Baurusuchidae (Fig. 6 B e D) e próximo aos ossos da cintura pélvica (Fig. 6 A). Quando se tem ocorrências de icnofósseis com preservação tridimensional mais isolada (Fig. 6 D) é possível descrever a icnoespécie, nesse caso o material apresenta escavação cilíndrica, com posicionamento horizontal e vertical na camada, não ramificada, sem parede, com preenchimento meniscado, sendo estes fortemente arqueados, meniscos heterogêneos, mostrando variação de cor e de tamanho, com diâmetro entre 1 cm a 2 cm.

Estruturas meniscadas têm sido interpretadas como o produto da escavação de invertebrados detritívoros, provavelmente oligoquetos (Squires & Advocate, 1984; Melchor et al., 2002). Em pesquisas recentes foram observadas estruturas meniscadas em

experimentos feitos em solos, produzidos por coleópteros e hemípteros (O'Geen & Busacca, 2001; Smith & Hasiotis, 2008; Counts & Hasiotis, 2009).

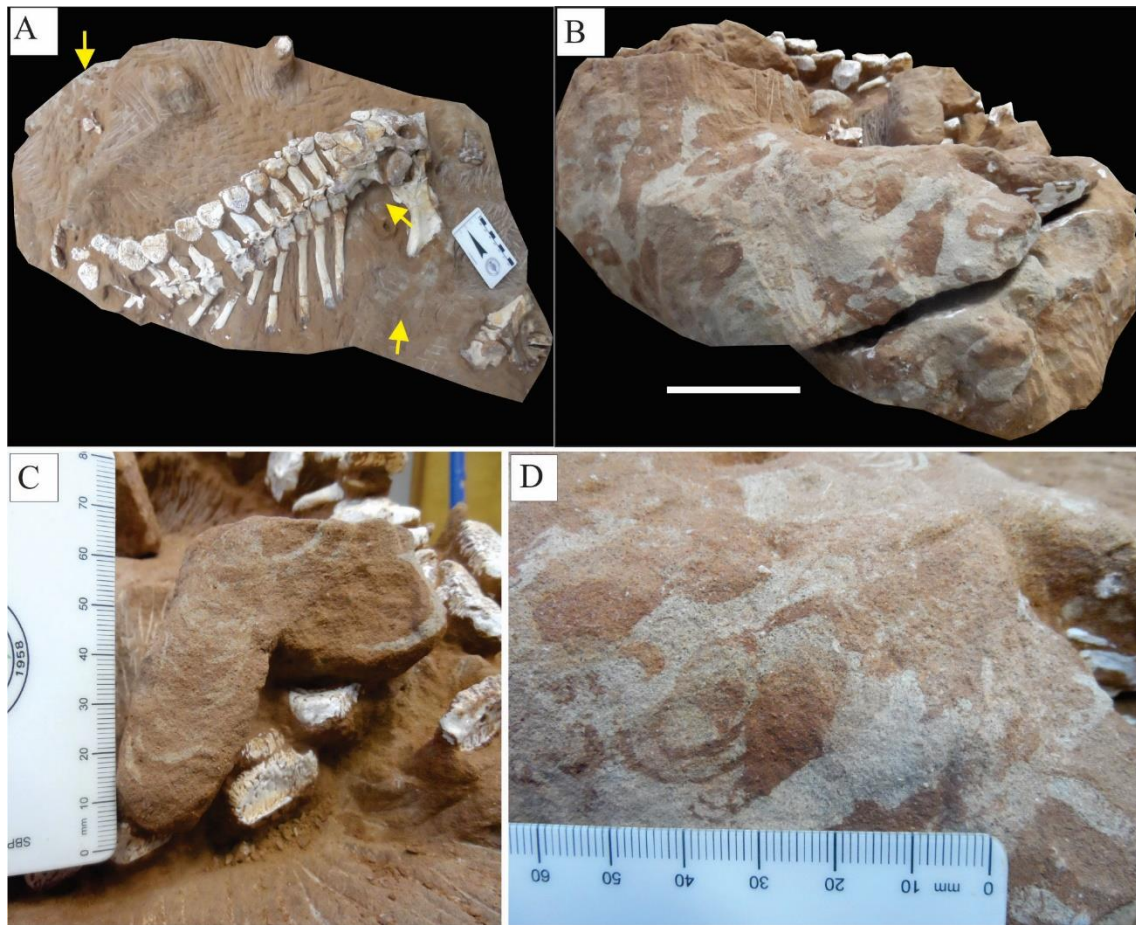


Figura 6. Bloco com ossos da cintura pélvica e cauda de Baurusuchidae e com icnofábrica *Taenidium barretti* concentrada na extremidade da cauda. **A**, vista geral do bloco de arenito com o fóssil de Baurusuchidae, com setas apontando as áreas mais bioturbadas. **B**, área perto do final da cauda, região com maior concentração de icnofósseis. **C**, espécime bem característico de *Taenidium barretti* logo acima das placas dérmicas. **D**, icnofábrica *Taenidium barretti* próximo as vertebrae finais da cauda. Escala B = 5 cm.

Bioerosões em ossos

Foram observados 4 tipos de marcas nas placas dérmicas da cauda de um exemplar adulto de Baurusuchidae (Fig. 7): perfurações em meia-lua, perfurações rasas, perfurações circulares, e sulco.

Perfurações em meia-lua ocorrem em um exemplar (Fig. 7 A), tendo comprimento de 8 mm e profundidade 3 mm, estando no décimo terceiro conjunto de placas dérmicas do lado direito. Perfurações rasas, com três exemplares (Fig. 7 A e B), apresentam diâmetro de 2 a 4 mm, sendo duas na entrada de uma perfuração circular (Fig.

7 B). Perfurações circulares, com sete exemplares (Fig. 7 B e E), possuem diâmetro variando entre 3 a 4 mm e profundidade de 1 a 3 mm, com exceção da perfuração (Fig. 7 B) que não completa o círculo, pois está na borda, tendo 7 mm de comprimento. Sulcos, com três exemplares (Fig. 7 E-F), apresentam comprimento entre 0,7 a 1,3 cm, largura de 4 a 6 mm e profundidade entre 3 a 5 mm.

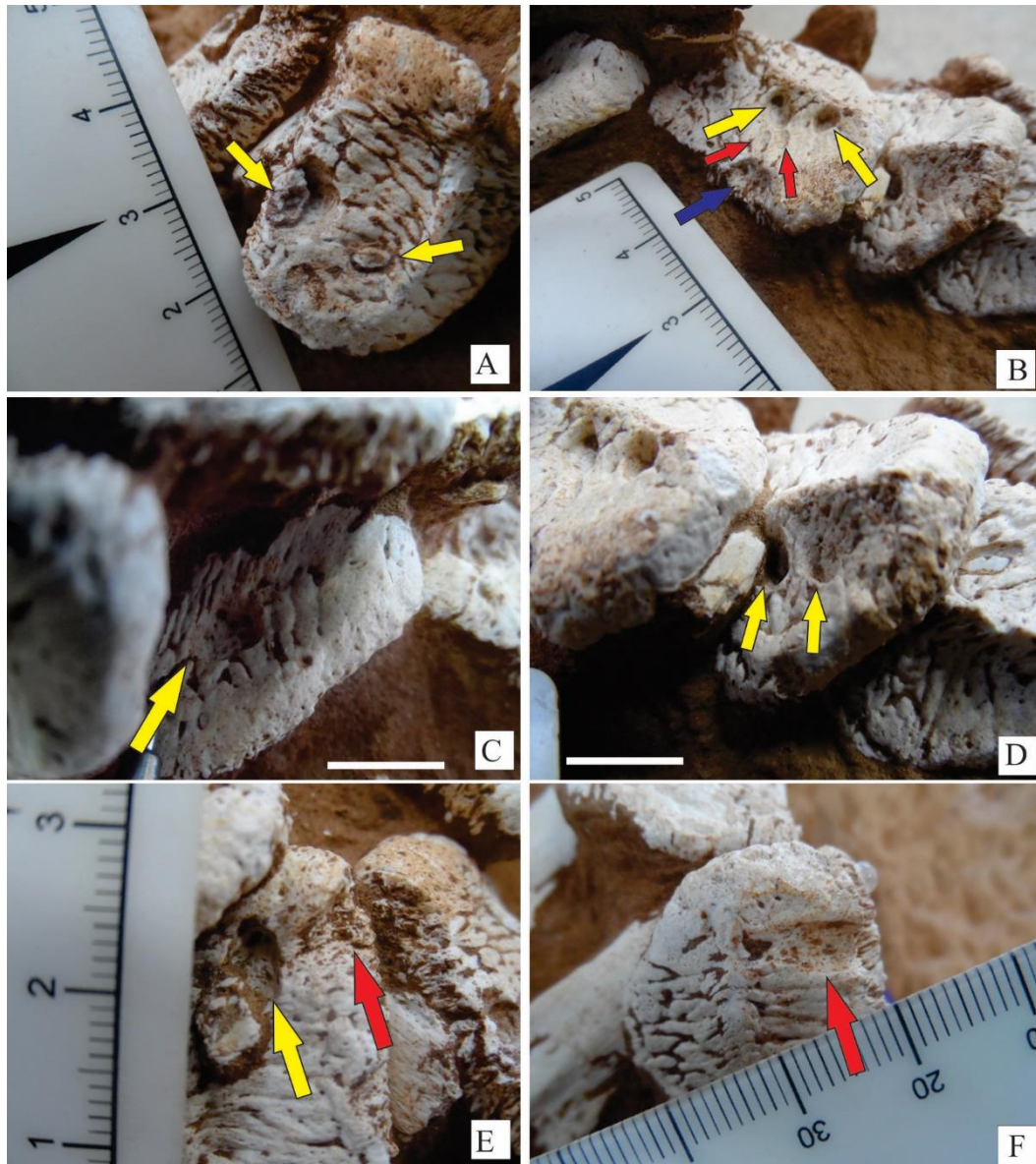


Figura 7. Bioerosões em placas dérmicas de Baurusuchidae. **A**, perfurações em forma de meia-lua. **B**, duas perfurações rasas (setas vermelhas), duas perfurações circulares (setas amarelas) e uma não completa (seta azul). **C**, seta amarela indicando uma perfuração circular. **D**, duas perfurações circulares setas amarelas. **E**, uma perfuração circular com um fragmento (seta amarela) e um sulco (seta vermelha). **F**, sulco bem expressivo na placa dérmica (seta vermelha). Escalas. C e D = 1 cm.

As características apresentadas nessas perfurações são diferentes das marcas de dentes, raízes ou de pisoteio, além de não apresentarem neoformação óssea, excluindo, portanto, alterações patológicas. Entre seus possíveis produtores estariam os cupins (e.g. Mastotermitidae e Termitidae) e os besouros dermestídeos (Dermestidae) (Britt et al., 2008; Backwell et al., 2012).

Um caso de *Taenidium barretti* e deterioração óssea

Material foi coletado no mesmo afloramento que a cauda de Baurusuchidae (Fig. 6 e 7). Porém, estava a alguns metros da área onde foi levantado o perfil estratigráfico (Fig. 3), sendo um bloco de aproximadamente 25 cm de largura, 30 cm de comprimento e 15 cm de espessura máxima, com coloração predominante avermelhada (Fig. 8), apresentando arenito muito fino a fino, com grão de quartzo em sua maioria arredondados a sub-arredondados. Na parte superior (que estava exposta no afloramento) do bloco, é observada uma menor quantidade de escavações, com *Palaeophycus* tubular e inclinado, com preenchimento de cor acinzentada e diâmetro 2 cm e um *Planolites* tubular, levemente inclinado e sinuoso, com preenchimento avermelhado (mesmo da rocha) e diâmetro 1,8 cm, onde o mesmo está entre uma tíbia e uma fíbula de Baurusuchidae (Fig. 8 A). De modo geral, o material apresenta uma predominância da icnofábrica *Taenidium barretti*, tendo um BI 4-5 (Fig. 8 B e D).

A fíbula apresenta diâmetro médio de 1,4 cm, com uma fratura na epífise proximal (quebrado), na epífise distal não pode ser observada, pois a rocha do bloco (que foi deixada para preservar as características tafonômicas) está encobrindo essa região (Fig. 8 A e D). A tíbia tem diâmetro médio 1,2 cm na parte central exposta (Fig. 8 A e C), sua parte proximal está coberta por sedimento do icnofóssil *Taenidium barretti*, onde o tecido ósseo foi alterado (veja Fig. 8 C, o sedimento apresenta coloração mais acinzentada e no topo são observadas estruturas meniscadas); na parte distal (na cabeça

da tíbia) apresenta largura média de 1,2 cm e comprimento de 4,2 cm e se encontra quebrada (Fig. 8 D e E), apresentando o interior preenchido por sedimento em forma de meniscos, muito semelhantes aos meniscos de *Taenidium barretti*, sendo arqueados com variação na cor dos meniscos e apresentando fragmentos ósseos nos meniscos (Fig. 8 E).

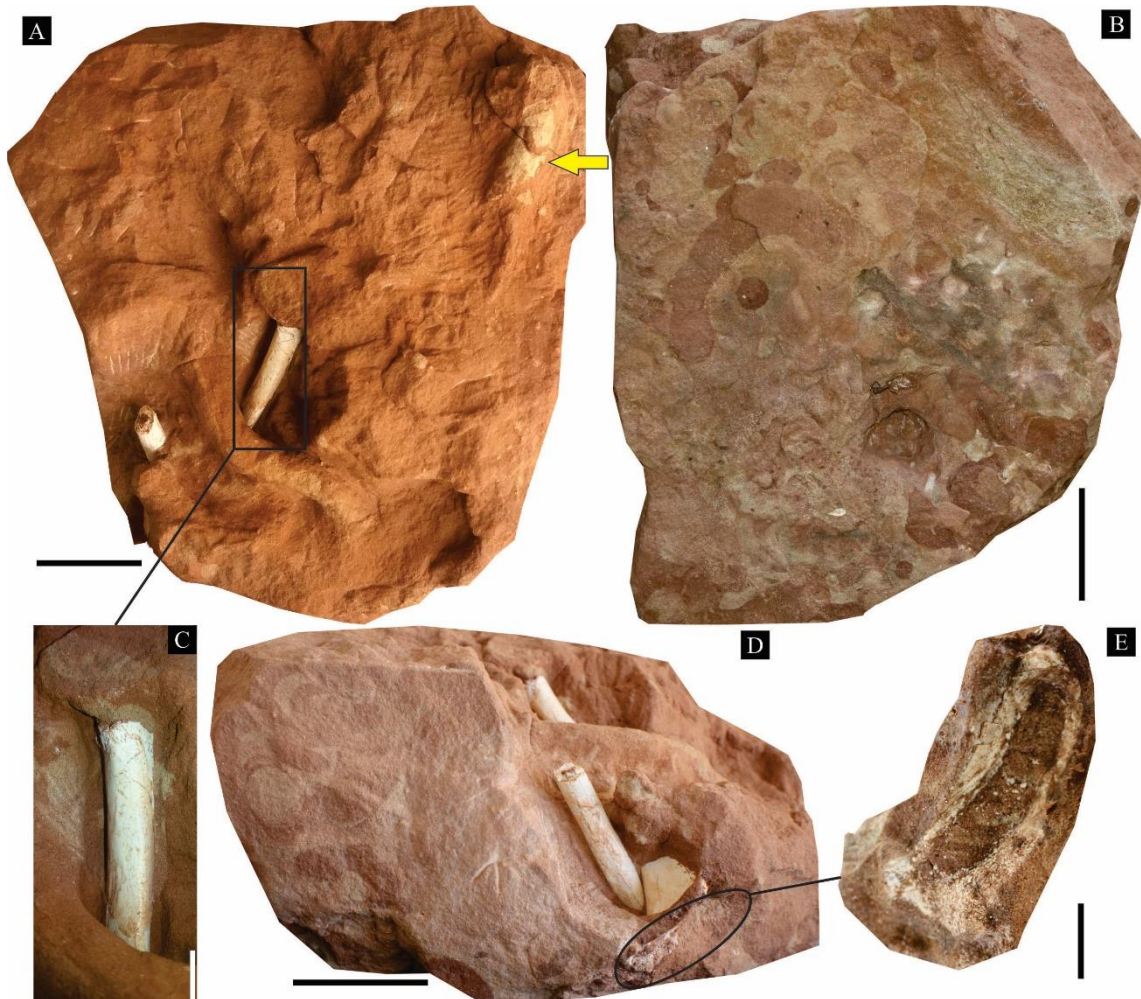


Figura 8. Bloco com icnofábrica *Taenidium barretti* modificando e desarticulando ossos (tíbia e fíbula) de Baurusuchidae. **A**, vista superior do material, com retângulo preto indicando tíbia e icnofósseis (ampliado em **C**), um icnofóssil tubular (possível *Planolites*) separando a fíbula e um *Palaeophycus* (seta amarela). **B**, base do bloco onde pode se observar um BI da icnofábrica *Taenidium barretti* entre 4-5, com icnofósseis na vertical e horizontal. **C**, tíbia com sua epífise alterada por *Taenidium barretti*, onde se observam os meniscos com coloração marrom/cinza e outras bioturbações nas laterais. **D**, lateral esquerda do bloco (em relação a Fig. 8 A), com BI chegando 4-5, observa-se tíbia com extremidade alterada (círculo preto (**E**)) e fíbula desarticulada sem a epífise. **E**, *Taenidium barretti* na medula óssea e alterando tecido esponjoso de uma tíbia de Baurusuchidae. Escalas: A, B e D = 5 cm; C e E = 1 cm.

Considerações finais

Com o experimento de decomposição aqui realizado, foi observada uma maior concentração das escavações na ilha de decomposição, chegando até uns 5 cm abaixo da carcaça com intensa atividade de bioturbação. Vale ressaltar que pequenos ossos foram desarticulados e alguns chegaram a ser parcialmente ou completamente enterrados. Esse sedimento da ilha de decomposição também apresentou uma resistência (dureza) maior que o restante do solo. Podendo indicar que quando o animal é soterrado, essa ilha de decomposição deve ajudar na conservação material. Também é interessante notar que, durante o período de seca, quando a carcaça não sofreu a ação de invertebrados detritívoros, a carcaça apresentou uma espécie de mumificação natural, com os tecidos moles endurecidos e ressecados e o sistema tegumentar mantendo os ossos articulados.

Para os fósseis estudados, consideramos plausível que a relação entre *Taenidium barretti* com a tíbia possa ser de alimentação, uma vez que essas partes são relativamente mais frágeis e possuem capas cartilaginosas e entre os meniscos, são observados fragmentos ósseos. Por outro lado, não descartamos a hipótese de que possa ter sido somente uma coincidência, já que essa área é mais frágil, pois vale ressaltar outros exemplares de ossos longos de Baurusuchidae também apresentam as extremidades deterioradas, mas até então não foi observado/encontrado *Taenidium barretti* e nenhum outro icnofóssil em seus interiores.

Como observado por Pirrone et al. (2014), há uma maior necessidade de interação de estudos paleoicnológicos com outras áreas (entomologia forense, patologia, medicina, fisiologia e tafonomia) para melhor interpretar os complexos processos que afetam a produção e a preservação de vestígios fósseis em ossos. Com mais experimentos, poderemos chegar a condições e resultados similares aos encontrados em fósseis.

Agradecimentos

Aos professores Dr. José Roberto Pujol-Luz (UNB) e Dra. Renata Guimarães Netto (Unisinos) pelas sugestões. Ao Roberto Ricart pela ajuda no desenvolvimento do experimento de decomposição. E a CAPES pela bolsa de doutorado.

Referências

- ARAÚJO JÚNIOR, H.I., and MARINHO, T. da S., 2013, Taphonomy of a *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Bauru Basin), Brazil: Implications for preservational modes, time resolution and paleoecology: *Journal of South American Earth Sciences*, v. 47, p. 90–99,
- AVILLA, L.S., FERNANDES, R., and RAMOS, D.F.B., 2004, Bite marks on a crocodylomorph from the Upper Cretaceous of Brazil: Evidence of social behavior? *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 24, p. 971–973.
- AZEVEDO, K.L., VEGA, C.S., and FERNANDES, L.A., 2013, Taphonomic aspects of vertebrate fossils from Bauru Group, Upper Cretaceous, Brazil: *Boletim Paranaense de Geociências*, v. 68, p. 43–51.
- BACKWELL, L.R., PARKINSON, A.H., ROBERTS, E.M., D'ERRICO, F., and HUCHET, J.B., 2012, Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 337–338, p. 72–87, doi: 10.1016/j.palaeo.2012.03.032.
- BATEZELLI, A., 2010, Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro: *Revista Brasileira de Geociências*, v. 40, p. 265–285.
- BATEZELLI, A., SAAD, A.R., ETCHEBEHERE, M.L.C., PERINOTTO, J.A.J., and FULFARO,

- V.J., 2003, Análise estratigráfica aplicada à Formação Araçatuba (Grupo Bauru – KS) no centro-oeste do Estado de São Paulo: *Geociências*, v. 22, p. 5–19.
- BEGON, M., TOWNSEND, C.R., and HARPER, J.L., 2006, *Ecology: from individuals to ecosystems*: Blackwell Publishing, Malden, 738 p.
- BERTINI, R.J., SANTUCCI, R.M., TOLEDO, C.E. V, and MENEGAZZO, M.C., 2006, Taphonomy and depositional history of an Upper Cretaceous turtle-bearing outcrop from the Adamantina Formation, southwestern São Paulo State: *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 9, p. 181–186.
- BERTLING, M., BRADY, S.J., BROMLEY, R.G., DEMATHIEU, G.R., GENISE, J., MIKULÁŠ, R., NIELSEN, J.K., NIELSEN, K.S.S., RINDSBERG, A.K., SCHLIRF, M., and UCHMAN, A., 2006, Names for trace fossils: a uniform approach: *Lethaia*, v. 39, p. 265–286.
- BRITT, B.B., SCHEETZ, R.D., and DANGERFIELD, A., 2008, A suite of Dermestid beetle traces on dinosaur bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA: *Ichnos*, v. 15, p. 59–71.
- BROMLEY, R.G., 1996, *Trace fossils : biology, taphonomy, and applications*: Chapman and Hall, London, 361 p.
- BROMLEY, R.G., and EKDALE, A.A., 1986, Composite ichnofabrics and tiering of burrows: *Geological Magazine*, v. 123, p. 59–65.
- CABRAL, U.G., RIFF, D., KELLNER, A.W.A., and HENRIQUES, D.D.R., 2011, Pathological features and insect boring marks in a crocodyliform from the Bauru Basin, Cretaceous of Brazil: *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 163, p. 140–151, doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00715.x.

- CARDOSO, C.D., CARVALHO, I.S., and FERNANDES, A.C.S., 2013, O conteúdo icnológico da Formação Adamantina (Cretáceo superior, Bacia Bauru)., *in* XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia: Gramado, p. 300–301.
- CARTER, D.O., YELLOWLEES, D., and TIBBETT, M., 2007, Cadaver decomposition in terrestrial ecosystems: *Naturwissenschaften*, v. 94, p. 12–24, doi: 10.1007/s00114-006-0159-1.
- CARVALHO, I.S., GRACIOSO, D.E., and FERNANDES, A.C.S., 2009, Uma câmara de coleóptero (*Coprinisphaera*) do Cretáceo Superior, Bacia Bauru: *Revista Brasileira de Geociências*, v. 39, p. 679–684.
- CASTRO, M.C., GOIN, F.J., ORTIZ-JAUREGUIZAR, E., VIEYTES, E.C., TSUKUI, K., RAMEZANI, J., BATEZELLI, A., MARSOLA, J.C.A., and LANGER, M.C., 2018, A Late Cretaceous mammal from Brazil and the first radioisotopic age for the Bauru Group: *Royal Society Open Science*, v. 5, p. 180482, doi: 10.1098/rsos.180482.
- COUNTS, J.W., and HASIOTIS, S.T., 2009, Neoichnological experiments with masked chafer beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Implications for backfilled continental trace fossils: *Palaios*, v. 24, p. 74–91, doi: 10.2110/palo.2008.p08-026r.
- DIAS-BRITO, D., MUSACCHIO, E.A., DE CASTRO, J.C., MARANHÃO, M.S.A.S., SUÁREZ, J.M., and RODRIGUES, R., 2001, The Bauru Group: a continental Cretaceous unit in Brazil - concepts based on micropaleontological, oxygen isotope and stratigraphical data: *Revue de Paleobiologie*, v. 20, p. 245–304.
- FERNANDES, L.A., 1998, *Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil)*: Universidade de São Paulo, 216 p.
- FERNANDES, A.C.S., BORGHI, L., CARVALHO, I.S., and ABREU, C.J., 2002, *Guia dos*

Ichnofósseis de Invertebrados do Brasil.: Interciência, Rio de Janeiro, 260 p.

FERNANDES, A.C.S., and CARVALHO, I.S., 2006, Invertebrate ichnofossils from the Adamantina Formation (Bauru Basin, Late Cretaceous), Brazil: *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 9, p. 211–220.

FERNANDES, L.A., and COIMBRA, A.M., 1996, A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil): *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 68, p. 195–205.

FERNANDES, L.A., and COIMBRA, A.M., 2000, Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo): *Revista Brasileira de Geociências*, v. 30, p. 717–728.

GENISE, J.F., BELLOSI, E.S., and GONZALEZ, M.G., 2004, An approach to the description and interpretation of ichnofabrics in palaeosols: Geological Society, London, Special Publications, v. 228, p. 355–382, doi: 10.1144/GSL.SP.2004.228.01.16.

GENISE, J.F., MÁNGANO, M.G., BUATOIS, L.A., LAZA, J.H., and VERDE, M., 2000, Insect trace fossil associations in paleosols: The Coprinisphaera Ichnofacies: *Palaios*, v. 15, p. 49–64.

GOBBO-RODRIGUES, S.R., 2001, Carófitas e ostrácodes do Grupo Bauru: Universidade Estadual Paulista, Rio Claro (SP), 137 p.

GOBBO-RODRIGUES, S.R., 2002, Caulóides de Charophyta maastrichtianos na Formação Marília (Grupo Bauru) na região de Uberaba (MG), Brasil, *in* VI Simpósio Sobre o Cretáceo Do Brasil, II Simpósio Sobre El Cretácico Da America Del Sur: Boletim de Resumos, São Pedro, Brazil, p. 395–400.

HASIOTIS, S.T., ASIAN, A., and BOWN, T.M., 1993, Origin, architecture, and paleoecology of the Early Eocene continental ichnofossil *Scaphichnium hamatum*- integration of

- ichnology and paleopedology: *Ichnos*, v. 3, p. 1–9.
- HASIOTIS, S.T., and DUBIEL, R.F., 1994, Ichnofossil tiering in Triassic alluvial paleosols: Implications for Pangean continental rocks and paleoclimate: *Memoirs of the Canadian Society of Petroleum Geologists*, v. 17, p. 311–317.
- HENRIQUES, D.D.R., AZEVEDO, S.A.K., CAPILLA, R., and SUAREZ, J., 2005, The Pirapozinho site - A taphofacies study: *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 25, p. 69A. Abstracts of papers.
- KEIGHLEY, D.G., and PICKERILL, R.K., 1995, The ichnotaxa *Palaeophycus* and *Planolites*: historical perspectives and recommendations: *Ichnos*, v. 3, p. 301–309, doi: 10.1080/10420949509386400.
- MCILROY, D., 2004, Some ichnological concepts, methodologies, applications and frontiers, in McIlroy, D., ed., *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis: Geological Society Special Publications*, London, p. 3–29.
- MELCHOR, R.N., GENISE, J.F., and MIQUEL, S.E., 2002, Ichnology, sedimentology and paleontology of Eocene calcareous paleosols from a palustrine sequence, Argentina: *Palaios*, v. 17, p. 16–35.
- O'GEEN, A.T., and BUSACCA, A.J., 2001, Faunal burrows as indicators of paleovegetation in eastern Washington, USA: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 169, p. 23–37.
- PAES NETO, V.D., FRANCISCHINI, H., MARTINELLI, A.G., MARINHO, T.D.S., RIBEIRO, L.C.B., SOARES, M.B., and SCHULTZ, C.L., 2018, Bioerosion traces on titanosaurian sauropod bones from the Upper Cretaceous Marília Formation of Brazil: *Alcheringa*,

p. 1–12.

PIRRONE, C.A., BUATOIS, L.A., and BROMLEY, R.G., 2014, Ichnotaxobases for bioerosion trace fossils in bones: *Journal of Paleontology*, v. 88, p. 195–203.

REINECK, H.-E., 1963, Sedimentgefüge im Bereich der südlichen Nordsee: *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, v. 505, p. 1–138.

SANTUCCI, R.M., and BERTINI, R.J., 2001, Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do sudeste brasileiro: *Revista Brasileira de Geociências*, v. 31, p. 307–314.

SMITH, J.J., and HASIOTIS, S.T., 2008, Traces and burrowing behaviors of the cicada nymph *Cicadetta calliope*: Neoichnology and paleoecological significance of extant soil-dwelling insects: *Palaios*, v. 23, p. 503–513.

SQUIRES, R.L., and ADVOCATE, D.M., 1984, Meniscate burrows from Miocene lacustrine-fluvial deposits, Diligencia Formation, Orocochia Mountains, Southern California: *Journal of Paleontology*, v. 58, p. 593–597.

TAYLOR, A., and GOLDRING, R., 1993, Description and analysis of bioturbation and ichnofabric: *Journal of the Geological Society*, v. 150, p. 141–148, doi: 10.1144/gsjgs.150.1.0141.

TAYLOR, A., GOLDRING, R., and GOWLAND, S., 2003, Analysis and application of ichnofabrics: *Earth-Science Reviews*, v. 60, p. 227–259.

VASCONCELLOS, F.M., and CARVALHO, I.S., 2010, Paleoichnological assemblage associated with *Baurusuchus salgadoensis* remains, a Baurusuchidae

Mesoeucrocodylia from the Bauru Basin, Brazil (Late Cretaceous): Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, v. 51, p. 227–237.

VERDE, M., UBILLA, M., JIMÉNEZ, J.J., and GENISE, J.F., 2007, A new earthworm trace fossil from paleosols: Aestivation chambers from the Late Pleistocene Sopas Formation of Uruguay: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 243, p. 339–347, doi: 10.1016/j.palaeo.2006.08.005.

XING, L., ROBERTS, E.M., HARRIS, J.D., GINGRAS, M.K., RAN, H., ZHANG, J., XU, X., BURNS, M.E., and DONG, Z., 2013, Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 388, p. 58–68.

Capítulo 4 - Ichnofabrics and ichnofossils from the continental deposits of the Serra da Galga Member, Marília Formation, Bauru Group (Upper Cretaceous), Uberaba, Minas Gerais, Brazil

Journal of South American Earth Sciences 86 (2018) 287-300

Adriano Santos Mineiro, Rodrigo Miloni Santucci

Abstract

The ichnofabrics and ichnofossils from two outcrops of the Serra da Galga Member (Marília Formation, Upper Cretaceous), in the Municipality of Uberaba, Minas Gerais of Southeastern Brazil, are analyzed: the first is characterized by fluvial deposits (braided rivers) and paleosols with a set of ichnofabrics comprising rhizobioturbation, rhizohalo-*Skolithos*, *Skolithos*, *Taenidium*, and *Skolithos-Taenidium barretti*; and the second have more influence of alluvial deposition and is characterized by occurrences of crustacean (decapod) *Thalassinoides*-like burrows. A reassessment of the *Asthenopodichnium* marks in the "pseudo-coprolites" is also discussed. The *Scoyenia* ichnofacies is suggested as being the most representative for the sedimentary deposits of the Serra da Galga Member in Uberaba.

Key-words: *Thalassinoides*-like, *Scoyenia* ichnofacies, vertebrate coprolites, paleosol, rhizolith.

1 – Introduction

The Serra da Galga Member is an important fossiliferous unit of the Marília Formation of the Bauru Group (Upper Cretaceous), being widely known for its vertebrate content (Price, 1955; Estes and Price, 1973; Báez and Perí, 1989; Gayet and Brito, 1989; Bertini et al., 1993; Santucci and Bertini, 2001; Carvalho et al., 2004; Novas et al., 2005, 2008; Campos et al., 2005; França and Langer, 2005; Kellner et al., 2005; Candeiro et al.,

2006; Salgado and Carvalho, 2008; Báez et al., 2012; Martinelli et al., 2013). The ichnofossils previously described for the Serra da Galga Member are *Arenicolites*, *Skolithos* (Carvalho et al., 2004), and perforations in pseudo-coprolites, *Asthenopodichnium* (Francischini et al., 2016). Despite its relatively abundant ichnological content, the occurrences of these structures have not yet been described and analyzed in detail, being little studied in the paleontological context of the region.

Invertebrate ichnofossils and fossil roots provide information about the paleoenvironment, paleoecology, and the development of the sedimentary substrate at the time of deposition and may even indicate the presence of paleosols (e.g. Buatois and Mángano, 2011; Fernandes, 2010; Knaust and Bromley, 2012; Retallack, 1990; Wright, 1992).

In this work, the ichnofossils found in the outcrops of BR 050 (locality where the holotype of the titanosaur *Uberabatitan ribeiroi* (Salgado and Carvalho, 2008) was found) and the Caieira outcrop (locality that provided the remains of *Uberabasuchus terrificus* (Carvalho et al., 2004), *Trigonosaurus pricei* (Campos et al., 2005), and *Baurutitan britoi* (Kellner et al., 2005)) in the Municipality of Uberaba (Fig. 1) are described and discussed based on macro- and micromorphological data. Additionally, a re-evaluation of the perforations found in "pseudo-coprolites", *Asthenopodichnium fallax* (Francischini et al., 2016), of the Caieira outcrop is also presented.

2 – Material and methods

The ichnofossils collected from the Serra da Galga Member are mainly preserved as ichnofabrics in the BR 050 outcrop and, because of that, they were analyzed and described by direct observation in the field. Only a few samples were collected for

laboratory analysis. In the Caieira outcrop, some ichnofossils showing three-dimensional preservation were collected. The samples collected were deposited in the collection of Faculdade UnB Planaltina (University of Brasília) under the catalog numbers: FUP-Ic 109-113.

The main ichnotaxobases (general morphology, wall, infilling, and ramification, *sensu* Bromley, 1996) were taken into account for the ichnofacies description. The description of the micromorphologies and microstructures are in accordance with recommendations of Genise (2017) and follow the ichnotaxonomic guidelines proposed by Bertling et al. (2006). The degree of bioturbation (presented herein as bioturbation index (BI)) was based on the scale proposed by Reineck (1963). The term coprolite refers here to all exemplars considered as vertebrate coprolites (probably produced by dinosaurs) and the term pseudo-coprolite refers to carbonate nodules with morphology similar to vertebrate coprolites found in both outcrops (see Oliveira and Santucci, 2017).

3 – Geological setting

The Bauru Group mainly overlays the basalts of the Serra Geral Formation (São Bento Group) and crops out in the states of São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, and Goiás, having an area of approximately 230,000 km² (Fulfaro, 1974). According to Batezelli (2010), the Bauru Group is comprised of the formations Araçatuba, Adamantina, São José do Rio Preto, Uberaba, and Marília (Ponte Alta, Serra da Galga, and Echaporã members) (Fig. 1A).

The limits of the Bauru Group are characterized by erosive and/or tectonic processes, developed during the Late Cretaceous (Batezelli, 2010). The climate at the time of deposition was considered to be arid/semi-arid (Batezelli et al., 2005; Fernandes and Coimbra, 2000).

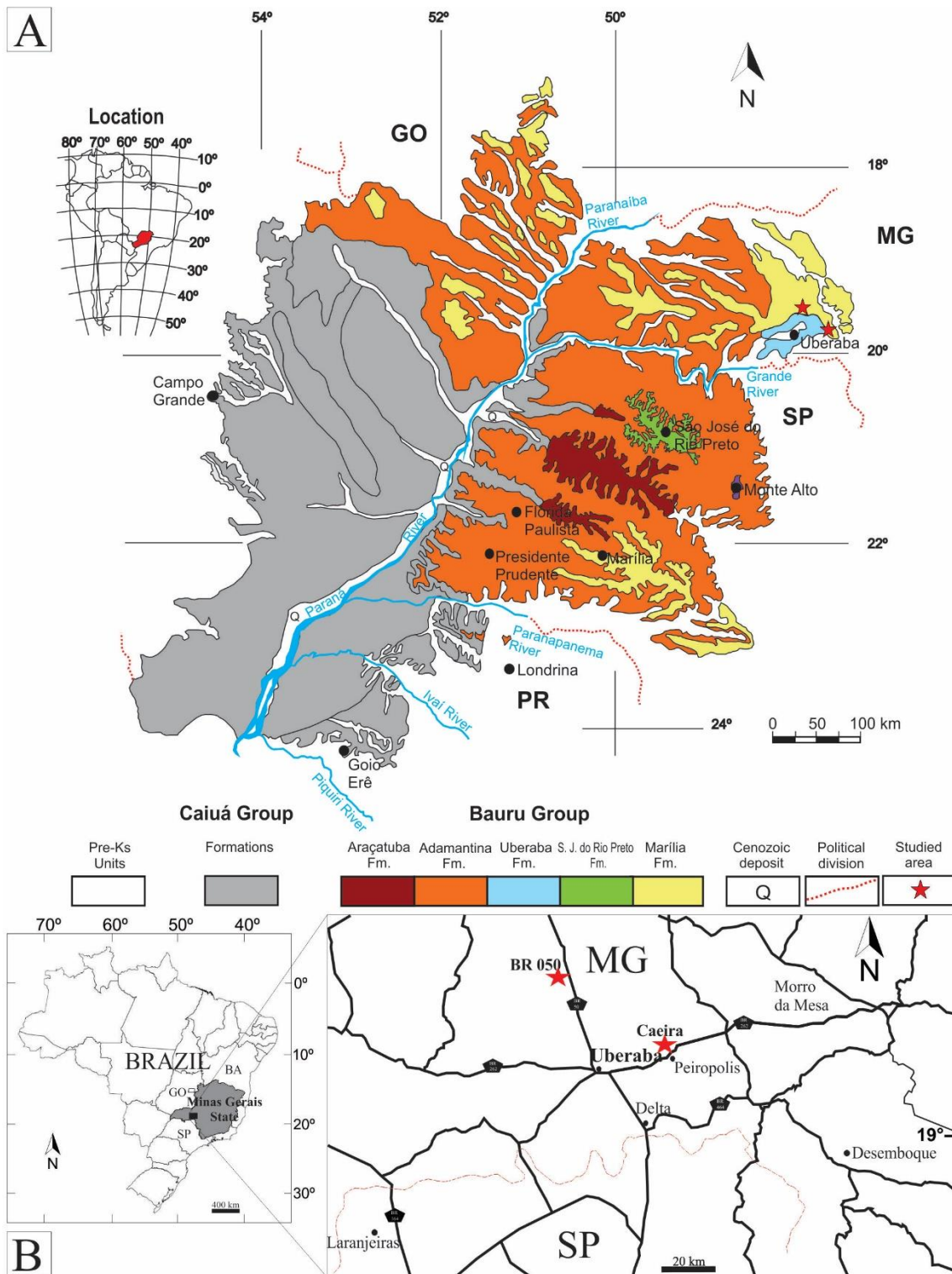


Figure 1. Geological and location map. **A**, geological map of the Bauru Group depicting the studied areas. Modified from Fernandes, (1998), Fernandes and Coimbra, (1996). **B**, location map of the outcrops studied in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. The Caieira outcrop is located near the District of Peirópolis, in the Municipality of Uberaba. The BR-050 outcrop is located at km 153 of the homonymous highway, Google maps ©2018 Google.

According to Batezelli (2010), the Marília Formation is the uppermost unit of the Bauru Group, constituted basically by massive sandstone and, subordinately, by conglomerate cemented by calcium carbonate. It is characterized by fluvial/alluvial deposits (Batezelli, 2010) and by aeolic deposits and paleosols (Basilici et al., 2009). In this work we follow the proposal of Batezelli (2010), where the Marília Formation is divided into the Serra da Galga and Ponte Alta members, which are restricted to the Triângulo Mineiro region, and the Echaporã Member, which crops out in both the Triângulo Mineiro and western portion of the State of São Paulo (Fernandes, 2004). The age attributed to these deposits is Maastrichtian, based on their content of microfossils and vertebrates (Dias-Brito et al., 2001; Gobbo-Rodrigues, 2002; Santucci and Bertini, 2001).

Based on the occurrences of calcretes and groups of clay minerals, such as illite, palygorskite, and montmorillonite in the paleosols of the Marília Formation, Batezelli (2015) suggested a precipitation of 500 to 1000 mm/yr at the time of deposition.

In the last decades, several authors have reported the presence of fish, amphibians, turtles, lizards, crocodylomorphs, and dinosaurs (Estes and Price, 1973; Bertini et al., 1993; Carvalho et al., 2004; França and Langer, 2005; Novas et al., 2008; Báez et al., 2012), as well as dinosaur eggs (Magalhães-Ribeiro, 2002) for this formation. Regarding invertebrates: gastropods, bivalves, and ostracods were found (Dias-Brito et al., 2001; Ghilardi et al., 2011; Mezzalana, 1974). Concerning its flora, charophytes, palynomorphs, and small fragments of leaf fibers within coprolites were reported (Dias-Brito et al., 2001; Oliveira and Santucci, 2017).

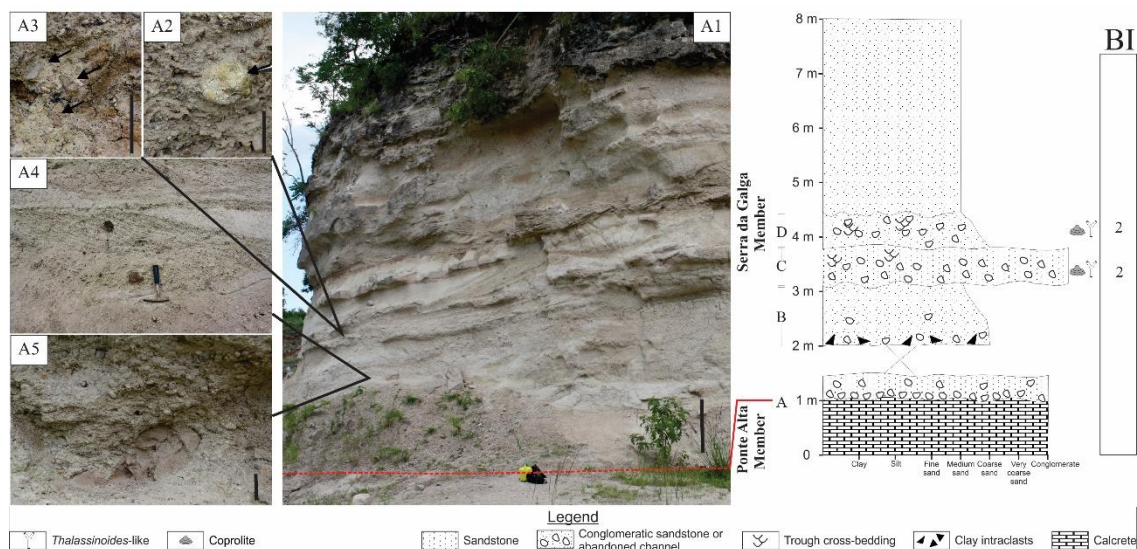


Figure 2. The Caieira outcrop (*Ponto 1*), with bioturbation index indicated for each layer. **A1**, overview of the outcrop; **A2**, in situ coprolite; **A3**, randomly directed pebbles (black arrows); **A4**, cross-stratification; **A5**, large claystone intraclast. Scales: A1 = 1 m and A2, A3, and A5 = 3 cm.

To date, several ichnofossils have also been reported for the Marília Formation, such as: coprolites (Oliveira and Santucci, 2017; Souto and Fernandes, 2015), rhizoliths (Dal’Bó et al., 2010; Fernandes, 2010; Mineiro et al., 2017), *Arenicolites*, *Beaconites*, *Camborygma*, *Macanopsis*, *Skolithos*, *Taenidium*, perforations in pseudo-coprolites (*Asthenopodichnium*), and trace fossils similar to *Daimoniobarax* (Carvalho et al., 2004; Dal’Bó et al., 2010; Francischini et al., 2016; Mineiro et al., 2017; Nascimento et al., 2017a; Nascimento et al., 2017b). More recently, fossil fungi were also reported (Mineiro et al., 2017; Oliveira and Santucci, 2017).

3.1- The Serra da Galga Member

The Serra da Galga Member crops out only on the northeastern edge of the Bauru Group, in the Triângulo Mineiro region, Minas Gerais State (Fernandes, 2004). Its type-section is placed at the Caieira site, in Peirópolis (Fernandes and Coimbra, 1996). According to Fernandes (2004), the Serra da Galga Member has a complex and irregular contact with the Ponte Alta Member. Outcrops generally have well-defined contacts between uncemented lithofacies (Serra da Galga Member) and heavily cemented

lithofacies (Ponte Alta Member). It overlays the Uberaba Formation, with which it has both erosive and gradational contacts.

The Serra da Galga Member is characterized by alluvial fans and associated braided fluvial systems (Fernandes, 2010). It is described by Batezelli (2010) to consist of polymictic conglomerate, with white to yellowish clasts at the base, changing to conglomerate with a sandy matrix with sub-angular to sub-rounded, poorly sorted, pebbles. The presence of conglomeratic sandstones grading to coarse, yellowish sandstones, with tabular cross bedding or plane-parallel laminations, with intraclasts of calcretes, carbonate nodules, and pedogenic features is also reported.

3.2 - Geology of the study area

The outcrops studied here comprise two well-known sites: the first is known as *Ponto 1* (Point 1 of Price or Caieira), located about 2 km near Peirópolis, in the municipality of Uberaba (Fig. 1B). The second one is on BR 050 Highway, also near the Municipality of Uberaba (Fig. 1B). Both outcrops present the typical lithofacies of the Serra da Galga Member.

3.2.1 - The Caieira outcrop

The outcrop is near the Peirópolis District in the Municipality of Uberaba (Fig. 1B). It is an essentially vertical exposure of the Serra da Galga Member, which overlays, at its base, the calcretes attributed to the Ponte Alta Member (Fig. 2). The main characteristics of the outcrop are described below, separated by lithofacies, as indicated in the column of Figure 2.

A) The base of the outcrop comprises the calcretes of the Ponte Alta Member presenting an erosive contact with a layer of sandy conglomerate (Serra da Galga

Member). It is not possible to determine the geometry of this first portion. The visible part is approximately 50 cm thick and at least 10 m wide. The base of the overlying layer (Serra da Galga Member) consists of a conglomerate supported by pebbles. Pebbles are generally well-rounded, polymictic (predominantly quartz), spherical, elongated, and tabular. In addition to pebbles of metamorphic rocks (gneiss), there are calcrete intraclasts of the Ponte Alta Member. The size of the pebbles varies from subcentimetric to centimetric, but the pebbles of calcrete are generally larger, reaching up to 20 cm in size, especially in the first centimeters at the base of the layer. The pebbles are randomly directed. The sandy portion consists essentially of quartz grains, which are poorly sorted (varying from fine sand to very coarse sand). The grains vary from well-rounded to angular. At the top of this 50 cm layer, the number of pebbles gradually decreases, changing into a conglomerate supported by the matrix.

B) The next layer is 1.3 m thick, laterally extending for about 10 m. It presents an erosive contact with the previous layer. At the base it is composed of conglomeratic sandstone, presenting a distinctive line of subcentimetric, polymictic, rounded pebbles. There are also claystone intraclasts, reaching up to 20 cm in size (Fig. 2A5). The sand fraction is poorly sorted (fine to coarse sand), with angular to rounded grains, predominantly made of quartz. In the mid portion of the layer the pebbles practically disappear remaining only the sand fraction. No sedimentary structures were observed.

C) The overlying layer has an erosive contact with layer B, being 40 cm thick and 3.2 m wide. It has a triangular shape, probably formed by the erosion of its lateral portions, consisting of a matrix-supported conglomerate with poorly sorted sandy matrix, comprising a set of trough cross-stratification (Fig. 2A4). The pebbles are usually subcentimetric, polymictic (mostly quartz), rounded, spherical, elongated, and tabular,

and are randomly directed in the matrix. Coprolites (Fig. 2A2 and A3) and *Thalassinoides*-like, found in vertical position (Fig. 6E), are also present.

D) Layer D is similar to layer B, but does not present claystone intraclasts at the base. It has an erosive contact with layer C and is approximately 60 cm thick and about 10 m wide. The pebbles are aligned according to the trough cross-stratification. Such a structure is only seen, however, where the sandstone is more conglomeratic, because of the lines of pebbles. Burrows of *Thalassinoides*-like, found in horizontal position (Fig. 6A), and coprolites are also present.

3.2.2 - BR 050 outcrop

The outcrop is located at km 153 of the highway BR-050, in the Municipality of Uberaba (Fig. 1B), comprising a large sequence of the Serra da Galga Member deposits. It differs from the Caieira outcrop due to the presence of more sandstone layers with a greater lateral continuity.

A) At the base a 2 m thick calcrete layer, corresponding to the Ponte Alta Member (Fig. 3), is present. The contact with the Serra da Galga Member is not visible because it is weathered and/or covered by vegetation. Above the contact, the first layer (layer A) corresponds to a conglomeratic sandstone, with low-angle cross-stratification. The sandstone is poorly sorted (fine to coarse) and most of the grains are angular, with subcentimetric to centimetric polymictic pebbles (mostly well-rounded, quartz pebbles), being both spherical and tabular in shape. The tabular pebbles are oriented according to the stratification. The number of pebbles decreases toward the top of the layer, apparently with very few calcium carbonate pebbles and no coprolite occurrences. In some portions at the bottom of the layer, claystone intraclasts are present (being similar to some layers of the Caieira outcrop).

B) The next layer is similar, but pebble occurrences are not so common. These, when present, are similar to those of layer A, but are concentrated at the base of each set of layers, forming a line which is centimetric in thickness.

C) Layer C comprises a conglomeratic sandstone, with cross-stratification. The pebbles are polymictic (essentially quartz), subcentimetric to centrimetric, rounded, elongated and tabular in shape. The tabular pebbles are predominantly horizontal. The coprolites consist of usually rounded specimens, indicating longer transport (Fig. 3A3). Toward the top (about 40-50 cm from the base) the conglomerate changes to sandstone. As far as can be seen, the conglomerate layer is approximately 10-15 m wide. Calcium carbonate cementation occurs only in the sandstones.

The sandstone is approximately 2 m thick, massive, with a rhizobioturbation ichnofabric (Fig. 4A), being poorly sorted, with fine to coarse grains. In the upper part the grains vary from very fine to coarse and, in both cases, they are essentially angular. After this sequence there is a layer of about 20-30 cm of sandstone intensely cemented by calcium carbonate, forming an extremely hard level.

After the level of calcretized sandstone, a new level of approximately 50 cm of poorly selected sandstone appears, showing fine to coarse and angular grains. It has massive structure with badly preserved bioturbations, which were not identified (Fig. 4C). It was observed that the layer of calcretized sandstone laterally disappears and the two bodies of sandstone with ichnofossils are in erosive contact (Fig. 3A4). The overlying body presents, at the base, few rounded pebbles that are not larger than 5 cm.

D) The next layer appears by erosive contact above the 3 cm thick calcrete layer. It has a thickness of 50 cm and is composed of a very fine to medium sandstone, presenting, at its base, climbing ripples up to 10 cm high, which are truncated at the top by plane-parallel stratification. It grades toward the top to a very fine to fine sandstone,

containing a rhizohalo-*Skolithos* ichnofabric, generally obliterating the plane-parallel stratification (Fig. 3A2). The upper portion of the sandstone becomes massive, together with a reduction of ichnofossil occurrences.

E) The overlying layer presents an erosive contact and is a conglomeratic sandstone, with randomly oriented pebbles, some (tabular) even in a vertical position. The layer is 70 cm thick and the sandstone varies from very fine to coarse, with predominantly very fine grains. Toward the top, the number of pebbles decreases both in number and in size. It has a massive structure and ichnofossils are not present.

F) The following two layers are 20 cm thick each and present an erosive contact. The first is composed of a massive, fine to medium sandstone. The second comprises a fine to coarse sandstone with intense carbonate cementation. There is a tubular burrow in association with the *Skolithos* ichnofabric (Fig. 4E and F).

G) Layer G is lenticular, with a maximum thickness of 1 m and a width of at least 20 meters. It has an erosive contact with the previous layer, sometimes filling erosive depressions, which seem to be paleochannels. It is a massive, brown-colored, sandy mudstone, with at least one occurrence of *Taenidium* ichnofabric (Fig. 5C).

H) The overlying layer is a silty sandstone, approximately 50 cm thick. At the base, the original stratification is distorted, probably due to the load of the uppermost layers. The *Skolithos-Taenidium barretti* ichnofabric is present (Fig. 5D, F).

I) The next layer is approximately 2 m thick and consists of layers of fine sandstone, with both plane-parallel lamination and massive structure. The sandstone with plane-parallel structure to the massive sandstone. On the other hand, the contact of the massive sandstone with the sandstone with plane-parallel stratification is abrupt. In the massive sandstone portions the *Skolithos-Taenidium barretti* ichnofabric also occurs, but

burrows are not so common. Fine sandstone lenses, that are about 5 meters wide and about 50 cm thick, exhibit intense carbonate cementation.

J) The topmost layer, above an erosive contact, consists, at the base, of a polymictic conglomerate similar to the previous ones. It grades to a sequence of poorly sorted sandstone, with angular grains, with large cross-stratifications. At the base of each set, which is about 50 cm thick, levels of centimetric polymictic and rounded pebbles are present. The larger pebbles correspond to claystone intraclasts. Coprolites and turtle shell fragments were also found.

4 – Ichnofabrics from the Serra da Galga Member

Five ichnofabrics were recognized in the BR 050 outcrop, with the exception of *Taenidium barretti*, all other biogenic structures present are identified up to ichnogenus level. There are no morphologies that allow for observation of ichnospecific characteristics. They are described following the sequence in which they appear from the base to the top of the outcrop.

4.1 - Rhizobioturbation ichnofabric

The C layer is composed mainly of root marks, rhizoconcretions, and undetermined bioturbations, with BI 4. Root marks are characterized by irregular horizontal and vertical branched tubes with gray infilling, with a diameter of 1 cm, with specimens up to 10 cm in length (Fig. 4A). The rhizoconcretions are predominantly vertical, with small horizontal branches of irregular thickness, with whitish infilling of calcium carbonate, having a mean diameter of 0.3 cm (Fig. 4B). They are preserved in a poorly sorted sandstone and more common in the portion more intensely cemented by calcium carbonate (Fig. 3). Above this layer, unidentified, altered, reddish bioturbations with BI 2 (Fig. 4C) are present in a poorly sorted and calcretized sandstone, which

laterally disappears so that the two sandstone layers with ichnofossils are in erosive contact (Fig. 3A4).

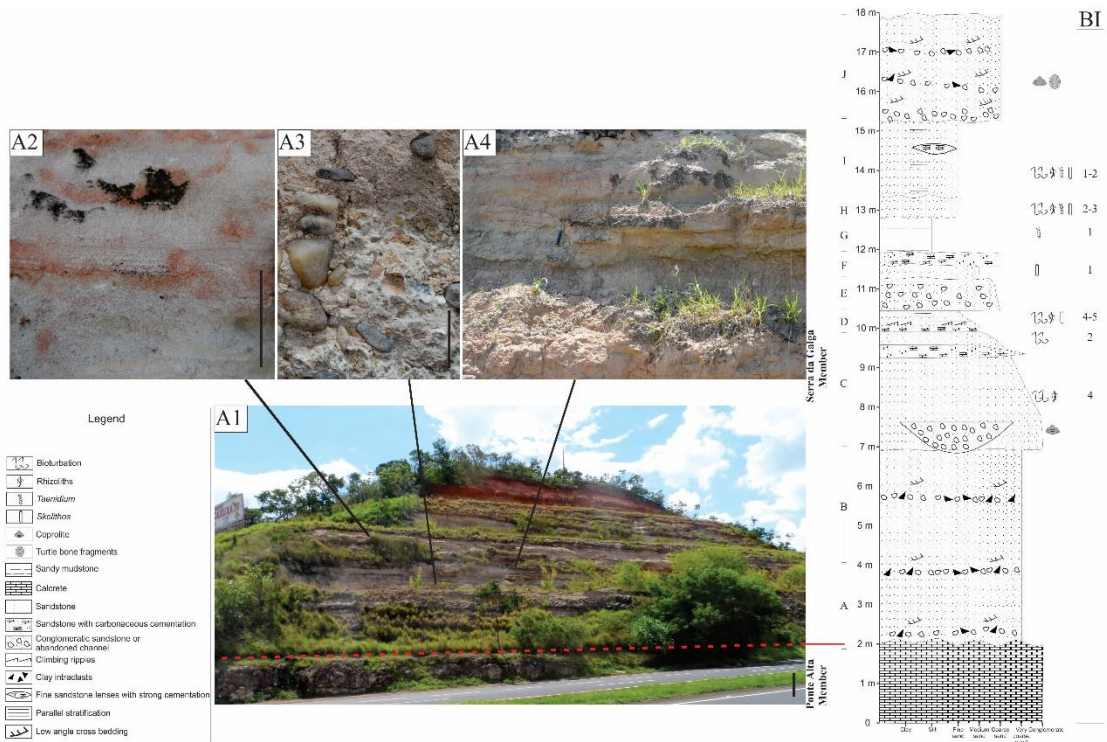


Figure 3. The BR-050 outcrop, with bioturbation index indicated for each layer. **A1**, overview of the outcrop; **A2**, bioturbation disturbing the plane-parallel stratification; **A3**, horizontally directed pebbles; **A4**, hammer indicating the calcretized sandstone truncated by sandstone layers. Scales: A1 = 1 m, A2 and A3 = 3 cm.

4.2 - Rhizophalo-Skolithos ichnofabric

In layer D, rhizophalos and, to a lesser degree, *Skolithos* and undetermined bioturbations, with BI 4-5, were observed. The rhizophalos are vertically oriented with ramifications that decrease in diameter horizontally, being irregular, with gray/whitish infilling, with reddish margin, varying in length from 3 to 10 cm (Fig. 4D). *Skolithos* are simple unbranched vertical burrows, with a grayish infilling and a mean width of 0.5 cm (Fig. 4D). Several bioturbations are observed obliterating the original plane-parallel stratification (Fig. 3A2). The layer is composed of very fine sandstone grading toward the top to a very fine to fine massive sandstone (Fig. 3).

4.3 - *Skolithos* ichnofabric

Only two burrows were observed in layer F, with BI 1. One is assigned to *Skolithos* and the other corresponds to a sinuous burrow. The burrows are vertical, the *Skolithos* is straight while the other has a meandering shape (Fig. 4F). No signs of branching were observed, and they have a regular diameter of approximately 1 cm (Fig. 4E). The burrows contain whitish/brownish infilling, the same material as the rock matrix. They are preserved in a fine to coarse sandstone with strong carbonate cementation.

4.4 - *Taenidium* ichnofabric

Only one occurrence of *Taenidium* was found in layer G, with BI 1. It is a vertical burrow, unbranched, without wall, showing irregular meniscate infilling, where their sides (the portion near the contact with the sedimentary matrix) vary in thickness interchangeably, being 1 cm wide (Fig. 5C). The menisci infilling grain size is finer than that of the sedimentary matrix. It is preserved in a massive sandstone layer (Fig. 3).

4.5 - *Skolithos-Taenidium barretti* ichnofabric

This ichnofabric is formed by *Skolithos*, *Taenidium barretti*, rare rhizoconcretions, and indeterminate bioturbations with BI 2-3 (layer H). *Skolithos* are simple vertical burrows, with no branching, with beige infilling, and average width varying from 0.2 to 0.5 cm (Fig. 5F). The *Taenidium barretti* burrows are characterized by being vertical, with no branching and wall, with meniscate infilling, with strongly arched menisci. The menisci vary both in size and color, having an average of 0.8 centimeters in width (Fig. 5D). The rhizoconcretion is predominantly vertical, non-branched, with irregular thickness. Most of the calcite infilling is lost (probably by dissolution), the mean width equals 0.3 cm (Fig. 5A). They are preserved in silty sandstone (Fig. 3).

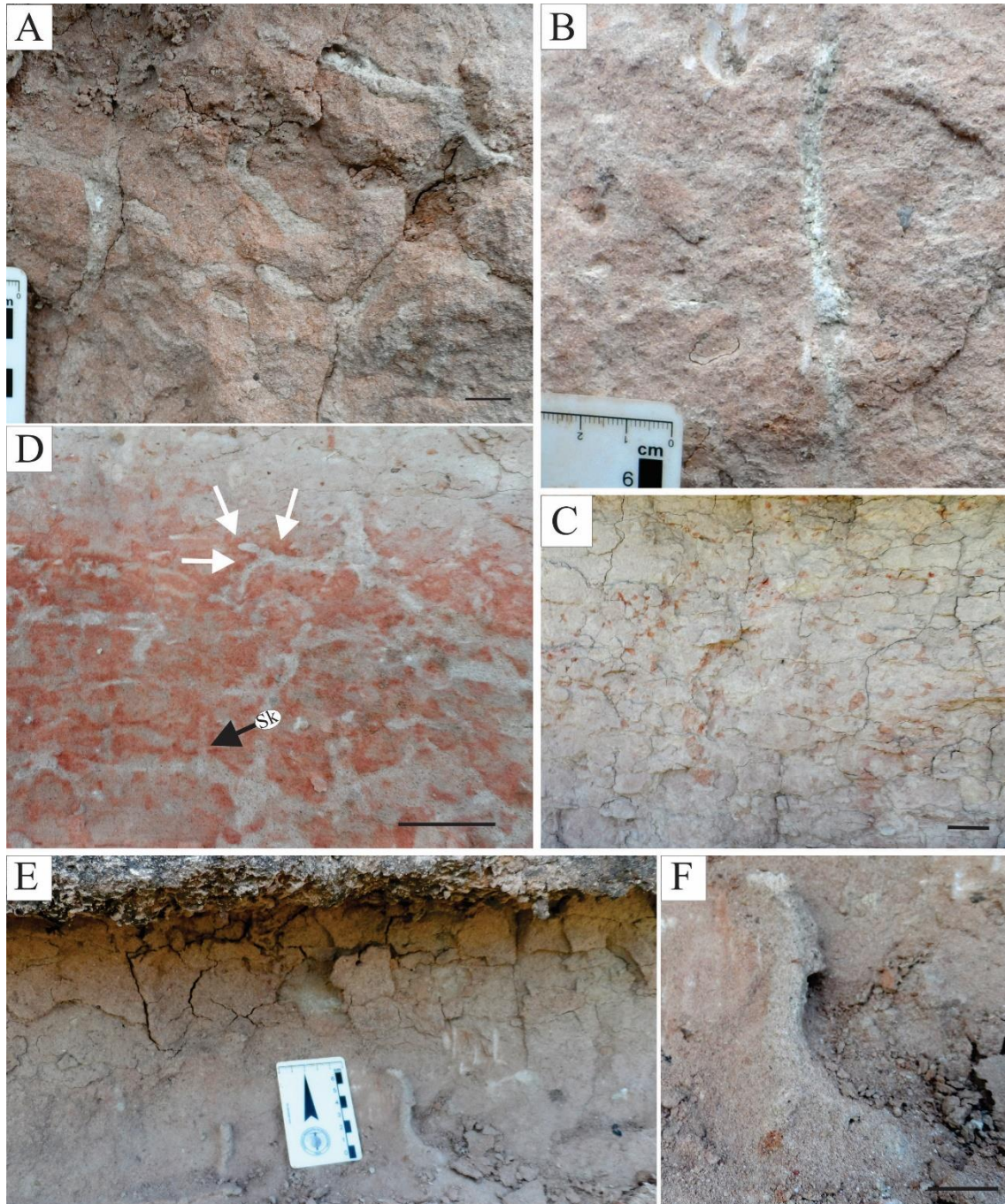


Figure 4. Ichnofabrics from the BR-050 outcrop. **A**, root marks and indeterminate bioturbations comprising the rhizobioturbation ichnofabric; **B**, whitish rhizoconcretion comprising the rhizobioturbation ichnofabric; **C**, reddish undetermined bioturbations; **D**, rhizohalo-*Skolithos* ichnofabric, white arrows shows the dark red halo (hematite) and the black arrow shows the *Skolithos* isp. (Sk) and several indeterminate bioturbations; **E**, *Skolithos* ichnofabric, a *Skolithos* can be seen beside the scale and a sinuous burrow at the right side; **F**, meandering vertical burrow of the *Skolithos* ichnofabric. Scales: 2 cm in **A** and **F**, 5 cm in **C** and **D**.

This ichnofabric is also present in the next layer, but to a lesser extent, with BI 1-2. A possible recent (with unconsolidated infilling, containing organic matter, and with the upper portion exposed by erosion) vertical burrow, with no branching, containing a

brown infilling composed of clay and a mean width of 1.5 cm (Fig. 5B) was observed. The ichnofabric occurs in massive sandstone and, at the top of the section, a *Taenidium barretti* in a horizontal position (Fig. 5E) is observed.

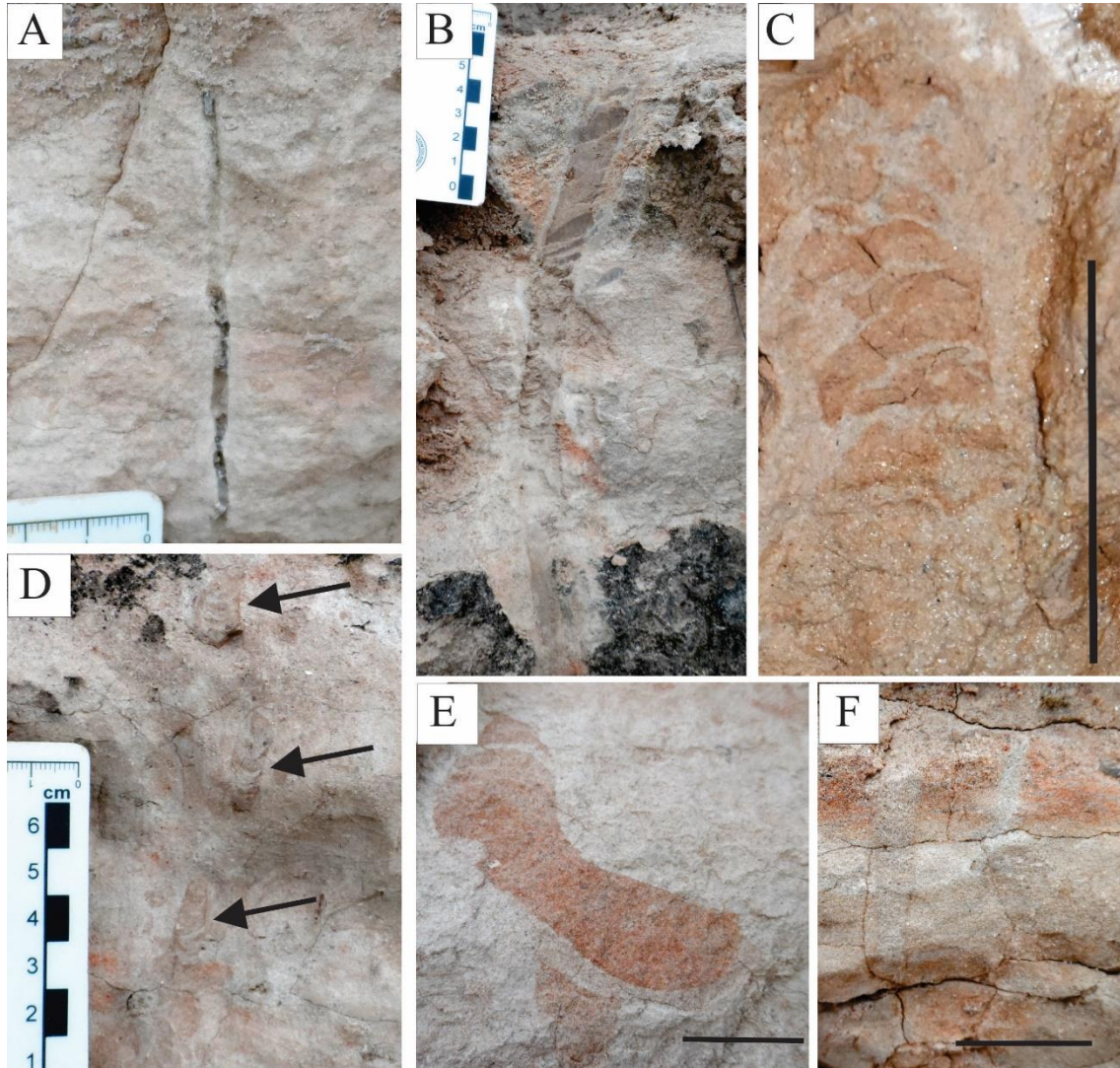


Figure 5. Ichnofabrics from the BR-050 outcrop. **A**, rhizoconcretion in a vertical position, showing calcite crystals, *Skolithos-Taenidium barretti* ichnofabric; **B**, putative recent vertical burrow with clay infilling; **C**, badly preserved *Taenidium*, *Taenidium* ichnofabric, FUP-Ic 113; **D**, arrows showing *Taenidium barretti* burrows in a vertical position in the *Skolithos-Taenidium barretti* ichnofabric; **E**, *Taenidium barretti* in a horizontal position; **F**, two *Skolithos* of the *Skolithos-Taenidium barretti* ichnofabric. Scales: 2 cm in **C**, **E** and **F**.

5 – Ichnofossils from the Caieira outcrop

Thalassinoides-like (Fig. 6)

Material. FUP-Ic 109, FUP-Ic 110 and FUP-Ic 111.

Description. Cylindrical burrows to slightly tabular in some parts, straight or curved, horizontally and vertical positioned (Fig. 6A and E). With shorter, thicker and mainly perpendicular ramification and Y-shaped branches (Fig. 6N), with some ramifications thicker than the main burrow (Fig. 6J and L). In the perpendicular ramifications, the burrows show swellings probably representing storage burrows (Fig. 6M), which have the same infilling of the rock matrix and a darker greenish color is observed in the infilling sediment (Fig. 6F and G). The wall is not straight due to the presence of pebbles and vertebrate coprolites/pseudo-coprolites (Fig. 6E, N, P, and Q). The diameter varies from 0.6 cm to 1.2 cm (Fig. 6F, G, and H).

Loose *Thalassinoides*-like fragments

Several loose burrow fragments were found. Showing no indication of their original position in the field. Here we provide the description of the best preserved sample (FUP-Ic 112):

Description. Cylindrical/tabular and tabular burrows (Fig. 6B), burrow with a partial swelling (Fig. 6C) and with signs of branching (Fig. 6I). The infilling is similar to the rocky matrix. In some samples they have a rather tabular format (Fig. 6D), where the major and minor axis are, respectively, 1.0 cm to 0.6 cm.

Micromorphological analysis. A fine lining is observed separating the wall from the infilling (Fig. 7), which may indicate the movement of the organism within the structure. These characteristics are related to the wall deformation in response to the biological activity (Genise, 2017). The wall is approximately 1.5 mm thick and irregular (Fig. 7B), which may indicate the presence of locomotor appendices.

Discussion. One of the problems regarding this material is that rhizoliths can have complex morphology (Cramer and Hawkins, 2009; Alonso-Zarza and Wright, 2010)

and, in some instances, can be similar to those made by invertebrates. Gregory et al. (2006) discussed the differences concerning the preservation of *Skolithos* produced by both animals and plants, where they mentioned the case of *Spartina alterniflora* roots, which can penetrate the substrate in a vertical position, reaching up to 50-120 cm in length. The same authors showed that the root marks presented longitudinal ridges and horizontal jointing, features that are useful for the identification of these fossil structures when rootlets are not preserved. However, the material described here present a T-shaped ramification with swellings (Fig. 6M) which, together with the observed microstructures (e. g. a fine lining and evidences of wall deformation) (Fig. 7), indicate the material is not a rhizolith.

In the Caieira outcrop, only tubular burrows were observed, which were interpreted as *Thalassinoides*-like burrows. Coprolites/pseudo-coprolites were also found. Many loose cylindric burrow fragments were observed and, when found *in situ*, they are generally larger, reaching approximately 1 m in length (Fig. 6A and E), with constant diameter. The bioturbation index is BI 2. In the vertical *Thalassinoides*-like exemplar (Fig. 6E), the burrow presents a curvature/deviation, possibly due to large pebbles encountered by the organism during the excavation (Fig. 6N). Several pebbles and coprolites associated with the *Thalassinoides*-like burrows are also observed (Fig. 6B, P and Q).

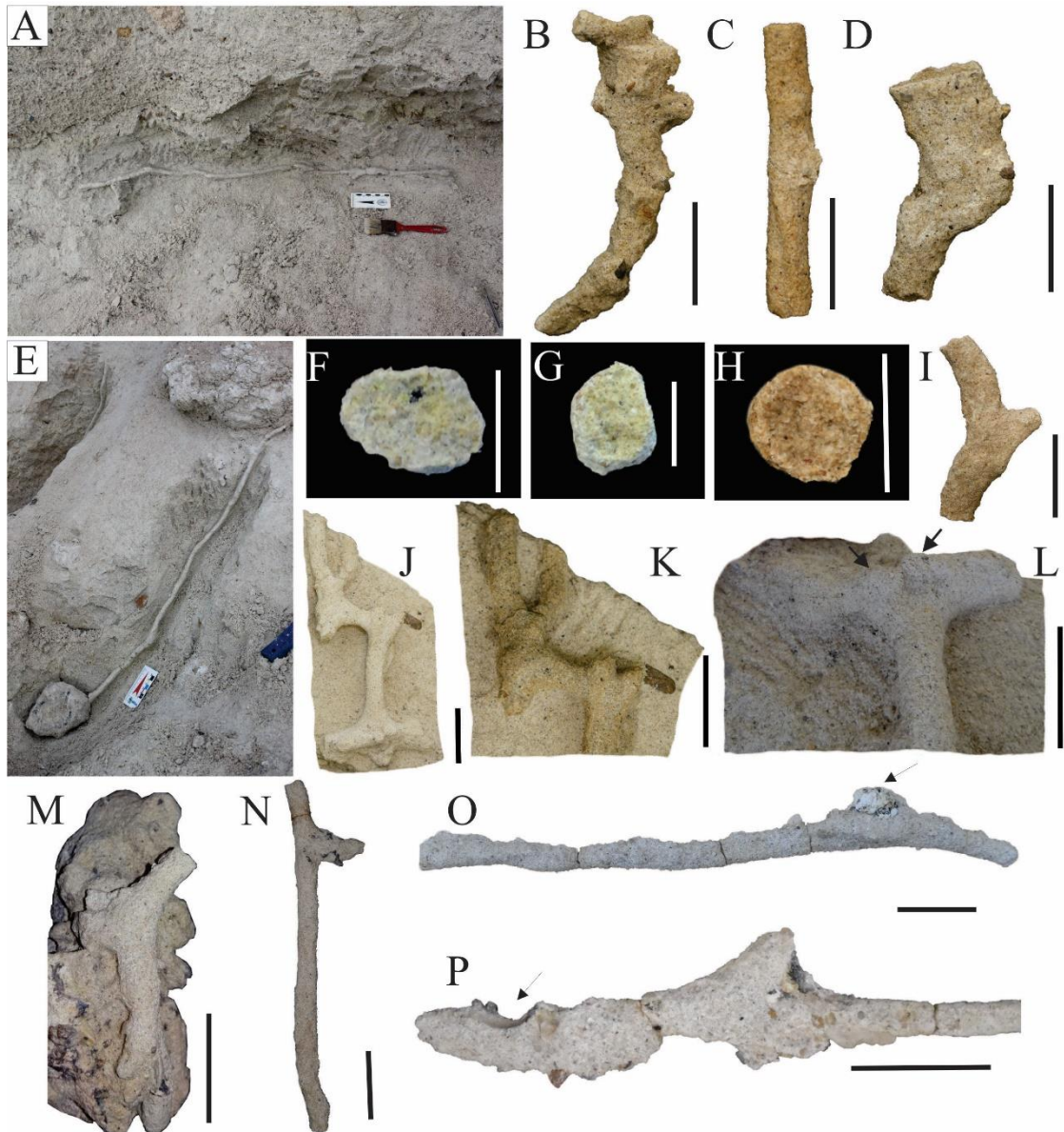


Figure 6. **A**, *Thalassinoides*-like, as found in the field (in a horizontal position), FUP-Ic 109; **B**, *Thalassinoides*-like, loose fragment with several pebbles adhered to the burrow; **C**, *Thalassinoides*-like, loose fragment, with a partial swelling at the bottom portion; **D**, *Thalassinoides*-like, loose fragment showing strong compression; **E**, *Thalassinoides*-like, as found in the field (in a vertical position), showing a pebble at the base; (**M**), FUP-Ic 110; **F**, **G**, and **H**, cross sections of *Thalassinoides*-like depicting variation in the outline shape; **I**, *Thalassinoides*-like, loose fragment with a Y-shaped ramification; **J**, *Thalassinoides*-like, sub-horizontal burrow presenting both T- and Y-shaped ramifications, FUP-Ic 111; **K**, close up of the Y-shaped ramification of FUP-Ic 111, note that the color change when the sample is wet; **L**, close up of the swellings in the *Thalassinoides*-like; **M**, detail of the pebble at the base of *Thalassinoides*-like (Fig. 6E), note that the burrow “bypass” the pebble; **N**, detail of a possible ramification in *Thalassinoides*-like (Fig. 6E); **O**, arrow depicts a coprolite in a *Thalassinoides*-like (Fig. 6A); **P**, arrow depicting a pebble mark in a *Thalassinoides*-like (Fig. 6A). Scale bar: 1 cm in **F**, **G**, and **H**, and 3 cm in **B**, **C**, **D**, **I**, **J**, **K**, **L**, **M**, **N**, **O**, and **P**.

Several species were proposed for the ichnogenus *Thalassinoides*, here we present the five most accepted in the literature: *T. paradoxicus* (Woodward, 1830), *T. saxonicus* (Geinitz, 1842), *T. suevicus* (Rieth, 1932), *T. ornatos* (Kennedy, 1967), and *T.*

horizontalis (Myrow, 1995). *T. paradoxicus* is characterized by being branched, with a boxwork (system of burrows) that are very irregular in size and geometry (Bromley and Ekdale, 1984). *T. saxonicus* corresponds to large excavations with mammiliform shape of 5-20 cm in diameter, and *T. suevicus* is a predominantly horizontally disposed form, which may contain Y-shaped bifurcations (Frey and Howard, 1990; Kamola, 1984). *Thalassinoides ornatos* comprises small horizontal oval burrows that are slightly inclined with swellings and *T. horizontalis* is characterized by small burrows that are constant in diameter, typically less than 0.5 cm, and mainly horizontally directed (Myrow, 1995).

Thalassinoides suevicus is characterized by Carvalho et al. (2007) as predominantly horizontal structures that are visible in the sedimentary interfaces preserved as a convex hypo-relief. The burrows have an irregular width that can exceed 11 cm and their length can reach more than 1 m. They branch off at sharp Y-shaped angles and often have expanded diameters at areas of divergence (i.e. turning chambers). The cross sections are elliptic, and the main axis is aligned to the stratification planes due to diagenetic compaction. The edges of the burrows are smooth, without lining and the filling of the burrow is passive, this ichnospecies is most similar to the material collected in the Caieira outcrop.

Some authors (e. g. Fürsich, 1973; Schlirf, 2000) suggested that *Thalassinoides* (Ehrenberg, 1944) and *Ophiomorpha* (Lundgren, 1891) should be considered junior synonyms of *Spongeliomorpha* (Saporta, 1887), because all three ichnogenera have a burrow branching system that differ only by wall characteristics, which may reflect differences in substrate consistency. Although Bertling (2007) argued that ornamentation features of the wall should have a "low to none" ichnotaxonomic value, Gibert and Ekdale (2010) recommended that these three ichnogenera remain separate and valid, though closely related. *Ophiomorpha* has a pelleted infilling, which represents a very specialized

wall-building behavior that is seen today in some burrows of Callianassidae mud shrimp (Gibert et al., 2006 and their references). *Spongiomorpha* and *Thalassinoides* have no pelleted walls. *Thalassinoides* may have a geometric configuration similar to that of the other two ichnogenera, but has smooth, unlined or poorly coated walls (Gibert and Ekdale, 2010). It is proposed by Melchor et al. (2010a) the use of the ichnotaxobases suggested by Fürsich (1973) to distinguish *Spongiomorpha*, *Ophiomorpha*, and *Thalassinoides* burrow systems (e.g. burrow orientation, presence or absence of pelleted wall, and the pattern of general branching and burrow wall), but only at the genus level. It is also suggested that the ornamentation surface or sculpture should be added to the genus ichnotaxobases for this group of ichnofossils. This position is in agreement with those accepted by Fürsich (1981). Melchor et al. (2010a) also agree with Bertling et al. (2006), who recognized that surface features can become very important in the ichnotaxonomy of some groups and with the study of modern producers this becomes even better supported.

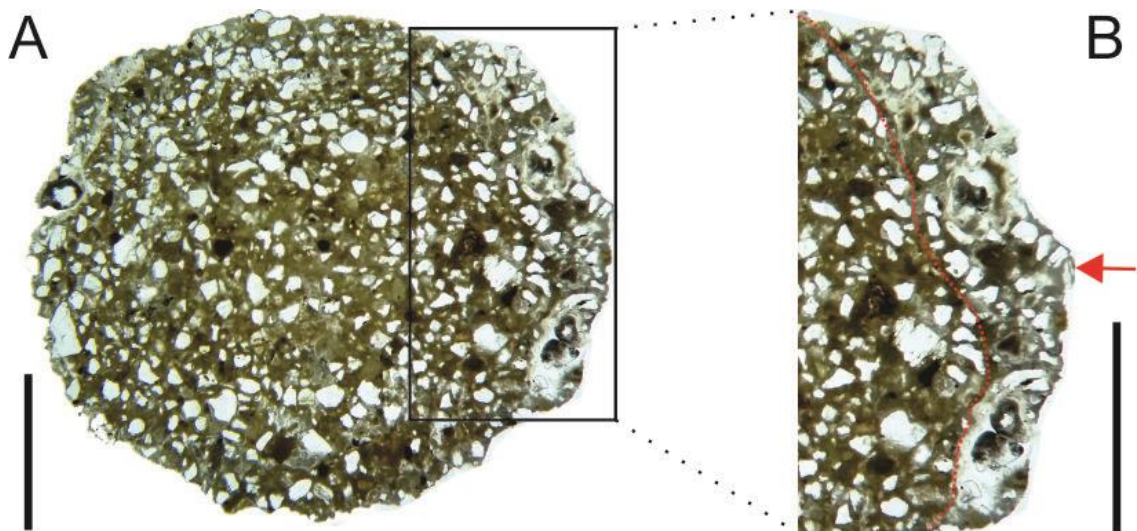


Figure 7. Thin section of a *Thalassinoides*-like burrow, small sample from FUP-Ic 112. **A**, thin section showing the burrow wall. **B**, red line indicating the portion affected by the fluidization process, showing incomplete burrow wall. Scale bars: 0.25 cm.

Thalassinoides is generally considered as a fodinichnia structure (Ekdale, 1992; Bromley, 1996), but also as a domichnia burrow (Myrow, 1995; Buatois *et al.*, 2002),

which is formed by passive infilling. Additionally, an agrichnia behavior was also suggested (Bromley, 1996; Ekdale and Bromley, 2003).

The main producers described for *Thalassinoides* are crustaceans, especially decapods, based on the observation of modern faunas and on fossils found inside the burrows (Buatois et al., 2002, Ekdale 1992, Myrow 1995, Rodríguez -Tovar et al., 2008; Yanin and Baraboshkin, 2013). They are often found in marine environments, occurring between the tidal plain and shoreline region up to the external platform (Kim et al., 2002 and their references). *Thalassinoides paradoxicus* and *T. suevicus* were reported by Kim et al. (2002) in continental deposits, where the possible producers are unknown, although as proposed by them, they could be similar to the ones in marine environments, such as crayfish. *Thalassinoides* is not a direct indicator of water depth but is essentially related to other ecological factors and especially to the consistency of the substrate (Ekdale, 1992; Kim et al., 2002).

The continental environment presents a variety of burrows made by decapod crustaceans, here we present some characteristics that characterize *Thalassinoides*-like forms: *Capayanichnus vinchinensis* is found vertically of straight form or in L, being the only fossil touched interpreted for freshwater crab (Melchor et al., 2010b). Ichnogenus attributed to the crayfish we have *Camborygma*, being simple excavations, almost vertical with termination in a chamber, presenting on the surface morphologies are scrape and scratch (Hasiotis and Mitchell, 1993). The ichnogenera *Lunulichnus* has as its producer an undetermined decapod, presents vertical to subvertical burrow, having a very distinct surface morphology, being composed of a regular arrangement of lunate (Zonneveld et al., 2006). Possibly a junior synonym of *Spirographites* Astre (1937) according to Melchor et al. (2010b). *Loloichnus* is interpreted as crayfish burrow, being a vertical straight taper to slightly curved, with a thickly lined (1-7 mm), knobby surface and has

upward Y-branching (Bedatou et al., 2008). *Egbellichnus* considered as produced by ghost shrimps, presents morphology similar to *Thalassinoides* presenting Y and T branching, but has as difference a complex pattern of loops and bendings (Hyžný et al., 2015).

6– Analysis and paleoecologic and paleoenvironmental interpretations

6.1 - The Caieira Outcrop

The depositional system of the Marília Formation is interpreted as being fluvial/alluvial by Batezelli (2010) and the Caieira outcrop is here interpreted as a result of fluvial deposition with influence of alluvial fans, since it presents, in some levels, both tabular and trough cross-bedding with tabular pebbles chaotically dispersed in the sandy matrix (Fig. 2A3). Oliveira and Santucci (2017) suggested that many of the fossils and vertebrate coprolites of this deposit underwent both temporal and spatial mixing. The same does not hold true with the *Thalassinoides*-like burrows, which were constructed after each depositional event, since their producers avoided coprolites and pebbles present in the substrate (Fig. 6B, E, N, P and Q).

Thalassinoides is related to the substrate type (Ekdale, 1992; Kim et al., 2002), where it is almost exclusively associated with fine sediments (Myrow, 1995). This is consistent with the substrate type hypothesized for the Caieira outcrop at the time the burrows were produced. *Thalassinoides suevicus* is evidence of unconsolidated sediment (Savrda et al., 2001). The lack of scratch marks at the margins of the burrows also points to the absence of a harder substrate during excavation, given that the only changes observed in the burrows are swellings and turning chambers, which are interpreted as a change of direction of the animal (Carvalho *et al.*, 2007; Knaust and Bromley, 2012). However, the burrows do not collapse because producers used mucus to maintain the

consistency of the burrow (Myrow, 1995). In the collected samples, we observed that the burrows have a different color in comparison with the sediment (Fig. 6L) when wet, which may be evidence of the use of mucus to increase the consistency of the burrows and the lining observed in the lamina of *Thalassinoides*-like structures (Fig. 7) may represent the organic fluidization structure.

The perforations in "pseudo-coprolites" described by Francischini et al. (2016), called *Asthenopodichnium fallax*, are here re-evaluated, since the pseudo-coprolites samples CPPLIP-0460 and CPPLIP-1083, present coprolitic features, as proposed by Oliveira and Santucci (2017). They have desiccation cracks as evidence of dehydration of the feces, showing that the perforations in the feces were produced prior to the total dehydration/hardening of the material. Thus, for these samples, we suggest the original interpretation made by Francischini et al. (2014), that they are evidence of chambers of dung fly pupae or beetles.

The occurrence of *Skolithos* and *Arenicolites* mentioned by Carvalho et al. (2004) have not been described or documented with photos, being only observed in the outcrop where the *Uberabasuchus terrificus* specimen was unearthed. In this case, the presence of these ichnogenera may be the result of a misinterpretation, especially the presence of *Skolithos*, since fragments of *Thalassinoides*-like burrows are very similar to them.

We did not assign the occurrences of *Thalassinoides*-like burrows to a specific ichnofacies due to the lack of other specimens. Currently, six continental ichnofacies are recognized: *Scoyenia*, *Mermia*, *Coprinisphaera*, *Termitichnus*, *Celliforma*, and *Octopodichnus-Entradichnus* (Buatois and Mangano, 2011). The most accepted are *Scoyenia*, *Mermia*, and *Coprinisphaera*. In *Scoyenia* ichnofacies, 3D burrow systems such as *Thalassinoides*, *Spongeliomorpha*, and *Attaichnus*, produced in subaerial

conditions by earwigs, crickets, and/or ants, as well as large 3D burrow systems produced by decapod crustaceans (e. g. *Camborygma*), are commonly associated with other types of traces produced in the lakeside area (Knaust and Bromley, 2012). In Francischini et al. (2016), the deposits of this locality are interpreted as *Trypanites* ichnofacies, based on the association of *Arenicolites-Skolithos-Asthenopodichnium fallax*. But as discussed above, *Asthenopodichnium fallax* perforations should be reviewed. In addition, even the presence of *Arenicolites* and *Skolithos* would not be indicative of *Trypanites* ichnofacies. However, we agree with Francischini et al. (2016) on the high energy of the depositional system, interpreted as fluvial channels associated with alluvial fan deposits.

As previously mentioned, *Thalassinoides* burrows have mainly been attributed to decapod crustaceans (Buatois et al., 2002, Carvalho et al., 2007, Ekdale 1992, Myrow 1995, Rodríguez-Tovar et al., 2008, Yanin and Baraboshkin, 2013). Alternatively, in periods of subaerial exposure, they could have been produced by digger insects. The main extant examples of these producers would be the mole cricket (Gryllotalpidae) and mud-loving beetles (Heteroceridae), which are producers of the ichnogenus *Spongeliomorpha*. However, the *Spongeliomorpha* typical marks, which reflect the excavation process, can be lost by a process of smoothing the wall caused by the body of the organisms that inhabit it (Melchor et al., 2010a and its references). We assume that the Caieira deposits did not undergo long periods of subaerial exposure, since rhizoliths and other burrows were not observed. Thus, according to Kim et al. (2002), it is considered that *Thalassinoides*-like burrows of this locality were produced by decapod crustaceans similar to those of marine environment (e. g., crayfish).

Recent studies of continental crayfish show a variety of burrows, from the simplest vertical (I, J, U, Y forms) to the complex boxwork constructions, mostly related to the water table (Genise, 2017 and their references). Hasiotis and Mitchell (1993) have

observed in recent crayfish burrows, that when they pass through a conglomerate layer, the pebbles are incorporated into the wall of the burrow. As observed in the examples described herein (Fig. 6B, P and Q).

Although some samples apparently lack any kind of ramification, being mostly horizontal and vertical tubular forms (Fig. 6A, E), these are also here interpreted as *Thalassinoides*-like burrows, from the same suite, since they exhibit the same infilling characteristics, diameter, change in edges, and blind burrows (Fig. 6 O, I). Thus, it is suggested that they have been produced by the same type of organisms and probably were interconnected.

Myrow (1995) suggested that the walls with lining formed by mucus of these open burrow structures would have been colonized by microbial biota, thus providing a source of food. The *Thalassinoides*-like burrows found in the Caieira outcrop do not have any evidence of active fill structures (e. g. sediment pellets and meniscate structures), and a composition similar to the host rock may indicate the domichnia behavior (Fig. 6F, G, and H).

6.2 - BR 050 outcrop

The ichnofossils found at the BR 050 outcrop comprise invertebrate ichnofossils, rhizoliths, and vertebrate coprolites. Evidence of the association between rhizolites and invertebrate bioturbations reflects periods of subaerial exposure, which indicates soil formation (Fernandes, 2010; Retallack, 1990; Wright, 1992). The invertebrate ichnofossils preserved at BR 050 site include fodinichnia and domichnia structures. They exhibit low ichnodiversity and a low to moderate degree of bioturbation, with locally very bioturbated layers. Simpler ichnofabrics dominated by meniscate burrows are associated, in continental environments, to deposits of abandoned canals, overbank (overflow

deposits) and lakesides (Buatois and Mangano, 2007; Melchor et al., 2012). Two paleoichnocoenoses, defined according to their composition and ichnofabric distribution, here determined as rhizoliths (suggesting a longer period of exposition) and *Taenidium* paleoichnocoenoses, are related to soft ground substrate.

The rhizoliths paleoichnocoenose is found between layers C and D, being composed of rhizobioturbation and rhizohalo-*Skolithos* ichnofabrics, where their substrates are massive and separated by a layer of calcrete that is eroded in part of the outcrop (Fig. 3 A4). Layer C overlies layers A and B, and these last two point to deposition under high energy conditions. Evidences of decrease in deposition energy are observed toward the top (Fig. 3). Layer C consists of conglomerates, with flat pebbles in a horizontal position, and rounded coprolites, indicating that they were transported by river flow along with the pebbles. The conglomerate gradually changes to sandstone with carbonate cementation, where the rhizobioturbation ichnofabric is found (Fig. 4A), being composed of root marks, rhizoconcretions, and indeterminate bioturbations with BI 4. Root marks, according to Klappa (1980) and Loope (1988), mainly develop in flat substrates, with highly permeable sediments, where calcium ions are available in a relatively hard soil material and in a semi-arid climate. These conditions are consistent with the observed sedimentary sequence.

The rhizoconcretions (Fig. 4B), when there is calcite precipitation, indicate a long period of drought (Kraus and Hasiotis, 2006), showing that in the same layer, after a period of soil formation, there was a period (or periods) of drought at the time of deposition. We also found carbonate cement, which is also indicative of arid conditions. In the same sequence, there are several undetermined bioturbations, which correspond to the interpretation of paleosols, where they are considered to be invertebrate burrows. Above, there is an extremely hard layer of sandstone strongly cemented by calcium

carbonate, approximately 20-30 cm thick, with no evidence of ichnofossils, suggesting that the dry period was maintained. Over this layer, there is a massive sandstone layer with bioturbations (Fig. 4C) that, due to their poor preservation state, were not assigned to any specific ichnotaxon. A new high energy event is observed, with rounded pebbles no larger than 5 cm in size, which lies just below the level of the rhizohalo-*Skolithos* ichnofabric (layer D).

Layer D is comprised of very fine to medium sandstone, presenting at its base, climbing ripples up to 10 cm in height, truncated at the top by plane-parallel lamination. It is composed of rhizohalos, *Skolithos*, and bioturbations with BI 4-5 (Fig. 3A2), representing low energy deposition that grade to very fine to fine sandstone at the top, consisting of rhizohalo-*Skolithos* ichnofabric, generally obliterating the plane-parallel stratification. The term rhizohalo (Fig. 4D) was proposed by Kraus and Hasiotis (2006) to describe Fe and Mn depleted rhizolites that form around the root, as a result of the oscillation of soil moisture and root degradation, being a type of root evidence that can only be recognized with the paleosol color variation. The rhizohalos described here have a reddish margin (hematite, Fig. 4D), which suggests the presence of a moderately to well-drained paleosol (Kraus and Hasiotis, 2006 and their references).

The *Skolithos* and bioturbations (Fig. 4D) found associated with the rhizohalos reinforce the interpretation of a second level of paleosol formed within the ichnocoenoses rhizoliths, suggesting the presence of invertebrate activity in this soil. *Skolithos* in continental environments are found both in subaerial and subaqueous sediments (Gierlowski-Kordesch, 1991) and are attributed to arthropod activities such as insects and arachnids, due to the presence of articulated appendages for excavation and sediment mobilization. Some beetles can produce simple vertical burrows (similar to *Skolithos*) for aestivation or nesting purposes (Buatois and Mangano, 2011; Fernandes et al., 2002;

Schlirf et al., 2001). In the case of the BR 050 outcrop, the traces of arthropods are produced in subaerial conditions, demonstrating the development of this paleosol and suggesting the presence of well drained soils.

As in the previous paleosol reported, the bioturbation occurrences decrease toward the top of the layer. A new high-energy event is represented by layer E, where the sandstone fines upward, not containing ichnofossils. Layer F is formed by two lithologies, the first comprises a massive, fine to medium sandstone, with no signs of ichnofossils; the second type is comprised of fine to coarse sandstone, with strong carbonate cementation, and rare tubular burrows, interpreted as *Skolithos* ichnofabric, with BI 1. *Skolithos* and a sinuous burrow are also observed (Fig. 4E-F).

The *Taenidium* paleoichnocoenoses can be found in the layers G, H, and I, being comprised of *Taenidium* and *Skolithos-Taenidium barretti* ichnofabrics, where their substrates are massive. Layer G is comprised by sandy mudstone, presenting an erosive contact with layer F where, sometimes, it fills depressions appearing to be paleochannels. Only a poorly preserved ichnofossil with meniscus was found (Fig. 5C), being interpreted as *Taenidium* ichnofabric. *Taenidium* is interpreted as being produced by depositivorous organisms and is considered as a fodinichnia structure (Frey et al., 1984; Keighley and Pickerill, 1994). The shape, texture, and composition of the meniscus indicates the combination of both intake and sediment selection. The latter may be done within the digestive system or by selection through appendages and movements around the producer's body (Frey et al., 1984). The finer fractions of the sediment are considered to be fecal material and the coarser fractions represent sediments transported around the body (Frey et al., 1984). Meniscate structures are considered to be the product of the burrowing activities of detritivore invertebrates, probably oligochaetes (Melchor et al., 2002; Squires and Advocate, 1984; Verde et al., 2007). In recent research, meniscate

marks made by insects like Coleoptera and Hemiptera were observed in experiments on soils (Counts and Hasiotis, 2009; O'Geen and Busacca, 2001; Smith and Hasiotis, 2008), where a new ichnogenus and species were erected (*Naktodemasis bowni*) by Smith et al. (2008). Krapovickas et al. (2009) proposed the change of *N. bowni* to *Taenidium bowni*, since both have no lining. The specimen found in layer G (Fig. 5C) has the characteristics of being produced by an oligochaete, probably in an abandoned canal, with apparently no signs of subaerial exposure, since it has a lenticular geometry and is essentially composed of mudstones.

Layers H and I exhibit the *Skolithos-Taenidium barretti* ichnofabric (Fig. 3), and comprise low energy fluvial deposits, consisting of silty sandstone (layer H) grading to fine sandstone in layer I, varying from massive to plane-parallel laminations. The set of ichnofossils suggests the formation of paleosols and a BI 2-3. In layer I the bioturbation degree is less developed. *Skolithos* (Fig. 5F), *Taenidium barretti* (Fig. 5D), rhizoconcretions (Fig. 5A), and indeterminate bioturbations are found. The *Skolithos* ichnogenus of this layer is similar to those found in layer D, probably produced by arthropods. The ichnogenus *Taenidium* has variable infilling, homogeneous or heterogeneous content, with both fecal and non-fecal material. Being differentiated at the level of ichnospecies based on the variation of the meniscate filling. *Taenidium barretti* is commonly hemispherical or extremely arched, with strongly compressed or stacked menisci, forming a non-compartmentalized backfilling or fine meniscate segments (Keighley and Pickerill, 1994). Given the characteristics of both the substrate and *Taenidium barretti*, these were probably produced by Coleoptera or Hemiptera, as already observed by previous authors (e. g. Counts and Hasiotis, 2009; O'Geen and Busacca, 2001; Smith and Hasiotis, 2008). Morrissey and Braddy (2004) suggested that *Beaconites-Taenidium* ichnofabrics are evidence of colonization of subaerial

environments in response to seasonal desiccation, where animals dig the substrate to aestivate or molt at the groundwater level.

In the uppermost layer of the outcrop no invertebrate ichnofossils were found. It represents an event of higher depositional energy, being observed in the base sets of medium to large-scale cross-stratification, consisting of conglomerate with rare coprolites and badly damaged fragments of turtle shells. The complete absence of invertebrate ichnofossils points to a high burial rate which precluded the colonization of the substrate by plants and invertebrates.

The ichnofossiliferous content and the low depositional energy deposits, sporadically exposed to both subaqueous and subaerial conditions, are indicative of the *Scoyenia* ichnofacies (based on Buatois and Mangano, 2011; Frey et al., 1984). This ichnofacies is characterized by an abundance of horizontal meniscate feeding burrows, tracks and traces of locomotion, presence of vertical cylindrical burrows, and possible interaction between invertebrates, vertebrates, and roots marks (e.g. Buatois and Mangano, 2011; Frey et al., 1984), common in depositional environments associated with lake margins, river channel margins, and sandy bars or flood plains. According to MacEachern et al. (2007), who characterized the *Scoyenia* ichnofacies as a composition of seven ichnological suites: (1) horizontal structures (meniscate infilling) made by deposit-feeding organisms (e. g. *Beaconites* and *Taenidium*); (2) horizontal structures of movement of deposit-feeding organisms (e. g. *Planolites*), traces of locomotion, including tracks and trails (e. g. *Umfolozia*, *Hexapodichnus*, *Acripes*, and *Cochlichnus*); (3) finfish marks; (4) vertical dwelling structures (e. g. *Camborygma*, *Macanopsis*, *Skolithos*, and *Cylindricum*); (5) horizontal dwelling structures (e. g. *Palaeophycus*); (6) mixture of invertebrate structures (predominantly arthropods) and vertebrate structures (dwelling structures and footprints); and (7) fossil roots.

We identified three of them in the outcrop: the first one is dominated by meniscate burrows, the second one comprises vertical dwelling structures, and the third one corresponds to root marks. In addition, the individual assemblages of *Scoyenia* usually present low ichnodiversity, varying from 1 to 12, with an average of 5 types of ichnogenera, being more common in braided rivers and ephemeral fluvial systems; related to substrate consistency and water saturation, generally linked to changes in the water table (Melchor et al., 2012). As previously observed by Melchor et al. (2012) in other deposits, the coarser channel deposits (fig. 3A3) in layer C, are also devoid of ichnofossils.

The climatic conditions at the time of deposition, as already suggested by several authors (e.g., Batezelli et al., 2005, Fernandes and Coimbra, 2000, Oliveira and Santucci, 2017), is considered as arid/semi-arid. However, it does not necessarily imply an absence or scarcity of water. This interpretation is corroborated here by the presence of paleosols with evidence of rhizohalos and rhizoconcretions, where some events of intense carbonate cementation were observed, being indicative of periods of even more intense aridity; additionally, this interpretation is supported by the low diversity of bioturbations, which may be indicative of a stressful environment (see McIlroy, 2004).

7 - Conclusions

The outcrops studied at the localities called BR 050 and Caieira are part of the same geological unit (Serra da Galga Member) but have a different ichnodiversity. The Caieira outcrop has more influence of alluvial deposition where the interval between the depositional events was short (Fig. 8B) and, therefore, the development of paleosols in this locality is reduced. The BR 050 deposits represent a more distal region (Fig. 8A), where fluvial deposits (braided rivers) are more common, being characterized by

relatively long periods of subaerial exposure that allowed the formation of paleosols, predominantly in the floodplain area.

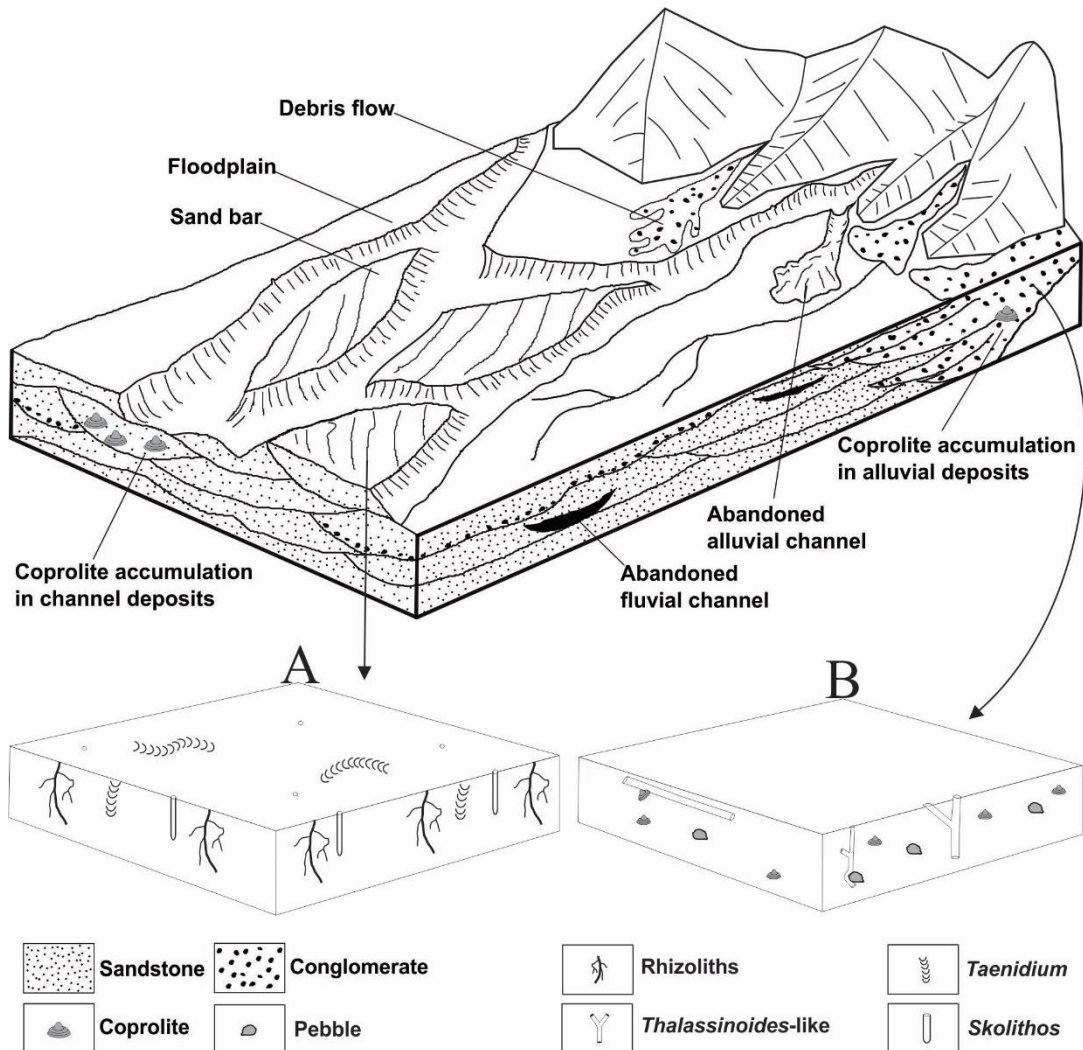


Figure 8. Suggested deposition model for Caieira and BR-050 outcrops. **A**, (BR-050), a more distal region in comparison to the Caieira deposits, with predominance of fluvial deposits, with subaerial exposure, forming paleosols and presenting a greater variety of ichnofossils than in **B**. **B**, (Caieira), presence of alluvial and fluvial deposits (higher energy), not forming paleosols, where *Thalassinoides*-like burrows developed in these deposits.

From an ichnofossiliferous point of view, the Caieira outcrop presents only cylindrical tubular excavations, here interpreted as *Thalassinoides*-like marks, and vertebrate coprolites with invertebrate marks. In the BR 050 deposits, we found rhizoliths, *Skolithos*, *Taenidium*, which were described as ichnofabrics, and vertebrate coprolites. Both outcrops have characteristics more alike the *Scoyenia* ichnofacies, differing from what has been previously proposed by other authors, such as *Trypanites* ichnofacies.

The climate at the time of deposition was arid/semi-arid, the same that has been suggested by previous authors, with signs of more aridity observed in the BR 050 deposits. It is also worth mentioning the occurrence of rhizohalos, which when presenting reddish color, indicate the existence of well drained soils at the time of deposition.

Acknowledgements

We are grateful to Luiz Carlos Borges Ribeiro (Museu dos Dinossauros/CPP L. I. Price) for his support during several stages of this project. We are also in debt to Jorge Fernando Genise, Mariano Verde, and Renata Guimarães Netto for their comments which greatly improved an earlier draft of this MS. ASM is supported by a scholarship of the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

References

- Alonso-Zarza, A.M., Wright, V.P., 2010. Chapter 5. Calcretes, in: Alonso-Zarza, A.M., Tanner, L.H. (Eds), *Carbonates in Continental Settings: Facies, Environments, and Processes Developments in Sedimentology*. Elsevier, Amsterdam, pp. 225–267. doi:10.1016/S0070-4571(09)06105-6
- Astre, G., 1937. Un annélide sabellien dans le Garumnien de Saldès. *Bull Soc Hist Nat Toulouse* 71, 192–194.
- Báez, A.M., Gómez, R.O., Ribeiro, L.C.B., Martinelli, A.G., Teixeira, V.P.A., Ferraz, M.L.F., 2012. The diverse Cretaceous neobatrachian fauna of South America: *Uberabatrachus carvalhoi*, a new frog from the Maastrichtian Marília Formation, Minas Gerais, Brazil. *Gondwana Research* 22, 1141–1150. doi:10.1016/j.gr.2012.02.021
- Báez, A.M., Perí, S., 1989. *Baurubatrachus pricei*, nov. gen. et sp., un anuro del Cretacico Superior de Minas Gerais, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 61, 447–458.
- Basilici, G., Dal’Bó, P.F.F., Ladeira, F.S.B., 2009. Climate-induced sediment-palaeosol cycles in a Late Cretaceous dry aeolian sand sheet: Marília Formation (north-west Bauru Basin, Brazil). *Sedimentology* 56, 1876–1904. doi:10.1111/j.1365-3091.2009.01061.x
- Batezelli, A., 2015. Continental systems tracts of the Brazilian Cretaceous Bauru Basin and their relationship with the tectonic and climatic evolution of South America.

- Batezelli, A., 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências* 40, 265–285.
- Batezelli, A., Gomes, N.S., Perinotto, J.A.J., 2005. Petrografia e evolução digenética dos arenios da porção Norte e Nordeste da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). *Revista Brasileira de Geociências* 35, 311–322.
- Bedatou, E., Melchor, R.N., Bellosi, E., Genise, J.F., 2008. Crayfish burrows from Late Jurassic–Late Cretaceous continental deposits of Patagonia: Argentina. Their palaeoecological, palaeoclimatic and palaeobiogeographical significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 257, 169–184. doi:10.1016/j.palaeo.2007.09.020
- Bertini, R.J., Marshall, L.G., Gayet, M., Brito, P.M., 1993. The vertebrate fauna from the Adamantina and Marília formations. Upper Cretaceous of the Paraná Basin, Southeast Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* 188, 71–101.
- Bertling, M., 2007. What's in a name? Nomenclature, systematics, ichnotaxonomy, in: Miller III, W. (Ed.), *Trace Fossils. Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam, pp. 92–109.
- Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley, R.G., Demathieu, G.R., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J.K., Nielsen, K.S.S., Rindsberg, A.K., Schlirf, M., Uchman, A., 2006. Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia* 39, 265–286. doi:10.1080/00241160600787890
- Bromley, R.G., 1996. *Trace fossils: biology, taphonomy, and applications*, 2nd ed. Chapman and Hall, London.
- Bromley, R.G., Ekdale, A.A., 1984. Trace fossil preservation in flint in the European chalk. *Journal of Paleontology* 58, 298–311.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2011. *Ichnology: organism-substrate interactions in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. doi:10.1017/CBO9780511975622
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2007. Invertebrate ichnology of continental freshwater environments, in: Miller III, W. (Ed.), *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam, pp. 285–323.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Aceñolaza, F.G., 2002. Trazas fosiles: señales de comportamiento en el registro estratigráfico. Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina.
- Campos, D.A., Kellner, A.W.A., Bertini, R.J., Santucci, R.M., 2005. On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional* 63, 565–593.
- Candeiro, C.R.A., Santos, A.R., Rich, T.H., Marinho, T.S., Oliveira, E.C., 2006. Vertebrate fossils from the Adamantina Formation (Late Cretaceous), Prata paleontological district, Minas Gerais State, Brazil. *Geobios* 39, 319–327.

doi:10.1016/J.GEOBIOS.2005.10.003

- Carvalho, C.N., Viegas, P.A., Cachão, M., 2007. *Thalassinoides* and its producer: populations of *Mecochirus* buried within their burrow systems, Boca do Chapim Formation (Lower Cretaceous), Portugal. *Palaios* 22, 104–109. doi:10.2110/palo.2006.p06-011r
- Carvalho, I. de S., Ribeiro, L.C.B., Avilla, L. dos S., 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 7, 975–1002. doi:10.1016/S1342-937X(05)71079-0
- Counts, J.W., Hasiotis, S.T., 2009. Neoichnological experiments with masked chafer beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): implications for backfilled continental trace fossils. *Palaios* 24, 74–91. doi:10.2110/palo.2008.p08-026r
- Cramer, M.D., Hawkins, H.J., 2009. A physiological mechanism for the formation of root casts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274, 125–133. doi:10.1016/j.palaeo.2008.12.021
- Dal’Bó, P.F.F., Basilici, G., Angélica, R. S., 2010. Factors of paleosol formation in a Late Cretaceous eolian sand sheet paleoenvironment, Marília Formation, Southeastern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 349–365. doi:10.1016/J.PALAEO.2010.04.021
- Dias-Brito, D., Musacchio, E.A., de Castro, J.C., Maranhão, M.S.A.S., Suárez, J.M., Rodrigues, R., 2001. The Bauru group: a continental Cretaceous unit in Brazil - concepts based on micropaleontological, oxygen isotope and stratigraphical data. *Revue de Paleobiologie* 20, 245–304.
- Ekdale, A.A., 1992. Muckraking and mudslinging: the joys of deposit-feeding. *Paleontological Society, Short Course* 5, 145–171.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G., 2003. Paleontologic interpretation of complex *Thalassinoides* in shallow-marine limestones, Lower Ordovician, southern Sweden. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 192, 221–227.
- Estes, R., Price, L.I., 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science* 180, 748–751. doi:10.1126/science.180.4087.748
- Fernandes, A.C.S., Borghi, L., Carvalho, I.S., Abreu, C.J., 2002. *Guia dos Icnofósseis de Invertebrados do Brasil*, 1st ed. Interciência, Rio de Janeiro.
- Fernandes, L.A., 2010. Calcretes e registros de paleossolos em depósitos continentais neocretáceos (Bacia Bauru, Formação Marília). *Revista Brasileira de Geociências* 40, 19–35.
- Fernandes, L.A., 2004. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da Bacia Bauru (PR, SP, MG), escala 1:1.000.000. *Boletim Paranaense de Geociências* 55, 53–66. doi:10.5380/geo.v55i0.4283
- Fernandes, L.A., 1998. *Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil)*. Universidade de São Paulo.
- Fernandes, L.A., Coimbra, A.M., 2000. *Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia*

- Bauru (Neocretaceo). *Revista Brasileira de Geociências* 30, 717–728.
- Fernandes, L.A., Coimbra, A.M., 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 68, 195–176.
- França, M.A.G., Langer, M.C., 2005. A new freshwater turtle (Reptilia, Pleurodira, Podocnemidae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Minas Gerais, Brazil. *Geodiversitas* 27, 391–411.
- Francischini, H., Paes Neto, V.D., Martinelli, A.G., Pereira, V.P., Marinho, T.S., Teixeira, V.P.A., Ferraz, M.L.F., Soares, M.B., Schultz, C.L., 2016. Invertebrate traces in pseudo-coprolites from the Upper Cretaceous Marília Formation (Bauru Group), Minas Gerais State, Brazil. *Cretaceous Research* 57, 29–39. doi:10.1016/j.cretres.2015.07.016
- Francischini, H., Paes Neto, V.D., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Schultz, C.L., Marinho, T.S., Ferraz, M.L.F., Teixeira, V.P.A., 2014. Invertebrate trace fossils on vertebrate coprolites from the Upper Cretaceous Marília Formation (Minas Gerais State, Brazil), in: 4th International Palaeontological Congress. Abstract Volume, Mendoza, p. 239.
- Frey, R.W., Howard, J.D., 1990. Trace fossils and depositional sequences in a clastic shelf setting, Upper Cretaceous of Utah. *Journal of Paleontology* 64, 803–820.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G., Fagerstrom, J.A., 1984. Morphological, ethological and environmental significance of the ichnogenera *Scoyenia* and *Ancorichnus*. *Journal of Paleontology* 58, 511–528.
- Fulfaro, V.J., 1974. Tectônica do alinhamento estrutural do Paranapanema. *Boletim IG (Instituto de Geociências – USP)* 5, 129–138.
- Fürsich, F.T., 1981. Invertebrate trace fossils from the Upper Jurassic. *Comunicações do Serviço Geológico do Portugal* 67, 153–168.
- Fürsich, F.T., 1973. A revision of the trace fossils *Spongiomorpha*, *Ophiomorpha* and *Thalassinoides*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 12, 719–735.
- Gayet, M., Brito, P.M., 1989. Ichtyofaune Nouvelle du Crétacé Supérieur du Groupe Bauru (États de São Paulo et Minas Gerais, Brésil). *Geobios* 22, 841–847.
- Geinitz, H.B., 1842. *Charakteristik der Schichten und Petrefacten des Sächsisch-böhmischen Kreidegebirges*, Arnold, Dresden & Leipzig.
- Genise, J.F., 2017. *Ichnoentomology insect traces in soils and paleosols*. Springer, Switzerland. doi:10.1007/978-3-319-28210-7
- Ghilardi, R.P., Rodrigues, S.C., Simone, L.R.L., Carbonaro, F.A., Nava, W.R., 2011. Moluscos fósseis do Grupo Bauru, in: Carvalho, I.S., Srivastava, N.K., Strohschoen Jr, O., Lana, C. (Eds.), *Paleontologia: Cenários de Vida*. Interciência, Rio de Janeiro, pp. 239–250.
- Gibert, J.M., Ekdale, A.A., 2010. Paleobiology of the crustacean trace fossil *Spongiomorpha iberica* in the Miocene of southeastern Spain. *Acta*

- Gibert, J.M., Netto, R.G., Tognoli, F.M.W., Grangeiro, M.E., 2006. Commensal worm traces and possible juvenile thalassinidean burrows associated with *Ophiomorpha nodosa*, Pleistocene, southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 230, 70–84. doi:10.1016/j.palaeo.2005.07.008
- Gierlowski-kordesch, E., 1991. Ichnology of an ephemeral lacustrine/alluvial plain system: Jurassic East Berlin Formation, Hartford Basin, USA. *Ichnos* 1, 221–232. doi:10.1080/10420949109386354
- Gobbo-Rodrigues, S.R., 2002. Caulóides de Charophyta maastrichtianos na Formação Marília (Grupo Bauru) na região de Uberaba (MG), Brasil, in: VI Simpósio Sobre O Cretáceo Do Brasil, II Simpósio Sobre El Cretácico Da America Del Sur. Boletim de Resumos, São Pedro, Brazil, pp. 395–400.
- Google Maps. <https://www.google.com.br/maps/place/Uberaba,+MG/@-19.7529203,-48.1348646,9z/data=!4m5!3m4!1s0x94bad03162627637:0x8e83d9edb0f8e15c!8m2!3d-19.7473668!4d-47.939154>
- Gregory, M.R., Campbell, K.A., Zuraida, R., Martin, A.J., 2006. Plant traces resembling *Skolithos*. *Ichnos* 13, 205–216. doi:10.1080/10420940600843617
- Hasiotis, S.T., Mitchell, C.E., 1993. A comparison of crayfish burrow morphologies: Triassic and Holocene fossil, paleo- and neo-ichnological evidence, and the identification of their burrowing signatures. *Ichnos* 2, 291–314.
- Hyžný, M., Šimo, V., Starek, D., 2015. Ghost shrimps (Decapoda: Axiidea: Callianassidae) as producers of an Upper Miocene trace fossil association from sublittoral deposits of Lake Pannon (Vienna Basin, Slovakia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 425, 50–66.
- 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.
- Kellner, W., Campos, D., Trotta, M.N.F., 2005. Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional* 63, 529–564.
- Kennedy, W.J., 1967. Burrows and surface traces from the Lower Chalk of southern England. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology* 15, 127–167.
- Kim, J.Y., Kim, K.S., Pickerill, R.K., 2002. Cretaceous nonmarine trace fossils from the Hasandong and Jinju formations of the Namhae area, Kyongsangnamdo, southeast Korea. *Ichnos* 9, 41–60. doi:10.1080/10420940216414
- Klappa, C.F., 1980. Rhizoliths in terrestrial carbonates: classification, recognition, genesis and significance. *Sedimentology* 27, 613–629. doi:10.1111/j.1365-3091.1980.tb01651.x

- Knaust, D., Bromley, R.G., 2012. Trace fossils as indicators of sedimentary environments. Elsevier, Amsterdam.
- Krapovickas, V., Ciccioli, P.L., Mángano, M.G., Marsicano, C.A., Limarino, C.O., 2009. Paleobiology and paleoecology of an arid-semiarid Miocene South American ichnofauna in anastomosed fluvial deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 284, 129–152. doi:10.1016/j.palaeo.2009.09.015
- Kraus, M.J., Hasiotis, S.T., 2006. Significance of different modes of rhizolith preservation to interpreting paleoenvironmental and paleohydrologic settings: Examples from Paleogene paleosols, Bighorn Basin, Wyoming, USA. *Journal of Sedimentary Research* 76, 633–646. doi:10.2110/jsr.2006.052
- Loope, D. b, 1988. Rhizoliths in ancient eolianites. *Sedimentary Geology* 56, 301–314. doi:10.1016/0037-0738(88)90058-9
- MacEachern, J.A., Pemberton, S.G., Gingras, M.K., Bann, K.L., 2007. The ichnofacies concept: a fifty year retrospective, in: Miller III, W. (Ed.), *Trace Fossils. Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam, pp. 52–77.
- Magalhães-Ribeiro, C.M., 2002. Ovo e fragmentos de cascas de ovos de dinossauros, provenientes da região de Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais. *Arquivos do Museu Nacional* 60, 223–228.
- Martinelli, A.G., Bogan, S., Agnolin, F.L., Ribeiro, L.C.B., Cavellani, C.L., Ferraz, M.L.F., Teixeira, V.P.A., 2013. First fossil record of amiid fishes (Halecomorphi, Amiiformes, Amiidae) from the Late Cretaceous of Uberaba, Minas Gerais State, Brazil. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37, 105–113. doi:10.1080/03115518.2012.709444
- McIlroy, D., 2004. Some ichnological concepts, methodologies, applications and frontiers, in: McIlroy, D. (Ed.), *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*. Geological Society Special Publications, London, pp. 3–29.
- Melchor, R.N., Bromley, R.G., Bedatou, E., 2010a. *Spongiomorpha* in nonmarine settings: an ichnotaxonomic approach. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 100, 429–436. doi:10.1017/S1755691009008056
- Melchor, R.N., Genise, J.F., Farina, J.L., Sánchez, M. V., Sarzetti, L., Visconti, G., 2010b. Large striated burrows from fluvial deposits of the Neogene Vinchina Formation, La Rioja, Argentina: A crab origin suggested by neoichnology and sedimentology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 291, 400–418. doi:10.1016/j.palaeo.2010.03.010
- Melchor, R.N., Genise, J.F., Buatois, L.A., Umazano, A.M., 2012. Fluvial environments, in: Knaust, D., Bromley, R.G. (Eds.), *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments*. Elsevier, Amsterdam, pp. 329–378. doi:10.1016/B978-0-444-53813-0.00012-5
- Melchor, R.N., Genise, J.F., Miquel, S.E., 2002. Ichnology, sedimentology and paleontology of Eocene calcareous paleosols from a palustrine sequence, Argentina. *Palaios* 17, 16–35.

- Mezzalana, S., 1974. Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do Arenito Bauru. *Boletim do Instituto Geográfico e Geológico* 51, 1–163.
- Mineiro, A.S., Santucci, R.M., da Rocha, D.M.S., de Andrade, M.B., Nava, W.R., 2017. Invertebrate ichnofossils and rhizoliths associated with rhizomorphs from the Marília Formation (Echaporã Member), Bauru Group, Upper Cretaceous, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 80, 529–540.
- Morrissey, L.B., Braddy, S.J., 2004. Terrestrial trace fossils from the Lower Old Red Sandstone, southwest Wales. *Geological Journal* 39, 315–336. doi:10.1002/gj.991
- Myrow, P.M., 1995. *Thalassinoides* and the enigma of Early Paleozoic open-framework burrow systems. *Palaios* 10, 58–74. doi:10.2307/3515007
- Nascimento, D.L., Batezelli, A., Ladeira, F.S.B., 2017a. First record of lobed trace fossils in Brazil's Upper Cretaceous paleosols: rhizoliths or evidence of insects and their social behavior? *Journal of South American Earth Sciences* 79, 364–376. doi:10.1016/J.JSAMES.2017.08.016
- Nascimento, D.L. do, Batezelli, A., Ladeira, F.S.B., 2017b. Freshwater Decapoda trace fossils in floodplain paleosols of Marília Formation in Minas Gerais State (SE Brazil). *Revista Brasileira de Paleontologia* 20, 287–298. doi:10.4072/rbp.2017.3.02
- Novas, F.E., Carvalho, I.S., Ribeiro, L.C.B., Méndez, A.H., 2008. First abelisaurid bone remains from the Maastrichtian Marília Formation, Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research* 29, 625–635. doi:10.1016/J.CRETRES.2008.01.010
- Novas, F.E., Ribeiro, L.C.B., Carvalho, I.S., 2005. Maniraptoran theropod ungual from the Marília Formation (Upper Cretaceous), Brazil. *Mus. Argentino Cienc. Nat. Buenos Aires* 7, 31–36.
- O'Geen, A.T., Busacca, A.J., 2001. Faunal burrows as indicators of paleo-vegetation in eastern Washington, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 169, 23–37.
- Oliveira, F.A. de, Santucci, R.M., 2017. Criteria for recognition and taphonomy of coprolites from the Serra da Galga Member, Marília Formation (Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 78, 1–16. doi:10.1016/J.JSAMES.2017.05.012
- Price, L.I., 1955. Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru, Cretáceo do Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 27, 487–498.
- Reineck, H.-E., 1963. Sedimentgefüge im Bereich der südlichen Nordsee. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 505, 1–138.
- Retallack, G.J., 1990. *Soils of the past: an introduction to paleopedology*. Unwin Hyman, London.
- Rieth, A., 1932. Neue Funde spongeliomorpher Fucoiden aus dem Jura Schwabens. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen* 19, 257–294.
- Rodríguez-Tovar, F.J., Puga-Bernanés, Á., Buatois, L.A., 2008. Large burrow systems in marine Miocene deposits of the Betic Cordillera (Southeast Spain).

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 268, 19–25.
- Salgado, L., Carvalho, I.S., 2008. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Palaeontology* 51, 881–901. doi:10.1111/j.1475-4983.2008.00781.x
- Santucci, R.M., Bertini, R.J., 2001. Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências* 31, 307–314.
- Savrda, C.E., Browning, J. V, Krawinkel, H., Hesselbo, S.P., 2001. Firmground ichnofabrics in deep water sequence stratigraphy, Tertiary clinof orm-toe deposits, New Jersey slope. *Palaios* 16, 294–305. doi:10.2307/3515606
- Schlirf, M., 2000. Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). *Geologica et Paleontologica* 34, 145–213.
- Schlirf, M., Uchman, A., Kümmel, M., 2001. Upper Triassic (Keuper) non-marine trace fossils from the Haßberge area (Franconia, south-eastern Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 75, 71–96. doi:10.1007/BF03022599
- Smith, J.J., Hasiotis, S.T., 2008. Traces and burrowing behaviors of the cicada nymph *Cicadetta calliope*: Neoichnology and paleoecological significance of extant soil-dwelling insects. *Palaios* 23, 503–513. doi:10.2110/palo.2007.p07-063r
- Smith, J.J., Hasiotis, S.T., Kraus, M.J., Woody, D.T., 2008. *Naktodemasis bowni*: New ichnogenus and ichnospecies for adhesive meniscate burrows (AMB), and paleoenvironmental implications, Paleogene Willwood Formation, Bighorn Basin, Wyoming. *Journal of Paleontology* 82, 267–278. doi:10.1666/06-023.1
- Souto, P.R.F., Fernandes, M.A., 2015. Fossilized excreta associated to dinosaurs in Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 57, 32–38.
- Squires, R.L., Advocate, D.M., 1984. Meniscate burrows from Miocene lacustrine-fluvial deposits, Diligencia Formation, Oroco pia Mountains, Southern California. *Journal of Paleontology* 58, 593–597.
- Verde, M., Ubilla, M., Jiménez, J.J., Genise, J.F., 2007. A new earthworm trace fossil from paleosols: Aestivation chambers from the Late Pleistocene Sopas Formation of Uruguay. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243, 339–347. doi:10.1016/j.palaeo.2006.08.005
- Woodward, S., 1830. A synoptic table of British Organic remains, *Geology of Norfolk*.
- Wright, V.P., 1992. Paleopedology: Stratigraphic relationships and empirical models, in: Martini, I.P., Chesworth, W. (Eds.), *Weathering, Soils and Paleosoils*. Elsevier, Amsterdam, pp. 475–499.
- Yanin, B.T., Baraboshkin, E.Y., 2013. *Thalassinoides* burrows (decapoda dwelling structures) in lower cretaceous sections of southwestern and central Crimea. *Stratigraphy and Geological Correlation* 21, 280–290.
- Zonneveld, J.P., Lavigne, J.M., Bartels, W.S., Gunnell, G.F., 2006. *Lunulichnus tuberosus* ichnogen. and ichnosp. nov. from the Early Eocene Wasatch Formation,

Fossil Butte National Monument, Wyoming: an arthropod-constructed trace fossil associated with alluvial firmground. *Ichnos* 13, 87–94.

Conclusões finais

O desenvolvimento dessa tese proporcionou descobertas importantes para a paleontologia, com descobertas de novos fósseis para o Grupo Bauru, que ajudam no entendimento dos paleoambientes e da paleoecologia do Cretáceo brasileiro. Sendo ressaltado o cuidado com a interpretação de rizólitos, que podem apresentar estruturas de micorrizas (rizomorfos) ou mesmos fungos saprófagos, onde essas podem ser interpretados erroneamente como pequenas raízes. Outro fator importante é a interação de estudos paleoicnológicos com outras áreas da ciência como entomologia forense, patologia, medicina, fisiologia e tafonomia; essas interações ajudam na comparação de experimentos, proporcionando novas interpretações para o estudo dos fósseis. Vale ressaltar a predominância até então da icnofície *Scoyenia* para o Grupo Bauru.