

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E BIOLOGIA EVOLUTIVA  
LABORATÓRIO DE PALEOECOLOGIA E PALEOICNOLOGIA

VIVIANE QUEROLLAINÉ PIRES TURMAN

**REVISÃO NARRATIVA SOBRE A IMPORTÂNCIA DE  
ESTEIRAS MICROBIANAS NA FORMAÇÃO DE  
ESTROMATÓLITOS E DEMAIS ESTRUTURAS  
ORGANOSEDIMENTARES**

SÃO CARLOS -SP  
2023

VIVIANE QUEROLLAINÉ PIRES TURMAN

**REVISÃO NARRATIVA SOBRE A IMPORTÂNCIA DE ESTEIRAS MICROBIANAS NA  
FORMAÇÃO DE ESTROMATÓLITOS E DEMAIS ESTRUTURAS  
ORGANOSEDIMENTARES**

Monografia apresentada junto ao curso de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de São Carlos, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Adorna  
Fernandes

São Carlos-SP  
2023

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

**Folha de aprovação**

Assinatura dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a apresentação do Trabalho de Conclusão de Curso da candidata Viviane Querollaine Pires Turman, realizada em 06/04/2023, às 9:00h:

---

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes  
Universidade Federal de São Carlos

---

Profa. Dra. Mirna Helena Regali Seleglim  
Universidade Federal de São Carlos

---

Dr. Bernardo de Campos Pimenta e Marques Peixoto  
Universidade Federal de São Carlos

## **DEDICATÓRIA**

Dedico esse trabalho a mim mesma. Que esse estudo abra as portas para o futuro que eu tanto almejo,  
e que se inicia a partir de agora.

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer imensamente ao meu professor, orientador e amigo, Marcelo Adorna Fernandes, pelo papel fundamental que teve na minha permanência no ambiente acadêmico, bem como na insistência em me fazer seguir os meus sonhos e meus objetivos. Agradeço também pelo carinho, entusiasmo e todas as risadas proporcionadas que tornaram essa trajetória mais feliz.

Aos meus pais, que durante toda minha vida foram meus alicerces, abriram caminhos e me ensinaram a ser forte pra continuar minha jornada por conta própria, com o conforto de saber que terei sempre o amor e o apoio deles.

À minha irmã, Gabrielli, que é e sempre foi minha estrela guia, minha amiga e conselheira.

Ao meu irmão, Elyot Murphy, que é para mim um exemplo de dedicação e excelência, e me estimula a melhorar sempre para ser também inspiração.

Ao meu companheiro Felipe, que me incentiva e me apoia todos os dias, e que se mostrou uma companhia incrível para partilhar a vida.

Aos meus amigos Geórgia, Homero, Lucas Antunes e Lucas Vinícius, que estiveram comigo nessa trajetória e me presentearam com muitos momentos felizes.

À minha amiga Zamponi, pelo carinho, apoio e discussões que foram de grande ajuda para a construção desse trabalho.

À minha terapeuta, Eloísa, que me ajudou a encarar as dificuldades e ensinou o valor dos recomeços.

Ao amigo Gabriel, que me ajudou a elucidar questões importantes para minha pesquisa.

Ao amigo Bernardo, com quem tive o prazer de desenvolver meu primeiro artigo científico, pelas longas conversas e discussões científicas, pela parceria e por ter me ensinado tanto.

À todos aqueles que passaram pelo Laboratório de Paleocologia e Paleoicnologia e que ajudaram a construir esse espaço tão acolhedor.

Ao Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, que foi cenário de inúmeros momentos memoráveis e representa uma das maiores saudades que terei desse período.

À Universidade Federal de São Carlos, por ter sido um desafio que me rendeu muitos aprendizados, além das boas companhias.

Aos membros da banca, por se disporem a estar presentes e contribuir com o encerramento desse ciclo tão importante na minha vida.

E por fim, a mim mesma, por aceitar minhas fraquezas e me permitir mudar para superá-las.

*"The illusion of the independence of humans from Nature is dangerous ignorance."*

– Lynn Margulis e Dorion Sagan (1997)

## RESUMO

Esteiras microbianas são ecossistemas bentônicos complexos que interagem com sedimentos e formam uma gama de estruturas de bioestratificação denominadas MISS (“Estruturas Sedimentares Microbianas Induzidas”), as quais contribuem de maneira significativa na composição de sistemas sedimentares, comumente associados a ambientes aquáticos. Os microrganismos que compõem as esteiras contribuem ativamente para a formação de MISS por meio da síntese de grandes quantidades de EPS (“Substâncias Poliméricas Extracelulares microbianas”), captura e aprisionamento de grãos de sedimentos em suspensão na coluna d’água e da precipitação de minerais na estrutura da EPS e nas superfícies celulares. As células ainda promovem bioestabilização do sedimento, o qual reduz a probabilidade de ruptura e erosão. A diversidade metabólica e de espécies encontradas nas esteiras microbianas influenciam nos padrões morfológicos, bem como no potencial das esteiras de consolidar e posteriormente litificar, o que dá origem aos microbialitos. Os estromatólitos são as mais conhecidas estruturas resultantes do metabolismo de ecossistemas microbianos e apresentam uma estrutura de laminação interna característica, a qual é reflexo da sobreposição de inúmeros biofilmes de grupos funcionais distintos, nos quais ocorre precipitação de minerais diversos que acabam gerando camadas de cores diferentes que compõem a laminação. O metabolismo e comportamento específicos das bactérias formadoras de MISS possibilitaram a preservação de parte do passado geológico do Planeta, que possui poucas informações se comparado com períodos geológicos nos quais existiram formas de vida mais diversas e mais complexas em termos de estrutura corpórea. A precipitação mineral de esteiras microbianas possibilitou a formação do extenso registro fóssil de microbialitos que preenchem lacunas paleontológicas associadas ao Pré-Cambriano, devido à falta de fósseis corporais. A bioprecipitação, bem como a diversidade metabólica e a adaptação às condições físico-químicas extremas que os microrganismos nesses ecossistemas costumam apresentar são também de interesse na área da astrobiologia, principalmente no que tange a possibilidade do solo de Marte abrigar vida parecida com as bactérias formadoras de esteiras na Terra, ou já ter abrigado em um passado remoto.

**Palavras-chave:** MISS; estromatólitos; microbialitos; esteiras microbianas; biomineralização; biofilme; bioestratificação; cianobactérias; bioprecipitação.

## ABSTRACT

Microbial mats are complex benthic ecosystems that interact with sediments and form a range of biostratification structures called MISS (“Microbially Induced Sedimentary Structure”), which significantly influence the composition of sedimentary systems, commonly associated with aquatic environments. Microorganisms that form biofilms play an important role in formation of MISS by synthesizing EPS (“Extracellular Polymeric Substances”), trapping and binding suspended sediment grains in the water column and the bioprecipitation of minerals in the EPS structure and cell surfaces. The cells promote sediment biostabilization, which reduces the likelihood of rupture and erosion. The diversity of metabolisms and species found in the microbial mats influence the morphological patterns, as well as the mats' potential to consolidate and subsequently lithify, which gives rise to microbialites. Stromatolites are the best known structures resulting from the metabolism of microbial ecosystems and have a characteristic internal lamination structure, which is a reflection of the overlapping of numerous biofilms of different functional groups, in which there is precipitation of different minerals that end up generating different layers of colors that discriminate the lamination. The specific metabolism and behavior of the MISS-forming bacteria made it possible to preserve part of the planet's past that has little information, compared to geological periods in which there were more diverse and more complex forms of life in terms of body structure. The mineral precipitation of microbial mats enabled the formation of the extensive fossil record of microbialites that fill in paleontological gaps associated with the Precambrian, due to the lack of body fossils. Bioprecipitation, as well as the metabolic diversity and adaptation to extreme physicochemical conditions that microorganisms in these ecosystems usually present, are also of interest in the field of astrobiology, especially regarding the possibility that the soil of Mars harbors life similar to bacteria mat-forming on Earth, or have harbored in the remote past.

**Keywords:** MISS; Stromatolites; microbialites; microbial mats; biomineralization; biofilm; biostratification; cyanobacteria; bioprecipitation.



## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Seção transversal de esteiras microbianas costeiras com laminações visíveis resultantes do metabolismo de diferentes biofilmes de microrganismos 15
- Figura 2.** Exemplares de microbialitos, esteiras microbianas que passaram por processos de consolidação do sedimento e posterior litificação. 17
- Figura 3.** Estrutura de bioestratificação e grupos funcionais mais comuns e abundantes nos esteiras cianobacterianas multiespecíficas. 20
- Figura 4.** Película fotoprotetora produzida por cianobactérias em esteira microbiana. 22
- Figura 5.** Esquema ilustrativo do metabolismo dos principais grupos de microrganismos que compõem as esteiras microbianas e dos gradientes físico-químicos gerados ao longo da estratificação vertical. 24
- Figura 6.** Esquema ilustrativo das etapas de formação de esteiras microbianas desde a formação da superfície condicionada até a dispersão de novas células planctônicas para colonização de novas superfícies. 29
- Figura 7.** Esteiras microbianas de planícies intertidais da região costeira de Guerrero Negro, México. 31
- Figura 8.** Estromatólitos costeiros da reserva natural de Hamelin Pool em Shark Bay, na Austrália, os mais famosos exemplos de esteiras microbianas costeiras. 31
- Figura 9.** Detalhe da seção transversal de esteiras microbianas laminadas da Lagoa hipersalina de Tebenquiche, no Chile. 32
- Figura 10.** Esteira cianobacteriana em lagoa salina de Sečovlje, Eslovênia. 33

- Figura 11.** Esteiras microbianas acidófilas provenientes do Rio Tinto, Espanha. É possível ver a ocorrência de precipitação de gesso na esteira. 34
- Figura 12.** Esteiras microbianas de fontes termais, crescendo nas regiões de concentração de água ao redor de gêiser. 36
- Figura 13.** Sedimentos de fontes termais habitados por esteiras microbianas no Parque Nacional de Yellowstone, EUA. 36
- Figura 14.** Esquema ilustrativo de como a matriz de exopolissacarídeos (EPS) envolve as células e ajuda a estruturar o biofilme. 38
- Figura 15.** Seção transversal de um potencial estromatólito (MISS ainda em processo de litificação). 42
- Figura 16.** Pegadas atribuídas a bisões bem delimitadas em sedimentos cobertos por esteiras microbianas no Parque Nacional de Yellowstone, EUA. 59

## **LISTA DE SIGLAS**

BIFs - Banded iron formations (Formações de Ferro Bandadas)

EPS - Extracellular Polymeric Substances (Substâncias Poliméricas Extracelulares microbianas)

LPP - Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia

MISS - Microbially Induced Sedimentary Structure (Estruturas Sedimentares microbianas induzidas)

SRB - Sulfate-Reducing Bacterium (Bactérias Redutoras de Sulfato)

## SUMÁRIO

|           |   |    |
|-----------|---|----|
| <b>1.</b> | <b>INTRODUÇÃO</b>   | 13 |
| <b>2.</b> | <b>OBJETIVOS</b>  | 18 |
| <b>3.</b> | <b>LEVANTAMENTO BIBLIOGRÁFICO</b>   | 19 |
| 3.1.      | ESTEIRAS MICROBIANAS  | 19 |
| 3.1.1     | <b>Estrutura das Esteiras Microbianas<br/>e Microrganismos Associados</b> | 19 |
| 3.1.2     | <b>Etapas de Formação das Esteiras Microbianas</b>                        | 25 |
| 3.1.3     | <b>Tipos de Esteiras Microbianas</b>                                      | 29 |
| 3.1.4     | <b>EPS</b>  | 37 |
| 3.1.5     | <b>MISS</b>   | 40 |
| 3.1.6     | <b>Microbialitos</b>  | 42 |
|           | <b>3.1.6.1 <i>Estromatólitos</i></b>                                      | 47 |
| <b>4.</b> | <b>METODOLOGIA</b>  | 55 |
| <b>5.</b> | <b>DISCUSSÃO</b>  | 58 |
| <b>6.</b> | <b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>   | 60 |
| <b>7.</b> | <b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>   | 62 |

## 1. INTRODUÇÃO

As esteiras microbianas são comunidades bentônicas de microrganismos, que crescem em camadas horizontais sobrepostas, as quais individualmente são denominadas biofilmes (HICKMAN-LEWIS et al., 2019). Essas comunidades formam complexos ecológicos em sedimentos encontrados em ambientes diversos, como sistemas marinhos, estuarinos e lacustres, e ambientes com condições físico-químicas extremas como planícies de areia intertidais, lagoas hipersalinas, lagos congelados e fontes termais (ver *tipos de esteiras microbianas*) (BUATOIS; MÁNGANO, 2011; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012; UNDERWOOD et al., 2022). As esteiras se desenvolvem a partir da aderência de bactérias em suas formas planctônicas ao substrato, seguida pela produção de uma matriz mucilaginosa que torna a superfície favorável para a associação de outros microrganismos (DAS; KUNGWANI, 2022).

Esteiras microbianas podem conter uma grande diversidade de microrganismos, composta por protistas autotróficos e heterotróficos, bactérias, arqueas e fungos (UNDERWOOD et al., 2022), da qual se destacam as cianobactérias, diatomáceas e bactérias púrpuras e verdes sulfurosas (DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020; STAL, 2012). Por exibirem significativa variação em morfologia, complexidade e composição, é possível encontrar de esteiras monoespecíficas até complexos ecossistemas microbianos formados por diferentes grupos funcionais de microrganismos, os quais exercem uma variedade de interações ecológicas (BOLHUIS; STAL, 2011; DAS; KUNGWANI, 2022; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). Bactérias filamentosas são os microrganismos mais frequentemente encontrados, bem como os mais importantes na formação de estruturas sedimentares de origem microbiana (i.e., estromatólitos) (NOFFKE; AWRAMIK, 2013a).

Uma das particularidades das esteiras microbianas que as difere de demais biofilmes bentônicos é o caráter permanente, que permite que esses complexos microbianos persistam por longos períodos de tempo, na escala de anos (UNDERWOOD et al., 2022). Além disso, as esteiras se caracterizam pela predominância de cianobactérias e a maior biomassa (UNDERWOOD et al., 2022), composta por uma miríade de células de diferentes espécies aglutinadas que formam grandes fragmentos coesos que se assemelham a um tapete (NOFFKE; AWRAMIK, 2013a; STAL, 2012).

Além de serem predominantes, as cianobactérias são os principais microrganismos que exercem a função de produtores primários de todas as esteiras microbianas fototróficas, o que as faz organismos cruciais para o início do processo de formação e adesão das esteiras e sobrevivência dos demais microrganismos (DAS; KUNGWANI, 2022; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; VAN GEMERDEN, 1993). Também são comumente encontradas bactérias heterotróficas aeróbias ou facultativas, bactérias sulfurosas incolores, verdes não sulfurosas, redutoras de sulfato e arqueas metanogênicas (HUBAS et al., 2011; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012).

A estratificação e laminação muitas vezes observadas nas esteiras microbianas resultam da interação entre diferentes camadas (Fig. 1), consistindo em biofilmes de grupos funcionais distintos, que produzem diferentes precipitados minerais (DAS; KUNGWANI, 2022; DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012). A dinâmica dos gradientes físico-químicos é um dos principais fatores que influenciam na biodiversidade nas esteiras microbianas, e é frequentemente modificada por parâmetros químico-físicos (e.g., incidência de luz, temperatura, pressão, pH, potencial redox, concentração de sais) (CARDOSO et al., 2019; RANA et al., 2020).

**Figura 1.:** Seção transversal de esteiras microbianas costeiras com laminações visíveis resultantes do metabolismo de diferentes biofilmes de microrganismos. As esteiras não litificadas que apresentam essas laminações são as chamadas potenciais estromatólitos.



Fonte: Retirado de Pietro-Barajas, Valencia-Cantero e Santoyo, 2018.

Além dos fatores abióticos, os produtos metabólicos e as interações entre os microrganismos associados à esteira são cruciais para o aumento e manutenção da biodiversidade no ecossistema, que passa a ser um sistema simbiótico onde cianobactérias fornecem matéria orgânica e oxigênio para degradação por microrganismos heterótrofos (COLE et al., 2014; DAS; KUNGWANI, 2022; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012). Com o desenvolvimento e complexidade, as esteiras microbianas passam a funcionar como um sistema autossuficiente, no qual ocorrem associações sintróficas entre diferentes bactérias (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; RANA et al., 2020; STAL, 2012).

A interação entre camadas adjacentes de biofilmes compostos por grupos funcionais distintos permite o acoplamento de ciclos biogeoquímicos e processos bioquímicos, promovendo a disponibilização de nutrientes (RANA et al., 2020; STAL, 2012; STAL; SEVERIN; BOLHUIS, 2010). Os produtos metabólicos, excretados e sintetizados por determinado grupo, propiciam a criação de nichos específicos favorecendo o surgimento de espécies novas de bactérias na comunidade, ou então são reaproveitados como nutrientes pelos demais microrganismos da esteira microbiana (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

As adaptações que esteiras microbianas podem apresentar a diversos tipos de ambientes extremos atuais provavelmente remete às condições ambientais extremas que predominavam na Terra primitiva (AWRAMIK, 1971; NOFFKE; AWRAMIK, 2013a; STAL, 2012). As zonas costeiras são especialmente propensas para o desenvolvimentos de esteiras microbianas, e podem também apresentar características ambientais consideradas extremas extremas, como alto nível de perturbação da água nas planícies intertidais onde são comuns (GOLUBIC, 1991; UNDERWOOD et al., 2022), e a hipersalinidade em lagos costeiros

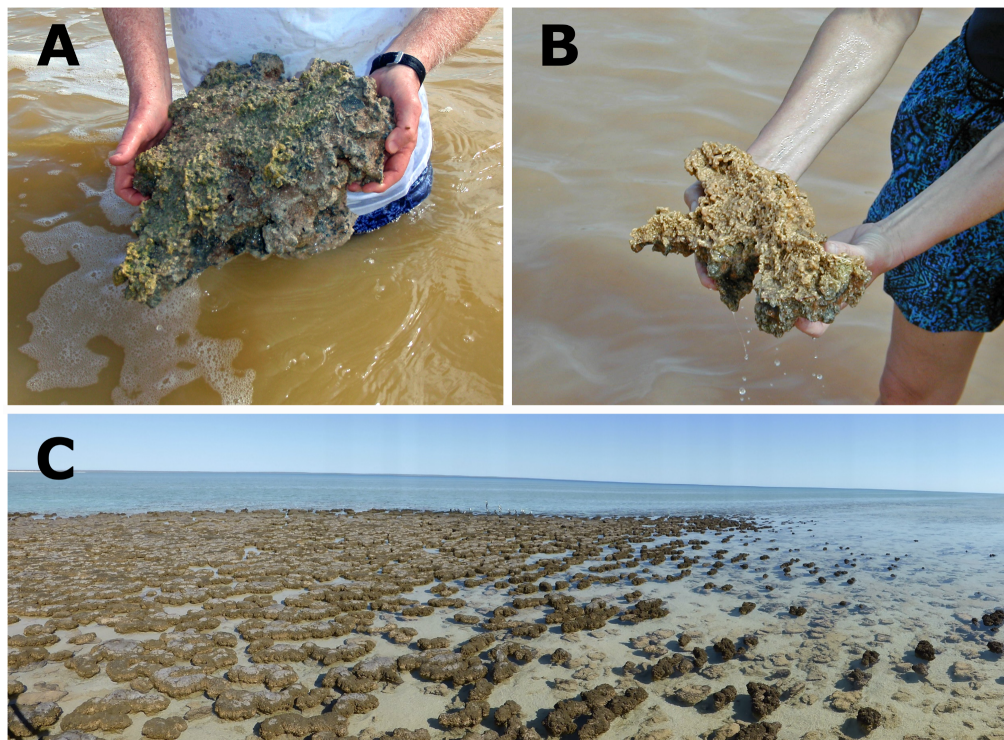
formados nas zonas de maré alta (AWRAMIK, 1971; NOFFKE; AWRAMIK, 2013a; STAL, 2012). Em geral, as planícies de maré apresentam ótimas condições para o desenvolvimento de esteiras microbianas, especialmente quando possuem ampla extensão e baixa inclinação (STAL, 2012).

As células que compõem essas comunidades microbianas podem formar estruturas bem definidas e consistentes pela consolidação do sedimento, assim como realizar a precipitação de minerais e grãos, que junto com a deposição abiótica de sedimentos leva ao processo de litificação da estrutura consolidada anteriormente (CUTTS et al., 2022; DAS; KUNGWANI, 2022; NOFFKE; AWRAMIK, 2013a). A consolidação desses sedimentos gera estruturas organosedimentares – formadas por acúmulo e deposição de sedimento decorrente de atividade biológica – como as MISS (Microbially Induced Sedimentary Structures) (CUTTS, et al., 2022; NOFFKE et al., 2013; NOFFKE et al., 2001a, 2001b, 1996). Quando as esteiras passam por processos de litificação ou calcificação formam-se os microbialitos (Fig. 2), estruturas organosedimentares resultantes dos processos de bioestratificação e biomineralização realizados por células microbianas (BUATOIS; MÁNGANO, 2011; DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011; NOFFKE; AWRAMIK, 2013a; RIDING, 2011).

Apesar da precipitação de minerais ser intimamente ligada ao metabolismo das bactérias, ela também depende de fatores como oscilações ambientais, composição físico-químicas do meio, espécies e grupos funcionais presentes, e níveis de produção de EPS na matriz (CUTTS et al., 2022; ZHAO et al., 2020). A maioria das esteiras microbianas atuais, portanto, não litificam, uma característica que muito provavelmente também era comum nas esteiras do Pré-Cambriano (DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011; STAL, 2012).



**Figura 2.:** Exemplos de microbialitos, esteiras microbianas que passaram por processos de consolidação do sedimento e posterior litificação. **A e B.:** Trombólitos da Ilha de San Salvador, leste das Bahamas. **C.:** Estromatólitos da reserva natural de Hamelin Pool em Shark Bay, na Austrália.



Fonte: Banco de imagens Openverse. **A e B:** Fotos por Mark Peter, 2009. **C:** Foto por Bryn Pinzgauer, 2014.

A associação de microrganismos bentônicos e a formação de esteiras microbianas tem se mostrado uma estratégia evolutiva bem sucedida durante bilhões de anos, e que perdura até o tempo presente. Comparados com as formas planctônicas, fornecem maior resistência à possíveis alterações ambientais, como condições de estresse (DAS; KUNGWANI, 2022; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). As MISS e os microbialitos, principalmente estromatólitos, são evidências de que essa estratégia esteve presente na maior parte da história da Terra (FOSTER; GREEN, 2011; NOFFKE; AWRAMIK, 2013a; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

Exemplares fósseis dessas estruturas organosedimentares preservam as esteiras microbianas que podem representar os ecossistemas mais antigos do planeta (CARDOSO et al., 2019; VAN GEMERDEN, 1993). Com base no registro fóssil, estruturas do tipo ocorrem há pelo menos 3 bilhões de anos, com registros confirmados de 3,5 bilhões de anos (BUICK et al., 1995; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; VAN GEMERDEN, 1993; WALTER; BUICK; DUNLOP, 1980), e putativos ainda mais antigos

(JAVAUX, 2019). As evidências da esteira microbiana de origem nos exemplares atuais (estruturas já litificadas) e nos fósseis são estudadas com base em biomarcadores e estruturas micromorfológicas, além de análises de composição isotópica (DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011; NOFFKE; GERDES; KLENKE, 2003).

Os registros geológico e geoquímico têm ajudado a elucidar o importante papel que os microrganismos desempenham ao longo do tempo na engenharia de ecossistemas, como a intensa produção de  $H_2$  e  $CH_4$ , mas principalmente de  $O_2$ , que ocorreu graças à atividade microbiana (DAS; KUNGWANI, 2022; FOSTER; GREEN, 2011; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). A oxigenação da atmosfera é resultado da fotossíntese oxigênica realizada por microrganismos basais, e muito provavelmente já estivesse presente no Mesoarqueano, mas se mostrou evidente na atmosfera somente no final da era (LEPOT, 2020; STAL, 2012). O surgimento do novo metabolismo dos microrganismos em esteiras microbianas contribuiu para o aumento da produtividade biológica, e desencadeou mudanças nas características biogeoquímicas do planeta Terra, afetando os rumos da evolução da vida (DAS; KUNGWANI, 2022; HOEHLER; BEBOUT; DES MARAIS, 2001).

## **2. OBJETIVOS**

Esse trabalho tem como principal objetivo a realização de uma revisão bibliográfica acerca da importância das esteiras microbianas no contexto geológico a partir do papel que desempenham na formação de MISS e microbialitos, bem como a contribuição dessas estruturas na transformação da superfície terrestre e na história evolutiva da vida na Terra. Como objetivos secundários, há a definição e a caracterização de MISS e microbialitos, discussão de problemáticas conceituais envolvendo tais estruturas e o levantamento do histórico de estudos e pesquisas envolvendo estromatólitos e como esses trabalhos deram visibilidade para o estudo de diferentes tipos de esteiras microbianas fósseis e atuais, além da contribuição que tiveram no processo de identificação e definição de microbialitos.

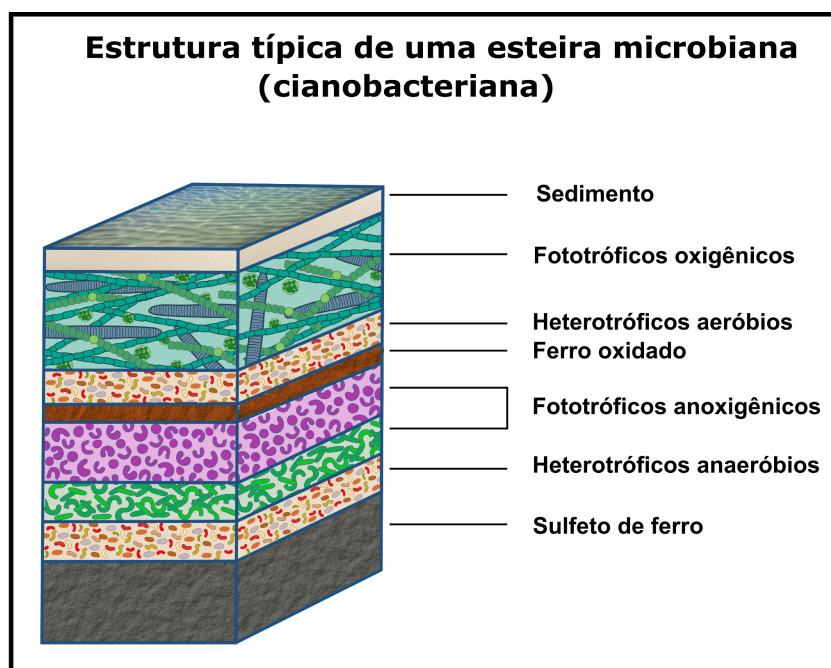
### **3. LEVANTAMENTO BIBLIOGRÁFICO**

#### **3.1. ESTEIRAS MICROBIANAS**

##### **3.1.1. Estrutura das Esteiras Microbianas e Microrganismos Associados**

Em esteiras microbianas cianobacterianas multiespecíficas, as cianobactérias são frequentemente representadas por formas filamentosas das ordens Oscillatoriales, Nostocales, Chroococcales e Synechococcales (FOSTER; GREEN, 2011; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; RANA et al., 2020). Nessas esteiras, os organismos fototróficos ocupam principalmente as camadas superiores entre 2 e 3 milímetros, que corresponde à zona aeróbica (Fig. 3) (DAS; KUNGWANI, 2022; FOSTER; GREEN, 2011; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

**Figura 3.:** Estrutura de bioestratificação e grupos funcionais mais comuns e abundantes nas esteiras cianobacterianas multiespecíficas.



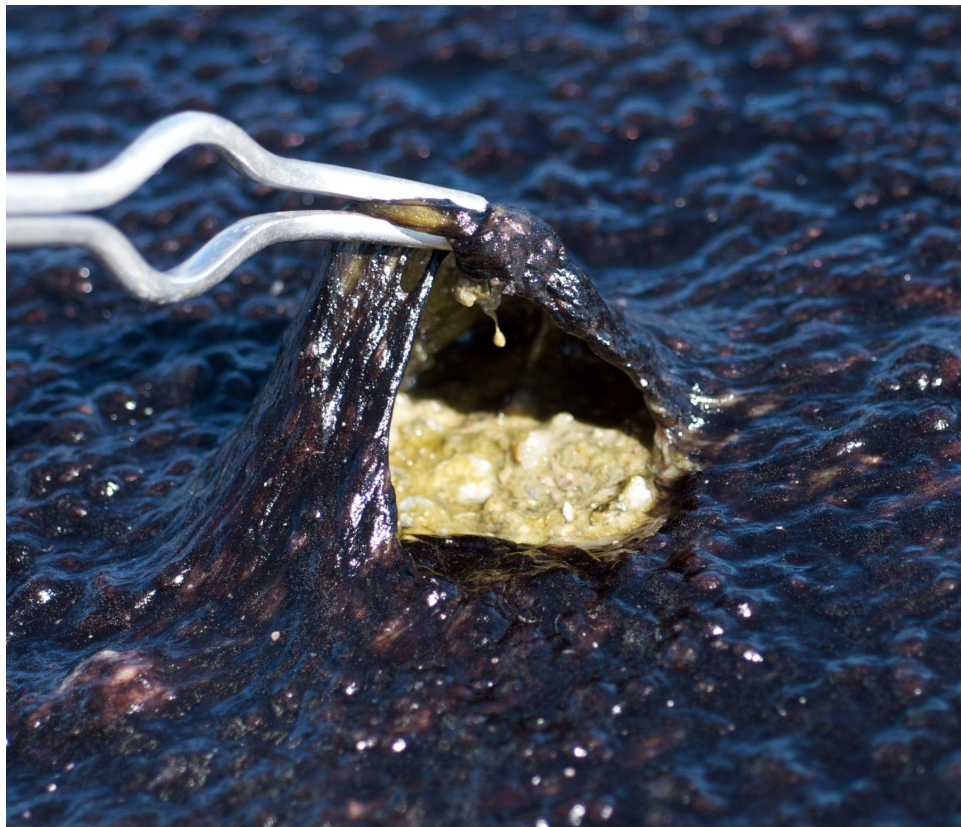
Fonte: Modificado de STAL, 2012.

Na camada superficial, podem ser encontrados tanto organismos fototróficos oxigenados – como as cianobactérias e diatomáceas – quanto fototróficos anoxigênicos – como as bactérias sulfurosas púrpuras e verdes (CARDOSO et al., 2017; DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020; STAL, 2012). Esses organismos podem apresentar uma cobertura de espessura variável, composta de sedimentos ou então uma película orgânica rica em pigmentos fotoprotetores, como a *Scytonemin* (Fig. 4). Essa molécula é sintetizada por cianobactérias e, por consequência, fornece proteção contra radiação UV aos microrganismos dos biofilmes inferiores à superfície (STAL, 2012).

As cianobactérias capturam e induzem a aderência de grãos por meio do aprisionamento e incorporação em uma película pegajosa de EPS, resultando na estabilização do sedimento (CARDOSO et al., 2017; CUTTS et al., 2022; DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011; STAL, 2012). As diatomáceas também contribuem com a secreção de EPS e captura de grãos (CARDOSO et al., 2017; DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011). Durante o desenvolvimento do biofilme, outros compostos químicos (e.g., proteínas, lipídios, ácidos nucleicos) são produzidos juntamente com a EPS, contribuindo com a formação da matriz pegajosa que protege as células microbianas e mantém aderência à superfície, o que favorece o crescimento da comunidade (RANA et al., 2020).



**Figura 4.:** Película fotoprotetora produzida por cianobactérias em esteira microbiana. Logo abaixo da camada mais escura de pigmentos, é possível observar uma camada composta por agregação de cianobactérias envoltas por EPS, que promove o aspecto mucilaginoso.



Fonte: Banco de imagens Wikimedia Commons, 2009.

Quando estão presentes, bactérias do filo Pseudomonadota, em especial as bactérias púrpuras sulfurosas, são um componente de grande relevância para a comunidade microbiana da esteira, em termos de quantidade e de função na manutenção do ecossistema (CARDOSO et al., 2017; HUBAS et al., 2011; STAL; SEVERIN; BOLHUIS, 2010). As bactérias púrpuras sulfurosas têm um papel crucial no processo de degradação da matéria orgânica produzida pelas cianobactérias, e são também responsáveis por ciclos biogeoquímicos importantes, como os ciclos carbono, enxofre e nitrogênio (CARDOSO et al., 2017; HUBAS et al., 2011; STAL, 2012). O filo Pseudomonadota compreende bactérias com metabolismo diverso, com representantes aeróbios e anaeróbios obrigatórios e facultativos, quimiolitotróficos e fototróficos. Esse pode ser um fator que contribui para essa adesão do grupo às esteiras, pois permite a ocupação de diferentes nichos ao longo da estratificação vertical da esteira (CARDOSO et al., 2017).

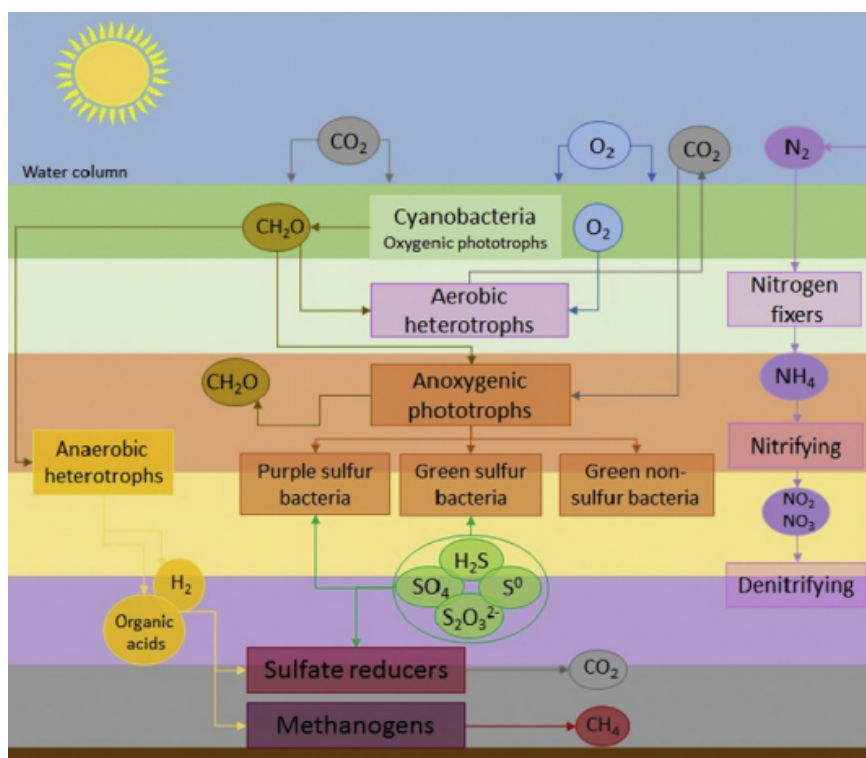
Apesar de ocasionalmente estarem presentes na zona fototrófica do tapete junto com as cianobactérias, é mais comum que as bactérias púrpuras sulfurosas ocupem a camada

subjacente na esteira, que é vista macroscopicamente como uma fina lâmina rosa (HUBAS et al., 2011; STAL, 2012; ZEHR et al., 1995). Entre a camada superior de cianobactérias e a camada de bactérias púrpuras sulfurosas pode ser que se forme uma camada de ferro oxidado, o que provavelmente se deve à alta taxa de difusão de oxigênio na porção próxima à coluna d'água, o que pode favorecer o crescimento de um biofilme diversificado de bactérias heterotróficas aeróbias (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012).

Abaixo da camada de ferro oxidado, predominam condições anóxicas devido à baixa taxa de difusão, possibilitando a presença das bactérias púrpuras sulfurosas, os quais realizam fotossíntese anaeróbica anoxigênica, apesar de apresentarem uma certa versatilidade metabólica (HUBAS et al., 2011; STAL, 2012). A região anóxica das esteiras microbianas também favorece a formação de biofilmes adjacentes às bactérias púrpuras sulfurosas, abrigando outras bactérias fototróficas anoxigênicas, incluindo bactérias verdes sulfurosas e não sulfurosas (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

Uma variedade de microrganismos heterotróficos atuam na decomposição da matéria orgânica produzida pelos produtores primários no topo da esteira (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012). À medida que os gradientes físico-químicos vão mudando na estratificação vertical do tapete microbiano, são encontrados vários grupos funcionais de microrganismos heterótrofos (Fig. 5), que compõem diferentes processos bioquímicos de reaproveitamento da matéria orgânica proveniente da fotossíntese (HUBAS et al., 2011).

**Figura 5.:** Esquema ilustrativo do metabolismo dos principais grupos de microrganismos que compõem as esteiras microbianas e dos gradientes físico-químicos gerados ao longo da estratificação vertical.



Fonte: Retirado de Pietro-Barajas, Valencia-Cantero e Santoyo, 2018.

As bactérias redutoras de sulfato (SRB) desempenham importante função na litificação das esteiras microbianas, por meio da redução de sulfatos e o favorecimento da precipitação de cálcio, processos que são fundamentais para a preservação dessas estruturas no registro fóssil (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). A mineralização realizada pelas SRB resulta da reação do sulfeto gerado pela degradação da matéria orgânica com o ferro presente no biofilme, resultando no precipitado  $FeS$ , que pode formar pirita e polissulfetos (BOLHUIS, 2010). As SBR também contribuem com a fixação de  $N_2$  e a difusão do nutriente nas camadas inferiores da esteira onde não há incidência de luz como nas camadas superficiais, nas quais a fixação de nitrogênio é primariamente realizada pelas cianobactérias (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

Abaixo da camada de bactérias púrpuras sulfurosas há frequentemente uma espessa camada escura de sulfetos de ferro (HUBAS et al., 2011; STAL; SEVERIN; BOLHUIS, 2010). Apesar do precipitado ser resultante da atividade das bactérias redutoras de sulfato, alguns desses microrganismos são tolerantes a oxigênio e não se limitam a apenas uma porção do biofilme, podendo ser encontradas em toda a esteira, utilizando-se da matéria orgânica gerada pelos organismos fototróficos (STAL; SEVERIN; BOLHUIS, 2010).



A visível concentração das SRB abaixo das camadas de bactérias púrpuras e verdes sulfurosas pode se dar devido à redução da difusão de oxigênio, que ocorre verticalmente na esteira, o que favorece o crescimento das SRB nas camadas mais inferiores (DAS; KUNGWANI, 2022). Além disso, o sulfeto resultante do metabolismo das SRB é utilizado como doador de elétrons na respiração de bactérias sulfurosas incolores fixadoras de CO<sub>2</sub>. Essas bactérias são responsáveis pela depleção de oxigênio e pela manutenção do microambiente anóxico, ou com baixas concentrações de O<sub>2</sub>, necessário para as SRB (HUBAS et al., 2011; STAL, 2012; STAL; SEVERIN; BOLHUIS, 2010).

A dominância de microrganismos procarióticos nas esteiras microbianas pode ser atribuída aos soterramentos periódicos por sedimentos, além da diminuição significativa da concentração de O<sub>2</sub> nas camadas inferiores. Essas condições ambientais são mais facilmente toleradas por procarióticos do que por eucariotos, o que contribui para a dominância desses microrganismos (DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011). A colonização e o estabelecimento inicial de comunidades microbianas procarióticas são fundamentais para a ocupação dessas esteiras, tanto por eucariotos unicelulares, como algas, quanto por organismos multicelulares, como microcrustáceos, vermes tubulares e moluscos (DAS; KUNGWANI, 2022).

### **3.1.2. Etapas de Formação das Esteiras Microbianas**

No ambiente marinho, diferentes tipos de superfícies imersas são rapidamente transformadas em habitats para uma ampla diversidade de microrganismos. Isso se deve à deposição de biomoléculas em suspensão, que dá origem a uma superfície condicionada (BELLOU et al., 2020; DAS; KUNGWANI, 2022; DOGHRI et al., 2015; RAO, 2015). A formação desse filme de condicionamento permite a adesão inicial de bactérias planctônicas e o posterior desenvolvimento de esteiras microbianas complexas, que passam a desempenhar papel importante na manutenção do ecossistema, uma vez que contribuem em grande parte com a reciclagem de nutrientes e decomposição de matéria orgânica (DAS; KUNGWANI, 2022; DOGHRI et al., 2015).

O desenvolvimento das comunidades microbianas complexas aderidas às superfícies se dá por sucessão ecológica, na qual bactérias colonizadoras primárias atuam como modificadores de microambientes, tornando-os propícios para posterior colonização por outros microrganismos (DOGHRI et al., 2015; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

Bactérias Alphaproteobacteria e Gammaproteobacteria realizam um papel importante como colonizadores primários em esteiras microbianas associadas a ecossistemas marinhos, no entanto, geralmente são as cianobactérias os primeiros colonizadores da maioria das esteiras, principalmente em superfícies com baixo ou nenhum valor nutricional (DAS; KUNGWANI, 2022; DOGHRI et al., 2015; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; VAN DEN ENDE; VAN GEMERDEN, 1994). A composição inicial das esteiras depende bastante das condições físico-químicas do ambiente, bem como das características da superfície (DOGHRI et al., 2015).

No geral, as cianobactérias possuem alta resistência a situações adversas, como longos períodos de seca e variações físico-químicas do ambiente, como salinidade e temperatura, e possuem baixa demanda de nutrientes (STAL, 2012). As fixadoras de nitrogênio, no entanto, são capazes de colonizar rochas, bancos de areias em desertos e até mesmo cinzas vulcânicas, microambientes pobres em nutrientes e com condições hostis para a ocupação de outros microrganismos (DAS; KUNGWANI, 2022). O crescimento dos microrganismos que se associam posteriormente, depende diretamente dos produtos metabólicos liberados pelos colonizadores primários (DAS; KUNGWANI, 2022; VAN GEMERDEN, 1993). A formação das esteiras decorrente do processo de sucessão ecológica geralmente passa por cinco etapas típicas de consolidação da comunidade microbiana (Fig. 6), são elas: (I) Fixação inicial; (II) Adesão irreversível de bactérias; (III) Formação de microcolônias; (IV) Maturação; e (V) Dispersão (DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020; RAO, 2015).

### *I. Fixação Inicial*

O primeiro passo para a formação do biofilme é o surgimento de uma superfície condicionada, resultante da deposição de moléculas orgânicas em um curto período de tempo (WESTALL et al., 2000). Posteriormente, ocorre a aproximação e fixação das bactérias colonizadoras à superfície condicionada (DAS; KUNGWANI, 2022; RAO, 2015), que pode acontecer de maneira ativa, por meio do deslocamento realizado pelas próprias células, ou passiva, com auxílio do movimento aleatório de partículas resultante do deslocamento de massas de água e de forças gravitacionais (DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020; RAO, 2015).

Apesar do filme de condicionamento favorecer a fixação bacteriana aumentando a rugosidade e hidrofobicidade do substrato, além de atuar como suporte para o aprisionamento de nutrientes, o sucesso na fixação da célula bacteriana ao substrato depende de vários outros

fatores (DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020). Dentre esses, estão as propriedades físico-químicas da superfície das células bacterianas e aquelas relacionadas ao microambiente relacionado à superfície a ser colonizada, como temperatura, força iônica e pH da camada de nutrientes aderidos (RANA et al., 2020; RAO, 2015).

Mesmo tendo sua superfície carregada, a adesão da célula bacteriana à superfície condicionada se dá inicialmente por meio da ação das forças de Van der Waals (DAS; KUNGWANI, 2022; RAO, 2015), e o corpo principal da bactéria não tem contato direto com a superfície devido às forças de repulsão (DAS; KUNGWANI, 2022; RAO, 2015). Nesse estágio primário pode ocorrer a desorção das células como consequência das forças de cisalhamento e possíveis turbulências de um ambiente hostil, portanto, a fixação das bactérias ao substrato nesse estágio é reversível (RANA et al., 2020; RAO, 2015).

## *II. Adesão Irreversível de Bactérias*

Subsequentemente ao estágio primário de adesão reversível, as bactérias respondem a sinais ambientais e sofrem alterações fenotípicas e genotípicas que levam a adesão irreversível à superfície, e à formação de colônias (DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020). As bactérias desenvolvem estruturas morfológicas que estão associadas à adesão irreversível da célula à superfície e dão início ao processo de divisão celular, o que leva à formação de colônias microbianas que dão progressão ao biofilme (RANA et al., 2020; RAO, 2015).

Essas mudanças incluem o desenvolvimento de estruturas como flagelos, pili, fímbrias e fibrilas, que atuam como um elo entre a célula e a superfície, cimentando a ligação (DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020). A expressão desses genes não apenas resulta em mudanças morfológicas, mas também fisiológicas, bioquímicas e comportamentais, tornando as células aderidas ao biofilme distintas das planctônicas de mesma espécie (RAO, 2015).

## *III. Formação de Microcolônias*

As bactérias colonizadoras multiplicam-se e formam microcolônias enquanto secretam grandes quantidades de EPS, que contribui com a estruturação do biofilme e adesão das células à superfície, tornando as colônias tolerantes a flutuações ambientais e forças de cisalhamento (DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020; WESTALL et al., 2000). O EPS confere homogeneidade ao biofilme e fornece uma matriz orgânica fluida que promove a homeostase das colônias e a cooperatividade metabólica entre as bactérias, de forma que a

comunidade microbiana funcione de maneira semelhante a um tecido em termos fisiológicos (DAS; KUNGWANI, 2022; RAO, 2015).

Além disso, a matriz de EPS torna possível a formação de vários micronichos para grupos distintos e mantém a dinamicidade da comunidade, uma vez que os microrganismos são capazes de se deslocarem por essa matriz em busca de microambientes com condições físico-químicas mais favoráveis e metabólitos necessários para sua sobrevivência e permanência na esteira microbiana (DAS; KUNGWANI, 2022; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

A adesão de novas células bacterianas e a interação entre diferentes grupos e espécies de microrganismos promovem o desenvolvimento e o crescimento da esteira microbiana, que se torna cada vez mais complexa em morfologia e fisiologia, de acordo com a adesão de novos metabolismos que afetam os gradientes físico-químicos (DAS; KUNGWANI, 2022; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

#### *IV. Maturação*

Após um determinado tempo de crescimento constante, a esteira microbiana atinge sua maturação, na qual já é possível observar a formação de uma estrutura coesa, com certa espessura e capacidade metabólica que a torna bem estabelecida na superfície (DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020). As formas adquiridas por essas esteiras microbianas são geralmente planas ou semelhantes a um cogumelo, no entanto elas podem apresentar morfologias diversas, inclusive “canais” em seu interior para a circulação de líquidos e metabólitos (RANA, 2020; DOGHRI, 2015).

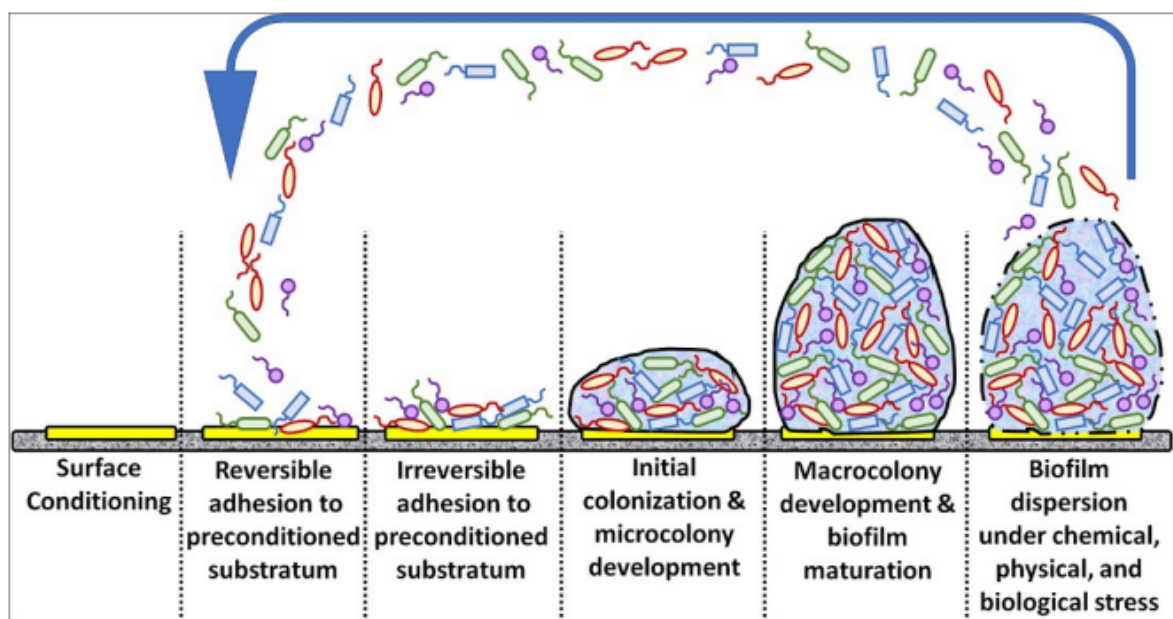
Nessa fase, a comunidade se auto mantém de maneira estável por meio dos diversos tipos de interações entre os microrganismos, sinérgicas ou competitivas (DOGHRI et al., 2015), e a esteira torna-se um ecossistema propício para sucessões de processos de bioincrustação por metazoários (DAS; KUNGWANI, 2022). Nesse processo, as esteiras microbianas são procuradas como fonte de alimento e abrigo para organismos eucariotos diversos, como macroalgas, briozoários, moluscos, poliquetas, celenterados e tunicados, que acabam se fixando à comunidade microbiana (DAS; KUNGWANI, 2022).

#### *V. Dispersão*

A etapa de dispersão encerra o ciclo de formação das esteiras microbianas, e se caracteriza pelo desprendimento de células bacterianas que, de volta à vida planctônica, podem se espalhar nas colunas de água e colonizar novas superfícies submersas (DAS;

KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020). Após maturação da comunidade microbiana, a superfície colonizada tem um aumento significativo de rugosidade devido ao acúmulo de células sésseis aderidas, o que contribui para a intensificação das forças de cisalhamento do fluido e turbulência e transporte de massa na superfície que, nessa etapa, conseguem desprender as células do biofilme e desempenham papel importante na dispersão (DAS; KUNGWANI, 2022; RANA et al., 2020).

**Figura 6.:** Esquema ilustrativo das etapas de formação de esteiras microbianas desde a formação da superfície condicionada até a dispersão de novas células planctônicas para colonização de novas superfícies.



Fonte: Retirado de Das e Kungwani, 2022.

### 3.1.3. Tipos de Esteiras Microbianas

A grande maioria das esteiras microbianas são fototróficas e, sendo altamente dependentes da luz solar, ocorrem com maior frequência em regiões costeiras e lagos relativamente rasos (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012; STAL; SEVERIN; BOLHUIS, 2010). As cianobactérias são os organismos mais relevantes no componente fotossintetizante das esteiras microbianas fototróficas, e por isso, as esteiras cianobacterianas são as mais comuns e abundantes (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). São também recorrentes em esteiras fototróficas representantes dos filos Pseudomonadota, Cloroflexota e Bacteroidota (FOSTER; GREEN, 2011; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

São observadas diferenças mais significativas de diversidade microbiana quando essas estruturas ocorrem em ambientes com condições físico-químicas mais limitantes

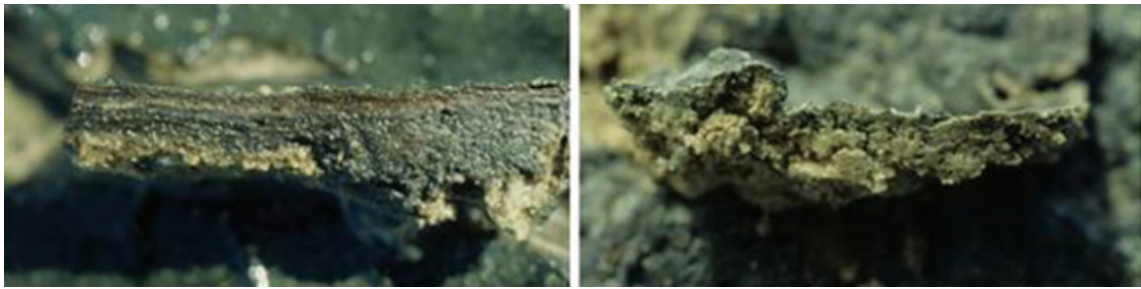
(PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). No entanto, devido a sua tolerância a uma variedade de situações adversas, as cianobactérias estão presentes na maioria dos tipos de esteiras que se desenvolvem em diferentes ambientes extremos (DAS; KUNGWANI, 2022; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012; VAN DEN ENDE; VAN GEMERDEN, 1994).

### *I. Esteiras Microbianas Costeiras*

Os ecossistemas costeiros estão entre os mais produtivos e mais biodiversos do planeta (RAJEEV et al., 2021). A dinâmica dessas regiões muito possivelmente reflete na diversidade e distribuição das esteiras microbianas que se desenvolvem nessas áreas (Figuras 7 e 8), sendo os mais biodiversos e amplamente distribuídos (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

As regiões costeiras não apresentam condições físico-químicas consideravelmente limitantes, como observadas em ambientes extremos, o que permite a associação de comunidades microbianas mais generalistas e favorece uma maior biodiversidade (NOFFKE; AWRAMIK, 2013a; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012). Essas esteiras microbianas são primariamente compostas por cianobactérias filamentosas e apresentam também grande quantidade e diversidade de organismos eucarióticos, como diatomáceas (*Navicula* sp., *Diploneis* sp., *Amphora* sp. e *Cylindrotheca*) e algas (Chlorophyta e *Enteromorpha* sp.) (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012).

**Figura 7.:** Esteiras microbianas de planícies intertidais da região costeira de Guerrero Negro, México.



Fonte: Retirado de Stal, 2012.

**Figura 8.:** Estromatólitos costeiros da reserva natural de Hamelin Pool em Shark Bay, na Austrália, os mais famosos exemplos de esteiras microbianas costeiras.



Fonte: Banco de imagens Openverse. Foto por Bryn Pinzgauer, 2014.

## *II. Esteiras Microbianas Halófilas*

Os sistemas aquáticos hipersalinos, que abrigam esteiras microbianas halófilas (Figuras 9 e 10), são caracterizados por possuírem concentração total de sais dissolvidos maior que a da água do mar (MUKHTAR; MALIK; MEHNAZ, 2020), e frequentemente apresentam também condições físico-químicas extremas relacionadas a pH (que é geralmente alcalino), alta incidência de radiação e consequentemente altas temperaturas e presença de metais pesados e outros compostos tóxicos (FARÍAS, 2020; OREN, 2015;

PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). Os ecossistemas hipersalinos são representados por salmouras, lagos salgados e, principalmente, lagoas costeiras formadas em regiões de supramaré, que são isoladas da água do mar e passam a ter altas concentrações de sais após intensa evaporação (MUKHTAR; MALIK; MEHNAZ, 2020; STAL; SEVERIN; BOLHUIS, 2010).

Apesar dessas condições serem limitantes em relação à biodiversidade, esses ambientes favorecem o desenvolvimento de esteiras microbianas, tanto as litificantes como não litificantes (FARÍAS, 2020). As esteiras microbianas presentes em ambientes hipersalinos representam, juntamente com os costeiros, um dos ecossistemas microbianos mais biodiversos (STAL, 2012). Os microrganismos que compõem as esteiras halófilas acumulam solutos (compostos orgânicos altamente solúveis em água) que atuam como osmoprotetores, permitindo a osmorregulação em ambientes com alto teor de salinidade (MUKHTAR; MALIK; MEHNAZ, 2020; STAL, 2012). Dentre os microrganismos halófilos mais comuns nesses ecossistemas estão as cianobactérias, que consistem no componente fototrófico das esteiras, e as haloarqueas pertencentes à classe Halobacteria, as quais apresentam coloração vermelho-alaranjada devido à presença de carotenóides (MUKHTAR; MALIK; MEHNAZ, 2020; STAL, 2012).

**Figura 9.:** Detalhe da seção transversal de esteiras microbianas laminadas da Lagoa hipersalina de Tebenquiche, no Chile.



Fonte: Retirado de Farías, 2020.



**Figura 10.:** Esteira cianobacteriana em lagoa salina de Sečovlje, Eslovênia.



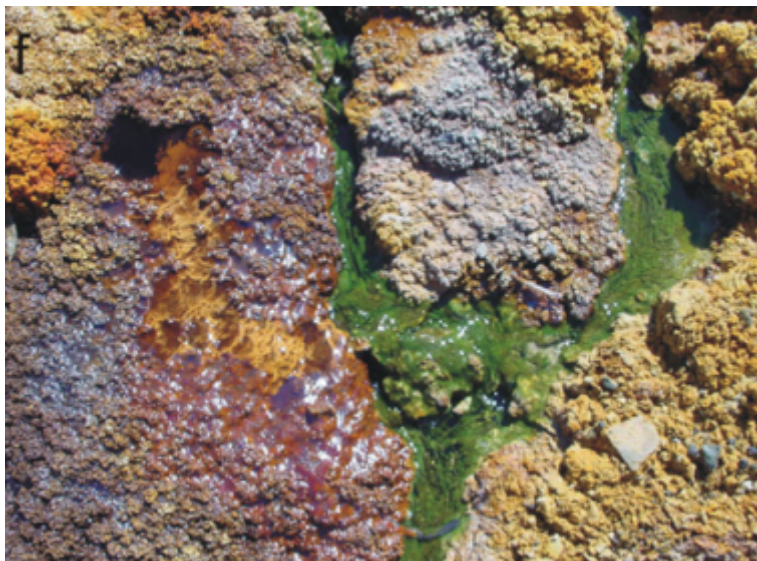
Fonte: Retirado de Oren, 2015.

### *III. Esteiras Microbianas Acidófilas*

Grande parte das esteiras microbianas acidófilas (Fig. 11), que se desenvolvem em ambientes ácidos, não apresentam componente fototrófico, e os microrganismos que as constituem utilizam predominantemente da oxidação de ferro e enxofre como forma de obtenção de energia (BEAM et al., 2016; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). Essas esteiras podem ser encontrados em uma variedade de ambientes, como lagoas ácidas, fontes geotérmicas, nascentes de enxofre, e águas de drenagem de minas de ferro e carvão (BOND; SMRIGA; BANFIELD, 2000; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

Os efluentes de drenagem são ricos em metais pesados e tóxicos, o que limita a biodiversidade microbiana nas esteiras que se desenvolvem sob tais condições (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). Os habitantes dessas esteiras são microrganismos diretamente associados ao metabolismo do ferro e enxofre, fundamentais para a manutenção da comunidade microbiana (BOND; SMRIGA; BANFIELD, 2000; FERNÁNDEZ-REMOLAR; KNOLL, 2008; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). A bactéria *Acidithiobacillus ferrooxidans* é uma das espécies predominantes nesses ambientes, presente em alta concentração celular (ELBEHTI; BRASSEUR; LEMESLE-MEUNIER, 2000; VALDÉS et al., 2008).

**Figura 11.:** Esteiras microbianas acidófilas provenientes do Rio Tinto, Espanha. É possível ver a ocorrência de precipitação de gesso na esteira.



Fonte: Retirado de Fernández-Remolar e Knoll, 2008.

#### *IV. Esteiras Microbianas Termofílicas*

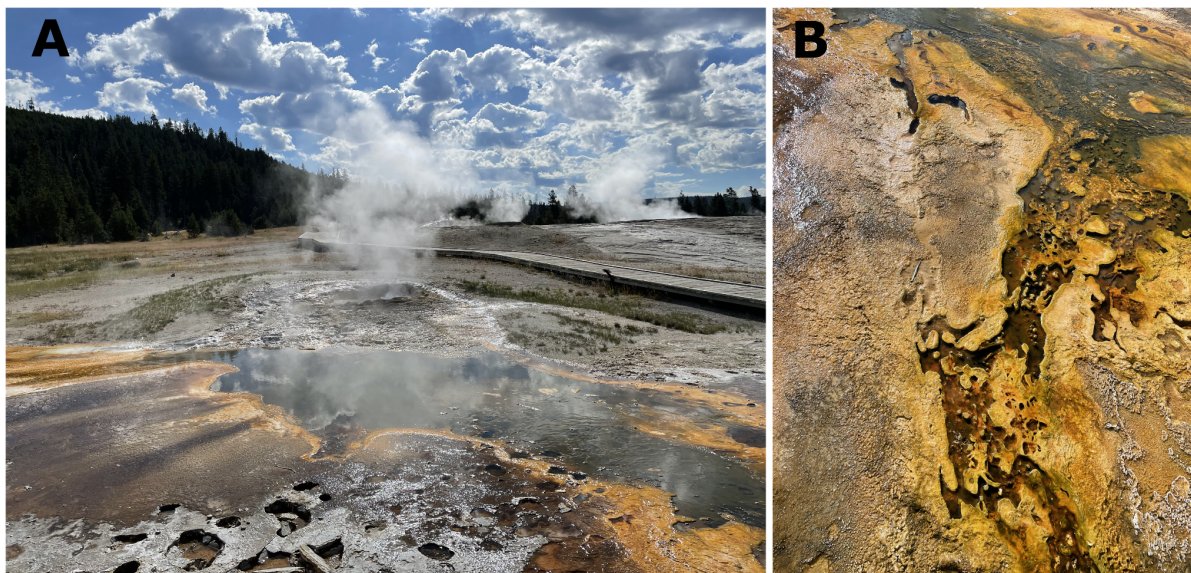
As esteiras microbianas termofílicas (Figuras 12 e 13) são as menos diversas dentre as esteiras fototróficas, o que pode ser atribuído às condições encontradas em fontes termais: altas temperaturas e elevadas concentrações de  $H_2S$ , bem como flutuações nos valores de pH (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; STAL, 2012). Devido às variações de pH, as fontes termais podem representar ambientes ácidos, alcalinos e neutros, características determinantes para a composição microbiana das esteiras. O pH se mostrou uma variável com uma maior influência comparado à temperatura, uma vez que os impactos do aumento da temperatura são significativos a partir de  $70^{\circ}C$ , que levam à redução significativa da riqueza e diversidade, enquanto o pH é a variável determinante em uma faixa de temperatura mais ampla, entre  $20$  e  $70^{\circ}C$  (URIBE-LORIO et al., 2019).

Bactérias e arqueas são os principais grupos de microrganismos que compõem esses ecossistemas onde predominam altas temperaturas, dentre os quais os mais comuns são representantes dos filos Cyanobacteria, Chloroflexota, Deinococcus-Thermus e Aquificae (URIBE-LORIO et al., 2019). Apesar de serem abundantes em esteiras termófilas no geral, compondo as camadas fototróficas, fontes termais ácidas apresentam uma redução significativa no componente fototrófico, as cianobactérias termofílicas são pouco tolerantes a altas concentrações de sulfetos (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018), e sensíveis às pequenas variações de pH (URIBE-LORIO et al., 2019).

Microalgas eucarióticas são os microrganismos fotossintetizantes mais propensos a habitar fontes termais ácidas em temperaturas de até 60°C, enquanto as cianobactérias são mais comuns em fontes termais alcalinas ou que se aproximam do pH neutro, por serem geralmente alcalifílicas (STAL, 2012). Em fontes onde a água ultrapassa os 55°C, são predominantes as cianobactérias unicelulares *Synechococcus* (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018).

O Parque Nacional de Yellowstone, EUA, concentra uma quantidade considerável de fontes termais alcalinas terrestres, e por isso tem sido um dos maiores focos de pesquisas com esteiras microbianas (BENNETT; MURUGAPIRAN; HAMILTON, 2020), e de biomarcadores gerados por esses ecossistemas bacterianos, que despertam interesse principalmente na área da astrobiologia (DONG et al., 2019; FOSTER et al., 2020).

**Figura 12.:** Esteiras microbianas de fontes termais, crescendo nas regiões de concentração de água ao redor de gêiser. **A.:** Vista ampla com gêiser no centro e esteiras microbianas nos sedimentos alagados nos arredores. **B.:** Vista superior das esteiras microbianas.



Fonte: Fotos por Marcelo Adorna Fernandes, 2022.

**Figura 13.:** Sedimentos de fontes termais habitados por esteiras microbianas no Parque Nacional de Yellowstone, EUA.



Fonte: Fotos por Marcelo Adorna Fernandes, 2022.

## V. *Esteiras Microbianas Psicrófilas*

As esteiras microbianas psicrófilas são frequentemente caracterizadas também como oligotróficas (SOHM et al., 2020), uma vez que os ambientes nos quais se desenvolvem apresentam escassez de matéria orgânica e conseqüentemente de nutrientes e fontes de energia devido às condições extremas marcadas pelas baixas temperaturas (GRECO et al., 2020; VELICHKO et al., 2021). Nessas regiões onde há uma forte pressão seletiva decorrente dos ciclos diários de congelamento e degelo, seca e escassez de nutrientes (GRECO et al., 2020), são favorecidas relações simbióticas, como a formação de esteiras microbianas, que disponibilizam recursos escassos no ambiente externo (PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018; VELICHKO et al., 2021).

Lagos permanentemente congelados da Antártica são exemplos de ambientes nos quais as esteiras microbianas psicrófilas se desenvolvem, e são ainda favorecidas pelo isolamento e os baixos níveis de perturbação, além da quase ausente atividade predatória de metazoários (GRECO et al., 2020; VELICHKO et al., 2021). As esteiras microbianas Antárticas tem seu componente fototrófico representado pelas cianobactérias, as quais realizam um papel fundamental na fixação de carbono e nitrogênio e na produção de primária que sustenta o ecossistema microbiano (GRECO et al., 2020; SOHM et al., 2020; VELICHKO et al., 2021). As cianobactérias são predominantes nas camadas mais superficiais da esteira enquanto nas camadas mais inferiores há a predominância de bactérias dos filos Chlorobi, Chloroflexota e Pseudomonadota, que compõem uma comunidade metabolicamente diversa, da qual protozoários, microalgas e arqueas podem também fazer parte (VELICHKO et al., 2021).

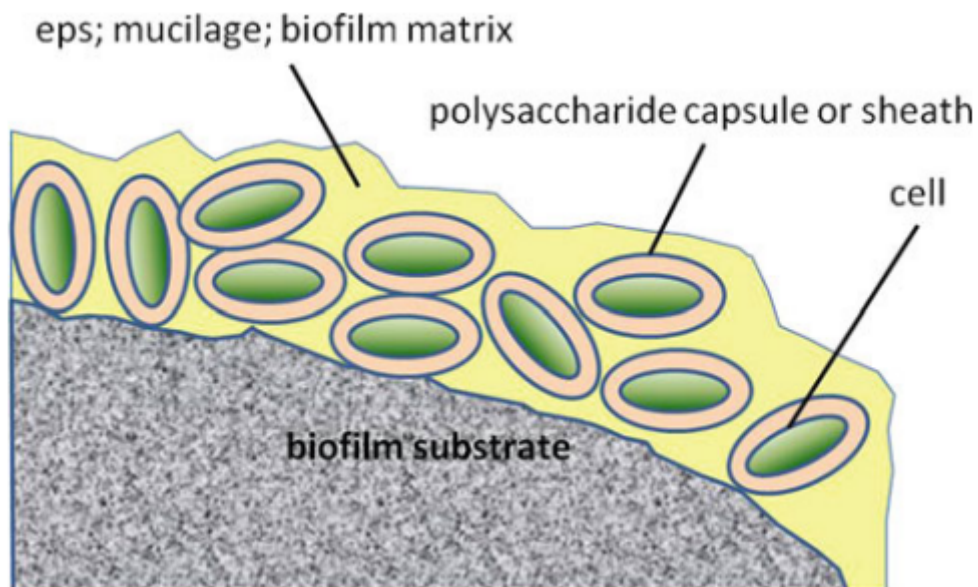
Nos lagos Antárticos são comuns as esteiras microbianas que acumulam sedimentos por meio da captura e ligação de grãos e que apresentam laminação visível e bem delimitada, as quais compartilham semelhanças morfológicas com estromatólitos cônicos arqueanos de Strelley Pool, e podem ser consideradas potenciais estromatólitos (GRECO et al., 2020).

### 3.1.4. EPS

Durante o estabelecimento do tapete microbiano na superfície, a comunidade microbiana começa a produzir uma matriz mucilaginosa por meio da secreção de grandes quantidades de exopolímeros, que embebe os microrganismos (Fig. 14) (DAS; KUNGWANI, 2022; DECHO; GUTIERREZ, 2017; STAL, 2012; WESTALL et al., 2000). A secreção de EPS é uma etapa fundamental para o desenvolvimento dos biofilmes, pois consiste no

material adesivo responsável pela ligação e cimentação das células às superfícies (DAS; KUNGWANI, 2022; DECHO; GUTIERREZ, 2017; DEL BUEY et al., 2021).

**Figura 14.:** Esquema ilustrativo de como a matriz de exopolissacarídeos (EPS) envolve as células e ajuda a estruturar o biofilme.



Fonte: Retirado de Stal, 2012.

O EPS é um fluido aquoso semelhante a um gel, com alta capacidade de retenção de água (STAL, 2012), cuja composição varia de acordo com as espécies produtoras e do estágio de crescimento, uma vez que em uma esteira microbiana monoespecífica pode produzir mais de um tipo de EPS, simultaneamente ou então em diferentes estágios (DECHO; GUTIERREZ, 2017; STAL, 2012). A atividade de predadores é outro fator biótico que pode alterar na variação de composição do EPS, junto com fatores abióticos como radiação UV, disponibilidade de nutrientes, adesão ao substrato, temperatura, presença de metais pesados, mudanças de concentrações de íons e radicais superóxidos (DEL BUEY et al., 2021; WESTALL et al., 2000).

A matriz de polissacarídeos fornece uma estrutura tridimensional com função de extensão das células, uma vez que viabiliza o fluxo constante de nutrientes e solutos que formam gradientes físico-químicos dinâmicos (DAS; KUNGWANI, 2022; DECHO; GUTIERREZ, 2017; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). Esse fluxo de metabólitos é essencial para a manutenção das interações ecológicas na comunidade microbiana e para o estabelecimento de micronichos que comportam espécies e grupos funcionais distintos (DECHO; GUTIERREZ, 2017; PRIETO-BARAJAS; VALENCIA-CANTERO; SANTOYO, 2018). Assim como as próprias células presentes, o

gel que compõem os biofilmes interage com elementos físico-químicos do ambiente e responde a diversos estímulos externos (DAS; KUNGWANI, 2022)

Como as condições ambientais podem influenciar composição do EPS, é natural que elas sejam também responsáveis por variações tanto na rigidez da estrutura tridimensional, que pode ser de um gel mais coeso ou ter características de colóide, quanto na capacidade dessa matriz de interagir com íons metálicos (DECHO; GUTIERREZ, 2017; DEL BUEY et al., 2021; WESTALL et al., 2000). Os biopolímeros que compõem o EPS são em sua maioria polissacarídeos e, em menor grau proteínas, lipídeos e em alguns casos ácidos nucleicos (DAS; KUNGWANI, 2022). Essas moléculas possuem grupos funcionais inorgânicos, dos quais os principais são sulfato, fosfatos e ácidos carboxílicos que são ionizados, resultando no aumento da concentração de íons metálicos e adesão desses íons no EPS, que leva à formação de núcleos cristalinos (DAS; KUNGWANI, 2022; DEL BUEY et al., 2021; ZHAO et al., 2020).

A desprotonação dos grupos funcionais mediante o aumento do pH é um fator que influencia diretamente a capacidade do EPS de se ligar a cátions, pois controla a disponibilidade de íons metálicos, como  $Fe_2^+$ ,  $Cu_2^+$  e  $Zn_2^+$  (DAS; KUNGWANI, 2022; DEL BUEY et al., 2021). O aumento da concentração de íons metálicos por sua vez induz o aumento na produção de EPS (WESTALL et al., 2000). As bactérias que compõem as esteiras microbianas induzem a precipitação de minerais em várias das suas estruturas celulares, como parede e superfície celular ou na matriz de polissacarídeos, o que leva ao processo de biomineralização dessas esteiras (ZHAO et al., 2020). A estrutura tridimensional do EPS captura íons metálicos que ficam então disponíveis para os microrganismos presentes nas esteiras, o quais podem utilizá-los como nutrientes ou então, no caso dos metais tóxicos, realizar o processo de neutralização por meio do aprisionamento desses compostos no interior das células (DAS; KUNGWANI, 2022; WESTALL et al., 2000).

As moléculas negativamente carregadas que ficam disponíveis no EPS após ionização estabelecem pontes de hidrogênio e proporcionam um microambiente estabilizador ao redor das células, o qual facilita a movimentação e manipulação celular, e promove maior resistência da comunidade microbiana à longos períodos de seca (DAS; KUNGWANI, 2022; DECHO; GUTIERREZ, 2017; DEL BUEY et al., 2021; STAL, 2012). O EPS é geralmente abundante em todos os tipos de esteiras microbianas, mas principalmente nas hipersalinas, que crescem em ambientes mais suscetíveis à dessecação em determinadas épocas do ano (DEL BUEY et al., 2021).

As células microbianas gastam grandes quantidades de carbono e energia para sintetizar os polímeros que compõem o EPS (WESTALL et al., 2000), no entanto, essa matriz orgânica é um dos principais fatores que fazem com que a formação de esteiras acabe sendo vantajosa para os microrganismos associados (DAS; KUNGWANI, 2022; DECHO; GUTIERREZ, 2017). Dentre a série de funções desempenhadas pela EPS na manutenção desse ecossistema microbiano estão: (1) disponibilidade nutrientes por meio da ligação de íons; (2) proteção contra dessecação e contaminação por compostos tóxicos; (3) facilitação da troca de informações genéticas entre as células; (4) meio de mediação de comunicação química e atividade enzimática extracelular; (5) proteção contra predação (DAS; KUNGWANI, 2022; DECHO; GUTIERREZ, 2017; WESTALL et al., 2000).

### 3.1.5. MISS

As MISS são consideradas *estruturas biogênicas*, ou seja, consistem em uma evidência de atividade de organismos vivos. Elas são também incluídas em uma classificação mais específica de *estruturas sedimentares biogênicas*, as quais são resultantes da atividade de organismos vivos dentro ou então sobre substratos moles (BUATOIS; MÁNGANO, 2011). Estruturas sedimentares biogênicas possuem três subdivisões: *estruturas de bioturbação*; *estruturas de biodeposição*; e *estruturas de bioestratificação*. As MISS se enquadram na última subdivisão, da qual fazem parte estruturas provenientes do processo de estratificação de sedimentos decorrentes das atividades de organismos vivos (BUATOIS; MÁNGANO, 2011).

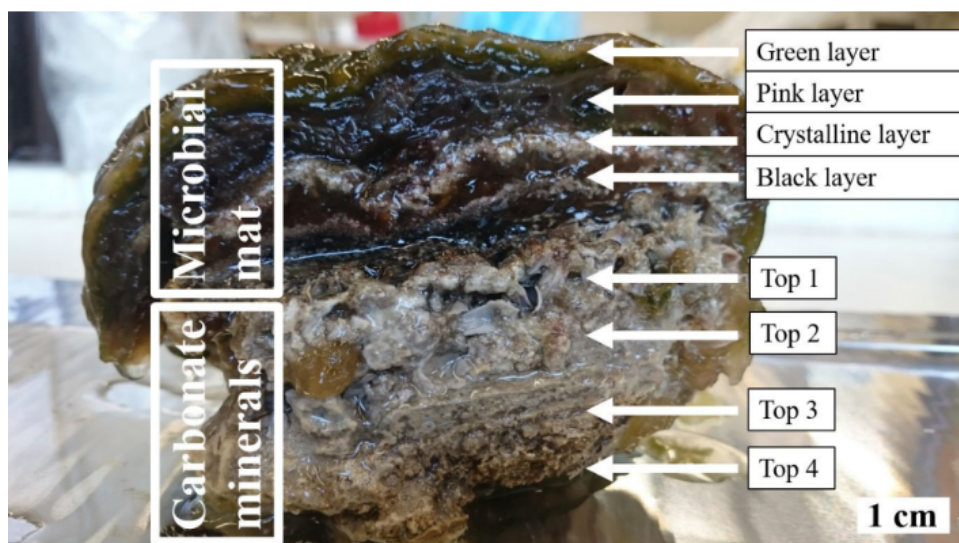
As definições de MISS e microbialitos costumam se sobrepor, no entanto, os dois termos são referentes a estruturas distintas, mas que estão intimamente relacionadas (CUADRADO; PERILLO; VITALE, 2014; NOFFKE et al., 2013; NOFFKE; GERDES; KLENKE, 2003). Ambos são resultado das interações de comunidades microbianas bentônicas que interagem com a dinâmica físicas dos sedimentos em depósitos arenosos e siliciclásticos, e contribuem significativamente com a estabilização sedimentar e preservação de estruturas (CUADRADO; PERILLO; VITALE, 2014; NOFFKE et al., 2001a, 2001b, 1996).

A diferença entre MISS e microbialitos, no entanto, se dá pelo processo de litificação da estrutura da esteira microbiana que dá origem aos microbialitos (CUTTS et al., 2022). Assim como o nome sugere, os microbialitos são caracterizados por apresentarem estrutura completamente mineralizada, assim, esteiras microbianas atuais com acúmulo de sedimentos



consolidados (não litificadas) são MISS que possuem o potencial de se tornarem microbialitos. Um exemplo dessa distinção é a caracterização de esteiras microbianas atuais desenvolvendo estruturas laminadas como “potenciais estromatólitos”, enquanto estromatólitos bem estabelecidos são litificados (STAL, 2012).

**Figura 15.** Seção transversal de um potencial estromatólito (MISS ainda em processo de litificação). É possível observar as camadas de diferentes grupos funcionais de organismos crescendo na parte superior enquanto na base da estrutura se encontram depósitos de carbonatos.



Fonte: Retirado de Popall, 2020.

### 3.1.6. Microbialitos

Os microbialitos consistem nas estruturas organosedimentares que possuem como origem esteiras microbianas que passaram pelo processo de litificação completa (CUTTS et al., 2022). O termo *Microbialito* foi proposto por BURNE E MOORE (1987) que o definiram como depósitos organosedimentares formados pelos processos de captura e aprisionamento de grãos por comunidades microbianas bentônicas. Essa definição é uma adaptação daquela proposta anteriormente por AWRAMIK E MARGULIS (1976) para definir os estromatólitos, que utiliza como critério apenas o caráter biogênico, sem considerar qualquer característica morfológica (AWRAMIK; MARGULIS; BARGHOORN, 1976; RIDING, 1999).

A definição que tem como base apenas o caráter biogênico fez com que o termo estromatólito passasse a abranger diferentes tipos de estruturas organosedimentares, independentemente das características morfológicas apresentadas (RIDING, 1999). O termo *Microbialito* foi sugerido com base na observação de que há uma variação considerável na morfologia de estruturas organosedimentares, e de que a laminação interna dos estromatólitos seria um critério relevante para a classificação (BURNE; MOORE, 1987).

O termo *Cryptalgal sedimentary rock*, utilizado por AITKEN (1967) é empregado para descrever as mesmas estruturas que o termo *Microbialitos* abrange. No entanto, BURNE E MOORE (1987) o consideram inadequado, uma vez que as cianobactérias não são os únicos componentes das esteiras microbianas que dão origem às estruturas

organosedimentares, além de não se tratarem de algas. Comunidades de microrganismos bentônicos são responsáveis pela formação de diversas estruturas de bioestratificação, das quais os estromatólitos são os mais conhecidos (NOFFKE; AWRAMIK, 2013b). Portanto, há dentro da classificação geral de microbialitos, classificações mais específicas de estruturas com base em características morfológicas distintas e particulares na escala mesoscópica (que são possíveis de serem vistas a olho nu)(DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011, 2011; RIDING, 1999, 2011).

Variações na composição microbiana da esteira de origem e os metabolismos realizados resultam em diferentes morfotipos de microbialitos (DAS; KUNGWANI, 2022; DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011). Seguindo as distinções morfológicas, além dos estromatólitos, os microbialitos também incluem dendrólitos, trombólitos, e leiólitos (BURNE; MOORE, 1987; DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011; NOFFKE; AWRAMIK, 2013b).

Os nomes dos diferentes morfotipos de microbialitos são baseados nas características morfológicas e texturais particulares que as distinguem uma das outras. Enquanto os estromatólitos são identificados pela laminação interna, os demais microbialitos podem ser chamados de “microbialitos não laminados” por não terem laminações, além de apresentarem morfologia característica (RIDING, 1999). Essa denominação se dá pela maior abundância dos estromatólitos, que possuem tanto exemplos fósseis quanto exemplares modernos litificados e potenciais estromatólitos compostos por esteiras em desenvolvimento, o que os torna os microbialitos mais comuns e conhecidos, além de serem as principais estruturas organosedimentares estudadas (NOFFKE; AWRAMIK, 2013b; RIDING, 1999).

Os trombólitos são caracterizados pelo tecido macroscópico em forma de coágulos observados principalmente em exemplares fósseis encontrados em rochas sedimentares referentes à transição entre Cambriano e Ordoviciano (AITKEN, 1967; RIDING, 1999, 2011). Os dendrólitos apresentam padrões texturais ramificados que se assemelham a galhos de árvores e possuem representantes mais conhecidos referentes ao Paleozóico (riding, 1999). Os leiólitos, por sua vez, são afaníticos, caracterizados pela ausência de texturas características como os demais, e apresentam tecido liso com grãos pequenos, e são referentes principalmente ao Mioceno (DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011; RIDING, 1999).

Os microbialitos, assim como as demais MISS, são bem estabelecidos como estruturas de bioestratificação, mas são frequentemente alvo de discussões acerca de uma possível classificação dentro de uma abordagem icnotaxonômica (BUATOIS; MÁNGANO, 2011; SHAPIRO, 2007; STIMSON et al., 2017). Existem autores que consideram

estromatólitos e MISS no geral como icnofósseis, bem como aqueles que adotam apenas o caráter de bioestratificação para fins de classificação (BERTLING et al., 2006; BUATOIS; MÁNGANO, 2011; SEILACHER, 1967; SHAPIRO, 2007; STIMSON et al., 2017), portanto, não há um consenso acerca da definição dessas estruturas no ponto de vista da icnologia, o que as coloca na chamada “zona cinzenta” da classificação (BERTLING et al., 2006).

De maneira geral, a icnologia trata-se do estudo de estruturas de origem biogênica, porém, existem uma série de critérios a serem seguidos para que uma determinada estrutura seja considerada como vestígio de organismos vivos do ponto de vista conceitual (AWRAMIK, 2006; BUATOIS; MÁNGANO, 2011; SHAPIRO, 2007). No entanto, esses critérios podem ter interpretações divergentes ou então não serem os mesmos de acordo com diferentes definições de icnofósseis (BERTLING et al., 2006; BUATOIS; MÁNGANO, 2011; STIMSON et al., 2017). Os traços resultantes de ações de organismos modernos são analisados da mesma forma e se distinguem apenas por não terem passado pelo processo de fossilização, sendo assim objetos de estudos mais específicos da neoicnologia (BUATOIS; MÁNGANO, 2011).

Em seu trabalho publicado em 2007, SHAPIRO defende a classificação icnotaxonômica dos microbialitos, e argumenta que essas estruturas seriam análogas a outros vestígios fósseis por também registrarem interações ecológicas no lugar da preservação de fósseis corporais, além de fornecerem informações paleoambientais importantes a serem estudadas pela icnologia (NOFFKE, 2009; SHAPIRO, 2007). Apesar dos microbialitos compartilharem essa característica de classificação fundamental com icnofósseis bem definidos, alguns aspectos mais particulares dessas estruturas geram objeções, e a maioria dos autores discorda com o emprego de classificação dentro da icnologia (AWRAMIK, 2006; BERTLING et al., 2006; BUATOIS; MÁNGANO, 2011; SHAPIRO, 2007; STIMSON et al., 2017).

BUATOIS e MÁNGANO (2011) defendem que os estromatólitos, e por extensão todos os microbialitos e MISS, não são icnofósseis por não fornecerem informações a respeito da morfologia do organismo produtor. Na definição de traços fósseis dada por BERTLING (2006), essas estruturas são resultado de modificações de substratos por atividades vitais de um organismo individual ou então grupos monoespecíficos, assim MISS não se enquadram na classificação por serem produzidos por uma gama de espécies de microrganismos bentônicos (BERTLING et al., 2006; STIMSON et al., 2017).

A representação etológica é um aspecto importante na definição de vestígios fósseis, pois é bem estabelecido que essas estruturas são essencialmente resultantes de determinados comportamentos de seres vivos, os quais podem ser interpretados a partir da análise de morfologia e arquitetura (BUATOIS; MÁNGANO, 2011; SEILACHER, 1967). BUATOIS E MÁNGANO (2011) reforçam os estromatólitos como resultados do que chamaram de “supercrecimento” dos microrganismos associados, o que gera dúvidas também em relação ao caráter comportamental e se revela mais uma razão para os autores rejeitarem a classificação dessas estruturas como icnofósseis.

A falta de consenso perante o tema permeia a série de contradições que os argumentos mencionados sofrem quando são analisados diferentes critérios e definições. Um exemplo dos conflitos gerados por essa discussão se dá pela análise da definição de BERTLING (2006), na qual os icnofósseis são formados por um único organismo ou grupos de organismos de uma mesma espécie. Essa definição entra em contraste com um dos critérios apresentados por BUATOIS E MÁNGANO (2011), no qual icnofósseis podem ser produzidos por organismos de espécies distintas com base nos exemplos de traços resultantes de interações de simbiose e comensalismo.

As alegações de BUATOIS E MÁNGANO (2011) sobre a suposta falta de informações relacionadas à morfologia dos produtores e de vestígios comportamentais também se mostram inconsistentes frente a estudos que fornecem mais detalhes sobre os processos de formação dos diferentes morfotipos de MISS e microbialitos. Tanto a arquitetura geral quanto características morfológicas mais específicas dessas estruturas são resultantes de diferentes comportamentos dos microrganismos que as compõem, e podem fornecer informações importantes sobre a morfologia dos produtores (AWRAMIK, 2006; CUADRADO; PERILLO; VITALE, 2014; NOFFKE, 2014; NOFFKE et al., 2013; ZHAO et al., 2020).

Apesar de serem raros (AWRAMIK, 2006), já foram encontrados no interior de alguns exemplares de MISS filamentos fósseis de cianobactérias, principal grupo de microrganismos que compõem as esteiras microbianas que interagem com sedimentos (NOFFKE et al., 2001a; ZHAO et al., 2020). Em condições tafonômicas mais específicas e incomuns, ainda é possível encontrar microestruturas em microtecidos que fornecem informações morfológicas das células (DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011). Essa preservação do formato e da disposição de células no biofilme resultam do processo de nucleação, mediado pelo EPS, que preenche os espaços entre as bactérias com grãos minerais diversos e recobre as superfícies celulares com uma crosta mineral (ZHAO et al., 2020).

Além disso, as cianobactérias apresentam o comportamento de fototaxia, se deslocando ao longo da estrutura de estratificação em busca de microambientes com condições ótimas de incidência de luz (CUADRADO; PERILLO; VITALE, 2014; DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011; NOFFKE et al., 2013). Esse deslocamento no sedimento em busca da luz promove comportamentos responsáveis pela deposição de sedimentos por meio de *Baffling*, no qual cianobactérias orientam os filamentos perpendicularmente em relação ao sedimento (CUADRADO; PERILLO; VITALE, 2014; NOFFKE et al., 2001a). Os filamentos verticais alcançam a zona de água sobrenadante e criam perturbações que induzem a queda de grãos menores que permaneceriam em suspensão em períodos de baixa energia (CUADRADO; PERILLO; VITALE, 2014; NOFFKE et al., 2001a).

Sendo assim, a classificação de microbialitos e demais MISS dentro da icnologia pode ser plausível quando se considera de maneira minuciosa a adequação dessas estruturas aos critérios de classificação para icnofósseis. Porém, independentemente dessa concordância conceitual, as MISS são tradicionalmente estudadas e analisadas do ponto de vista da sedimentologia como estruturas organosedimentares, definição que não encontra obstáculos para ser aceita e se mostra apropriada (BERTLING et al., 2006; BUATOIS; MÁNGANO, 2011). Essas estruturas são comumente abordadas na icnologia associadas à contribuição das esteiras microbianas na preservação de icnofósseis, especialmente de invertebrados bentônicos por meio da bioestabilização dos sedimentos (CALLEFO et al., 2019).

A discussão sobre uma possível atribuição icnotaxonômica para microbialitos também abrange a nomenclatura binomial que tem sido historicamente adotada para caracterizar essas estruturas (STIMSON et al., 2017). Anterior à criação do termo estromatólito, estruturas estromatolíticas do Cambriano já haviam sido registradas e descritas como “concreções calcárias” (STEEL, 1825, *apud* PORADA, 2011). Posteriormente foram tratadas como táxons e denominadas “*Cryptozoön proliferum*” (HALL, 1883, *apud* RIDING, 1999; PORADA, 2011) e “*Collenia undosa*” (WALCOTT, 1914), de acordo com o sistema de nomenclatura binomial de Linnaeus, com atribuição de gêneros e espécies baseados em características morfológicas (GOLUBIC, 1991).

A adesão e permanência desse sistema binomial para estromatólitos fósseis se deu com a necessidade de estabelecer uma classificação para utilizá-los como referência para reconstruções estratigráficas (KRYLOV, 1976), principalmente de rochas pré-cambrianas, devido à ausência de fósseis corporais que antecedem o Fanerozóico (GOLUBIC, 1991). No entanto, além da nomenclatura formal ser bem estabelecida para icnofósseis e, portanto, seu emprego para microbialitos retomar o conflito de classificação, ela também se faz pouco

esclarecedora de aspectos importantes sobre processos de formação e morfologia dessas estruturas, e por isso é considerada como inapropriada para a maioria dos autores (LOGAN; REZAK; GINSBURG, 1964; STIMSON et al., 2017).

Após a descoberta de potenciais estromatólitos houve uma certa dificuldade em conciliar o sistema binomial de nomenclatura aplicado às estruturas e aos organismos associados conjuntamente (GOLUBIC, 1991). Diferentes abordagens de classificação foram empregadas desde então, com base em interpretações individuais de pesquisadores baseadas em estruturas morfológicas distintas (KRYLOV, 1976). LOGAN (1964) ressalta a inconsistência da classificação binomial e defende uma classificação que trata os estromatólitos essencialmente como estruturas organosedimentares, partindo de critérios que consideram a diversidade de espécies de microrganismos associados e, principalmente, características ambientais relacionadas à morfologia das estruturas, as quais não seriam representadas na classificação binomial (LOGAN; REZAK; GINSBURG, 1964).

### **3.1.6.1. Estromatólitos**

Os estromatólitos são estruturas organosedimentares com laminação interna formadas pela relação entre os processos de aprisionamento e precipitação de minerais e a atividade metabólica de comunidades de microrganismos que formam esteiras microbianas (HOFMANN, 1973; REITNER; QUÉRIC; REICH, 2008). Tais estruturas são de grande relevância para diversas áreas da ciência, incluindo a biologia, sedimentologia, estratigrafia e paleontologia (HOFMANN, 1973). Tanto as formas fósseis como as atuais fornecem importantes informações acerca da história antiga da Terra e de interações de organismos vivos com o ambiente (FOSTER et al., 2020).

O termo estromatólito foi cunhado pelo professor alemão Louis Kalkowsky em 1908, para descrever estruturas de calcário laminadas do Triássico Inferior encontradas na formação Buntsandstein, situada nas montanhas Harz, Alemanha Central (KALKOWSKY, 1908, *apud* REITNER; QUÉRIC; REICH, 2008; AWRAMIK, 1991). O termo tem origem etimológica grega, na qual “*stroma*” significa camada, e “*lithos*” significa rocha (AWRAMIK, 1991; NOFFKE; AWRAMIK, 2013a). Kalkowsky propôs que essas estruturas fossem depósitos organosedimentares e sugeriu que algas estivessem associadas ao processo de formação, embora não tenha conseguido identificar os possíveis organismos construtores (REITNER; QUÉRIC; REICH, 2008; RIDING, 1999).

Embora Kalkowky não tenha sido muito específico sobre os microrganismos envolvidos na construção dos estromatólitos, ele enfatizou dois aspectos principais em sua primeira definição: a estrutura interna laminada e a origem biogênica (RIDING, 1999). Com base nos exemplares de Buntsandstein, uma das características morfológicas mais importantes são os “estromatóides”, termo também cunhado por Kalkowsky, que se refere às camadas planas individuais de carbonato que compõem a macroestrutura laminada característica dos estromatólitos (KENNARD; JAMES, 1986; PAUL; PERYT, 2000).

Muito possivelmente devido à dificuldade de se inferir a biogenicidade dos exemplares fósseis, alguns autores passaram a usar uma definição descritiva, que considera apenas características morfológicas e inclui também estruturas formadas por processos abiogênicos (AWRAMIK, 1991; AWRAMIK; MARGULIS; BARGHOORN, 1976; RIDING, 1999). Por outro lado, outras definições, como a de Awramik e Margulis (1976), consideram apenas a origem biogênica, eliminando as camadas laminadas como fator crítico (AWRAMIK, 1991; AWRAMIK; MARGULIS; BARGHOORN, 1976; RIDING, 1999).

Frente ao estabelecimento do termo *microbialito* e a necessidade de maior detalhamento para a descrição das estruturas estromatolíticas, RIDING (2011) propôs uma definição mais geral dos estromatólitos: “sedimentos microbianos autigênicos em camadas macroscópicas com ou sem precipitados abiogênicos intercalados”. Essa definição leva em conta tanto a origem biogênica quanto as camadas laminadas propostas por KALKOWSK (1908), e reforçadas por outros autores (GARRETT, 1970; HOFMANN, 1973; REITNER; QUÉRIC; REICH, 2008). Além de considerar a possibilidade de formação de precipitados abiogênicos, ressalta que apesar da estrutura como um todo ser resultado da ação de microrganismos, pode apresentar características morfológicas provenientes de interferências abióticas em sua construção, sem deixar de ser considerada um estromatólito.

Os estromatólitos possuem um extenso registro fóssil que se estende desde o arqueano, com registros consistentes de 3.5 G.a. (ALLWOOD et al., 2006; AWRAMIK, 1991; WALTER; BUICK; DUNLOP, 1980), e ainda fósseis putativos de até 3.7 G.a. (NUTMAN et al., 2016). Devido à sua idade, os estromatólitos são alvo de interesse científico, inclusive no âmbito da astrobiologia, pois ajudam a elucidar questões relacionadas à origem e evolução da vida na Terra (FARIAS, 2020; FOSTER et al., 2020). Essas estruturas organosedimentares podem fornecer informações acerca das características físico-químicas antigas presentes no paleoambiente e propriedades das interações primordiais entre a bio e geosfera, como um ecossistema de bilhões de anos preservado (FOSTER et al., 2020; PETERS; HUSSON; WILCOTS, 2017). Essas interações são frequentemente representadas



por bioassinaturas – traços de biogenicidade resultantes da ação de microrganismos na formação dos estromatólitos (FOSTER et al., 2020).

O Cráton Pilbara, localizado na Austrália ocidental e o Cráton Kaapvaal, que abrange regiões da África do Sul e Suazilândia, possuem as mais recentes rochas sedimentares datadas do Arqueano, e também mais bem preservadas, uma vez que passaram por menos processos metamórficos e deformacionais (HOMANN, 2019; JAVAUX, 2019). Devido ao maior grau de preservação e deposições que ocorreram há mais de 3.2 G.a., formações geológicas referentes a esses crátons são frequentemente o foco de estudos relacionados às mais antigas evidências de vida na Terra, nos quais se encaixam os estromatólitos (BAUMGARTNER et al., 2019; BUICK; DUNLOP; GROVES, 1981; HOMANN, 2019; VAN KRANENDONK, 2011).

Embora os Crátons Pilbara e Kaapvaal sejam as principais localidades relacionadas aos registros das primeiras formas de vida (BAUMGARTNER et al., 2019; HOMANN, 2019; JAVAUX, 2019; VAN KRANENDONK, 2011), alguns outros afloramentos de rochas arqueanas, apesar do maior grau de metamorfismo das rochas, são também alvos de procura por evidências de vida ainda mais antiga (MOJZSIS et al., 1996; NUTMAN et al., 2016; TASHIRO et al., 2017). Já foram encontrados vestígios de matéria orgânica de até 3,8 G.a. de anos em rochas do cinturão supracrustal paleoarqueano de Isua, na Groenlândia (MOJZSIS et al., 1996), e em rochas metassedimentares de 3,95 G.a. em Labrador, no Canadá (TASHIRO et al., 2017). Há ainda o que seria o mais antigo estromatólito já encontrado no registro fóssil, também proveniente de um afloramento de rochas arqueanas do cinturão de Isua, datados de 3.7 G.a. de anos (NUTMAN et al., 2016).

A biogenicidade dessas estruturas, no entanto, é frequentemente contestada devido à falta de evidências que vão além das análises de carbono orgânico e composição isotópica, além de não apresentarem laminação interna, o que faz delas fósseis putativos (ALLWOOD et al., 2018; JAVAUX, 2019). O alto grau de metamorfismo encontrado em rochas do início do Arqueano causa deformação das estruturas sedimentares e a perda de possíveis traços morfológicos e texturais importantes na inferência de biogenicidade (ALLWOOD et al., 2018; NUTMAN et al., 2016). Estes “estromatólitos” putativos são suportados somente por análise de assinaturas químicas, como composições isotópicas de carbono (ALLWOOD et al., 2018; NUTMAN et al., 2016), as quais não possuem uma única origem e, por isso, não representam um critério suficiente para a conclusão de origem biogênica (ALLWOOD et al., 2018; JAVAUX, 2019).

Dentre os registros de estromatólitos fósseis que contam com evidências consistentes e que são bem aceitos pela maioria dos autores, os mais antigos foram encontrados em rochas sedimentares datadas de 3,5 e 3,4 G.a., nas unidades North Pole Chert, membro da Formação Dresser (BUICK et al., 1995; BUICK; DUNLOP; GROVES, 1981; WALTER; BUICK; DUNLOP, 1980), e Strelley Pool Chert (ALLWOOD et al., 2006), ambos do Cráton Pilbara. A Formação Dresser consiste em uma unidade de rochas sedimentares resultantes de um ambiente de deposição hidrotermal no interior de uma caldeira vulcânica (ALLWOOD et al., 2006; BAUMGARTNER et al., 2019; VAN KRANENDONK, 2011). Essa questão levantou dúvidas a respeito da biogenicidade dos estromatólitos (JAVAUX, 2019; LOWE, 1994), uma vez que precipitados hidrotermais poderiam ter sido os responsáveis pela formação abiótica de estruturas semelhantes, (ALLWOOD et al., 2006; LINDSAY et al., 2003; VAN KRANENDONK, 2011), bem como processos deformacionais (BUICK; DUNLOP; GROVES, 1981).

No entanto, detalhadas microanálises morfológicas, associadas à estudos da composição química e contexto geológico de estromatólitos da Formação Dresser mostram evidências do caráter biogênico dessas estruturas (BAUMGARTNER et al., 2019; VAN KRANENDONK, 2011). A biogenicidade desses estromatólitos é suportada tanto por análises morfológicas, quanto por análises de assinaturas de isótopos estáveis e assinaturas de oligoelementos (nutman, 2016). Estruturas que apresentam um maior grau de complexidade morfológica possuem mais critérios de biogenicidade (ALLWOOD et al., 2006; WALTER; BUICK; DUNLOP, 1980), pois determinados padrões morfológicos são indicadores-chave para origem biológica (PEARCE et al., 2018; VAN KRANENDONK, 2011).

Em microbialitos fósseis é possível identificar relíquias complexas resultantes da precipitação de carbonato induzida pelo metabolismo das comunidades microbianas que habitaram e levaram à formação dessas estruturas sedimentares (ZHAO et al., 2020). Os cristais formados por indução bacteriana podem apresentar padrões particulares, como formas dendríticas, fibrosas, radiais, esferoidais e semelhantes a crostas, que os caracterizam e os diferem de deposições formadas unicamente por processos físico-químicos (RIDING, 2011; ZHAO et al., 2020). Os indicadores-chave desempenham um papel fundamental na identificação do caráter biogênico, uma vez que apenas análises de composição química podem gerar incerteza sobre a origem biológica das estruturas (ALLWOOD et al., 2018; JAVAUX, 2019).

Nos estromatólitos da Formação Dresser foram encontrados alguns indicadores-chave de biogenicidade, como ondulações, laminações enrugadas e formas coniformes

(ALLWOOD et al., 2006; PEARCE et al., 2018; VAN KRANENDONK, 2011), dentre outras características texturais complexas que satisfazem critérios suficientes para considerá-los como possíveis estromatólitos (BAUMGARTNER et al., 2019; BUICK; DUNLOP; GROVES, 1981). Além disso em alguns estromatólitos foram encontrados estruturas de pirita nanoporosa com inclusões de matéria orgânica, indicando a possível origem de esteiras microbianas, enquanto as análises de isótopos de carbono extraídas dessa matéria orgânica apresentam dados dentro da faixa biológica (BAUMGARTNER et al., 2019).

No Cráton Kaapval os registros de possíveis estromatólitos são menos recorrentes, porém, há exemplares referentes à formação Mendon, do Grupo Onverwacht, região do Cinturão de Barberton Greenstone, com idade aproximada de 3,5–3,25 G.a. (BYERLY; LOWER; WALSH, 1986; HOMANN, 2019). As estruturas apresentam morfologias variáveis, das quais as macroestruturas pseudocolunares, cônicas e em formas de domo e laminações onduladas são as mais relevantes para a inferência de atividade biológica no processo de sedimentação (BYERLY; LOWER; WALSH, 1986; HOMANN, 2019; JAVAUX, 2019).

Embora tenham surgido no Arqueano, são raros os exemplares desta época (AWRAMIK, 1991). No entanto, estromatólitos apresentam uma ocorrência significativa na maioria das plataformas calcárias referentes ao Proterozóico, estendendo-se aos carbonatos do Fanerozóico, embora uma forma mais escassa (PETERS; HUSSON; WILCOTS, 2017; RIDING, 1999). A grande diversificação e distribuição dos estromatólitos ocorreu durante o Paleoproterozóico, atingindo o auge no fim do Mesoproterozóico e início do Neoproterozóico, há 700 M.a., após um breve período de declínio (AWRAMIK, 1991; PETERS; HUSSON; WILCOTS, 2017; STAL, 2012). Nesse período anterior à radiação do cambriano, alguns dos principais fatores que limitavam o crescimento dos estromatólitos eram o grau de penetração da luz na coluna d'água, exposição excessiva à radiação ultravioleta em ambientes rasos ou de maré baixa, taxa de deposição sedimentológica maior que a de crescimento dos microrganismos e fatores relacionados a desequilíbrios físico-químicos da água (AWRAMIK, 1971).

No final do Proterozóico os estromatólitos apresentam uma redução significativa em termos de abundância, distribuição e diversidade morfológica, que permanece ao longo do Cambriano até o início Ordoviciano (AWRAMIK, 1971; SCHUBERT; BOTTJER, 1992). Esse declínio, que também abrange demais estruturas microbianas, é atribuído a uma condição de estresse decorrente do crescente aparecimento dos metazoários no início do paleozóico (AWRAMIK, 1971; PETERS; HUSSON; WILCOTS, 2017; SCHUBERT;

BOTTJER, 1992), intensificando-se no Ordoviciano Médio com a ampla diversificação de invertebrados bentônicos (AWRAMIK, 1971). Esses animais teriam afetado a formação de bentônicas bentônicas por meio de intensa bioturbação e consequente destruição das esteiras, bem como o hábito de pastoreio que impedia o acúmulo dos microrganismos associados, impedindo a construção das estruturas (STAL, 2012).

A mudança drástica da atividade biótica promovida pela radiação do Cambriano interferiu significativamente na predominância dos estromatólitos como construtores de recifes (SCHUBERT; BOTTJER, 1992; SHEEHAN; HARRIS, 2004). A diversificação de animais com concha também pode ter tido influência direta nos estromatólitos, devido a possíveis alterações químicas no ambiente oceânico que impossibilitam a calcificação e estabilização do substrato (SHEEHAN; HARRIS, 2004).

Os estromatólitos ocuparam uma variedade de nichos ecológicos como ambientes marinhos e lacustres tanto rasos como profundos (STAL, 2012), dos quais eram comuns as zonas subtidais com baixos níveis de agitação e intertidais com exposição periódica (AWRAMIK, 1971; SCHUBERT; BOTTJER, 1992). No Ordoviciano médio, os estromatólitos se restringiram à ambientes como regiões de supramaré, hipersalinas, ou com alto grau de agitação por ondas ou correntes, nas quais havia menor incidência de animais escavadores e predadores (AWRAMIK, 1971; SCHUBERT; BOTTJER, 1992).

No restante do Paleozóico, a ocorrência de estromatólitos apresenta oscilações até início do Triássico, posteriormente entrando em declínio, mantendo-se baixa nos períodos seguintes (PETERS; HUSSON; WILCOTS, 2017). Essas oscilações podem estar relacionadas com declínios pontuais em comunidades de metazoários ao longo do tempo, causados principalmente por extinções em massa que teriam possibilitado o restabelecimento temporário dos estromatólitos como generalistas oportunistas (PETERS; HUSSON; WILCOTS, 2017; RIDING, 2006). O ressurgimento das estruturas no início do Triássico é interpretado como um evento impulsionado pela extinção em massa que ocorreu no fim do Permiano (RIDING, 2006; SHEEHAN; HARRIS, 2004). De maneira similar, o mesmo padrão ocorre após o evento de extinção do Ordoviciano Tardio (SHEEHAN; HARRIS, 2004), coincidindo com o posterior pico de abundância no Siluriano (PETERS; HUSSON; WILCOTS, 2017).

Os primeiros potenciais estromatólitos registrados foram encontrados na Ilha de Andros nas Bahamas (BLACK, 1932), os quais foram ponto de partida para estudos de reconstrução ambiental e investigações aprofundadas em estromatólitos fósseis (LOGAN, 1961; LOGAN; REZAK; GINSBURG, 1964; RIDING, 1999). O banco das Bahamas

consiste em um ambiente de águas rasas e de sedimentação exclusivamente calcária, que se assemelha significativamente com as interpretações paleoambientais para mares do Paleozóico e do Pré-Cambriano (BLACK, 1932), que deram origem aos depósitos calcários onde os estromatólitos são predominantes no registro geológico (PETERS; HUSSON; WILCOTS, 2017).

Contudo, as estruturas atuais que configuram os análogos mais próximos aos exemplares fósseis do proterozóico são aquelas encontrados em Hamelin Pool, Shark Bay, Austrália Ocidental (HOFMANN, 1973; NOFFKE; AWRAMIK, 2013a). Na localidade são encontradas a maior diversificação e abundância de morfotipos de estruturas estromatolíticas (PAMELA REID et al., 2003), dos quais são notáveis os colunares e dômicos, bem como de outras estruturas relacionadas com esteiras microbianas, como trombólitos (JAHNERT; COLLINS, 2012; NOFFKE; AWRAMIK, 2013a).

A deposição microbiana de sedimentos e construção dos estromatólitos presentes em Hamelin Pool teve início há cerca de 2000 anos, e é resultante de alterações progressivas nas condições ambientais que provocaram alterações em um ecossistema marinho inicialmente aberto em uma enseada com extensão restrita e altos níveis de salinidade (JAHNERT; COLLINS, 2012). O ambiente é composto em sua maior parte por águas rasas, de até 10m de profundidade, e se caracterizou como um ecossistema de alta energia nesses últimos dois milênios (PAMELA REID et al., 2003). As intensas variações dos níveis da maré e de agitação e deposição de sedimentos junto à hipersalinidade contribuíram para a redução da atividade de metazoários e possíveis organismos competidores, o que favoreceu a ocupação do ambiente pelos estromatólitos (NOFFKE; AWRAMIK, 2013a; PAMELA REID et al., 2003).

Inicialmente, com base nos registros de esteiras microbianas com características estromatolíticas de *Shark Bay*, estabeleceu-se que essas estruturas ocupavam predominantemente as zonas intertidais, e poderiam se expandir para as zonas supratidais periodicamente em momentos incomuns de maré alta (LOGAN; REZAK; GINSBURG, 1964). No entanto, posteriormente foram registrados os exemplares marinhos que se desenvolvem em zonas subtidais com maior grau de distribuição (PAMELA REID et al., 2003), os quais ampliaram as possibilidades de interpretações paleoambientais para os exemplares fósseis (NOFFKE; AWRAMIK, 2013a).

É evidente que a intensa perturbação da água característica de ambientes de alta energia contribui significativamente para o desenvolvimento de estromatólitos (GOLUBIC, 1991). A hipersalinidade no entanto, não é um fator crucial, o que pôde ser constatado a partir

da descobertas de potenciais estromatólitos de zonas subtidais em águas com níveis normais de salinidade em Bahamas, ambiente que também continha o fator de estresse presente em forma de fortes correntes de maré (NOFFKE; AWRAMIK, 2013a). Há, portanto, registros de potenciais estromatólitos em zonas subtidais, intertidais e supratidais, porém sempre com ocorrência em regiões de águas rasas (HOFMANN, 1973).

Com base na composição microbiana de tufos lacustres modernos e o papel desses microrganismos na precipitação de carbonato de cálcio nessas rochas, Walcott (1914) sugeriu as cianobactérias como principais responsáveis pela formação de estromatólitos fósseis pré-cambrianos do Supergrupo do Cinturão Proterozóico, em Montana (RIDING, 1999; WALCOTT, 1914). A origem cianobacteriana dos estromatólitos foi reforçada mais tarde após a identificação desses microrganismos em esteiras microbianas caracterizadas como potenciais estromatólitos da Ilha de Andros nas Bahamas (BLACK, 1932), e em Shark Bay na Austrália (LOGAN, 1961), nos quais as cianobactérias eram os organismos predominantes (AWRAMIK, 1991). As cianobactérias são, portanto, o grupo funcional dominante na construção de potenciais estromatólitos, bem como muito provavelmente foram nos exemplares fósseis (FOSTER; GREEN, 2011).

Considerando que os estromatólitos são tipicamente construídos por esteiras cianobacterianas fototróficas, a caracterização e identificação dos grupos funcionais e associações entre microrganismos são muito semelhantes para ambas estruturas (STAL, 2012). Além das cianobactérias, está presente também uma grande diversidade de microrganismos, como as bactérias sulfurosas e as diatomáceas geralmente estão presentes (AWRAMIK, 1991; STAL, 2012), e fazem parte da diversidade de comunidades microbianas que crescem simultaneamente e interagem entre si resultando no acúmulo de diferentes precipitados minerais e, conseqüentemente, na laminação característica dos estromatólitos (DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011). As laminações também sofrem influência de outros fatores como crescimento irregular, perturbações por agentes biológicos externos como invertebrados bentônicos, marés, tempestades e eventos sazonais (STAL, 2012).

Em diversos microfósseis do Proterozóico são observadas características morfológicas referentes às cianobactérias, e sugerem que esses microrganismos já estariam desempenhando papel fundamental na construção de estromatólitos nesse período (AWRAMIK, 1991; STAL, 2012). Análises morfológicas de estromatólitos do Proterozóico Superior da Formação Bitter Springs (SCHOPF, 1968) e da Formação de Ferro Gunflint do Proterozóico (BARGHOORN; TYLER, 1965), identificaram fósseis de cianobactérias associados e confirmam a relação desses microrganismos com a construção dessas estruturas mais recentes.

Análises de estromatólitos mais antigos, que ultrapassam os 3 bilhões de anos (BUICK et al., 1995; BUICK; DUNLOP; GROVES, 1981; NUTMAN et al., 2016; WALTER; BUICK; DUNLOP, 1980), evidenciam a origem microbiana dessas estruturas, o que implica na evolução de microrganismos com um determinado grau de complexidade metabólica já no Arqueano (AWRAMIK, 1991). Apesar de não comprovarem a origem em esteiras formadas especificamente por cianobactérias, uma vez que as características morfológicas de microfósseis de estruturas referentes ao arqueano não são suficientemente específicas para se ter certeza (STAL, 2012), estes estromatólitos mostram evidências de organismos ao menos fenotipicamente semelhantes às cianobactérias (AWRAMIK, 1991).

Com base nas evidências de presença de organismos autotróficos nessas estruturas, e considerando que a oxigenação da atmosfera tenha se dado no fim do Arqueano, por volta de 2,3 G.a., há a hipótese de que organismos autótrofos quimiossintetizantes fixadores de carbono estejam associados aos estromatólitos arqueanos (STAL, 2012). No entanto, são conhecidas atualmente cianobactérias que compõem esteiras microbianas capazes de realizar fotossíntese anoxigênica (STAL, 2012), e é provável que esse metabolismo tenha evoluído antes do aparecimento da fotossíntese oxigênica nesses microrganismos (OLSON, 2006). Por outro lado, as deposições de BIFs (Formações de Ferro Bandadas) do Proterozóico como indicativo do processo de retardamento da oxigenação da atmosfera resultante da liberação metabólica de  $O_2$  (LEPOT, 2020; STAL, 2012), sugere que a associação primitiva de cianobactérias pode não se restringir à fotossíntese anoxigênica.

#### **4. METODOLOGIA**

Por se tratar de uma revisão bibliográfica, a metodologia empregada neste trabalho se deu principalmente pela busca minuciosa por trabalhos científicos, como livros e artigos, publicados nos principais periódicos científicos nas áreas abordadas. Em um primeiro momento, foi realizada uma pesquisa exploratória, na qual foi priorizado o entendimento do histórico da produção científica e de construção de conhecimento referente aos principais temas da pesquisa. Assim, foram selecionados autores que desenvolveram trabalhos fundamentais para essa construção, seja no pioneirismo ou então na reformulação ou substituição de conceitos frente a novas descobertas em estudos mais recentes.

A partir da primeira seleção de artigos realizada na pesquisa exploratória, deu-se o início da revisão bibliográfica mais aprofundada, na qual foram utilizadas palavras-chave sobre o tema para encontrar trabalhos em diferentes plataformas de hospedagem de conteúdo científico. As principais plataformas utilizadas foram *ScienceDirect*, *Web of Science*,

*Springer Link, ScieELO, NASA Astrophysics Data System, JSTOR e Scholar Google.* Os principais periódicos e revistas científicas consultados, por sua vez, foram *Nature, Science, Scientific American, Sedimentology, PLOS ONE, Gondwana Research, Astrobiology, Journal of Sedimentary Research, Ichnos, Calcareous Algae and Stromatolites, Sedimentary Geology, Palaios, Precambrian Research, Applied and Environmental Microbiology, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Geosciences e Early Organic Evolution. Implications for Mineral and Energy Resources.*

Durante a busca, foram utilizadas mais de 50 termos e palavras-chave principais, dos quais se obtiveram variações de acordo com o tema específico, área do conhecimento e possíveis associações. As buscas foram predominantemente feitas a partir de termos na língua inglesa, uma vez que tanto trabalhos nacionais quanto internacionais possuem o inglês como padrão de publicação, o que torna a pesquisa mais abrangente e rica. As principais palavras-chave no geral giraram em torno das estruturas organosedimentares que são o foco do trabalho, enquanto as variações foram pensadas nas áreas do conhecimento ou então em elementos que geralmente estão associados a essas estruturas, bem como em termos que remetem à historicidade do assunto.

Por exemplo, para o termo “*Stromatolite*”, foi possível gerar variações diretas como “*Oldest stromatolite*”, “*Archean stromatolites*”, “*Stromatolites distribution*”, “*Stromatolites morphology*”, “*Stromatolites definition*”, “*Stromatolites astrobiology*”, “*Stromatolites sedimentology*”. Além das variações diretas com repetição de um mesmo termo, a partir do arcabouço teórico inicial fornecido pela pesquisa exploratória, empregou-se variações secundárias que representam definições e contextos nos quais o elemento principal está inserido. Partindo do mesmo exemplo “*Stromatolite*”, uma das principais palavras-chave, pode-se utilizar as seguintes variações: “*Laminated structures*”, “*Microbial sediments*”, “*Archean life*”, “*Early life*”, “*Cyanobacteria mats*”, “*Microbial mats*” “*Laminated mats*”, dentre outras que remetem à descrições, definições, aspectos ecológicos, historicidade e relevância dentro de um determinado contexto (e.g., importância na manutenção de ecossistemas, cadeia trófica, produção primária, evolução e origem da vida).

Os principais termos e palavras-chave e variações utilizados durante o levantamento bibliográfico do presente estudo foram: “*Acidic microbial mats*”; “*Anoxygenic Photosynthesis*”; “*Archean life*”; “*Archean stromatolites*”; “*Bio mineralization*”; “*Biostratification structures*”; “*Biogenic structure*”; “*Coastal microbial mats*”; “*Cyanobacteria*”; “*Cyanobacterial mats*”; “*Early life*”; “*Earth’s history*”; “*Ediacaran life*”; “*Extremophiles*”; “*First fossil record*”; “*Geomicrobiology*”; “*Halophilic microbial*



*mats*"; *"Hamelin Pool"*; *"Laminated mats"*; *"Life on Mars"*; *"Limestones"*; *"Microbialites"*; *"Microbial community"*; *"Microbial ecosystem"*; *"Microbial mats"*; *"Microbial precipitation"*; *"Microbialites record"*; *"Microbial sedimentology"*; *"Microbial sediments"*; *"Microbial structures"*; *"Mineral precipitation"*; *"MISS"*; *"Phanerozoic Stromatolites"*; *"Precambrian carbonates"*; *"Precambrian life"*; *"Primordial life"*; *"Oldest stromatolite"*; *"Organic sedimentary structure"*; *"Oxygenic Photosynthesis"*; *"Sedimentary structures"*; *"Shark bay stromatolites"*; *"Stromatolites"*; *"Stromatolites astrobiology"*; *"Stromatolite definition"*; *"Stromatolite distribution"*; *"Stromatolites morphology"*; *"Stromatolites sedimentology"*; *"Thermophile mats"*.

Também foram analisadas as referências dos artigos selecionados com o objetivo de mapear a construção do arcabouço teórico dos temas abordados realizada por outros autores, o que contribui para o estabelecimento de uma cronologia de descobertas científicas e atribuições práticas para o objeto de estudo. Além disso, a checagem de referências permite uma maior consistência de artigos-base em determinado tema, possibilitando uma contextualização mais abrangente e detalhada do assunto, bem como o acompanhamento de questões relevantes abordadas ao longo do tempo que podem representar quebras de paradigmas.

Cerca de 250 artigos foram consultados para o desenvolvimento deste trabalho, os quais representam a multidisciplinaridade característica do tema abordado, uma vez que são estudados aspectos biológicos, físicos, químicos, geológicos e históricos que geralmente se sobrepõem. As principais áreas relacionadas aos artigos utilizados foram: Microbiologia; Ecologia; Bioquímica; Limnologia; Geologia; Paleontologia; Sedimentologia; Icnologia; Mineralogia; Geoquímica; Física; Oceanografia; e Astrobiologia. Os artigos foram selecionados com base em uma análise crítica do conteúdo e da abordagem dos autores, na avaliação da adequação do tema procurado, nível de detalhamento das informações fornecidas e consideração de fatores multidisciplinares para elucidação das questões a serem estudadas. Além disso, foram também avaliados os trabalhos referenciados e considerados em cada artigo para elaboração de hipóteses ou propostas de definições e classificações.

## 5. DISCUSSÃO

As MISS contribuem de maneira significativa com estudos paleontológicos, uma vez que são responsáveis pela formação dos microbialitos, fundamentais para o entendimento de como eram as primeiras formas de vida na Terra, assim como para a realização de reconstruções paleoambientais e interpretações estratigráficas (HOFMANN, 1973; KRYLOV, 1976) na ausência de fósseis corporais (GOLUBIC, 1991, p. 200).

Essas estruturas fornecem informações relevantes de interações ecológicas de comunidades microbianas atuais, as quais elucidam aspectos sobre interações microbianas nas comunidades bentônicas Pré-cambrianas e contribuem com o entendimento da evolução da vida na Terra (FARÍAS, 2020; FOSTER et al., 2020). Os processos de biomineralização e interações de comunidades bentônicas com sedimentos e demais fatores abióticos a partir das MISS, em conjunto com microbialitos fósseis, podem ainda compor ferramentas úteis para a reconstrução da história geológica, geoquímica e sedimentológica da Terra (FARÍAS, 2020).

Além de serem importantes objetos de estudo na paleontologia por representarem os mais antigos fósseis já registrados, as MISS se mostram relevantes também na icnologia, mais especificamente, contribuindo com a preservação de vestígios fósseis (CALLEFO et al., 2019; DUPRAZ; REID; VISSCHER, 2011; NOFFKE; GERDES; KLENKE, 2003). A matriz de EPS produzida pelas esteiras microbianas, devido à sua consistência mucilaginosa, pode ser uma fator que favorece a permanência e inalteração do formato de sulcos e deformações nas esteiras, causados por interações de outros organismos vivos. Com o formato preservado na matriz das esteiras, o processo de mineralização dos vestígios facilita o crescimento de minerais, induzidos pelas células bacterianas que compõem as esteiras (WESTALL et al., 2000; ZHAO et al., 2020).

Além da capacidade de preservação de formas decorrentes das interferências nos biofilmes, e promover a nucleação de minerais mediada pelo EPS, as esteiras microbianas possuem ainda um papel relevante na estabilização do sedimento, que reduz as chances de ruptura das estruturas e também contribui para a preservação de possíveis estruturas sedimentares e icnofósseis (CALLEFO et al., 2019; CUADRADO; PERILLO; VITALE, 2014; NOFFKE; AWRAMIK, 2013b; NOFFKE; GERDES; KLENKE, 2003). Pegadas de vertebrados são um exemplo de estruturas que frequentemente estão associadas a regiões de planícies e marés cobertas por MISS (SIMPSON et al., 2022, p. 202).

A presença de estruturas organosedimentares aumenta a probabilidade de preservação das marcas deixadas por vertebrados, além de possibilitar condições excepcionais de preservação quando ocorre a litificação do sedimento (CARMONA et al., 2012; SIMPSON et al., 2022). A precipitação de minerais de cálcio induzida pelos microrganismos da esteira pode começar já nos primeiros estágios de litificação e promover a preservação, enquanto o formato no sedimento ainda se faz evidente (SIMPSON et al., 2022, p. 202).

**Figura 16.** Pegadas atribuídas a bisões bem delimitadas em sedimentos cobertos por esteiras microbianas no Parque Nacional de Yellowstone, EUA. Apesar de se tratar de marcas de pegadas recém formadas, é possível observar que as esteiras se mostram uma superfície ideal para conservar detalhes sobre morfologia do organismo produtor.



Fonte: Foto por Marcelo Adorna Fernandes, 2022.

Para além da paleontologia, as MISS têm sido cada vez mais foco de estudos relacionados à astrobiologia, com o escopo de construção de arcabouço teórico para auxiliar na busca e possível identificação de vida fora da Terra, principalmente em Marte (DAVIES et al., 2016). Com a exploração do solo de Marte cada vez mais intensa, pelas missões protagonizadas por rovers, considera-se que microrganismos formadores de MISS, em especial bactérias extremófilas, sejam as formas de vida mais prováveis de se encontrar (fora do Planeta (DAVIES et al., 2016).

A capacidade das células de interagir com sedimentos e de formar estruturas sedimentares, bem como a diversidade metabólica encontrada nesses ecossistemas, quase sempre associada à adaptações para condições físico-químicas extremas, configuram características relevantes dentro do escopo da astrobiologia (BOLHUIS; STAL, 2011; DAS; KUNGWANI, 2022; FARÍAS, 2020; STAL, 2012; STAL; SEVERIN; BOLHUIS, 2010). Devido às diferentes condições ambientais extremas observadas nos planetas aos arredores da Terra no Sistema Solar, é mais plausível que a vida se manifeste em formas semelhantes à bactérias extremófilas. Ainda há a capacidade das bactérias formadoras de esteiras, de colonizar sedimentos com escassez de nutrientes e características como resistência à altos índices de radiação, que são usadas como referências na busca de vida na superfície de Marte, onde apresenta tais condições (DAVIES et al., 2016; FARÍAS, 2020; FOSTER et al., 2020; SOUZA; SEGURA; FOSTER, 2020).

Os estromatólitos fazem parte das principais estruturas relacionadas à MISS estudadas como modelos de biomarcadores para a busca por vida extraterrestre, uma vez que essas estruturas estiveram presentes durante quase toda a história da Terra, a qual em seus primórdios era bem semelhante à de outros planetas como Vênus e Marte, o que permite levantar hipóteses de que esteiras microbianas poderiam ter sido um primeiro padrão comum de formas de vida nos primórdios da história desses planetas (WESTALL et al., 2000).

## **6. CONSIDERAÇÕES FINAIS**

As MISS podem ser estudadas e empregadas em uma gama de áreas de conhecimento, devido a uma série de características que as tornam interessantes para estudos variados. Tais quais: diversidade metabólica em organismos extremófilos, evolução de estratégias evolutivas nas primeiras formas de vida terrestres, ciclos biogeoquímicos, dinamicidade e caracterização de ecossistemas aquáticos, estabelecimento de microrganismos modelos para estudos em astrobiologia, dentre outros. Por se tratarem de interações entre elementos bióticos e abióticos, podem ser feitas análises tanto com foco na biologia dos produtores quanto na geologia e sedimentologia das estruturas que essas comunidades microbianas dão origem. Diferentes abordagens de estudo dessas estruturas podem fornecer informações valiosas sobre a história biológica e geológica da Terra, bem como auxiliar na construção de base de conhecimento para a procura de vida extraterrestre.

Essas estruturas são responsáveis pela presença de fósseis de evidências de formas de vida mais basais, em um momento da história da evolução da vida em que não se tinha

alcançado ainda uma maior complexidade em relação à multicelularidade, e ao desenvolvimento de partes duras (e.g. ossos, dentes, carapaças), características mais comumente associadas à preservação dos organismos no registro fóssil. Sendo assim, as MISS possibilitaram a preservação de parte do passado do planeta que possui poucas informações, se comparado com períodos geológicos nos quais existiram formas de vida mais diversas e de morfologias mais complexas. Além disso, esses sistemas microbianos apresentam metabolismos complexos de biomineralização e diferentes tipos de interação com sedimentos, que alteram significativamente as propriedades dos sedimentos e podem afetar também a maneira como outros organismos interagem com esses sedimentos.

Sem dúvida, as MISS contribuíram, ao longo de toda a história do Planeta desde o surgimento desses ecossistemas, com a preservação tanto de 'traços' quanto de material orgânico no registro fóssil, principalmente em ambientes aquáticos. As esteiras microbianas estão presentes há tanto tempo no planeta Terra que muito provavelmente, se elas não tivessem surgido na história evolutiva da vida, haveriam diferenças significativas nas estruturas rochosas e sedimentológicas de toda a superfície do planeta.

As esteiras microbianas são a unidade biológica que possibilitou a existência de uma amplo espectro de estruturas biogênicas, que se mostraram bem sucedidas do ponto de vista evolutivo, e se espalharam por todo o Planeta alterando de maneira irreversível uma variedade de ambientes e os processos decorrentes da interação de outras formas de vida com os sedimentos. Os ecossistemas microbianos foram fundamentais para a composição do registro fóssil, do qual temos conhecimento hoje, pois são formadores das MISS, que além de desenvolverem os microbialitos, os quais preenchem o que poderia ser a maior das lacunas do registro fóssil, também exerce papel importante na fossilização de diversos outros grupos de organismos e vestígios fósseis.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLWOOD, A. C. et al. Stromatolite reef from the Early Archaean era of Australia. **Nature**, v. 441, n. 7094, p. 714–718, jun. 2006.

ALLWOOD, A. C. et al. Reassessing evidence of life in 3,700-million-year-old rocks of Greenland. **Nature**, v. 563, n. 7730, p. 241–244, nov. 2018.

AWRAMIK, S. M. Precambrian Columnar Stromatolite Diversity: Reflection of Metazoan Appearance. **Science**, v. 174, n. 4011, p. 825–827, 19 nov. 1971.

AWRAMIK, S. M. Archaean and Proterozoic Stromatolites. Em: RIDING, R. (Ed.). **Calcareous Algae and Stromatolites**. Berlin, Heidelberg: **Springer**, 1991. p. 289–304.

AWRAMIK, S. M. Palaeontology: Respect for stromatolites. **Nature**, v. 441, p. 700–701, 1 jun. 2006.

AWRAMIK, S. M.; MARGULIS, L.; BARGHOORN, E. S. Chapter 4.4 Evolutionary Processes in the Formation of Stromatolites. Em: WALTER, M. R. (Ed.). **Developments in Sedimentology. Stromatolites**. [s.l.] Elsevier, 1976. v. 20p. 149–162.

BARGHOORN, E. S.; TYLER, S. A. Microorganisms from the Gunflint Chert. **Science**, 5 fev. 1965.

BAUMGARTNER, R. J. et al. Nano-porous pyrite and organic matter in 3.5-billion-year-old stromatolites record primordial life. **Geology**, v. 47, n. 11, p. 1039–1043, 25 set. 2019.

BEAM, J. P. et al. Assembly and Succession of Iron Oxide Microbial Mat Communities in Acidic Geothermal Springs. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, 2016.

BELLOU, N. et al. Seasonality combined with the orientation of surfaces influences the microbial community structure of biofilms in the deep Mediterranean Sea. **Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, Revisiting the Eastern Mediterranean:**

**Recent knowledge on the physical, biogeochemical and ecosystemic states and trends** (Volume II). v. 171, p. 104703, 1 jan. 2020.

BENNETT, A.; MURUGAPIRAN, S.; HAMILTON, T. Temperature impacts community structure and function of phototrophic Chloroflexi and Cyanobacteria in two alkaline hot springs in Yellowstone National Park: Temperature impacts community structure of phototrophs. **Environmental Microbiology Reports**, v. 12, 2 jul. 2020.

BERTLING, M. et al. Names for trace fossils: a uniform approach. **Lethaia**, v. 39, n. 3, p. 265–286, 2006.

BLACK, M. The Algal Sediments of Andros Island, Bahamas. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character**, v. 222, p. 165–192, 1932.

BOLHUIS, H.; STAL, L. J. Analysis of bacterial and archaeal diversity in coastal microbial mats using massive parallel 16S rRNA gene tag sequencing. **The ISME Journal**, v. 5, n. 11, p. 1701–1712, nov. 2011.

BOND, P. L.; SMRIGA, S. P.; BANFIELD, J. F. Phylogeny of Microorganisms Populating a Thick, Subaerial, Predominantly Lithotrophic Biofilm at an Extreme Acid Mine Drainage Site. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 66, n. 9, p. 3842–3849, set. 2000.

BUATOIS, L. A.; MÁNGANO, M. G. **Ichnology: Organism-Substrate Interactions in Space and Time**. [s.l.] Cambridge University Press, 2011.

BUICK, R. et al. Abiological origin of described stromatolites older than 3.2 Ga: Comment and Reply. **Geology**, v. 23, n. 2, p. 191–192, 1 fev. 1995.

BUICK, R.; DUNLOP, J. S. R.; GROVES, D. I. Stromatolite recognition in ancient rocks: an appraisal of irregularly laminated structures in an Early Archaean chert-barite unit from North Pole, Western Australia. **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 5, n. 3, p. 161–181, 1 jan. 1981.

BYERLY, G. R.; LOWER, D. R.; WALSH, M. M. Stromatolites from the 3,300–3,500-Myr Swaziland Supergroup, Barberton Mountain Land, South Africa. **Nature**, v. 319, n. 6053, p. 489–491, fev. 1986.

CALLEFO, F. et al. Evaluating iron as a biomarker of rhythmites — An example from the last Paleozoic ice age of Gondwana. **Sedimentary Geology**, v. 383, p. 1–15, 1 abr. 2019.

CARDOSO, D. C. et al. Comparison of the active and resident community of a coastal microbial mat. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 2969, 7 jun. 2017.

CARDOSO, D. C. et al. Seasonal development of a coastal microbial mat. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 9035, 21 jun. 2019.

CARMONA, N. B. et al. Microbially induced sedimentary structures in Neogene tidal flats from Argentina: Paleoenvironmental, stratigraphic and taphonomic implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 353–355, p. 1–9, 1 out. 2012.

COLE, J. et al. Phototrophic biofilm assembly in microbial-mat-derived unicyanobacterial consortia: model systems for the study of autotroph-heterotroph interactions. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, 2014.

CUADRADO, D. G.; PERILLO, G. M. E.; VITALE, A. J. Modern microbial mats in siliciclastic tidal flats: Evolution, structure and the role of hydrodynamics. **Marine Geology**, 50th Anniversary Special Issue. v. 352, p. 367–380, 1 jun. 2014.

CUTTS, E. M. et al. Using Molecular Tools to Understand Microbial Carbonates. **Geosciences**, v. 12, n. 5, p. 185, maio 2022.

DAS, S.; KUNGWANI, N. A. (EDS.). **Understanding Microbial Biofilms: Fundamentals to Applications**. 1ª edição ed. [s.l.] Academic Press, 2022.

DECHO, A. W.; GUTIERREZ, T. Microbial Extracellular Polymeric Substances (EPSs) in Ocean Systems. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, 2017.



DEL BUEY, P. et al. The role of microbial extracellular polymeric substances on formation of sulfate minerals and fibrous Mg-clays. **Chemical Geology**, v. 581, p. 120403, 20 out. 2021.

DOGHRI, I. et al. Marine bacteria from the French Atlantic coast displaying high forming-biofilm abilities and different biofilm 3D architectures. **BMC Microbiology**, v. 15, n. 1, p. 231, 24 out. 2015.

DONG, Y. et al. Physiology, Metabolism, and Fossilization of Hot-Spring Filamentous Microbial Mats. **Astrobiology**, v. 19, n. 12, p. 1442–1458, dez. 2019.

DUPRAZ, C.; REID, P. R.; VISSCHER, P. T. Microbialites, modern. Em: **Encyclopedia of Earth Sciences Series**. [s.l.] Springer Netherlands, 2011. p. 617–635.

FARÍAS, M. E. Microbial Ecosystems in Central Andes Extreme Environments: Biofilms, Microbial Mats, Microbialites and Endoevaporites. 1st ed. ed. [s.l.] Springer International Publishing; **Springer**, 2020.

FERNÁNDEZ-REMOLAR, D. C.; KNOLL, A. H. Fossilization potential of iron-bearing minerals in acidic environments of Rio Tinto, Spain: Implications for Mars exploration. **Icarus**, v. 194, n. 1, p. 72–85, 1 mar. 2008.

FOSTER, J. S. et al. Stromatolites, Biosignatures, and Astrobiological Implications. Em: SOUZA, V.; SEGURA, A.; FOSTER, J. S. (Eds.). **Astrobiology and Cuatro Ciénegas Basin as an Analog of Early Earth. Cuatro Ciénegas Basin: An Endangered Hyperdiverse Oasis**. Cham: Springer International Publishing, 2020. p. 89–105.

FOSTER, J. S.; GREEN, S. J. Microbial Diversity in Modern Stromatolites. Em: TEWARI, V.; SECKBACH, J. (Eds.). **Stromatolites: Interaction of Microbes with Sediments. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p. 383–405.

GARRETT, P. Phanerozoic Stromatolites: Noncompetitive Ecologic Restriction by Grazing and Burrowing Animals. **Science**, v. 169, n. 3941, p. 171–173, 10 jul. 1970.

GOLUBIC, S. Modern Stromatolites: A Review. Em: RIDING, R. (Ed.). **Calcareous Algae and Stromatolites**. Berlin, Heidelberg: Springer, 1991. p. 541–561.

GRECO, C. et al. Microbial Diversity of Pinnacle and Conical Microbial Mats in the Perennially Ice-Covered Lake Untersee, East Antarctica. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, 2020.

HICKMAN-LEWIS, K. et al. Mechanistic Morphogenesis of Organo-Sedimentary Structures Growing Under Geochemically Stressed Conditions: Keystone to Proving the Biogenicity of Some Archaean Stromatolites? **Geosciences**, v. 9, n. 8, p. 359, ago. 2019.

HOEHLER, T. M.; BEBOUT, B. M.; DES MARAIS, D. J. The role of microbial mats in the production of reduced gases on the early Earth. **Nature**, v. 412, n. 6844, p. 324–327, 19 jul. 2001.

HOFMANN, H. J. Stromatolites: Characteristics and utility. **Earth-Science Reviews**, v. 9, n. 4, p. 339–373, 1 dez. 1973.

HOMANN, M. Earliest life on Earth: Evidence from the Barberton Greenstone Belt, South Africa. **Earth-Science Reviews**, v. 196, p. 102888, 1 set. 2019.

HUBAS, C. et al. Tools providing new insight into coastal anoxygenic purple bacterial mats: review and perspectives. **Research in Microbiology, Special issue on environmental microbiology**. v. 162, n. 9, p. 858–868, 1 nov. 2011.

JAHNERT, R. J.; COLLINS, L. B. Characteristics, distribution and morphogenesis of subtidal microbial systems in Shark Bay, Australia. **Marine Geology**, v. 303–306, p. 115–136, 15 mar. 2012.

JAVAUX, E. J. Challenges in evidencing the earliest traces of life. **Nature**, v. 572, n. 7770, p. 451–460, ago. 2019.

KENNARD, J. M.; JAMES, N. P. Thrombolites and Stromatolites: Two Distinct Types of Microbial Structures. **PALAIOS**, v. 1, n. 5, p. 492–503, 1986.

KRYLOV, I. N. Chapter 2.4 Approaches to the Classification of Stromatolites. Em: WALTER, M. R. (Ed.). **Developments in Sedimentology**. Stromatolites. [s.l.] Elsevier, 1976. v. 20p. 31–43.

LEPOT, K. Signatures of early microbial life from the Archean (4 to 2.5 Ga) eon. **Earth-Science Reviews**, v. 209, p. 103296, 1 out. 2020.

LOGAN, B. W. Cryptozoon and Associate Stromatolites from the Recent, Shark Bay, Western Australia. **The Journal of Geology**, v. 69, n. 5, p. 517–533, set. 1961.

LOGAN, B. W.; REZAK, R.; GINSBURG, R. N. Classification and Environmental Significance of Algal Stromatolites. *The Journal of Geology*, v. 72, n. 1, p. 68–83, jan. 1964.

LOWE, D. R. Abiological origin of described stromatolites older than 3.2 Ga. **Geology**, v. 22, n. 5, p. 387–390, 1 maio 1994.

MOJZSIS, S. J. et al. Evidence for life on Earth before 3,800 million years ago. *Nature*, v. 384, n. 6604, p. 55–59, nov. 1996.

MUKHTAR, S; MALIK, K. A; MEHNAZ, S. Osmoadaptation in halophilic bacteria and archaea. **Res. J. Biotechnol.** 2020, 15, 154–161

NOFFKE, N. et al. Microbially induced sedimentary structures indicating climatological, Hydrological and depositional conditions within recent and pleistocene coastal facies zones (Southern Tunisia). **Facies**, v. 44, n. 1, p. 23–30, 1 jan. 2001.

NOFFKE, N.; GERDES, G.; KLENKE, T. Benthic cyanobacteria and their influence on the sedimentary dynamics of peritidal depositional systems (siliciclastic, evaporitic salty, and evaporitic carbonatic). **Earth-Science Reviews**, v. 62, n. 1, p. 163–176, 1 jul. 2003.

NOFFKE, N. et al. Microbially Induced Sedimentary Structures Recording an Ancient Ecosystem in the ca. 3.48 Billion-Year-Old Dresser Formation, Pilbara, Western Australia. **Astrobiology**, v. 13, n. 12, p. 1103–1124, dez. 2013.

NOFFKE, N. *Geobiology: Microbial Mats in Sandy Deposits from the Archean Era to Today*. 2010<sup>a</sup> edição ed. [s.l.] **Springer**, 2014.

NOFFKE, N.; AWRAMIK, S. Stromatolites and MISS—Differences Between Relatives. **GSA Today**, v. 23, n. 9, 1 jan. 2013.

NUTMAN, A. P. et al. Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures. **Nature**, v. 537, n. 7621, p. 535–538, set. 2016.

OLSON, J. M. Photosynthesis in the Archean Era. **Photosynthesis Research**, v. 88, n. 2, p. 109–117, 1 maio 2006.

OREN, A. Halophilic microbial communities and their environments. **Current Opinion in Biotechnology, Environmental biotechnology and Energy biotechnology**. v. 33, p. 119–124, 1 jun. 2015.

PAMELA REID, R. et al. Shark Bay stromatolites: Microfabrics and reinterpretation of origins. **Facies**, v. 49, n. 1, p. 299, 1 jan. 2003.

PAUL, J.; PERYT, T. M. Kalkowsky's stromatolites revisited (Lower Triassic Buntsandstein, Harz Mountains, Germany). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 161, n. 3, p. 435–458, 1 set. 2000.

PEARCE, B. K. D. et al. Constraining the Time Interval for the Origin of Life on Earth. **Astrobiology**, v. 18, n. 3, p. 343–364, mar. 2018.

PETERS, S. E.; HUSSON, J. M.; WILCOTS, J. The rise and fall of stromatolites in shallow marine environments. **Geology**, v. 45, n. 6, p. 487–490, 1 jun. 2017.

POPALL, R. M. et al. Stromatolites as Biosignatures of Atmospheric Oxygenation: Carbonate Biomineralization and UV-C Resilience in a *Geitlerinema* sp. - Dominated Culture. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, 2020.

PORADA, H. Mat-Related Sedimentary Structures. Em: REITNER, J.; THIEL, V. (Eds.). . **Encyclopedia of Geobiology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p. 547–553.

PRIETO-BARAJAS, C. M.; VALENCIA-CANTERO, E.; SANTOYO, G. Microbial mat ecosystems: Structure types, functional diversity, and biotechnological application. **Electronic Journal of Biotechnology**, v. 31, p. 48–56, 1 jan. 2018.

RAJEEV, M. et al. Exploring the impacts of heavy metals on spatial variations of sediment-associated bacterial communities. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 209, p. 111808, 1 fev. 2021.

RANA, K. L. et al. Chapter 16 - Agriculturally important microbial biofilms: Biodiversity, ecological significances, and biotechnological applications. Em: YADAV, M. K.; SINGH, B. P. (Eds.). **New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering: Microbial Biofilms**. [s.l.] Elsevier, 2020. p. 221–265.

RAO, T. S. Chapter 6 - Biofouling in Industrial Water Systems. Em: AMJAD, Z.; DEMADIS, K. D. (Eds.). **Mineral Scales and Deposits**. Amsterdam: Elsevier, 2015. p. 123–140.

REITNER, J.; QUÉRIC, N.-V.; REICH, M. Geobiology of Stromatolites: International Kalkowsky-Symposium, Göttingen, October 4-11, 2008 : **Abstract Volume and Field Guide to Excursions**. [s.l.] Universitätsverlag Göttingen, 2008.

RIDING, R. The term stromatolite: towards an essential definition. **Lethaia**, v. 32, n. 4, p. 321–330, 1999.

RIDING, R. Microbial carbonate abundance compared with fluctuations in metazoan diversity over geological time. **Sedimentary Geology, Microbialites and Microbial Communities**. v. 185, n. 3, p. 229–238, 15 mar. 2006.

RIDING, R. Microbialites, Stromatolites, and Thrombolites. Em: REITNER, J.; THIEL, V. (Eds.). **Encyclopedia of Geobiology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011a. p. 635–654.

RIDING, R. The Nature of Stromatolites: 3,500 Million Years of History and a Century of Research. Em: REITNER, J.; QUÉRIC, N.-V.; ARP, G. (Eds.). *Advances in Stromatolite Geobiology*. Lecture Notes in Earth Sciences. Berlin, Heidelberg: **Springer**, 2011b. p. 29–74.

SCHOPF, J. W. Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, Central Australia. **Journal of Paleontology**, v. 42, n. 3, p. 651–688, 1968.

SCHUBERT, J. K.; BOTTJER, D. J. Early Triassic stromatolites as post-mass extinction disaster forms. **Geology**, v. 20, n. 10, p. 883–886, 1 out. 1992.

SEILACHER, A. Fossil Behavior. **Scientific American**, v. 217, n. 2, p. 72–83, 1967.

SHAPIRO, R. S. CHAPTER 22 - Stromatolites: A 3.5-Billion-Year Ichnologic Record. Em: MILLER, W. (Ed.). **Trace Fossils**. Amsterdam: Elsevier, 2007. p. 382–390.

SHEEHAN, P. M.; HARRIS, M. T. Microbialite resurgence after the Late Ordovician extinction. **Nature**, v. 430, n. 6995, p. 75–78, jul. 2004.

SIMPSON, E. et al. Microbially Induced Sedimentary Structures and the Preservation of Vertebrate Tracks on the Colorado River Delta in Lake Poweel, Hite, Utah. **Geology of the Intermountain West**, v. 9, p. 131–151, 29 set. 2022.

SOHM, J. A. et al. Microbial Mats of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica: Oases of Biological Activity in a Very Cold Desert. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, 2020.

STAL, L. J. Cyanobacterial Mats and Stromatolites. Em: WHITTON, B. A. (Ed.). **Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2012. p. 65–125.

STAL, L. J.; SEVERIN, I.; BOLHUIS, H. The Ecology of Nitrogen Fixation in Cyanobacterial Mats. (P. C. Hallenbeck, Ed.) **Recent Advances in Phototrophic Prokaryotes**. Anais...: Advances in Experimental Medicine and Biology. New York, NY: Springer, 2010.

STIMSON, M. R. et al. An Ichnotaxonomic Approach to Wrinkled Microbially Induced Sedimentary Structures. **Ichnos**, v. 24, n. 4, p. 291–316, 2 out. 2017.

TASHIRO, T. et al. Early trace of life from 3.95 Ga sedimentary rocks in Labrador, Canada. **Nature**, v. 549, n. 7673, p. 516–518, set. 2017.

THOMAS, L.; MARGULIS, L.; SAGAN, D. **Microcosmos: Four Billion Years of Microbial Evolution**. First edição ed. Berkeley: University of California Press, 1997.

UNDERWOOD, G. J. C. et al. The Microbiome of Coastal Sediments. Em: STAL, L. J.; CRETOIU, M. S. (Eds.). **The Marine Microbiome**. The Microbiomes of Humans, Animals, Plants, and the Environment. Cham: Springer International Publishing, 2022. p. 479–534.

URIBE-LORIO, L; BRENES-GUILLEN, L; HERNANDEZ-ASCENCIO, W; MORA-AMADOR, R; GONZALEZ, G; RAMIREZ-UMANA, C. J; DIEZ, B; PEDROS-ALIO, C. The influence of temperature and pH on bacterial community composition of microbial mats in hot springs from Costa Rica. **MicrobiologyOpen** 8:1–26. 2019.

VAN DEN ENDE, F. P.; VAN GEMERDEN, H. Relationships between functional groups of organisms in microbial mats. (L. J. Stal, P. Caumette, Eds.) **Microbial Mats**. Anais...: NATO ASI Series. Berlin, Heidelberg: **Springer**, 1994.

VAN GEMERDEN, H. Microbial mats: A joint venture. **Marine Geology, Marine Sediments, Burial, Pore Water Chemistry, Microbiology and Diagenesis**. v. 113, n. 1, p. 3–25, 1 jul. 1993.

VAN KRANENDONK, M. J. Morphology as an Indicator of Biogenicity for 3.5–3.2 Ga Fossil Stromatolites from the Pilbara Craton, Western Australia. Em: REITNER, J.; QUÉRIC, N.-V.; ARP, G. (Eds.). **Advances in Stromatolite Geobiology. Lecture Notes in Earth Sciences**. Berlin, Heidelberg: Springer, 2011. p. 537–554.

VELICHKO, N. et al. A survey of Antarctic cyanobacteria. **Hydrobiologia**, v. 848, n. 11, p. 2627–2652, 1 jun. 2021.

WALTER, M. R.; BUICK, R.; DUNLOP, J. S. R. Stromatolites 3,400–3,500 Myr old from the North Pole area, Western Australia. **Nature**, v. 284, n. 5755, p. 443–445, abr. 1980.

WESTALL, F. et al. Polymeric substances and biofilms as biomarkers in terrestrial materials: Implications for extraterrestrial samples. **Journal of Geophysical Research: Planets**, v. 105, n. E10, p. 24511–24527, 2000.

ZEHR, J. P. et al. Diversity of heterotrophic nitrogen fixation genes in a marine cyanobacterial mat. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 61, n. 7, p. 2527–2532, jul. 1995.

ZHAO, Y. et al. Calcimicrobes in Cambrian microbialites (Shandong, North China) and comparison with experimentally produced biomineralization precipitates. **Carbonates and Evaporites**, v. 35, n. 4, p. 119, 26 out. 2020.