**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

**PALEOBIOLOGIA DE *Cloudina* sp. (EDIACARANO, GRUPO CORUMBÁ):
IMPLICAÇÕES TAFONÔMICAS, TAXONÔMICAS E PALEOECOLÓGICAS**

Bruno Becker Kerber

Orientadora: Prof.^a. Dra. Juliana de Moraes Leme Basso

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Programa de Pós-Graduação em Geoquímica e Geotectônica

SÃO PAULO

2015

BRUNO BECKER KERBER

**Paleobiologia de *Cloudina* sp. (Ediacarano, Grupo Corumbá): implicações tafonômicas,
taxonômicas e paleoecológicas**

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

Área de concentração: Geotectônica.

Orientadora: Dra. Juliana de Moraes Leme Basso.

São Paulo
2015

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

Ficha catalográfica preparada pelo Serviço de Biblioteca e Documentação do
Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo

Kerber, Bruno Becker

Paleobiologia de *Cloudina* sp. (Ediacarano, Grupo Corumbá); implicações tafonômicas, taxonômicas, e paleoecológicas. / Bruno Becker Kerber. - São Paulo, 2015

138 p.: il + anexos

Dissertação (Mestrado): IGc/USP

Orient.: Basso, Juliana de Moraes

1. Grupo Corumbá 2. Ediacarano 3. Esqueletogênese
4. Metazoa I. Título

AGRADECIMENTOS

Sou profundamente grato pelas diversas pessoas e instituições que estiveram diretamente ou indiretamente envolvidas durante as etapas de realização deste trabalho.

Agradeço

À prof. Juliana de Moraes Leme pela orientação, dicas, apoio e ensinamentos que tornaram o mestrado uma grande experiência de vida que irei carregar durante meu futuro acadêmico.

Ao sempre bem humorado prof. Paulo César Boggiani pela ajuda em campo e pelas discussões científicas.

Ao prof. Thomas Fairchild por todos os dias em que estive disposto a dedicar seu tempo para ensinar, não apenas sobre temas paleontológicos, mas também a questionar como cientista.

Ao prof. Setembrino Petri pelas conversas, artigos e apoio ao longo do mestrado.

A todos os funcionários do IGC pela ajuda com a separação, preparação e análise do material. À Ivone (coleção científica), ao setor de laminação, ao laboratório de preparação de amostras, ao Henrique e demais funcionários da gráfica. Ao Leonardo, Magali e Katherine da secretaria de pós-graduação por toda a presteza oferecida.

Ao Isaac por toda a ajuda nas análises de Microscopia Eletrônica de Varredura e na interpretação dos resultados.

Ao Fabiano do LNNano e ao Rafael e à prof. Elidiane do Laboratório de Multiusuários da UNESP – Câmpus Sorocaba, pelo apoio técnico em análises de MEV-EDS.

À Jéssica Curado e prof. Márcia Rizzuto do Instituto de Física da USP pela colaboração nas análises de EDXRF.

Aos órgãos de fomento CAPES e FAPESP, pela bolsa de mestrado e pelo projeto em que minha pesquisa foi inserida.

Ao Douglas Galante e Fábio Rodrigues pela amizade, ensinamentos e discussões científicas, assim como por toda a ajuda com as técnicas espectroscópicas de Raman e XRF.

Aos amigos da pós-graduação Evelyn Sanchez, Gabriel Ladeira Osés, Gustavo Prado e Sílvio Yugi. Em especial, ao Guilherme Raffaeli Romero, Luana Pereira Costa de Moraes e Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco, pela amizade, colaboração, por todos os momentos bons, pelas conversas e boas risadas, pela disposição a ajudar e pela inspiração que são como cientistas. Vocês foram parte essencial dessa trajetória.

À minha família por todo o suporte que me deram durante toda a minha vida. Muito do que sou hoje devo aos meus pais, que sempre apoiaram e incentivaram as minhas iniciativas.

À minha namorada Francielli Vilela Peres que incondicionalmente sempre esteve ao meu lado e me deu forças em todos os momentos, e que por mais que não estivesse envolvida diretamente, seu apoio foi essencial para sua realização deste trabalho. Você é muito importante na minha vida.

"The most erroneous stories are those we think we know best - and therefore never
scrutinize or question."

Stephen Jay Gould

SUMÁRIO

RESUMO.....	
ABSTRACT.....	
LISTA DE FIGURAS.....	
LISTA DE TABELAS.....	
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. Problemática envolvida.....	1
1.2. A biota macroscópica da transição Neoproterozoico/Fanerozoico.....	3
1.3. Origens da biomineralização em Metazoa.....	5
1.3.1. Possíveis pré-requisitos para a origem de partes mineralizadas em animais.....	7
1.3.2. Gatilhos evolutivos	9
1.4. Os primeiros metazoários biomineralizados do registro fóssil.....	14
1.4.1. <i>Corumbella</i>	15
1.4.2. <i>Namacalathus</i>	16
1.4.3. <i>Namapoikia</i>	16
1.4.4. <i>Sinotubulites</i>	17
1.4.5. <i>Cloudina</i>	17
2. OBJETIVOS.....	20
3. CONTEXTO GEOLÓGICO.....	21
3.1. Área de estudo.....	21
3.2. Faixa Paraguai.....	21
3.3. Grupo Corumbá.....	23
3.3.1. Formação <i>Cadiueus</i>	23
3.3.2. Formação <i>Cerradinho</i>	24
3.3.3. Formação <i>Bocaina</i>	24
3.3.4. Formação <i>Tamengo</i>	25
3.3.5. Formação <i>Guaicurus</i>	26
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	28
4.1. Coleção examinada e procedência do material.....	28
4.2. Técnicas utilizadas.....	28
4.2.1. Microscopia óptica.....	28

4.2.2. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) e Energia Dispersiva de Raios-x (EDS).....	28
4.2.3. Espectroscopia Raman.....	29
4.2.4. Fluorescência de Raios-x Sincrotron.....	30
4.2.5. Microtomografia Computadorizada (Micro-CT ou μ -CT).....	30
5. RESULTADOS	31
5.1. Análise tafonômica e biométrica.....	31
5.1.1. Orientação.....	31
5.1.2. Alterações tafonômicas na concha de <i>Cloudina</i>	33
5.1.3. Análise biométrica de <i>Cloudina lucianoi</i>	39
5.2. Paleoecologia.....	42
5.2.1. Perfurações circulares em <i>Cloudina</i>	42
5.2.2. Associação com microbialitos e microfósseis.....	48
5.2.3. Modo de vida e relações intraespecíficas.....	57
5.3. Microestrutura.....	59
5.4. Composição química da concha de <i>Cloudina</i>	63
6. DISCUSSÃO	72
6.1. Paleocorrentes na Formação Tamengo.....	72
6.2. Tafonomia básica de <i>Cloudina</i>	72
6.3. Implicações taxonômicas.....	75
6.4. Paleoecologia.....	79
6.4.1. Perfurações em tubos de <i>Cloudina</i> – evidências de predação?.....	80
6.4.2. Associação com esteiras microbianas e microfósseis.....	83
6.4.3. Modo de vida e relações intraespecíficas.....	85
6.5. Esqueletogênese.....	87
6.5.1. Microestrutura.....	88
6.5.2. Composição química.....	90
7. CONCLUSÕES	96
REFERÊNCIAS	101
ANEXOS	118

RESUMO

Cloudina foi o primeiro fóssil de um organismo biomineralizado encontrado no final do Ediacarano. Também figuram nesse período *Corumbella*, *Namacalathus*, *Sinotubulites* e *Namapoikia* entre a biota esquelética. No Grupo Corumbá (MS), em carbonatos e pelitos da Formação Tamengo, ocorrem os fósseis de *Cloudina* e *Corumbella*, respectivamente. Este trabalho teve como objetivo analisar questões paleobiológicas referentes ao fóssil esquelético *Cloudina*, como seu contexto tafonômico, taxonômico e paleoecológico. Análises geoquímicas e de microestrutura foram realizadas para permitir melhor compreensão da esqueletogênese desse fóssil. Para tanto, foram utilizadas técnicas paleométricas, como: Espectroscopia Raman, Energia Dispersiva de Raios-x (EDS), Fluorescência de Raios-x por Energia Dispersiva (EDXRF) e Fluorescência de Raios-x Sincrotron (XRF-SRS) – para as análises de composição química e mineralógica; e Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) e Microtomografia Computadorizada (MicroCT) – para imageamento de microestruturas e feições morfológicas não visíveis na superfície, respectivamente. As análises tafonômicas de orientação revelaram padrões NNE-SSW e NE-SW, assim como WNW-ESSE, sugerindo correntes que variaram desde quase paralelas, até, possivelmente, perpendiculares com relação à linha de costa. As alterações tafonômicas encontradas incluem fragmentação das porções externas da concha, deformação plástica, neomorfismo, dissolução da parede e presença de calcita eodiagenética entre as abas dos funis. Esse contexto tafonômico indica uma deposição por retrabalhamento dos bioclastos e sugere que informações morfológicas, como diâmetro, são alteradas tafonomicamente. A análise biométrica das amostras alóctones indicou bimodalidades para populações estatísticas de *Cloudina* considerando 1, 2, 3 ou 4 camadas em corte transversal, e conjuntamente com a distribuição de tamanho normal para uma assembleia autóctone sugere uma mistura de populações originais de tamanhos diferentes. Esses resultados trazem implicações para a taxonomia de *Cloudina* para esses depósitos, definindo *C. lucianoi* como tafotáxon. A análise da amostra autóctone demonstra a ocorrência de *Cloudina* com biolaminitos e microfósseis e fortalecem a interpretação de que esse metazoário vivia em habitats associados com microbialitos. A presença de goethita e calcita eodiagenética entre as abas de *Cloudina*, assim como microesferas silicificadas sugerem a presença de uma matéria orgânica nessas porções externas do organismo que podem estar relacionadas com o desenvolvimento de possíveis biofilmes simbiotes. A posição de vida horizontal verificada para *Cloudina* na amostra autóctone indica a versatilidade de modo de vida dessa organismo

quando comparada a ocorrências de espécimes verticais em outras localidades. Nessa mesma amostra, indivíduos com mudanças na direção de crescimento podem ser resultantes da proximidade com outros espécimes, o que sugere capacidade sensoriais que auxiliariam na ocupação do substrato. Os resultados de MEV demonstraram que geralmente a microestrutura não está preservada, mas em alguns casos pode-se notar microgrânulos de calcita e um padrão reticulado. Conjuntamente com MEV, em análises petrográficas foram observadas duas camadas formando a parede de *Cloudina*. As análises geoquímicas de EDS e Raman demonstraram a presença de carbono na concha e corroboram trabalhos anteriores que postularam uma concha rica em matéria orgânica. As quantidades de Mg% e MgO% verificadas por EDS caracterizaram os fósseis da Formação Tamengo como de baixo teor de magnésio e *fitting* de bandas de calcita em espectros Raman fortalecem essa interpretação. Mesmo assim, alterações diagenéticas de estabilização por perda de Mg podem ter ocorrido. Os resultados de XRF-SRS mostraram que não há variação de Sr maior que 1000 ppm entre o fóssil e a rocha, indicando que, pelo menos, a mineralogia da concha não era aragonítica. Sendo assim, o presente trabalho traz novos cenários para a paleobiologia de *Cloudina* da Fm. Tamengo: *Cloudina lucianoi* é considerado como tafotáxon pelo contexto tafonômico e análise biométrica, indica ambientes de vida associados com microbialitos e possíveis cianobactérias, relações simbióticas podem ter ocorrido entre esse metazoário e biofilmes, é inferido modo de vida horizontal a sub-horizontal, é sugerido comportamentos de competição por espaço, a esqueletogênese de *Cloudina* é caracterizada por funis compostos por uma parede com duas camadas, rica em matéria orgânica e com microgrânulos de calcita.

Palavras-chave: Grupo Corumbá, Ediacarano, Esqueletogênese, Metazoa.

ABSTRACT

Cloudina was the first fossil of a biomineralized organism found in latest Ediacaran. Also in this period, there was *Corumbella*, *Namacalathus*, *Sinotubulites* and *Namapoikia* within the skeletal biota. In the Corumbá Group (MS), in carbonates and pelites of Tamengo Formation, occur the fossils of *Cloudina* and *Corumbella*, respectively. This work aims to analyze paleobiological questions regarding *Cloudina*, such as its taphonomical, taxonomical and paleoecological context. Geochemical and microstructural analyses were performed to better understand the skeletogenesis of this fossil. For this, were utilized paleometrical techniques, such: Raman Spectroscopy, Energy-Dispersive X-ray Spectroscopy (EDS), X-ray Fluorescence Synchrotron based (XRF-SRS) – for chemical and mineralogical analyses; and Scanning Electron Microscopy (SEM) and Computerized Microtomography (MicroCT) – for imaging of non-visible surficial microstructures and morphological attributes. The taphonomical analyses of orientation revealed NNE-SSW and NE-SW, as well as WNW-ESSE patterns, indicating currents that varied from almost parallel, to, possibly, perpendicular with relation to the ancient coastline. The taphonomical alterations include fragmentation of the external portions of the flares, plastic deformation, neomorphism, dissolution of the wall and the presence of eodiagenetic calcite between the flares of the funnels. This taphonomical context suggests a deposition by reworking and indicates that morphological information, such as diameter, is taphonomical altered. The biometrical analysis for the allochthonous specimens indicated bimodality for the statistical populations of *Cloudina* considering one, two, three or four layers in cross section, and together with the normal size distribution for the autochthonous assemblage suggest a mixture of original populations of different sizes. These results bring implications to the taxonomy of *Cloudina*, defining *C. lucianoi* as a taphotaxon. The study of the autochthonous assemblage demonstrated the occurrence of *Cloudina* with biolaminites and microfossils, and strengthens the interpretation that this metazoan lived in habitats associated with microbialites. The presence of goethite and eodiagenetic calcite between the flares of *Cloudina*, as well as silicified microspheres suggest the presence of organic matter in these external portions of the organism that can be related to the development of possibly symbiotic biofilms. The horizontal life position verified for *Cloudina* in the autochthonous assemblage together with occurrences in other localities of vertical specimens indicates the versatility of the life modes of this organism. Also in this sample, individuals with changes in the growing direction could be resultant of the proximity with other specimens, suggesting sensorial

capacities, which assisted in the occupation of the substrate. SEM results demonstrated that often the microstructure is not preserved, but in some cases can be noted microgranules of calcite and a reticulate pattern. Allied with SEM, in petrographic sections were observed two layers forming the wall of *Cloudina*. EDS and Raman analysis showed the presence of carbon in the carapace and corroborate previous studies that postulated a shell with high amount of organic matter. Quantities of Mg% and MgO% verified by EDS characterized the fossils as low-magnesian calcites and fitting of calcite bands from Raman spectra strengthen this interpretation. Nevertheless, diagenetical alterations of stabilization by loss of Mg could have occurred. The results from XRF-SRS showed that there is no great variation in the Sr content between the fossil and the rock matrix, indicating that the mineralogy was not aragonitic. Thus, this work brings new scenarios for the paleobiology of *Cloudina* from the Tamengo Fm: *Cloudina lucianoi* is considered as a taphotaxon by the taphonomical and biometrical results, indicates habitats associated with microbialites and possible cyanobacteria, symbiotic relations could have occurred between this metazoan and biofilms, is inferred a horizontal to sub-horizontal life position and behaviors for space competition, the skeletogenesis of *Cloudina* is characterized by funnels composed of a wall with two layers, rich in organic matter and with microgranules of calcite.

Key-words: Corumbá Group, Ediacaran, Skeletogenesis, Metazoa

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Dioramas das assembleias do Ediacarano, mostrando alguns representantes das respectivas biotas. A- Assembleia Avalon: (a) *Fractofusus*, (b) rangeomorfo “ostrich feather”, (c) *Charniodiscus*, (d) rangeomorfo “feather duster”, (e) *Charnia*, (f) *Bradgatia*, (g) rangeomorfo “pectinate”, (h) *Thectardis*, (i) “Xmas tree”; B- Assembleia White Sea: (a) fóssil discoide, (b) *Parvancorina*, (c) *Tribachidium*, (d) *Dickinsonia*, (e) *Yorgia*, (f) *Kimberella*, (g) *Charniodiscus*, (h) Vendomídeo, (i) *Eoporpita*; C- Assembleia Nama: (a) *Rangea*, (b) *Nemiana*, (c) *Swartpuntia*.....5

Figura 2. Principais mudanças ambientais no Neoproterozoico. A- Principais inovações (*e.g.* mobilidade e biominerais) e mudanças na biosfera; B- condições redox em diferentes profundidades; C- variações seculares nos isótopos de carbono em carbonatos marinhos; D- composição isotópica dos oceanos. Modificado de Lenton *et al.*, 2014.....10

Figura 3. Variações seculares nas concentrações de cálcio. Modificado de Sawaki *et al.*, 2013. Dados de Kovalevych *et al.*, 2006 (cinza), Horita *et al.*, 2002 (retângulo preto com pontilhado e demais retângulos do Fanerozoico), Brennan *et al.*, 2004 (retângulo preto com linha contínua no Ediacarano), Lowenstein *et al.*, 2001 (círculos).....12

Figura 4. Fósseis biomineralizados do final do Período Ediacarano. A- *Cloudina*, Formação Tamengo, Brasil; B- *Namacalathus*, Grupo Nama, Namíbia (Modificado de Wood, 2011); C- *Corumbella*, Formação Tamengo Brasil (modificado de Pacheco, 2012); D- *Sinotubulites*, Formação Dengying China (modificado de Chen *et al.*, 2008). Escalas A: 2 mm; B: 10 mm; C: 1 mm; D: 1,2 mm para o espécime da esquerda e 0,5 mm para o outro.....19

Figura 5. Imagens de satélite da região de Corumbá e Ladário (MS) com as principais localidades em que fósseis de *Cloudina* são encontrados. A- Pedreira Laginha; B- Pedreira Corcal; C- Parque Cacimba; D- Córrego com depósitos de *Cloudina* nas margens (localidade utilizada nas medidas de orientação dos tubos); E- Pedreira Saladeiro (Porto Sobramil).....21

Figura 6. A- Localização geográfica e mapa geológico da Faixa Paraguai e suas unidades litoestratigráficas; B- Mapa geológico da região da cidade de Corumbá. Modificado de Boggiani *et al.*, 2010 e Pacheco *et al.*, no prelo.....23

Figura 7. A- Coluna estratigráfica sumariada do Gp. Corumbá com curvas isotópicas para a Formação Tamengo; B- seção estratigráfica da Formação Tamengo ao longo do Rio Paraguai e no topo, pedreira Corcal; C- seção estratigráfica na pedreira Laginha. Modificado de Leme *et al.*, no prelo.....27

Figura 8. Superfícies do afloramento que foram utilizadas na análise de orientação. Escalas A-D: 5 cm.....32

Figura 9. Diagramas de roseta das quatro superfícies analisadas em afloramento da cidade Corumbá. A, B e C provêm do mesmo nível estratigráfico, enquanto que D situa-se acima dos primeiros.....33

Figura 10. Evidências de deformação plástica, fragmentação, formas crescênticas, desarticulação dos funis e estruturas geopetais. A- dois espécimes de *Cloudina* com estruturas geopetais e deformações na parede (Lâm. GP/L1E-105); B- corte longitudinal de *Cloudina* com alterações na parede em diferentes graus de deformação, assim como fragmentação possivelmente em resposta à compactação (Lâm. GP/L1E-80); C- bioclastos fragmentados de *Cloudina*, incluindo formas crescênticas (Lâm. GP/L1E-13); D- deformação plástica (Lâm. GP/L1E-87); E- deformação plástica e estrutura geopetal (Lâm. GP/L1E-77); F- deformações na parede de *Cloudina* e fragmentos dispersos (Lâm. GP/L1E-79). Escalas A-F: 1 mm.....35

Figura 11. Formas poligonais em seções transversais de *Cloudina* causadas por deformação plástica da concha. A- Lâm. GP/L1E-15; B- Lâm. GP/L1E-15; C- Lâm. GP/L1E-8; D- Lâm. GP/L1E-80; E- Lâm. GP/L1E-77; F- Lâm. GP/L1E-13. Escalas A-F: 1 mm.....36

Figura 12. Calcita eodiagenética (setas pretas) depositada entre as abas dos funis de *Cloudina*. Notar em (B) possíveis resquícios da parede de uma aba. A, B- indivíduos retrabalhados; C, D- indivíduos autóctones. A- Lâm. GP/L1E-100; B- Lâm. GP/L1E-85. Escalas A-D: 1 mm.....37

Figura 13. Diferentes graus de preservação da parede em um mesmo espécime (setas).....38

Figura 14. Petrografia e MEV de indivíduos demonstrando a ausência de qualquer estrutura original da parede. Na região da parede apenas há o contato entre cristais de calcita da rocha. A, B, C- Lâmina petrográficas de corte longitudinal de *Cloudina* mostrando a extensão de uma aba; B, C- aumento da região indicada no quadrado vermelho em A; C- nicóis cruzados mostrando o contato entre cristais de calcita; D, E, F- micrografia de MEV de corte longitudinal de *Cloudina*; E, F- aumentos da região indicada no quadrado vermelho de D mostrando ausência de qualquer estrutura da parede.....38

Figura 15. Distribuição de tamanho de bioclastos retrabalhados de *Cloudina* da Formação Tamengo, considerando populações estatísticas de: A- tubos com uma camada; B- diâmetro externo de 2 camadas; C- diâmetro externo de 3 camadas; D- diâmetro interno de 2 camadas; E- diâmetro interno de 3 camadas; F- diâmetro interno considerando 2, 3 e 4 camadas. Bin: 200 μm . N amostral: A- 81; B- 98; C- 65; D- 98; E- 65; F- 172.....40

Figura 16. Distribuição de tamanho da assembleia autóctone de *Cloudina* (N = 295), (GP/1E – 6218).....41

Figura 17. Correlações dos diâmetros internos e externos. A- população com 2, 3 e 4 camadas; B- 2 camadas; C- 3 camadas; D- 4 camadas. Coeficiente de Pearson indicado por p. N amostral: A-86; B- 195; C- 110; D- 65.....42

Figura 18. Imagens de estereomicroscópio das perfurações observadas em fósseis da pedreira Saladeiro. A e D Perfuração 1; B e E Perfuração 2; C e F Perfuração 3. Escalas A-D: 1 mm; E, F: 0,5 mm.....43

Figura 19. MEV (elétrons retroespalhados - BSE) da perfuração em *Cloudina* proveniente da pedreira Saladeiro, Formação Tamengo. Escala A: 1 mm; B, C: 100 μm44

Figura 20. MEV(BSE) das perfurações 2 (A-B) e 3 (C-D). Escalas: A- 200 μm ; B, D- 100 μm ; C- 500 μm45

Figura 21. MicroCT da perfuração 1. A- Detalhes da morfologia da superfície da amostra. Regiões mais claras representam maiores densidades. B- Corte da amostra na região da perfuração (seta branca), demonstrando espaço vazio abaixo da abertura assim como a dobra na parede abaixo da perfuração (seta vermelha).....46

Figura 22. Imagens de MicroCT. Cortes laterais do espécime 1, na direção da base para a extremidade distal. Setas em A-D indicam região da depressão circular abaixo da perfuração superficial.....47

Figura 23. MicroCT do espécime 1. A- Seta indica região da perfuração visível na superfície da amostra. B- Seta indica depressão abaixo da perfuração superficial.....48

Figura 24. Texturas petrográficas de laminitos microbianos, com laminações crenuladas claras e escuras e regiões oxidadas. A, B- Amostras da pedreira Laginha com laminações escuras e onduladas (setas brancas) e por vezes oxidadas (B); C- Região de laminações crenuladas (colchete vermelho) da amostra GP/1E 6218; D- Laminações onduladas oxidadas (setas brancas); E- petrografia da amostra GP/1E 6218 com região mostrando laminações (colchete vermelho); F- petrografia da amostra GP/1E 6218 com laminações individuais crenuladas (setas brancas). Escalas: A, C, E, F: 1 mm; B, D: 2 mm.....49

Figura 25. A- Mapeamento Raman de laminações microbianas; B- Concentrações de carbono amorfo. Escala: 200 μm50

Figura 26. A, B- MEV evidenciando frambóides de óxido de ferro na matriz; C- Lâmina petrográfica mostrando frambóides dispersos na matriz; D- Petrografia com detalhe para minerais cúbicos e óxido de ferro próximos a espécimes de Cloudina em seção transversal. Escalas: C- 50 μm ; D- 500 μm51

Figura 27. Resultados das análises de Raman realizados em minerais framboidais e cúbicos espalhados na matriz sedimentar da amostra GP/1E 6218, com espécimes autóctones de Cloudina. A- Espectro Raman de frambóide de óxido mostrando pico fundamental de goethita em 390 cm^{-1} . B- Espectro Raman de mineral cúbico de óxido de ferro, com picos fundamentais de goethita em 297 cm^{-1} , 393 cm^{-1} , 554 cm^{-1}52

Figura 28. Microfósseis filamentosos preservados em goethita em seções delgadas da amostra com assembleia autóctone de *Cloudina*. Lâminas da amostra GP/1E 6218. Escalas: A, B, D- 50 µm; C- 20 µm.....53

Figura 29. Calcita eodiagénica e goethita entre as abas dos funis de *Cloudina* da amostra GP/1E 6218. Setas brancas indicam apenas a presença de CE e setas vermelhas indicam regiões com goethita e CE. Escalas A-E- 0,5 mm; F- 2 mm.....54

Figura 30. Microesferas associadas entre as abas dos funis de *Cloudina*. A e B- GP/L1E-9; C- F- GP/L1E-100; D, F- Nicóis cruzados mostrando estrutura microcristalina na região das microesferas. E, F- aumento do espécime em C e D.....55

Figura 31. Mapeamento Raman de *Cloudina* com microesferas (Lâm. GP/L1E-100). A- Imagem original; B- Mapeamento da calcita; C- Mapeamento do quartzo; D- Mapeamento da banda “D” de carbono. Escala A-D- 500 µm.....56

Figura 32. Mineral goethita presente nas porções internas do tubo de *Cloudina*. Escala A- 0,5 mm; B- 1 mm.....57

Figura 33. Espécimes sinuosos ou com mudanças bruscas de direção no crescimento. A, B- Espécimes com mudança drástica na direção de crescimento (setas brancas); C, D- Espécimes demonstrando diferentes graus de sinuosidade do tubo (setas brancas); E- Espécime com sinuosidade perpendicular ao plano de acamamento (seta branca); F- Indivíduos com orientações diagonais ao plano de acamamento (setas vermelhas); G- Fragmento de espécime com diâmetros superiores aos observados para a assembleia autóctone (seta vermelha); H- Espécime com orientação diagonal ao plano de acamamento (seta branca) e fragmento de espécime com diâmetros maiores em relação aos indivíduos autóctones (seta vermelha); I- Indivíduo autóctone com sinuosidade perpendicular ao plano de acamamento (seta branca) e fragmento de espécime maior (seta vermelha) Escalas A, E, F, H, I- 2 mm; B, C, D, G: 1 mm.....58

Figura 34. Indivíduos com mudanças na direção de crescimento (setas brancas) próximas a outros espécimes (setas vermelhas). Escalas A, B, D- 1 mm; C- 2 mm.....59

Figura 35. Cortes transversais de *Cloudina* demonstrando camadas concêntricas da estrutura funil-em-funil. Intrusões de calcita separam as lamínas primárias que formam a parede (setas brancas) (Lâm. GP/L1E-45).....60

Figura 36. Petrografia da parede de *Cloudina* demonstrando a presença de duas camadas primárias em cortes transversais. A, B- Petrografia de amostra do parque Cacimba mostrando duas lâminas primárias (setas brancas); C- Lâminas primárias com diferenças de coloração; D, E- Lâminas primárias (setas brancas) e região central com coloração escura (seta vermelha); F- Parede com estrutura bipartite; G, H- Espécime de *C. hartmanae* também apresentando duas camadas primárias (setas brancas) e região central de coloração escura (setas vermelhas); I- Parede com camadas primárias e região central clara (seta vermelha), provavelmente representando a separação das camadas.....61

Figura 37. MEV da parede de *Cloudina*. A-C- Parede com estrutura bipartite composta de duas camadas primárias; D- Parede sem estruturação interna; E-F- Parede recristalizada com orientação cristalina variando de direção.....62

Figura 38. MEV da parede de *Cloudina* com possíveis microestruturas originais. A, C- Parede com padrão reticulado (setas brancas); B- Camada da parede com concentrações de microesferas (seta branca). Escalas A- 20 µm; B- 100 µm; C- 10 µm.....63

Figura 39. Microanálise de espectroscopia Raman da amostra GP/1T-103. A- Espectro da região analisada na concha; B- espectro da região medida na rocha. Tanto o fóssil como a rocha demonstraram a presença de bandas fundamentais da calcita, mas as bandas D e G do querogênio foram obtidas apenas na concha de *Cloudina*. Escala 1 mm.....64

Figura 40. Microespectroscopia Raman da amostra GP/1E-99. A- Espectro da região analisada na concha; B- espectro da região medida na rocha. Escala 1 mm.....65

Figura 41. Mapeamento Raman da parede de *Cloudina* nas lâminas GP/L1E 45 e GP/L1E-46. A, E- Imagem original; B, F- Mapeamento referente à calcita; C, G- Mapeamento da banda D do carbono; D, H- Mapeamento referente à banda G do carbono. Escalas A-D- 50 µm; E-H- 20 µm.....67

Figura 42. Mapeamento Raman de *Cloudina* do Grupo Nama. A- Mapeamento do mineral calcita; B- Mapeamento do mineral dolomita. Escala A, B- 10 µm.....68

Figura 43. Mapeamento EDS da concha de *Cloudina* em corte transversal e em amostra de mão. A- Imagem original com a região da parede delimitada em linhas pontilhadas vermelhas; B- Mapeamento referente ao cálcio; C- Carbono; D- Magnésio; E- Alumínio; F- Silício.....71

Figura 44. Esquema ilustrativo das alterações tafonômicas encontradas nos bioclastos de *Cloudina*. DE – Diâmetro Externo; DI – Diâmetro Interno; EP – Espessura da Parede.....75

Figure 45. Distribuição de tamanho de *Cloudina* ao redor do mundo. A- Namíbia, *Cloudina riemkeae* (Germs, 1972); B- Namíbia, *Cloudina hartmanae* (Germs, 1972); C- México, *Cloudina* sp. (Sour-Tovar *et al.*, 2007); D- Omã, *Cloudina* cf. *hartmanae* (Conway-Morris *et al.*, 1990); E- Canadá, *Cloudina hartmanae* (média: 3.4, máximo: 4.2) (Hofmann & Mountjoy, 2001); F- China, *Cloudina hartmanae* (tipicamente entre 250-450 µm, Hua *et al.*, 2005); G- Brasil, *Cloudina* “*luciano*” (Zaine e Fairchild, 1985; Hahn *et al.*, 1985); H- Paraguai, *Cloudina* “*luciano*”; I- Uruguai, *Cloudina riemkeae*; J- Sibéria, *Cloudina* (Zhuravlev *et al.*, 2012); K- Sibéria, *Cloudina hartmanae* (Kontorovich *et al.*, 2008); L- Espanha, *Cloudina* (média) (Zhuravlev *et al.*, 2012).....76

Figura 46. Modelo de deposição de goethita e calcita eodiagenética entre as abas de *Cloudina*.....85

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Variação de diâmetro nas várias localidades com fósseis de <i>Cloudina</i>	39
Tabela 2. Dimensões das perfurações circulares observadas em espécimes calcificados da Formação Tamengo.....	42
Tabela 3. Largura a meia altura das bandas de calcita dos espectros Raman realizados nas conchas de <i>Cloudina</i>	65
Tabela 4. Resultados das análises pontuais de EDS na concha de <i>Cloudina</i> (preto) e na rocha (vermelho).....	69
Tabela 5. Resultados das análises de Fluorescência de Raios-x - SRS.....	71

1. INTRODUÇÃO

1.1. Problemática envolvida

A emergência de animais capazes de sintetizar partes duras representa uma das inovações evolutivas mais importantes na história da vida na Terra. No registro fóssil, isto remonta ao limite Ediacarano/Cambriano e marca o prelúdio da grande radiação de clados animais (Germis, 1972; Conway-Morris *et al.*, 1990).

A biomineralização em animais ocorreu no contexto de diversas mudanças ambientais (*e.g.* elevação dos níveis de oxigênio, aumento da ventilação oceânica) (Shields *et al.*, 1997; Shields & Zhou, 2011; Lenton *et al.*, 2014), evolutivas e ecológicas (*e.g.* co-evolução predador/presa) (Simkiss, 1977; Vermeij, 1989) que configuraram a biosfera Ediacarana.

As conchas de *Cloudina* foram as primeiras evidências fósseis de animais com partes duras, encontradas em rochas do Ediacarano (Germis, 1972). Sua morfologia é cônico-tubular, com segmentos organizados em formatos de funil encaixados entre si de maneira quase concêntrica.

Desde sua primeira descrição, as ocorrências desse fóssil foram relatadas em diversas partes do mundo, principalmente em sedimentos carbonáticos, como nos grupos Nama (Germis, 1972; Grant, 1990), Ara (Conway-Morris *et al.*, 1990), Itapucumi (Warren *et al.*, 2011), e nas formações Dengying (Hua *et al.*, 2003, 2005) e Tamengo (Zaine & Fairchild, 1985). A ampla distribuição global e a restrita extensão bioestratigráfica de *Cloudina*, em sedimentos datados entre ~555-542 Ma. tornam esse táxon um fóssil índice para o final do Ediacarano.

No Brasil, fósseis de *Cloudina* são encontrados nos carbonatos da Formação Tamengo (Gp. Corumbá, Mato Grosso do Sul). Inicialmente, os fósseis tubulares deste táxon foram descritos como uma alga típica do Cambriano, *Aulophycus lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957), mas posteriormente Zaine e Fairchild (1985) e Hahn *et al.* (1985) notaram similaridades desses fósseis com o gênero *Cloudina*. Ambos os trabalhos sugeriram nomes diferentes para a mesma espécie de *Cloudina*, sendo que Zaine e Fairchild (1985) propuseram a nova combinação *C. lucianoi*, enquanto que Hahn *et al.* (1985) propuseram o novo táxon *C. waldei*. Isso culminou em uma incongruência taxonômica na literatura (Conway-Morris *et al.*, 1990; Becker-Kerber *et al.*, 2013). Apesar de grande parte dos trabalhos posteriores terem utilizado *C. lucianoi* (Zaine & Fairchild, 1987, Zaine 1991; Gaucher *et al.*, 2003), nenhum

outro estudo foi realizado para padronização e uniformização da nomenclatura dessas espécies de *Cloudina*.

Além dos problemas taxonômicos, poucos foram os aspectos paleobiológicos estudados desde a descrição original de *Cloudina*, da Formação Tamengo. Meira (2011) observou alguns espécimes de *Cloudina* ocorrendo com *Corumbella* em margas e pelitos, e sugeriu a proximidade de habitats entre essas duas espécies. Meira (2011) também sugeriu uma possível nova espécie de *Cloudina*, *C. latilabrum* nom. nud., com base na presença de abas de maior comprimento que outras espécies e diâmetros menores que os observados no gênero *Cloudina*. Esta possibilidade de nova espécie precisa ser verificada com maiores informações, uma vez que o contexto tafonômico de *Cloudina lucianoi* claramente indica fortes influências de transporte e, provavelmente, alterações morfológicas. Além disso, as análises tafonômicas realizadas para esse fóssil não consideraram alterações que pudessem incorrer em modificações da morfologia original e, conseqüentemente, enviesar estudos paleobiológicos e taxonômicos.

Em algumas localidades, fósseis de *Cloudina* ocorrem em associação com microbialitos, como, por exemplo, nos grupos Nama, Namíbia (Grotzinger *et al.*, 2000; Penny *et al.*, 2014), Miette, Canadá (Hofmann & Mountjoy, 2001), Itapucumi, Paraguai (Warren *et al.* 2011), Bambuí, Brasil (Warren *et al.*, 2014) e na Formação Dengying, China (Cai *et al.*, 2014). Na Fm. Tamengo ainda não foram relatadas associações de *Cloudina* com microbialitos, com exceção de possíveis fragmentos de trombólitos retrabalhados ocorrendo em níveis com bioclastos de *Cloudina* (Meira, 2011). Portanto, assim como as relações de habitats entre *Cloudina* e *Corumbella*, outras questões ecossistêmicas, como o ambiente de vida de *Cloudina* também é uma questão em aberto para a Formação Tamengo.

A Formação Tamengo possui diversos níveis com depósitos ricos em bioclastos de *Cloudina*. Resultados de análises geoquímicas sobre as conchas desses fósseis podem revelar importantes implicações evolutivas e ambientais, no contexto da origem e da evolução dos esqueletos em animais.

Adicionalmente, a mineralogia original de *Cloudina* é interpretada como calcítica com alto teor de Mg (Grant, 1990), apesar de opiniões contrárias (Porter, 2010). Dessa forma, evidências a respeito de sua composição enquanto fósseis são de extrema importância para a definição mineralógica original da concha desse organismo.

Diante do exposto, mesmo sendo um dos primeiros fósseis esqueléticos descritos para este intervalo de tempo e de grande abundância em depósitos calcários desse período, ainda

existem importantes questões em aberto, principalmente com relação à taxonomia, tafonomia, paleoecologia e composição mineralógica do exoesqueleto desse táxon. Parte da dificuldade em trabalhar essas questões decorre do fato de que os depósitos de bioclastos de *Cloudina*, na Formação Tamengo são alóctones. Contudo, análises paleobiológicas se revestem de importância uma vez que estes fósseis representam um dos primeiros registros de organismos com partes duras no registro fóssil e possuem implicações importantes na subsequente diversificação dos metazoários.

1.2. A biota macroscópica da transição Neoproterozoico/Fanerozoico

A Era Neoproterozoica (1000-541 Ma) é dividida em três períodos: Toniano (1000-850 Ma), Criogeniano (850-635 Ma) e Ediacarano (635-541 Ma). É no registro fóssil deste último que foram observados importantes momentos de diversificação da vida nos oceanos, como o aparecimento de formas macroscópicas complexas (Narbonne, 2005), as primeiras evidências de metazoários (Fedonkin & Waggoner, 1997), diversificação dos eucariontes unicelulares (Xiao *et al.*, 2014) e complexificação dos ecossistemas bênticos (Laflamme *et al.*, 2012; Wood *et al.*, 2002). Este florescimento da biosfera no Ediacarano não foi meramente um prelúdio da grande diversificação do Cambriano, mas marcou o desenvolvimento de grupos sem paralelos atualmente, como os vendobiontes e as primeiras formas biocalcificadas, que, com suas morfologias peculiares, continuam sendo enigmas filogenéticos (Seilacher *et al.*, 2003; Xiao & Laflamme, 2009).

Os primeiros trabalhos que citam fósseis atualmente reconhecidos como representantes da Biota Ediacarana remontam ao século XIX (Ramsay, 1858; Billings, 1872; Hill & Bonney, 1877). Porém, nesta época, o consenso científico considerava esses estratos cambrianos, visão que perdurou até os clássicos trabalhos de Sprigg (1947, 1949), no qual são descritos, pela primeira vez, fósseis de corpo mole das colinas de Ediacara, na Austrália. Posteriormente, a constatação de que esses fósseis estavam estratigraficamente abaixo de rochas cambrianas na Austrália (Glaessner, 1959) e na Inglaterra (Ford, 1958), levou Glaessner (1959) a postular a presença de uma "Fauna Ediacarana" no final do Proterozoico. Estudos subsequentes demonstraram a presença desses fósseis em vários locais ao redor do mundo, assim como uma grande diversidade de microfósseis e possíveis embriões de animais fosfatizados (Narbonne *et al.*, 2012). Contudo, foi apenas em 2004 que o Período Ediacarano

(635-541 Ma) passou a ser reconhecido pela *Union of Geological Sciences* (UGS) e adicionado à escala de tempo geológico (Knoll *et al.*, 2006).

Desde os trabalhos pioneiros de Sprigg (1947, 1949), muita informação acumulou-se sobre a biota do Ediacarano. Impressões e moldes dos típicos fósseis de corpo mole foram encontrados em diversos países, como Rússia, Inglaterra, Estados Unidos, México, China e Brasil (Narbonne, 2005; Barroso *et al.*, 2012; Narbonne *et al.*, 2012). Apesar de originalmente atribuídos a filos de animais atuais (*e.g.* Cnidaria, Annelida), as afinidades biológicas de muitos desses organismos permanecem incertas (Seilacher *et al.*, 2003; Xiao & Laflamme, 2009). Atualmente, são chamados de Vendobionta e/ou divididos em dois agrupamentos denominados Rangeomorpha e Erniettomorpha, sendo interpretados como protistas gigantes (Seilacher *et al.*, 2003) ou grupos basais de metazoários (Xiao & Laflamme, 2009). Além dos vendobiontes, vários outros grupos de organismos fósseis foram encontrados em sucessões ediacaranas: algas eucarióticas macroscópicas (Yuan *et al.*, 2011); embriões de metazoários (Xiao *et al.*, 1998); acritarcas (Xiao *et al.*, 2014); os primeiros icnofósseis (Jensen *et al.*, 2005); além dos primeiros animais capazes de produzir exoesqueletos mineralizados (*e.g.* *Cloudina*) (Germs, 1972; Grant, 1990; Conway-Morris, 1990; Grotzinger *et al.*, 2000; Wood *et al.*, 2002).

A biota macroscópica da metade superior do Período Ediacarano, caracterizada por vendobiontes e possíveis animais, pode ser dividida em três amplas assembleias: Avalon, White Sea e Nama; cada uma apresentando inovações evolutivas importantes (Narbonne, 2005) (Fig. 1). A primeira, e mais antiga é a de Avalon (579-559 Ma), ocorrendo apenas em depósitos de mar profundo e dominada por rangeomorfos. O aparecimento da biota desta assembleia ao redor do mundo, em ambientes de mar profundo pode ter sido causada pela oxigenação de águas oceânicas profundas evidenciada por dados geoquímicos (Canfield, 2007). Segue-se a esta, a Assembleia White Sea (558-550 Ma), caracterizada por menor diversidade de rangeomorfos e aparecimento dos ernietomorfos, assim como de icônicos fósseis atribuídos a metazoários (*e.g.* *Kimberella*) (Fedonkin & Waggoner, 1997) e abundantes formas de icnofósseis horizontais (Jensen *et al.*, 2005).

Por fim, no último momento evolutivo da Biota de Ediacara, a Assembleia Nama (549-541 Ma), apresenta uma redução na diversidade de Rangeomorpha e Erniettomorpha, e os primeiros registros incontestáveis de animais biocalcificados, assim como de evidências de predação (Bengtson & Zhao, 1992; Hua *et al.*, 2003; Narbonne, 2005). Foi neste contexto que evoluíram os metazoários *Cloudina*, *Corumbella* e *Namacalathus*, inaugurando, juntamente a

outros organismos, intrincadas cadeias tróficas, guildas e formas de se explorar habitats, que culminaram em profundas transformações na biosfera e no ambiente do final do Ediacarano (Warren *et al.*, 2012). Neste sentido, uma vez que as relações ecológicas de predação operam como pressão seletiva em comunidades biológicas, com implicações diretas e indiretas na explicação da biodiversidade, o estudo a respeito dos fósseis do último momento evolutivo da Biota de Ediacara pode revelar aspectos importantes a respeito da subsequente aparente “explosão” Cambriana.

Figura 1. Dioramas das assembleias do Ediacarano, mostrando alguns representantes das respectivas biotas. A- Assembleia Avalon: (a) *Fractofusus*, (b) rangeomorfo “ostrich feather”, (c) *Charniodiscus*, (d) rangeomorfo “feather duster”, (e) *Charnia*, (f) *Bradgatia*, (g) rangeomorfo “pectinate”, (h) *Thectardis*, (i) “Xmas tree”; B- Assembleia White Sea: (a) fóssil discoide, (b) *Parvancorina*, (c) *Tribachidium*, (d) *Dickinsonia*, (e) *Yorgia*, (f) *Kimberella*, (g) *Charniodiscus*, (h) Vendomídeo, (i) *Eoporpita*; C- Assembleia Nama: (a) *Rangea*, (b) *Nemiana*, (c) *Swartpuntia*.

1.3. Origens da biomineralização em Metazoa

Biominaerais são estruturas complexas constituídas de componentes inorgânicos (*i.e.* minerais) e orgânicos (*e.g.* macromoléculas da matriz) (Weiner & Dove, 2003). Através de

controle biológico direto, organismos podem formar uma grande diversidade de arcabouços biomineralizados (Lowenstam, 1981).

Atualmente são conhecidos cerca de 64 diferentes biominerais que podem ser encontrados em diversos grupos de organismos, desde animais, plantas, fungos, protistas, até bactérias. Dentre eles, grande parte utiliza o cátion cálcio em sua composição (*ca.* 50%) (Lowenstam, 1981; Lowenstam & Weiner, 1989; Weiner & Dove, 2003). Minerais carbonáticos (*e.g.* calcita e aragonita), por sua vez, são as fases minerais mais utilizadas por organismos na natureza.

Por conta dessa grande predominância de biominerais carbonáticos, o termo "calcificação" era utilizado no início das pesquisas nesta área, uma vez que todos os biominerais conhecidos eram desta constituição (Lowenstam & Weiner, 1989). Atualmente, vários outros tipos são conhecidos, e entre os mais comuns destacam-se aqueles compostos por ferro, sílica amorfa e os fosfáticos (Lowenstam, 1981; Lowenstam & Weiner, 1989; Mann, 1993; Skinner & Jähren, 2004; Weiner & Dove, 2003; Skinner, 2005).

Os processos de biomineralização podem ser divididos entre mineralização biologicamente induzida e biologicamente controlada (Weiner & Dove, 2003). A primeira diz respeito à influência indireta dos processos metabólicos gerados pelos organismos conjuntamente com características do ambiente na formação de minerais, e a segunda é definida pela presença de controle fisiológico na formação de estruturas mineralizadas. Perry *et al.* (2007) definiram os minerais biologicamente induzidos como organominerais. Portanto, biomineralização difere da organomineralização, principalmente, pelo estrito controle biológico empregado na formação dos minerais (Mann, 2002; Perry *et al.*, 2007). Além disso, biominerais, ao contrário de organominerais, desempenham funções biológicas importantes, como suporte, proteção, alimentação e visão.

Contudo, em alguns casos, os limites entre os processos de biomineralização e organomineralização são pouco esclarecidos. Por exemplo, algumas algas calcificadas formam seus minerais carbonáticos controle biológico pouco restrito e em um ambiente aberto (*e.g.* *Padina*), enquanto outras possuem minerais formados em um ambiente semiconfinado e em associação com paredes celulares (*e.g.* *Halimeda*) (Hillis, 1959). Por fim, existem algumas algas nas quais os minerais são sintetizados em camadas da parede extracelular e possuem elementos traços e composição isotópica ligeiramente diferente do ambiente, sugerindo, assim, a presença de efeito vital (Bohm *et al.* 1978; Lowenstam & Epstein 1957; Kinsman, 1969). Sendo assim, é possível que a biomineralização e a

organomineralização sejam duas extremidades de um processo contínuo, apresentando casos intermediários.

Durante quase todo o Pré-Cambriano, a precipitação de minerais nos oceanos se deu através da mineralização inorgânica ou organomineralização (*e.g.* microbialitos). Apenas no final do Ediacarano (~550-541 Ma), em assembleias do tipo Nama, que os primeiros animais capazes de sintetizar biominerais aparecem no registro fóssilífero. Tanto esse registro como os estudos filogenéticos indicam várias origens independentes da biomineralização em animais (Murdock & Donoghue, 2011), assim como em eucariotos em geral (Knoll, 2003). Este caráter homoplásico da capacidade de formar minerais sugere a presença de um gatilho evolutivo.

Ao final do Neoproterozoico, a Terra passou por severas mudanças ambientais e biológicas. A investigação sobre quais fatores tiveram influência sobre as origens da biomineralização em animais é de fundamental importância para a compreensão de uma das novidades evolutivas mais impactantes da história da vida.

1.3.1. Possíveis pré-requisitos para a origem de partes mineralizadas em animais

As origens da biomineralização em animais podem ser explicadas tanto por processos de adaptação quanto de exaptação. Ou seja, mecanismos moleculares pré-existent em grupos de organismos que deram origem aos metazoários, mas que não eram utilizados em processos de biomineralização, posteriormente foram cooptados para a formação dos processos moleculares responsáveis na síntese de biominerais (Lowenstam & Margulis, 1980; Kirschvink & Hagadorn, 2000).

A origem de alguns mecanismos moleculares utilizados nos processos de biomineralização pode remontar a etapas evolutivas muito anteriores ao aparecimento dos metazoários. Por exemplo, Lowenstam e Margulis (1980) sugeriram que os sistemas de regulação e transporte de cálcio, amplamente utilizados em células eucarióticas na formação de microtúbulos, podem ter sido utilizados também durante os primeiros processos fisiológicos, envolvidos na origem da esqueletogênese mineralizada. De fato, íons Ca^{2+} desempenham diversas funções celulares vitais às mais variadas células. Atuando como mensageiros intracelulares eles estão envolvidos na transcrição gênica, proliferação celular, contração muscular, movimentação ameboide, fagocitose, modificação de atividade elétrica, fertilização celular, secreção e metabolismo (Bootman *et al.*, 2001; 2006; Clapham, 2007).

Até bactérias apresentam mecanismos fisiológicos para o controle homeostático de Ca^{2+} (Dominguez, 2004).

Mecanismos de controle de cálcio também são de extrema importância para manter as concentrações intracelulares em cerca de $\sim 10^{-7}$ M, pois quando em níveis mais elevados, este íon torna-se altamente tóxico, levando à agregação de proteínas e ácidos nucleicos, precipitação de fosfato de cálcio dentro das células e, finalmente, a processos de necrólise e apoptose (Berridge *et al.*, 1998; Kazmierczak *et al.*, 2013).

Entretanto, a biomineralização necessita de outros processos fisiológicos além do transporte dos componentes que irão formar os biominerais, para que a nucleação inicial, crescimento controlado, forma e orientação dos cristais ocorram de modo adequado (Weiner & Dove, 2003). Apesar de alguns animais demonstrarem complexidade e novidade gênica na maquinaria molecular envolvida nessas etapas da biomineralização (Livingston *et al.*, 2006; Jackson *et al.*, 2006), algumas homologias moleculares observadas levaram à hipótese de que grupos basais de metazoários possuíam um conjunto de genes para regular e iniciar processos que levariam à deposição de biominerais ("Biomineralization Toolkit" ou Caixa de Ferramentas da Biomineralização - CFB).

Por exemplo, alguns membros da família de proteínas Cart1/Alx3/Alx4 de vertebrados possuem semelhanças com a proteína Sp/LvAlx1 encontradas em ouriços-do-mar, (Ettensohn *et al.*, 2003) que compõe uma rede responsável pelo controle de genes utilizados na biomineralização (Ettensohn *et al.*, 2003). Outra peça importante desse conjunto de ferramentas é a enzima α -carbonic anhydrase, responsável pela hidratação de CO_2 . Jackson *et al.* (2007) demonstraram, por meio da paleogenômica, que moléculas precursoras dessa enzima provavelmente possuíam alguma função nos processos de biocalcificação. Além disso, a duplicação e a diversificação da família gênica dessa enzima em esponjas e eumetazoários pode ter favorecido a evolução independente da biocalcificação (Jackson *et al.*, 2007).

Dentro do contexto de exaptação na evolução da biomineralização, Kirschvink e Hagadorn (2000) propuseram uma hipótese interessante baseando-se nas similaridades entre os processos de biomineralização de magnetita em bactérias e eucariontes. Esses autores postularam que, por processos de endossimbiose com bactérias magnetotáticas, os mecanismos de biomineralização de magnetita foram adquiridos pelos eucariontes de uma forma análoga ao que foi proposto para a evolução das mitocôndrias. Posteriormente,

mecanismos de biomineralização de magnetita forneceram a base molecular para a produção de outros tipos de biominerais.

Sendo assim, os pré-requisitos genéticos e moleculares (*i.e.* homologia profunda) podem explicar a ampla convergência evolutiva da esqueletogênese mineralizada, ao longo do registro geológico. Desde o controle de concentrações intracelulares de Ca^{2+} , presentes até mesmo em bactérias, até a existência de uma CFB nos primeiros metazoários, encontram-se peças moleculares que comporiam tais pré-requisitos.

Ainda assim, a presença de uma maquinaria molecular da biomineralização não encerra a única explicação para o surgimento da biomineralização, mas invoca a ocorrência de um gatilho que possa, talvez em uma conjunção de outros fatores, ter desencadeado esta novidade evolutiva em várias linhagens de animais e algas durante a transição Ediacarano/Cambriano.

1.3.2. Gatilhos evolutivos

Conforme supra citado, o Neoproterozoico é marcado por diversas e drásticas variações ambientais, entre elas, glaciações de escalas globais (*e.g.* glaciações Sturtiana e Marinoana), aumento dos níveis de oxigênio em águas superficiais e profundas (Lenton *et al.*, 2014), mudanças na ventilação oceânica e elevado intemperismo (Canfield *et al.*, 2007; Shields-Zhou & Och, 2011) (Fig. 2). Estas grandes variações ambientais foram acompanhadas de significativas mudanças na biosfera, incluindo a diversificação das algas eucarióticas, aparecimento e diversificação dos metazoários, incluindo as primeiras formas móveis e primeiros biomineralizadores (Grant, 1990; Seilacher & Hagadorn, 2010; Javaux, 2011) (Fig. 2).

Figura 2. Principais mudanças ambientais no Neoproterozoico. A- Principais inovações (*e.g.* mobilidade e biominerais) e mudanças na biosfera; B- condições redox em diferentes profundidades; C- variações seculares nos isótopos de carbono em carbonatos marinhos; D- composição isotópica dos oceanos. Modificado de Lenton *et al.*, 2014.

Conforme a literatura, essas mudanças ambientais foram responsáveis por algumas drásticas inovações evolutivas na biosfera, e, entre as hipóteses sugeridas no contexto da biomineralização, o aumento de íons Ca^{2+} e a supersaturação de carbonato de cálcio nos oceanos pré-cambrianos figuram como possíveis gatilhos (Simkiss, 1977; Degens *et al.*, 1985; Kazmierczak *et al.* 1985, 2013; Brennan *et al.*, 2004).

Dados de isótopos com níveis crescentes de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, após as glaciações do Criogeniano (Sturtiana e Marinoana) e do Ediacarano (glaciação Gaskiers) indicam uma elevação na taxa de intemperismo nos continentes ao longo do Neoproterozoico (Melezhik *et al.*, 2001; Halverson *et al.*, 2007; Sawaki *et al.*, 2008, 2010, 2013). Isso pode ter desencadeado elevados influxos de íons e nutrientes nos oceanos, resultando, possivelmente, em elevações nos níveis de Ca^{2+} . Tucker (1992) e outros autores (Grotzinger, 1989, 1990; Knoll & Swett, 1990) já consideravam cenários em que os oceanos pré-cambrianos eram supersaturados em CaCO_3 , porém sem especificar exatamente a que ponto os oceanos teriam atingido essa configuração química. Comparando a evolução geoquímica do Pré-Cambriano com lagos alcalinos atuais, Kempe e Degens (1985) propuseram um modelo dividido em três fases: uma primeira, de curta duração, caracterizada por um oceano não equilibrado totalmente; uma fase intermediária alcalina ("soda ocean", *i.e.* $\text{HCO}_3^- > \text{Ca}$) que durou até 1 Ga; e uma última fase dominada por cloreto de sódio com aumentos progressivos de Ca^{2+} .

Este paradigma de oceanos pré-cambrianos saturados em carbonato de cálcio e progressivamente enriquecidos em Ca^{2+} levou diversos autores a argumentarem que o aparecimento de organismos calcificados no final do Ediacarano e, também, sua diversificação no Cambriano, está intrinsecamente aos progressivos aumentos nos níveis de Ca^{2+} (Simkiss, 1977, Degens *et al.*, 1985; Kazmierczak *et al.* 1985, 2013; Brennan *et al.*, 2004). Segundo essa hipótese, a elevação de íons Ca^{2+} nos oceanos teria atingido concentrações tóxicas para os organismos de tal forma que o desenvolvimento das primeiras formas esqueléticas de carbonato de cálcio constituiria um mecanismo eficaz de detoxificação (Simkiss, 1977). De acordo com Simkiss (1977), exportar cálcio através da biomineralização seria energeticamente mais benéfico do que por meio de um líquido corporal supersaturado em íons.

Contudo, mesmo que sejam escassos os dados sobre as variações de Ca^{2+} ao longo do Pré-Cambriano (Sawaki *et al.*, 2013), as informações levantadas até agora parecem ir contra a hipótese de detoxificação. Por exemplo, por meio da análise de inclusões fluídas em halita do Gp. Ara (Omã - final do Ediacarano), Brennan *et al.* (2004) constataram concentrações de

cálcio de 14 mmol/L em média, valores similares aos níveis atuais e bem menores quando comparados aos períodos do Fanerozoico considerados ricos em Ca^{2+} . Adicionalmente, Lowenstein *et al.* (2001), Horita *et al.* (2002), Hardie (2003) e Kovalevych *et al.* (2006) também demonstraram a possibilidade de oceanos com baixos níveis de cálcio para o final do Ediacarano, justamente no momento em que aparecem as primeiras formas biomineralizadas.

Kovalevych *et al.* (2006) observaram na Formação Deep Springs (840-830 Ma), Austrália, inclusões fluídas em halita, ricas em cálcio (52-128 g/l), sugerindo que concentrações desse íon variaram durante o Neoproterozoico da mesma forma que no Fanerozoico (Fig. 3), ao invés de um aumento progressivo de cálcio proposto por Simkiss (1977), Degens *et al.* (1985) e Kazmierzak *et al.* (1985, 2013). Por meio da análise da mineralogia de evaporitos, Hardie (2003) propôs um modelo para as variações na química oceânica para o Pré-Cambriano no qual teriam ciclos de oceanos aragoníticos ($\text{Mg}/\text{Ca} > 2$) e calcíticos ($\text{Mg}/\text{Ca} \leq 2$) de forma similar ao Fanerozoico. Inclusive, segundo este modelo, os oceanos Neoproterozoicos são considerados aragoníticos.

Figura 3. Variações seculares nas concentrações de cálcio. Modificado de Sawaki *et al.*, 2013. Dados de Kovalevych *et al.*, 2006 (cinza), Horita *et al.*, 2002 (retângulo preto com pontilhado e demais retângulos do Fanerozoico), Brennan *et al.*, 2004 (retângulo preto com linha contínua no Ediacarano), Lowenstein *et al.*, 2001 (círculos).

Por outro lado, as estimativas mais recentes de relógios moleculares colocam a origem dos animais há ca. 800 Ma (Erwin *et al.*, 2011), criando um hiato de ~250 Ma entre a origem dos animais e o aparecimento global das formas biomineralizadas no registro fóssilífero. Mesmo considerando as estimativas de divergência de Protostomia e Deuterostomia (Erwin *et al.*, 2011), o hiato é significativamente grande: ~100 Ma. Isto cria um novo problema, se de

fato as concentrações de cálcio aumentaram progressivamente ao longo do Pré-Cambriano (segundo o modelo de Kempe e Degens, 1985) e foram o principal fator para o surgimento da biomineralização (segundo a hipótese de detoxificação), então quais seriam as explicações para que formas biomineralizadas demorassem a aparecer em linhagens de Metazoa, considerando a origem dos animais em aproximadamente 800 Ma?

Novamente, segundo as recentes constatações de concentrações de Ca, este cenário torna-se mais improvável. Níveis altos deste íon foram constatados apenas antes do surgimento dos primeiros metazoários (840-830 Ma, Kovalevych *et al.*, 2006). Entre a origem dos animais e o aparecimento de táxons biomineralizados ao redor do mundo, estas concentrações teriam diminuído. Isso é corroborado pelo fato do Ediacarano ser um período de oceanos aragoníticos caracterizados por altas razões de Mg/Ca (Hardie, 2003).

Outra mudança geoquímica significativa que ocorreu durante o Neoproterozoico foi o aumento dos níveis de oxigênio na atmosfera e nas águas superficiais oceânicas (Lenton *et al.*, 2014) (Fig. 2). Muitos autores (*e.g.* Nursall, 1959; Cloud, 1976; Runnegar, 1982; Canfield & Teske, 1996; McMenamin & McMenamin, 1990; Gilbert, 1996; Canfield *et al.*, 2007) sugeriram que a elevação do oxigênio foi responsável pelas diversas mudanças que ocorreram na biosfera durante o Neoproterozoico, como a diversificação dos eucariontes e de formas macroscópicas complexas (Canfield, 2007). Contudo, não é claro se esse foi o gatilho evolutivo envolvido no aparecimento da biomineralização, uma vez que, assim como o Ca^{2+} , o aumento de oxigênio em águas oceânicas superficiais aconteceu por volta de 800 Ma, bem antes da evolução de formas biocalcificadas. Ou seja, não há correlação temporal entre os dois eventos. Além disso, o processo de oxigenação das águas oceânicas não foi contínuo. Existem evidências de que condições anóxicas teriam prevalecido até o limite Ediacarano/Cambriano exceto por águas superficiais em um contexto de oceanos estratificados (Lenton *et al.*, 2014).

De qualquer forma, biominerais certamente envolvem custos metabólicos (Dove, 2010) para organismos que os sintetizam. Sendo assim, o aparecimento da biomineralização deve ter necessitado pelo menos algum nível mínimo de oxigênio para ter ocorrido, tanto quanto a origem de mobilidade e predação necessitaram (Runnegar, 1982). Mesmo não sendo claro se os níveis de oxigênio tenham sido o gatilho responsável por essa novidade evolutiva, é provável que, assim como influxo de nutrientes (Brasier, 1992), eles definissem o palco em que ela ocorreria.

Por outro lado, os gatilhos evolutivos envolvidos na origem da biomineralização podem ter sido fatores intrínsecos. Nesse contexto, o aparecimento de partes duras como

resposta a pressões seletivas de predação é uma das hipóteses mais citadas na literatura (Evans, 1912; Hutchinson, 1961; Lowenstam & Margulis, 1980; Vermeij, 1989; Lipps *et al.*, 1992; Bengtson & Conway-Morris, 1992; Marshall, 2003).

Ao mesmo tempo em que os primeiros metazoários com partes mineralizadas aparecem no último momento evolutivo da biota de Ediacara (~550-541 Ma), também são encontrados os primeiros registros de predação em animais (Bengtson & Zhao, 1992; Brain, 2001; Hua *et al.*, 2003), assim como as primeiras formas de infauna possivelmente resultantes de pressões de predação (Dzik, 2007). Bengtson e Zhao (1992) atribuíram perfurações circulares em conchas de *Cloudina* da Formação Dengying na China a atividades de predação. Outros registros de perfurações em *Cloudina* também foram encontrados no Gp. Nama na Namíbia (Brain, 2001). Nesse contexto, a predação teria tido um importante papel como força seletiva no aparecimento de formas biomineralizadas e na posterior diversificação da vida animal no início do Cambriano por meio do desenvolvimento da co-evolução entre presas e predadores (Bengtson, 1994).

Dentro do âmbito dos fatores intrínsecos, Cohen (2005) argumenta contra a hipótese da predação. Segundo este autor, vantagens biomecânicas, energéticas e de fixação dos bilatérios em ambientes bênticos teriam sido os principais agentes responsáveis dessa novidade evolutiva. Contando com o fato de que os ambientes bentônicos teriam altas concentrações de matéria orgânica, a capacidade e rapidez de fixação de um organismo na interface água/sedimento seriam vantajosas. Nesse sentido, a formação de partes duras pode ter contribuído para a fixação de larvas no sedimento por meio do ganho de massa (Cohen, 2005). De fato, o registro fóssil demonstra que os primeiros metazoários biomineralizadores possuíam uma ecologia compatível com essa hipótese, ou seja, eram animais bentônicos que provavelmente alimentavam-se por filtração.

Além disso, considerando que a osmotrofia era o modo de obtenção de nutrientes dos vendobiontes (Laflamme *et al.*, 2009), então, é possível que o nicho ecológico de formas bênticas e filtradoras ainda não fosse ocupado até o final do Ediacarano e a origem e diversificação de formas biomineralizadas pode ter relação com a ocupação desse nicho.

1.4. Os primeiros metazoários biomineralizados do registro fossilífero

Ao longo do tempo geológico, organismos capazes de construir partes esqueléticas mineralizadas causaram profundos impactos no mundo biótico e abiótico (Lowenstam &

Weiner, 1989; Knoll, 2003). No meio abiótico eles influenciaram ciclos biogeoquímicos, regimes de sedimentação e formação de diferentes tipos de rochas (Capellen, 2003; Knoll, 2003). Apesar destas mudanças acarretadas no meio abiótico terem influenciado a história da vida na Terra, o advento de partes duras mineralizadas desempenhou papel central na evolução biótica por meio de escalação ecológica e co-evolução entre presas e predadores (Vermeij, 1989, 2002).

As primeiras evidências concretas de biomineralização em animais no registro geológico figuram no final do Neoproterozoico (~551-541 Ma), pouco antes da grande radiação de metazoários do Cambriano. Dentre esses configuram *Corumbella*, *Namacalathus*, *Namapoikia*, *Sinotubulites* e *Cloudina* (Germs, 1972; Grotzinger *et al.*, 2000; Hofmann & Mountjoy, 2001; Wood *et al.* 2002; Pacheco *et al.*, 2011; Wood, 2011; Zhuravlev *et al.*, 2012; Becker-Kerber *et al.*, 2013).

1.4.1. *Corumbella*

Corumbella weneri foi descrita em 1982 por Hahn e colaboradores, na Formação Tamengo, Gp. Corumbá, Brasil (Fig. 4). Esses autores interpretaram *C. weneri* como pertencente ao Filo Cnidaria, Classe Scyphozoa, sendo constituída de um pólipó primário e um polipário secundário. Babcock *et al.* (2005) reinterpretaram a reconstituição morfológica de *Corumbella*, propondo um organismo tubular com seção transversal quadrangular, arestas e carenas. Contudo, Pacheco (2012) e Pacheco *et al.* (2011) revisaram a morfologia deste fóssil e demonstraram por meio de análises de classes tafonômicas, a morfologia tubular poliédrica alongada, faces e bordas laterais, anéis interligados em uma linha mediana, geometria piramidal e seção transversal quadrangular, com afinidades com Cnidaria, Scyphozoa, provavelmente próximo aos Coronatae e Conulatae. Assim como muitos conulários, *Corumbella* apresenta uma carapaça composta por placas poligonais, poros, papilas e microfábrica lamelar (Warren *et al.*, 2012; Pacheco *et al.*, no prelo). Delgado *et al.* (2014) e Pacheco *et al.* (no prelo) por meio de análises de energia dispersiva de raios-x demonstraram que o fóssil possui uma concentração muito mais elevada de Ca em relação à matriz da rocha. Ainda não foi demonstrado qual polimorfo de carbonato de cálcio compunha a carapaça de *Corumbella*, mas esses resultados já colocam *Corumbella* no contexto dos primeiros organismos capazes de sintetizar carapaças mineralizadas.

1.4.2. *Namacalathus*

Namacalathus hermanastes foi descrito por Grotzinger *et al.* (2000) e representam fósseis em formato de taça encontrados nos carbonatos do Gp. Nama (Namíbia). É um fóssil centimétrico, composto por um pedúnculo oco na região basal ligado a um cálice com seis ou sete aberturas circulares nas laterais e extremidade superior aberta (Fig. 4) (Grotzinger *et al.*, 2000). Apresentando esta morfologia bastante peculiar, *Namacalathus*, além de ser considerado um dos táxons morfologicamente mais distintos da transição Ediacarano/Cambriano, também apresenta características mineralógicas complexas, como os cristais alongados paralelos a superfície, similares ao padrão foliado de cristais de calcita de alguns organismos do clado Lophotrochozoa segundo Zhuravlev *et al.* (2012). *Namacalathus* ocorre também na Formação Byng (Gp. Miette, Canadá), onde se encontra associado com biostromes estromatolíticos e fragmentos de conchas de *Cloudina* (Hofmann e Mountjoy, 2001), e na Formação Raiga, novamente associado a restos esqueléticos de *Cloudina* (West Siberian Plate, Rússia). Porém, no último caso, os fósseis de *Namacalathus* apresentam um diâmetro da taça muito inferior (120-150 μm) aos encontrados no Gp. Nama (2-25 mm).

1.4.3. *Namapoikia*

Namapoikia rietaoensis é caracterizada por um esqueleto modular constituído de múltiplos túbulos variando entre 1,5 a 5 mm em diâmetro (Wood *et al.*, 2002). Este fóssil representa constitui o organismo biomineralizado (carbonato de cálcio) de maiores proporções do final do Ediacarano, chegando a atingir até 1 metro de largura. Este fóssil é geralmente encontrado incrustando fissuras sinsedimentares de recifes microbianos do Gp. Nama. As afinidades biológicas de *Namapoikia* ainda são incertas, mas Wood *et al.* (2002) sugeriram semelhanças com poríferos e cnidários. Contudo, Antcliff *et al.* (2014) colocaram em dúvida uma origem metazoária para este táxon, uma vez que *Namapoikia* possui uma morfologia irregular e não apresenta características diagnósticas de poríferos, levantando possibilidades de que este fóssil seja resultado da calcificação de colônias microbianas.

O que é notável em *Namapoikia* é seu esqueleto altamente biomineralizado, ou seja, suas partes mineralizadas eram muito mais espessas quando comparada aos outros fósseis do mesmo período (*e.g.* *Cloudina*, *Corumbella*, *Namacalathus*). A presença de *Namapoikia* sugere um quadro mais complexo para os ecossistemas bentônicos de recifes do Ediacarano,

com organismos modulares altamente mineralizados e ecologias relativamente complexas (Wood *et al.*, 2002).

1.4.4. *Sinotubulites*

Sinotubulites é um fóssil tubular que inicialmente foi confundido com possíveis fósseis de *Cloudina* (Chen & Wang, 1977). Contudo, Chen *et al.* (1981) demonstraram que os fósseis atribuídos por Chen e Wang (1977) a *Cloudina*? representavam um novo gênero, de fato. *Sinotubulites* era composto por várias camadas tubulares encaixadas, uma estrutura cunhada de tubo-em-tubo, formando um esqueleto final quase cilíndrico, com uma superfície externa corrugada (Fig. 4). Este fóssil foi encontrado no México, Fm. La Ciénega (McMenamin, 1985), China, Fm. Dengying (Chen & Wang, 1977; Chen *et al.*, 1981; Zhang *et al.*, 1992; Hua *et al.*, 2000; Zhang & Hua, 2000; Chen & Sun, 2001; Hua *et al.*, 2003) e Estados Unidos, Fm. Deep Spring (Signor *et al.*, 1983, 1987). Sua composição mineralógica ainda não foi confirmada, mas altas concentrações de Sr observadas nos fósseis sugerem uma composição aragonítica (Chen *et al.*, 2008).

1.4.5. *Cloudina*

Cloudina hartmanae e *C. riemkeae* foram os primeiro fósseis com esqueletos de carbonato de cálcio documentados em rochas do Ediacarano (Fig. 4) (Germs, 1972). Este metazoário, de afinidade biológica ainda incerta, construía suas conchas cônico-tubulares por meio da adição de segmentos em forma de funil, a partir de um cone basal (Grant, 1990; Hua *et al.*, 2003, 2005). Tem sido sugerido que seu exoesqueleto era composto de calcita com alto teor de Mg (Grant, 1990; Zhuravlev & Wood, 2008; Zhuravlev *et al.*, 2012), porém ainda não há evidências diretas sobre sua mineralogia original. Além disso, Porter (2010) não considera válida a inferência de que a dolomitização preferencial dos fósseis seja um critério válido para definir a mineralogia original de *Cloudina*, argumentando que diferentes histórias diagenéticas não implicam necessariamente em diferentes mineralogias originais, como também pelo fato de que a dolomitização preferencial depende de outros fatores além da mineralogia do clasto. *Cloudina* é o fóssil biomineralizado mais comum e amplamente distribuído, encontrado em diversas partes do mundo atualmente, como Namíbia, Gp. Nama (Germs, 1972; Grant, 1990), Omã, Gp. Ara (Conway-Morris *et al.*, 1990), Brasil, Fm.

Tamengo (Zaine & Fairchild, 1985, 1987; Zaine, 1991; Becker-Kerber *et al.*, 2013), Paraguai, Gp. Itapucumi (Warren *et al.*, 2011), Argentina, Fm. Loma Negra (Gaucher *et al.*, 2005), Uruguai, Fm. Polanco (Gaucher *et al.*, 2003), China, Fm. Dengying (Cai *et al.*, 2014; Hua *et al.*, 2003, 2005), Espanha, Membrillar Olitostrome (Cortijo *et al.*, 2010), México, Fm. La Ciénega (McMenamin, 1985), Canadá, Gp. Miette (Hofmann e Mountjoy, 2001), EUA, Stirling Quartzite (Hagadorn & Waggoner, 2000), e Sibéria, Fms. Kotodzha e Raiga (Zhuravlev *et al.*, 2012; Kontorovich *et al.*, 2008).

Geralmente, *Cloudina* ocorre como bioclastos alóctones ou, no mínimo, parautóctones. Porém, alguns registros mostram este organismo em assembleias autóctones com alguns espécimes com orientação vertical no plano de acamamento, sugerindo possíveis posições de vida (Cai *et al.*, 2014; Warren *et al.*, 2011). Dentro do contexto paleoecológico, o hábitat de *Cloudina* era caracterizado por ambientes rasos dominados por microbialitos (estromatólitos e trombólitos), assim como a coocorrência de outros táxons biomineralizados (*e.g.* *Namacalathus*, *Corumbella* e *Namapoikia*) no Canadá, Namíbia, Paraguai, Brasil e China (Warren *et al.*, 2014; Cai *et al.*, 2014; Warren *et al.*, 2011; Grotzinger *et al.* 2005; Hofmann & Mountjoy, 2001).

Cloudina também apresenta evidências de brotamento, sendo um dos registros mais antigos de reprodução assexuada em metazoários. Segundo Hua *et al.*, (2005), estes brotamentos sugerem afinidades de *Cloudina* com cnidários.

Figura 4. Fósseis biomineralizados do final do Período Ediacarano. A- *Cloudina*, Formação Tamengo, Brasil; B- *Namacalathus*, Gp. Nama, Namíbia (Modificado de Wood, 2011); C- *Corumbella*, Formação Tamengo Brasil (modificado de Pacheco, 2012); D- *Sinotubulites*, Formação Dengying China (modificado de Chen *et al.*, 2008). Escalas A: 2 mm; B: 10 mm; C: 1 mm; D: 1,2 mm para o espécime da esquerda e 0,5 mm para o outro.

2. OBJETIVOS

Nos últimos anos, no decorrer das análises e interpretações sobre a morfologia e composição química da concha de *Cloudina*, novos desafios surgiram e constituíram os objetivos do presente trabalho:

1) Investigar alterações morfológicas e suas implicações na definição de características taxonômicas. Estudos tafonômicos se fazem extremamente necessários para a identificação das alterações na morfologia da concha de *Cloudina*. Uma vez verificada a alteração tafonômica de atributos morfológicos, pode-se distinguir quais características devem ser utilizadas no diagnóstico do táxon.

2) Revisão taxonômica. Verificar, por meio de análise estatística das classes de tamanhos e análises morfológicas e tafonômicas, se o estado taxonômico atual das espécies *C. hartmanae*, *C. riemkeae* e *C. lucianoi* é válido, ou seja, se essas três espécies do gênero *Cloudina* realmente constituem táxons distintos ou se são de fato sinônimos, como suposto pela literatura (Grant, 1990; Brain, 2001; Hua *et al.*, 2003; Hua *et al.*, 2005). Além disso, verificar a sinonímia entre *Cloudina lucianoi* (Zaine & Fairchild, 1985) e *Cloudina waldei* (Hahn & Pflüg, 1985).

3) Paleoecologia. Investigar a biota associada a *Cloudina* para a construção de um cenário paleoecológico mais completo para este organismo na Formação Tamengo com implicações na definição dos habitats e modo de vida.

4) Ultraestrutura e composição química do exoesqueleto. Analisar ultraestrutura por meio da técnica de MEV e Microtomografia Computadorizada (μ -CT) para interpretação morfológica e da esqueletogênese, possibilitando verificar a presença ou não de características que podem ser diagnósticas, na superfície externa de *Cloudina lucianoi*. Esta técnica também permitirá observar se nos fósseis brasileiros estão presentes grânulos de cristais compondo a parede da concha – já evidenciados em espécimes da China (Hua *et al.*, 2005). As análises sob MEV, aliadas aos estudos de composição química por meio de espectroscopia Raman, Fluorescência de Raios-X, Fluorescência de Raios-X Sincrotron e Energia Dispersiva de Raios-X (EDS ou EDX) trarão novas informações com relação à questão da esqueletogênese e biomineralização em *Cloudina*, uma vez que a natureza desse processo é pouco compreendida, no que diz respeito à composição química da concha: se integralmente constituída por minerais ou se detentora de componentes orgânicos importantes na síntese do esqueleto (Steiner *et al.*, 2007).

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

3.1. Área de estudo

Os fósseis de *Cloudina* são encontrados em depósitos carbonáticos, no arcabouço estratigráfico da Formação Tamengo (Gp. Corumbá). Esta unidade geológica insere-se no contexto geotectônico da região sul da Faixa Paraguai. O material contemplado nesse trabalho é proveniente de três localidades principais, as pedreiras Laginha, Saladeiro (agora Porto Sobramil) e Corcal (Fig. 5).

Figura 5. Imagens de satélite da região de Corumbá e Ladário (MS) com as principais localidades em que fósseis de *Cloudina* são encontrados. A- Pedreira Laginha; B- Pedreira Corcal; C- Parque Cacimba; D- Córrego com depósitos de *Cloudina* nas margens (localidade utilizada nas medidas de orientação dos tubos); E- Pedreira Saladeiro (Porto Sobramil).

3.2. Faixa Paraguai

Situada na borda sudeste do Cráton Amazônico e a leste do Bloco cratônico do Rio Apa, a Faixa de Dobramentos Paraguai (Fig. 6) estende-se em formato de arco de concavidade sentido SE por aproximadamente 1.000 km desde o norte do Paraguai até o estado de Mato Grosso (Almeida, 1984; Alvarenga *et al.*, 2000). Esta unidade tectônica foi

formada durante o final do evento Brasileiro/Pan-Africano (Almeida, 1984; Alvarenga & Trompette, 1993) como resultado da amalgamação final do Gondwana por volta de 520 Ma (Tohver *et al.*, 2006).

A Faixa Paraguai foi dividida em três grandes associações estratigráficas por Alvarenga e Trompette (1992), sendo em uma unidade basal de influência glacial - Formação Puga e Gp. Cuiabá; uma unidade intermediária que marca o fim da influência glacial e aumento do nível do mar – Gp. Corumbá na parte meridional e Gp. Araras na parte setentrional; e a última unidade marcada por siliciclastos de origem continental molássica, ocorrente apenas na parte setentrional – Gp. Alto Paraguai. Contudo, é importante ressaltar que apesar dos grupos Corumbá e Araras constituírem a mesma grande associação estratigráfica intermediária de Alvarenga e Trompette (1992) e sobrepõem-se aos diamictitos da Formação Puga, estas duas unidades diferem tanto litologicamente quanto biostratigraficamente, sendo até consideradas de diferentes idades (Alvarenga *et al.*, 2000; Alvarenga *et al.*, 2009) (Fig. 6).

Os depósitos de diamictitos da Formação Puga ocorrem descontinuamente ao longo de toda a Faixa Paraguai (Maciel, 1959; Alvarenga & Trompette, 1992; Alvarenga *et al.*, 2011). Contudo, é apenas na região setentrional que esta unidade geológica apresenta evidências (*i.e.* clastos estriados) mais claras de uma origem glacial dos depósitos (Alvarenga *et al.*, 2011), enquanto que no sul tais estruturas não foram observadas. Esta ausência de clastos estriados na porção sul se encaixa dentro da interpretação de Freitas (2010), que considera os diamictitos como originados de leques aluviais.

Na porção norte da Faixa, a Formação Puga dá lugar aos carbonatos do Gp. Araras. Partindo da base, esta unidade é composta pelos dolomitos da Formação Mirassol d'Oeste, calcários e folhelhos da Formação Guia, dolomitos e brechas dolomíticas da Serra do Quilombo e, por fim, dolomitos, *cherts*, arenitos e calcários da Formação Nobres (Nogueira, 2003; Nogueira & Riccomini, 2006).

Na porção sul, a Formação Puga é sobreposta pelos siliciclastos e carbonatos do Gp. Corumbá (Boggiani, 1997). Da base para o topo, o Grupo Corumbá pelas Formações siliciclásticas Cadiueus e Cerradinho, seguidas pelos dolomitos e fosforitos da Formação Bocaina, os carbonatos margas da Formação Tamengo e, por fim, os depósitos siliciclásticos da Formação Guaicurus (Oliveira, 2010; Boggiani *et al.*, 2010).

Figura 6. A- Localização geográfica e mapa geológico da Faixa Paraguai e suas unidades litoestratigráficas; B- Mapa geológico da região da cidade de Corumbá. Modificado de Boggiani *et al.*, 2010 e Pacheco *et al.*, no prelo.

3.3. Grupo Corumbá

O Gp. Corumbá (Fig. 7), com 700 m de espessura (Boggiani, 2010), sobrepõe discordantemente as rochas ígneas do Complexo Basal do Bloco Rio Apa e o Complexo Metamórfico Alto Tererê (Corrêa *et al.*, 1979; Almeida, 1965, 1984), enquanto que também sobrepõe concordantemente a Formação Puga em algumas localidades (Corrêa *et al.*, 1979; Boggiani, 1997; Alvarenga & Saes, 1992; Alvarenga *et al.*, 2000). Esta unidade geológica desenvolveu-se em um sistema de *rift-to-drift* que se iniciou após a glaciação Criogeniana, representada possivelmente pela Formação Puga (Boggiani, 2010). As Formações Cadiueus e Cerradinho representam o preenchimento da Bacia de Corumbá durante o estágio de *rift*, enquanto que as Formações Bocaina, Tamengo e Guaicurus refletem o preenchimento no estágio de *drift* (Almeida 1965; Boggiani 1997).

3.3.1. Formação Cadiueus

A unidade mais basal do Gp. Corumbá é representada pela Formação Cadiueus (Fig. 7A). Com cerca de 300 m de espessura (Almeida, 1965), seu contato inferior com o embasamento e Formação Puga é discordante e o contato superior com a Formação Cerradinho é gradacional. O arcabouço estratigráfico é composto por 3 fácies: [1] ortoconglomerados polimíticos maciços e de gradação inversa, [2] arcóseos de granulometria média a grossa de estrutura maciça e raramente com estratificações cruzadas planares; e, por fim, [3] folhelhos roxos mais abundantes para o topo da Formação (Almeida 1965; Boggiani, 1997). A gênese destes depósitos foi interpretada como sendo de leques aluviais, com fluxo de deposição de oeste para leste, originados durante a abertura da Bacia Corumbá. Apesar de poucas evidências, esta unidade pode ter sido gerada em um ambiente de baixa ou pouca umidade (Boggiani, 1997). Contudo, Gaucher *et al.* (2003) reinterpreta o ambiente de sedimentação da Formação Cadiueus como *glacial-outwash fans*, uma vez que a Formação Puga, subjacente, já refletiria condições glaciais na plataforma.

3.3.2. Formação Cerradinho

Com 100 a 150 m de espessura aproximadamente, a Formação Cerradinho sobrepõe discordantemente o embasamento granítico e seu contato superior gradacional para a Formação Bocaina (Almeida, 1965; Boggiani, 1997). Esta unidade geológica ocorre apenas na porção oeste do Planalto da Bodoquena.

Sua litoestratigrafia (Fig. 7A) é composta de arcóseos maciços de granulometria fina a média e com raras estratificações cruzadas, arenitos com estratificação cruzada e intercalados com lâminas de argilito, folhelhos de estratificação plano-paralela e *grainstones* com laminações cruzadas (Boggiani, 1997). Com base nessas informações faciológicas, Boggiani (1997) interpretou a Formação Cerradinho como sendo de origem a partir de fan-deltas. Posteriormente à deposição dessa unidade, houve um processo de peneplanização que deu origem às superfícies aplainadas nas quais foram depositados os dolomitos da Formação Bocaina.

3.3.3. Formação Bocaina

A Formação Bocaina possui contato discordante com o embasamento, erosivo com a Formação Puga e gradacional com a Formação Cerradinho. Esta unidade, que pode atingir

100 m de espessura, é caracterizada por dolomitos, dolomitos estromatolíticos, fosforitos e níveis oolíticos e pisolíticos (Almeida 1965; Corrêa *et al.*, 1979; Del'Arco *et al.*, 1981; Boggiani 1997; Gaucher *et al.*, 2003; Oliveira, 2010; Morais, 2013) (Fig. 7A). Datações radiométricas proporcionaram uma idade de 558 ± 2 Ma (Morais, 2013).

A deposição da Formação Bocaina, assim como as formações sobrejacentes, corresponde à sedimentação no estágio de *drift* da bacia desenvolvida em um ambiente de rampa. A deposição dos dolomitos ocorre acima de uma superfície de aplainamento decorrente da transgressão marinha pós-Marinoana. Boggiani (1997) interpreta os ambientes de sedimentação da Formação Bocaina como planície de maré com influência de ressurgências. Posteriormente, Oliveira (2010) subdivide esta unidade geológica em duas fácies: [1] planície de maré, definida com base em arenitos de acamamento maciço, dolomitos com estromatólitos estratiformes a colunares e folhelhos; e [2] baixios de submaré, representados por dolomitos maciços, dolomitos com laminação plana e cruzada, brecha dolomítica, folhelhos e arenitos com estratificação plana e cruzada.

3.3.4. Formação Tamengo

Na literatura, a Formação Tamengo (Fig. 7A, B, C) é citada tendo entre 80 e 100 m (Boggiani, 1997) ou até mesmo atingindo espessuras de 200 m (Gaucher *et al.*, 2003). Esta unidade foi dividida em nove fácies por Boggiani (1997): quartzo-arenitos, brechas intraformacionais com clastos de variada litologia, *rudstones* de clastos arredondados, *mudstones* calcíticos escuros, margas carbonosas, ritmitos, *grainstones* oolíticos, *rudstones* oncolíticos e *rudstones* bioclásticos. Com base nestas variações faciológicas, Boggiani (1997) sugeriu que a sedimentação da Formação Tamengo ocorreu em um contexto transgressivo em borda de plataforma, no qual o ambiente de sedimentação teria sido de ambientes de águas rasas a oeste, transicionando para águas profundas a leste.

Já Oliveira (2010) definiu duas associações de fácies para esta unidade na região de Corumbá, uma representando um ambiente deposicional de *shoreface* com barras oolíticas, interpretada com base na presença de *grainstones* intraclásticos, ritmitos e *grainstones* oolíticos, e outra representando depósitos de *offshore* com influência de tempestades, definida por calcários cristalinos com estratificação cruzada *humocky* e *swaley*, calcário cristalino maciço, pelito carbonático maciço e folhelhos.

A idade da Formação Tamengo é constrangida ao final do Ediacarano devido à presença do fóssil índice *Cloudina*, assim como *Corumbella*, outro metazoário Ediacarano. Outros fósseis também são utilizados para corroborar a idade desta unidade, como vendotenídeos e microfósseis (Gaucher *et al.*, 2003; Boggiani *et al.*, 2010). Datações radiométricas de U-Pb SHRIMP (Babinski *et al.*, 2008) de 543 ± 3 Ma foram relatadas para camadas de cinzas vulcânicas no topo da seção estratigráfica próxima ao contato com a Formação Cerradinho na pedreira Corcal, reforçando a idade Ediacarana final. Além disso, as curvas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, com excursões negativas e positivas e platô positivo entre +3 e +5‰, registradas na Formação Tamengo assemelham-se a outras Formações Ediacaranas ao redor do mundo (Boggiani *et al.*, 2010).

3.3.5. Formação Guaicurus

Esta Formação, constituída de 150 m de siltitos cinzas (Fig. 7A), encerra a deposição de sedimentos por afogamento da Bacia Corumbá e caracteriza o fim da deposição de sedimentos carbonáticos. Afloramentos desta unidade podem ser encontrados para a região de Corumbá no Maciço Urucum, na pedreira Laginha e no Parque Marina Gattaz. Já no Planalto Bodoquena, a Formação Guaicurus pode ser encontrada ao longo do vale do rio Miranda, aonde a transição lateral para o Gp. Cuiabá não é bem definida.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Coleção examinada e procedência do material

A maioria dos fósseis de *Cloudina* analisada é proveniente de três localidades na região de Corumbá (Mato Grosso do Sul): pedreiras Corcal, Laginha e porto Sobramil (antigamente conhecida como pedreira Saladeiro). Foram analisadas 194 amostras de mão e 126 seções delgadas depositadas na coleção científica. As amostras estudadas estão depositadas na coleção científica de Paleontologia do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (IGc/USP).

4.2. Técnicas utilizadas

4.2.1. Microscopia óptica

As análises petrográficas das seções delgadas foram realizadas em Microscópio Zeiss Axioplan 2 com câmera MC 170 HD e processadas pelo *software* Laica LAS 4.4 assim como pelo programa AxioVision, para medições biométricas e tratamento das imagens.

4.2.2. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) e Energia Dispersiva de Raios-X (EDS)

Para a obtenção de imagens de alta resolução das amostras foram utilizados três equipamentos de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV):

1. O MEV do LabMev - IGc-USP, do GSA. Este é um MEV modelo 440i da marca LEO. O sistema de espectrometria de energia dispersiva de raios X, que está acoplado no MEV é composto de um detector de estado sólido Si(Li) e funciona com um software modelo Inca 300, ambos da marca Oxford.

2. O VPESSEM (Variable Pressure Enviromental Scanning Electron Microscope) do LabMev - CPGEO, do CPGEO, é um MEV de pressão variável e ambiental modelo QUANTA250, da marca FEI. O sistema de espectrometria de energia dispersiva de raios X, que está acoplado no VPESSEM, é composto de um detector de estado sólido Si(Li) do tipo X-

MaxN 80 Large Area Analytical Silicon Drift Detector (SDD) with PentaFET® Precision e funciona com um software modelo Inca 300, ambos da marca Oxford.

3. Quanta 650FEG do Laboratório Nacional de Nanotecnologia (LNNano) com modo de alto vácuo ($1,3 \times 10^{-2}$ Pa), baixo vácuo (10-200 Pa) e ambiental (130-2600 Pa), com detectores de elétrons secundários e retroespalhados (ETD e vCD);

4. O MEV JEOL/EO InTouchScope do LaPTec da Unesp – câmpus Sorocaba.

4.2.3. Espectroscopia Raman

Espectroscopia Raman analisa os estados vibracionais de moléculas nas amostras, permitindo a caracterização da constituição molecular do material. Aliado a um microscópio confocal, esta informação pode ser obtida em resoluções limitadas pela difração da fonte de luz (laser), ou pela óptica utilizada. Esta informação espacial é especialmente importante para identificar diferentes grupos moleculares e minerais em amostras heterogêneas, como fósseis ou amostras geológicas, em geral. Além disso, equipamentos com possibilidade de mapeamento químico, pela espectroscopia Raman, permitem a obtenção de informações visuais importantes em amostras heterogêneas.

O equipamento de Espectroscopia Raman e as configurações utilizadas para as análises pontuais foram: inVia Renishaw microRaman com laser de 633nm e laser de 785nm, 17mW de potência total (atenuada para 0.1%, 0.5%, 1%, 5% e 10%), tempo de exposição e acumulações variáveis, e, para algumas análises, também foram utilizadas correções baseadas no software (WiRE Renishaw) para a calibração de resposta do detector e remoção de raios cósmicos. Para o mapeamento químico foi aplicado o mesmo equipamento, assim como os mesmos comprimentos de onda dos lasers. O método de mapeamento empregado foi o de *streamline*, no qual o laser é desfocado em apenas um eixo, formando uma linha de laser que mapeia a área selecionada da amostra.

Para o processamento das análises pontuais e medições da largura a meia altura das bandas de calcita e comparação destes resultados com os descritos na literatura para calcita com baixo teor de Mg e alto teor de Mg (Bischoff *et al.*, 1985; Urmos *et al.*, 1991), foi utilizado o método de “Fit Multi-Peaks” do programa OriginPro 8 SR0 com a função de Lorentzian. O fitting de picos é uma técnica estatística que permite a construção de uma curva que melhor se adapta aos dados pontuais de espectros.

4.2.4. Fluorescência de Raios-X Sincrotron

As medidas de XRF-SRS foram realizadas na linha de XRF do Laboratório Nacional de Luz Síncrotron (LNLS) em modo de microfeixe modo, usando excitação policromática, com filtros de Fe e Al, e um sistema de foco KB para adquirir um feixe de tamanho aproximado de 12 x 25 μm . Mapeamentos foram realizados com passos de 50 μm , em matrizes de 70 x 70 pontos, cobrindo 3.5 x 3.5 mm. O tempo de acumulação foi de 1 s por ponto. Todos os dados foram tratados usando o software PyMCA para o cálculo dos valores absolutos de concentração para cada elemento, que foi estabelecido usando um padrão NIST 612 de elementos traços. Espectros controles foram coletados na lamínula e na cola, assim como na rocha para assegurar que dados reais dos fósseis estavam sendo medidos.

4.2.5. Microtomografia Computadorizada (Micro-CT ou μ -CT)

A Microtomografia Computadorizada é técnica não destrutiva que permite a reconstrução tridimensional de objetos. No caso de fósseis, esta técnica permite a visualização de estruturas internas que de outra forma não seriam possíveis de visualizar. Mundialmente, a μ -CT tem sido cada vez mais utilizadas para a análise de fósseis raros ou excepcionalmente preservados (Donoghue *et al.*, 2006; Tafforeau *et al.*, 2006; Lak *et al.*, 2009; Pacheco *et al.* prelo). Um exemplo da potencialidade desta técnica foi a visualização de estruturas internas de embriões ediacaranos fosfatizados da Formação Doushantuo (China) que permitiram uma melhor compreensão sobre a organização dos blastômeros, incluindo a identidade de blastômeros colunares (Donoghue *et al.*, 2006).

Foram utilizados dois equipamentos de microtomografia:

- 1) Skyscan 1176 High-Resolution In-Vivo Micro-CT do Laboratório de Microtomografia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (USP), com resolução máxima de 9 μm , voltagem da fonte de 90 kV e corrente da fonte de 278 μA .
- 2) Micro1172 Skyscan-Bruker do Laboratório de Física Nuclear Aplicada da Universidade Estadual de Londrina (UEL), com resolução de 0,5 μm .

5. RESULTADOS

5.1. Análise tafonômica e biométrica

5.1.1. Orientação

Em afloramento na cidade de Corumbá, nas coordenadas 18°59'55.49'' S – 57°38'06.13'' O, foram encontrados bioclastos de *Cloudina* alóctones em depósitos visíveis na superfície de dois níveis estratigráficos (Fig. 8). Os fósseis tubulares observados encontravam-se orientados paralelamente em relação ao plano de acamamento. Não foram encontrados espécimes orientados verticalmente ou diagonalmente com relação a este plano. Os azimutes, por sua vez, foram analisados em 270 indivíduos, em quatro superfícies do afloramento, sendo que três correspondiam ao mesmo nível estratigráfico (Fig. 8A, B, C), enquanto as amostras da Fig. 8D estavam em nível estratigráfico acima.

Figura 8. Superfícies do afloramento que foram utilizadas na análise de orientação. Escalas A-D: 5 cm.

Os três depósitos de *Cloudina* do mesmo nível (Fig. 8A, B, C, 9) resultaram em padrões de direção sentido NNE-SSW e NE-SW, enquanto que o depósito em nível estratigráfico brevemente acima, observou-se direção WNW-ESSE (Fig. 8D, 9).

Figura 9. Diagramas de roseta das quatro superfícies analisadas em afloramento da cidade Corumbá. A, B e C provêm do mesmo nível estratigráfico, enquanto que D situa-se acima dos primeiros.

5.1.2. Alterações tafonômicas na concha de *Cloudina*

As alterações tafonômicas, tanto bioestraninômicas quanto diagenéticas, encontradas em análise petrográfica incluem fragmentação, deformação plástica, desarticulação, calcita eodiagenética, neomorfismo e intrusões (Fig. 10-14).

A fragmentação e desarticulação dos funis de *Cloudina* foram evidenciadas pela grande concentração de formas crescênticas e tubos incompletos em seções longitudinais (Fig. 10 A, B, C e F), assim como pela grande presença de tubos com apenas uma ou duas camadas em seção transversal. Outra característica comum destes bioclastos é a presença de tubos pequenos dentro de tubos de maiores diâmetros (Fig. 11C)

Deformações plásticas nas conchas de *Cloudina* constituem outra alteração tafonômica comum observada nos bioclastos analisados (Fig. 10, 11). Em seção transversal foram observados tubos com dobras angulosas que em alguns espécimes adquire formatos poligonais. Essas dobras provavelmente são resultantes de deformação plástica. O número observado destes tipos de bordas foi superior a 5 em alguns casos (Fig. 11E). De forma semelhante, em seção longitudinal dos tubos, as deformações plásticas causaram dobras onduladas nas paredes, similares a “espinhos” (Fig. 10A, B).

Calcita eodiagenética (CE) precipitada entre as abas dos funis de *Cloudina* (Fig. 12) foi observada em vários espécimes. A CE está presente na grande maioria dos espécimes da amostra GP/1E 6218, interpretada como uma assembleia fóssil autóctone, uma vez que não há evidências de transporte, fragmentação, deformação plásticas e os tubos são maiores em comprimento que os bioclastos transportados. Além disso, nesta amostra há a associação de *Cloudina* com texturas microbialíticas de esteiras (veja seção 5.2.2. mais adiante).

Já em amostras com tubos de *Cloudina* alóctones, ou seja, que sofreram influência de fragmentação e transporte, poucos são os espécimes que apresentam CE. Em um desses casos, o espécime analisado petrograficamente apresentou um "fantasma" da construção funil-em-funil, causado pela deposição de calcita eodiagenética e posterior destruição das abas (Fig. 12B). Possíveis resquícios da concha ficaram preservados em uma região dentro da CE, além da parte interna ao tubo, sugerindo que porções externas à calcita eodiagenética foram fragmentadas durante o transporte (Fig. 12B).

Alterações diagenéticas e neomorfismo são comuns, principalmente em amostras da pedreira Corcal. Estes processos foram responsáveis pela destruição das finas camadas das paredes de *Cloudina* em alguns casos (Fig. 12, 13), modificando a quantidade visível de camadas encontradas em seções transversais destes indivíduos. Além disso, observaram-se variações nos graus de preservação da parede da concha, desde espécimes com aparentemente sem alterações, até casos com apenas um filme orgânico ou "fantasma" de parede que se encontra entre as faces dos cristais de calcita. Os indivíduos com preservação boa da concha foram separados para maiores estudos morfológicos descritos na seção 5.3.

Figura 10. Evidências de deformação plástica, fragmentação, formas crescênticas, desarticulação dos funis e estruturas geopetais. A- dois espécimes de *Cloudina* com estruturas geopetais e deformações na parede (Lâm. GP/L1E-105); B- corte longitudinal de *Cloudina* com alterações na parede em diferentes graus de deformação, assim como fragmentação, possivelmente em resposta à compactação (Lâm. GP/L1E-80); C- bioclastos fragmentados de *Cloudina*, incluindo formas crescênticas (Lâm. GP/L1E-13); D- deformação plástica (Lâm. GP/L1E-87); E- deformação plástica e estrutura geopetal (Lâm. GP/L1E-77); F- deformações na parede de *Cloudina* e fragmentos dispersos (Lâm. GP/L1E-79). Escalas A-F: 1 mm.

Figura 11. Formas poligonais em seções transversais de *Cloudina* causadas por deformação plástica da concha. A- Lâm. GP/L1E-15; B- Lâm. GP/L1E-15; C- Lâm. GP/L1E-8; D- Lâm. GP/L1E-80; E- Lâm. GP/L1E-77; F- Lâm. GP/L1E-13. Escalas A-F: 1 mm.

Figura 12. Calcita eodiagenética (setas pretas) depositada entre as abas dos funis de *Cloudina*. Notar em (B) possíveis resquícios da parede de uma aba. A, B- indivíduos retrabalhados; C, D- indivíduos autóctones. A- Lâm. GP/L1E-100; B- Lâm. GP/L1E-85. Escalas A-D: 1 mm.

Figura 13. Diferentes graus de preservação da parede em um mesmo espécime (setas).

Figura 14. Petrografia e MEV de indivíduos demonstrando a ausência de qualquer estrutura original da concha. Na região da parede apenas há o contato entre cristais de calcita da rocha. A, B, C- Lâmina petrográficas de corte longitudinal de *Cloudina* mostrando a extensão de uma aba; B, C- aumento da região indicada no quadrado vermelho em A; C- nicóis cruzados mostrando o contato entre cristais de calcita; D, E, F- micrografia de MEV de corte longitudinal de *Cloudina*; E, F- aumentos da região indicada no quadrado vermelho de D mostrando ausência de qualquer estrutura da parede.

5.1.3. Análise biométrica de *Cloudina luciano*

O diâmetro externo de *C. luciano* variou entre 160 μm e 3351 μm ($N = 284$) em espécimes que sofreram transporte (Fig. 10). Esta distribuição de tamanho sobrepõe as distribuições encontradas para *C. hartmanae* e *C. riemkeae* (Tab. 1). Notavelmente, as medidas de tamanho apresentaram distribuições bimodais em todas as classes de bioclastos (1, 2, 3 e 4 camadas) tanto nas medidas de diâmetro externo quanto nas medidas de diâmetro interno (Fig. 15). Não foram observadas gradações de tamanho.

Tabela 1. Variação de diâmetro em localidades onde foram evidenciados fósseis de *Cloudina*.

Táxon	Localidade	Diâmetro (mm)
<i>Cloudina riemkeae</i>	Namíbia	0.3-1.2
<i>Cloudina hartmanae</i>	Namíbia	2.5-6.5
<i>Cloudina</i> sp.	México	2.4-2.9
<i>C. cf. hartmanae</i>	Omã	1-4
<i>C. hartmanae</i>	Canadá	3.4 (média), 4.2 (máximo)
<i>C. hartmanae</i>	China	0.2-3
<i>C. luciano</i>	Brasil	0.1-4
<i>C. luciano</i>	Paraguai	1-3.5
<i>C. riemkeae</i>	Uruguai	0.3-1.5
<i>Cloudina</i>	Sibéria	0.2-0.5
<i>C. hartmanae</i>	Sibéria	1-2.9
<i>Cloudina</i>	Espanha	2.8 (média)

Figura 15. Distribuição de tamanho de bioclastos retrabalhados de *Cloudina* da Formação Tamengo, considerando populações estatísticas de: A- tubos com uma camada; B- diâmetro externo de 2 camadas; C- diâmetro externo de 3 camadas; D- diâmetro interno de 2 camadas; E- diâmetro interno de 3 camadas; F- diâmetro interno considerando 2, 3 e 4 camadas. Bin: 200 μm. N amostral: A- 81; B- 98; C- 65; D- 98; E- 65; F- 172.

Os espécimes da amostra GP/1E – 6218, interpretada como uma assembleia fóssil autóctone de *Cloudina*, também foram analisados biometricamente. Os diâmetros externos mensurados apresentaram distribuição normal, variando de 100 μm a 2200 μm (Fig. 16). Alguns espécimes demonstraram tamanhos maiores e externos à curva normal. Estes indivíduos correspondem aos bioclastos alóctones e fragmentados de *Cloudina*, ao contrário da população da distribuição normal que é representada pelos espécimes autóctones.

Figura 16. Distribuição de tamanho em assembleia autóctone de *Cloudina* (N = 295), (GP/1E – 6218).

Foram observadas correlações significativas entre diâmetro externo e interno para as classes de bioclastos com duas camadas ($p = 0.95$), três camadas ($p = 0.96$), e para a população com duas, três e quatro camadas ($p = 0.94$). Vale ressaltar que todas as correlações demonstraram um aumento na dispersão dos dados após certo tamanho (Fig. 17).

Figura 17. Correlações entre diâmetros internos e externos. A- população com 2, 3 e 4 camadas; B- 2 camadas; C- 3 camadas; D- 4 camadas. Coeficiente de Pearson indicado por p. N amostral: A-86; B-195; C- 110; D- 65.

5.2. Paleoeecologia

5.2.1. Perfurações circulares em *Cloudina*

Em análise sob estereomicroscópio, foram observadas perfurações circulares em três espécimes de *Cloudina* (Fig. 18) provenientes da pedreira Saladeiro. Estes fósseis apresentaram perfurações de formatos circulares a elipsoides, variando, em média, entre 187 μm para o eixo menor e 237 μm para o eixo maior (veja Tab. 2 para medidas individuais). Todas as amostras contendo esses indivíduos perfurados caracterizam-se por coloração mais clara nas superfícies da amostra, que, por meio das análises geoquímicas (EDS e Raman), demonstrou ser resultante de silicificação superficial da rocha.

Tabela 2. Dimensões das perfurações circulares observadas em espécimes calcificados da Formação Tamengo.

Espécime	Tamanho (μm)
Perfuração 1	196 - 245
Perfuração 2	180 - 243
Perfuração 3	186 - 223

Figura 18. Imagens de estereomicroscópio das perfurações observadas em fósseis da pedra Saladeiro. A e D Perfuração 1; B e E Perfuração 2; C e F Perfuração 3. Escalas A-D: 1 mm; E, F: 0,5 mm.

Análises sob MEV permitiram melhor compreensão da morfologia dessas estruturas, revelando a presença de bordas elevadas e/ou dobradas nas perfurações, laterais retas e perpendiculares à superfície da parede e bordas levemente irregulares (Fig. 19, 20). Não foram observadas microranuras ou qualquer outra ultraestrutura nas proximidades das perfurações.

Figura 19. MEV (elétrons retroespalhados - BSE) da perfuração em *Cloudina* proveniente da pedra de Saladeiro, Formação Tamengo. Escala A: 1 mm; B, C: 100 μ m.

Figura 20. MEV(BSE) das perfurações 2 (A-B) e 3 (C-D). Escalas: A- 200 µm; B, D- 100 µm; C- 500 µm.

Para melhor entender a natureza dessas perfurações estas, espécimes também foram estudados por meio da técnica de microtomografia computadorizada. Esta análise na amostra com a perfuração 1 demonstrou diferentes densidades dentro da rocha e entre o fóssil e a rocha (Fig. 21). Além disso, a μ -CT revelou informações morfológicas internas de grande importância para a compreensão da perfuração. Também na perfuração 1, justamente abaixo da perfuração visível na superfície, (Fig. 18A, D, 19), a μ -CT demonstrou uma região de baixo relevo, ou depressão, e formato aparentemente circular e que pode ser vista por meio dos cortes laterais e verticais na amostra (Fig. 22, 23).

Figura 21. MicroCT da perfuração 1. A- Detalhes da morfologia da superfície da amostra. Regiões mais claras representam maiores densidades. B- Corte da amostra na região da perfuração (seta branca), demonstrando espaço vazio abaixo da abertura assim como a dobra na parede abaixo da perfuração (seta vermelha).

Figura 22. Imagens de MicroCT. Cortes laterais do espécime 1, na direção da base para a extremidade distal. Setas em A-D indicam região da depressão circular abaixo da perfuração superficial.

Figura 23. MicroCT do espécime 1. A- Seta indica região da perfuração visível na superfície da amostra. B- Seta indica depressão abaixo da perfuração superficial.

5.2.2. Associação com microbialitos e microfósseis

Na amostra GP/1E 6218, assim como em amostras da pedreira Laginha, retiradas nos níveis estratigráficos dos ritmitos, foram encontradas possíveis evidências de microbialitos, mais especificamente, laminitos microbianos. A preservação é boa, com margens e laminações distintas. A macroestrutura é definida como lateralmente contínua e consiste na alternância de dois tipos de laminação submilimétricas claras e escuras, ambas com relevo sinóptico baixo e crenulado (Fig. 24). A mesoestrutura é caracterizada por perfil laminar plano, laminações crenuladas e herança laminar moderada. Em seções delgadas perpendiculares ao plano de acamamento são observadas laminações irregulares de coloração escura, que no mapeamento Raman revelaram maiores concentrações de carbono amorfo (Fig. 25). Porém, em algumas regiões dos laminitos microbianos, estas laminações são indistintas e/ou oxidadas.

Figura 24. Texturas petrográficas de laminitos microbianos, com laminações crenuladas claras e escuras e regiões oxidadas. A, B- Amostras da pedreira Laginha com laminações escuras e onduladas (setas brancas) e por vezes oxidadas (B); C- Região de laminações crenuladas (colchete vermelho) da amostra GP/1E 6218; D- Laminações onduladas oxidadas (setas brancas); E- petrografia da amostra GP/1E 6218 com região mostrando laminações (colchete vermelho); F- petrografia da amostra GP/1E 6218 com laminações individuais crenuladas (setas brancas). Escalas: A, C, E, F: 1 mm; B, D: 2 mm.

Figura 25. A- Mapeamento Raman de laminações microbianas; B- Concentrações de carbono amorfo (em verde). Escala: 200 μm .

Clastos irregulares de micrita estão presentes ocasionalmente entre as laminações de espécimes da amostra GP/1E 6218, assim como minerais de óxido de ferro cúbicos, framboidais ou, até mesmo, aparentemente incorporados na estrutura cristalina da calcita (Fig. 26). Contudo, estes óxidos de ferro são encontrados em toda a amostra, inclusive em porções superiores sem laminações ou qualquer outra textura microbialítica. Nas análises espectroscópicas de Raman, este óxido de ferro apresentou picos fundamentais de goethita (390 cm^{-1}) e bandas D e G de carbono amorfo para os frambóides e minerais cúbicos (Fig. 27).

Figura 26. A, B- MEV evidenciando frambóides de óxido de ferro na matriz; C- Lâmina petrográfica mostrando frambóides dispersos na matriz; D- Petrografia com detalhe para minerais cúbicos e óxido de ferro próximos a espécimes de *Cloudina* em seção transversal. Escalas: C- 50 μm; D- 500 μm.

Figura 27. Resultados das análises de Raman realizados em minerais framboidais e cúbicos espalhados na matriz sedimentar da amostra GP/1E 6218, com espécimes autóctones de *Cloudina*. A- Espectro Raman de frambóide de óxido mostrando pico fundamental de goethita em 390 cm^{-1} . B- Espectro Raman de mineral cúbico de óxido de ferro, com picos fundamentais de goethita em 297 cm^{-1} , 393 cm^{-1} , 554 cm^{-1} .

Nesta mesma amostra, possíveis microfósseis filamentosos sem bainha mucilaginosa, preservados em goethita, também foram observados (Fig. 28). Esses possíveis microfósseis possuem entre 16 e 50 μm de comprimento e células entre 3 e 9 μm no eixo maior.

Figura 28. Microfósseis filamentosos preservados em goethita em seções delgadas da amostra com assembleia autóctone de *Cloudina*. Lâminas da amostra GP/1E 6218. Escalas: A, B, D- 50 μm ; C- 20 μm .

Também na amostra GP/1E 6218, espécimes de *Cloudina* foram encontradas ocasionalmente dentro da estrutura laminar do microbialito, ou seja, intimamente associados com as laminações microbianas. Porém, os fósseis deste metazoário predominam nas porções superiores que não possuem evidências de laminações. Todos os fósseis de *Cloudina* desta amostra apresentam calcita diagenética precoce, ou calcita eodiagenética, em suas regiões entre as abas (Fig. 29). Conjuntamente com a CE, encontram-se maiores concentrações de óxidos de ferro entre as abas dos funis de *Cloudina*, também com a mesma coloração alaranjada que ocorre nos frambóides e nos cubos (Fig. 29). Estas regiões foram analisadas por meio da espectroscopia Raman, e novamente resultaram em picos fundamentais de goethita. Tanto calcita eodioagenética, como goethita, podem ocorrer de forma irregular entre as abas. Em cortes longitudinais, assim como em cortes transversais, essa característica pode apresentar-se apenas em um dos “lados”, ou, até mesmo, em apenas determinadas camadas dos cortes transversais.

Figura 29. Calcita eodiagenética e goethita entre as abas dos funis de *Cloudina* da amostra GP/1E 6218. Setas brancas indicam apenas a presença de CE e setas vermelhas indicam regiões com goethita e CE. Escalas A-E- 0,5 mm; F- 2 mm.

Ainda no âmbito de estruturas encontradas entre as abas dos funis de *Cloudina*, nas lâminas GP/L1E 9 e 100, foram verificadas a presença de microesferas (Fig. 30). Com diâmetros entre 21 e 48 μm (Média = 33,91; Mediana = 33,49; N = 45). Estas estruturas estão

geralmente associadas a grande concentração material escuro. Este último definido como carbono amorfo, por meio das análises espectroscópicas Raman, enquanto que as microesferas estão preservadas em sílica (Fig. 31).

Figura 30. Microesferas associadas entre as abas dos funis de *Cloudina*. A e B- GP/L1E-9; C-F- GP/L1E-100; D, F- Nicóis cruzados mostrando estrutura microcristalina na região das microesferas. E, F- aumento do espécime em C e D.

Figura 31. Mapeamento Raman de *Cloudina* com microesferas (Lâm. GP/L1E-100). A- Imagem original; B- Mapeamento da calcita; C- Mapeamento do quartzo; D- Mapeamento da banda “D” de carbono. Escala A-D- 500 μm .

Na assembleia autóctone, dois indivíduos de *Cloudina* foram observados contendo goethita também na região interna do tubo. Essa goethita não ficou restrita às porções mais distais ou apicais, e ocorre ao longo de vários segmentos (Fig. 32).

Figura 32. Mineral goethita presente nas porções internas do tubo de *Cloudina*. Escala A- 0,5 mm; B- 1 mm.

5.2.3. *Modo de vida e relações intraespecíficas*

Em grande parte da assembleia fóssil da amostra GP/1E 6218, que apresentou espécimes de *Cloudina* associados com laminitos microbianos, é provável a presença de indivíduos autóctones. Como citado na seção “5.1. Análise tafonômica e biométrica”, esta amostra contém indivíduos completos e bem preservados comparados a outras amostras da Formação Tamengo, e até mesmo em comparação a outros depósitos citados na literatura.

Nesta amostra, os únicos indivíduos fragmentados possuem diâmetros superiores ao normal da assembleia fóssil autóctone dessa amostra (Fig. 33G). Com exceção desses indivíduos fragmentados de populações originais maiores, há ausência de fragmentos crescênticos ou outras evidências de transporte, como estruturas geopetais. Além disso, estruturas delicadas como as extensas abas dos funis encontram-se preservadas.

A orientação preferencial de *Cloudina* no plano de acamamento da amostra GP/1E 6218 é horizontal ou levemente inclinado. Muitos espécimes também apresentam variações de orientação no plano. Em alguns indivíduos com orientação horizontal, mudanças na direção de crescimento no mesmo plano também estão presentes. Estas mudanças nas direções de crescimento podem resultar em padrões muito sinuosos ou em mudanças bruscas de quase 90° no crescimento (Fig. 33). Além disso, em quatro espécimes, esta mudança de direção brusca ocorre muito próxima de outros indivíduos de *Cloudina* (Fig. 34). Não há sobreposição de espécimes no mesmo plano e a extremidade proximal dos indivíduos não pode ser observada, uma vez que os tubos variam no substrato. A extremidade distal foi encontrada para alguns indivíduos. No caso de outras amostras com *Cloudina* alóctone, as duas extremidades dos

tubos estão geralmente presentes. Contudo, muito provavelmente não representam as extremidades proximal ou distal, já que os indivíduos estão fragmentados. Espécimes muito sinuosos são raros nas amostras com *Cloudina* transportada e indivíduos que variam de orientação no plano de acamamento não foram observados para estas amostras.

Figura 33. Espécimes sinuosos ou com mudanças bruscas de direção no crescimento. A, B- Espécimes com mudança drástica na direção de crescimento (setas brancas); C, D- Espécimes demonstrando diferentes graus de sinuosidade do tubo (setas brancas); E- Espécime com sinuosidade perpendicular ao plano de acamamento (seta branca); F- Indivíduos com orientações diagonais ao plano de acamamento (setas vermelhas); G- Fragmento de espécime com diâmetros superiores aos observados para a assembleia autóctone (seta vermelha); H- Espécime com orientação diagonal ao plano de acamamento (seta branca) e fragmento de espécime com diâmetros maiores em relação aos indivíduos autóctones (seta vermelha); I- Indivíduo autóctone com sinuosidade perpendicular ao plano de acamamento (seta branca) e fragmento de espécime maior (seta vermelha) Escalas A, E, F, H, I- 2 mm; B, C, D, G: 1 mm.

Figura 34. Indivíduos com mudanças na direção de crescimento (setas brancas) próximas a outros espécimes (setas vermelhas). Escalas A, B, D- 1 mm; C- 2 mm.

5.3. Microestrutura

As análises petrográficas das conchas de *Cloudina* revelaram a presença de duas lâminas compondo as paredes de cada segmento do tubo em espécimes bem preservados. Em alguns casos, intrusões de calcita que intersectam indivíduos de *Cloudina* demonstraram de forma clara a presença dessa característica. Nestes últimos, observou-se que as intrusões separaram as duas lâminas da parede (Fig. 35).

Figura 35. Cortes transversais de *Cloudina* demonstrando camadas concêntricas da estrutura funil-em-funil. Intrusões de calcita separam as lamina primárias que formam a parede (setas brancas) (Lâm. GP/L1E-45).

Por vezes nota-se diferença de espessura nas duas lâminas, sendo geralmente a lâmina interna de menor dimensão. Em outros casos, não há diferença no tamanho das duas lâminas (Fig. 36). O contato entre as lâminas é caracterizado em alguns indivíduos pela presença de uma região mais escura ou avermelhada, enquanto que em outros, a coloração nesta interface é mais clara (Fig. 36I). Da mesma forma, foram observadas lâminas de diferentes graus de coloração, ou seja, uma apresenta coloração mais clara que a outra.

Figura 36. Petrografia da parede de *Cloudina* demonstrando a presença de duas camadas primárias em cortes transversais. A, B- Petrografia de amostra do parque Cacimba mostrando duas lâminas primárias (setas brancas); C- Lâminas primárias com diferenças de coloração; D, E- Lâminas primárias (setas brancas) e região central com coloração escura (seta vermelha); F- Parede com estrutura bipartite; G, H- Espécime de *C. hartmanae* também apresentando duas camadas primárias (setas brancas) e região central de coloração escura (setas vermelhas); I- Parede com camadas primárias e região central clara (seta vermelha), provavelmente representando a separação das camadas.

As análises sob MEV também demonstraram a presença dessa estrutura bipartite na parede de *Cloudina*. Contudo, não foi possível encontrar evidências da ultraestrutura dos minerais que compunham a concha. Isto provavelmente por conta dos graus de recrystalização observados nas paredes. Em um espécime de *Cloudina* da Formação Tamengo e um indivíduo da espécie *C. hartmanae* do Gp. Nama (Namíbia), a parede do fóssil apresenta diferentes direções dos cristais em áreas próximas, formando blocos ou segmentos que provavelmente foram recrystalizados em diferentes direções (Fig. 37, E-F). Contudo, alguns indivíduos não apresentam este tipo de estruturação (Fig. 37, A-D).

Figura 37. MEV da parede de *Cloudina*. A-C- Parede com estrutura laminada composta de duas camadas primárias; D- Parede sem estruturação interna; E-F- Parede recrystalizada com orientação cristalina variando de direção.

Em três casos, foi possível observar estruturas que podem representar a microestrutura original da parede (Fig. 38, A-C). Na Fig. 38-A, a parede apresenta padrão reticulado com aberturas circulares. Na Fig. 38 B, observam-se regiões esféricas mais claras dentro de uma estrutura cristalina mais escura, atribuídas a microcristais de calcita. O espécime ilustrado na Fig. 38 C também demonstra padrões similares ao reticulado da Fig. 38 A, porém difere na presença de cristais mais quadrangulares.

Figura 38. MEV da parede de *Cloudina* com possíveis microestruturas originais. A, C- Parede com padrão reticulado (setas brancas); B- Camada da parede com concentrações de microesferas (seta branca). Escalas A- 20 μm ; B- 100 μm ; C- 10 μm .

5.4. Composição química da concha de *Cloudina*

Análises microespectroscópicas da amostra GP/1T – 103 resultaram em bandas de primeira ordem características do mineral calcita tanto para o concha de *Cloudina* quanto para a rocha. Estas bandas são representadas por mudanças de intensidade do sinal em 156 cm^{-1} (modo translacional $E_g - T$), 282 cm^{-1} (modo rotacional $E_g - L$), 713 cm^{-1} (modo interno E_g correspondente a flexão em plano dos íons carbonato - ν_4) e 1088 cm^{-1} (modo interno A_g resultante do estiramento simétrico dos íons carbonato - ν_1) (Fig. 39). Bandas de carbono em 1331 cm^{-1} e 1606 cm^{-1} foram observadas nos espectros dos fósseis, mas não foram

encontradas na matriz, e podem indicar a presença de matéria orgânica preservada na concha de *Cloudina* (Fig. 39).

Uma amostra (GP/1E – 99c) de bioclásticos de *Cloudina* com silicificação superficial também foi analisada. Espécimes em cortes transversais nesta amostra também demonstraram a presença de bandas de quartzo em 129 cm^{-1} , 282 cm^{-1} e 465 cm^{-1} , além das referentes à calcita e ao carbono (Fig. 40).

Figura 39. Microanálise de espectroscopia Raman da amostra GP/1T-103. A- Espectro da região analisada na concha; B- espectro da região medida na rocha. Tanto o fóssil como a rocha demonstraram a presença de bandas fundamentais da calcita, mas as bandas D e G do querogênio foram obtidas apenas na concha de *Cloudina*. Escala 1 mm.

Figura 40. Microespectroscopia Raman da amostra GP/1E-99. A- Espectro da região analisada na concha; B- espectro da região medida na rocha. Escala 1 mm.

Outras análises pontuais também foram realizadas em lâminas petrográficas que possuíam indivíduos com conchas bem preservadas. As bandas de calcita e carbono foram novamente constatadas nesses espectros. Uma vez que essas análises foram realizadas em lâminas com espécimes bem preservados, o *fitting* foi utilizado para melhor caracterização da calcita presente nos fósseis. Esta técnica permite melhor acurácia na medição da largura à meia altura máxima das bandas. Os valores (Tab. 3) resultantes dessa análise foram similares aos de baixa desordem posicional encontrados por Bischoff *et al.* (1985) para calcitas com composições de 1.9 até 5.7 mol % MgCO_3 .

Tabela 3. Largura a meia altura das bandas de calcita dos espectros Raman realizados nas conchas de *Cloudina*.

Espécime	T	L	v4	v1
GP/L1E 45 - 1	154 10,74	281 14,32	712 8,2	1086 5,44

GP/L1E 45 - 2	155 9,85	281 13,72	712 7,22	1086 5,3
GP/L1E 45 - 3	155 11,19	281 12,52	711 9,05	1086 5,18
GP/L1E 45 - 4	155 12,93	282 13,28	712 7,41	1086 5,08
GP/L1E 45 - 5	155 10,67	282 13,54	712 7,13	1086 5,26
CAC-2	154 10,79	281 13,69	712 6,86	1086 5,2

Além das análises pontuais, também foram realizados mapeamentos Raman nas lâminas GP/1L 46 e 45. Os resultados demonstraram a correlação espacial das bandas D e G do carbono com as regiões em que se encontravam as paredes da concha. Nesses mapeamentos, também foi observado menor concentração de calcita nos fósseis comparada à rocha, assim como a presença de regiões dentro da parede com diferentes concentrações de carbono ou calcita (Fig. 41). Em espécime de *C. hartmanae*, o mapeamento Raman revelou constituição calcítica para a concha, enquanto que a rocha em volta apresentou dolomita (Fig. 42).

Figura 41. Mapeamento Raman da parede de *Cloudina* nas lâminas GP/L1E 45 e GP/L1E-46. A, E- Imagem original; B, F- Mapeamento referente à calcita; C, G- Mapeamento da banda D do carbono; D, H- Mapeamento referente à banda G do carbono. Escalas A-D- 50 µm; E-H- 20 µm.

Figura 42. Mapeamento Raman de *Cloudina* do Gp. Nama. A- Mapeamento do mineral calcita. B- Mapeamento do mineral dolomita. Escala A, B- 10 μ m.

Análises pontuais de EDS na concha de *Cloudina* mostraram valores de Mg (atom. %) entre 0.11 e 0.69 (Média: 0.21; N: 46). Já os valores correspondentes de MgO% (Atom. %) variaram de 0.23 a 1.59 (Média: 0.45; N: 46) (Tab. 3). Valores similares de C, O e Ca encontrados na rocha, também foram observados nos fósseis. Os elementos traços constatados tanto para o carbonato de cálcio da rocha quanto do fóssil incluem Al, Si, K e Fe, com exceção de Na que apenas foi observado esporadicamente em alguns pontos da concha.

Tabela 4. Resultados das análises pontuais de EDS na concha de *Cloudina* (preto) e na rocha (vermelho).

Espécime	Análises	Mg%	MgO%	C%	O%	Ca%	Al%	Si%	Na%	K%	Fe%	S%	Ti%
45 - 1	Ponto 1	~	~	31,89	58,78	9,33	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 2	~	~	33,98	58,83	7,19	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 3	~	~	31,75	57,77	10,48	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 4	0,19	0,49	29,83	59,9	10,08	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 5	0,26	0,59	32,45	55,42	11,28	0,28	0,5	~	~	~	~	~
	Ponto 6	0,3	0,71	31,07	52,42	10,21	~	~	1,13	0,3	~	~	~
	Ponto 7	1,24	2,53	27,48	50,65	1,14	4,58	8,95	~	0,8	5,15	~	~
	Ponto 8	~	~	31,28	58,57	10,15	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 9	0,29	0,66	29,52	55,73	14,46	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 10	0,42	0,73	50,76	42,27	5,71	0,23	0,39	~	0,18	0,04	~	~
	Ponto 11	0,27	0,65	31,93	57,97	9,83	~	~	~	~	~	~	~
45 - 2	Ponto 1	~	~	36,22	54,37	9,41	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 2	~	~	34,99	44,57	13,77	~	~	~	~	1,21	5,46	~
	Ponto 3	~	~	27,67	55,17	17,16	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 4	0,69	1,59	33,85	55,86	9,6	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 5	0,33	0,59	45,35	45,08	6,47	0,7	1,49	0,59	~	~	~	~
	Ponto 6	~	~	38,93	53,28	7,8	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 7	~	~	33,07	59,27	7,67	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 8	~	~	34,04	58,2	7,76	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 9	~	~	31,54	56,96	11,5	~	~	~	~	~	~	~
MG-5 - 1	Ponto 1	0,19	0,4	29,11	52,69	18,01	~	~	~	~	~	~	~
MG-5 - 2	Ponto 1	0,18	0,36	31,37	50,9	17,55	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 2	0,15	0,3	31,97	50,28	17,61	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 3	0,28	0,58	30,91	51,33	17,48	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 4	0,11	0,23	31,4	50,71	17,77	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 5	0,34	0,69	31,11	50,8	17,75	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 6	0,15	0,3	30,95	50,62	18,28	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 7	0,21	0,44	30,99	50,46	18,33	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 8	0,16	0,32	31,5	50,82	17,52	~	~	~	~	~	~	~
	Ponto 9	0,2	0,44	27,45	53,78	18,23	~	0,34	~	~	~	~	~
CAC_004	Ponto 1	0,19	0,42	24,05	62,34	12,47	0,2	0,58	0,08	0,03	0,05	~	~
	Ponto 2	0,15	0,32	23,93	62,29	12,72	0,2	0,57	~	0,06	0,09	~	~
	Ponto 3	0,17	0,37	23,65	62,12	13,29	0,15	0,53	~	0,03	0,06	~	~
	Ponto 4	0,23	0,5	23,5	62,11	13,21	0,18	0,65	~	0,04	0,06	~	~
	Ponto 5	0,22	0,49	23,54	62,17	13,02	0,24	0,69	~	0,03	0,07	~	~
	Ponto 6	0,36	0,79	23,35	62,15	12,7	0,3	0,88	0,05	0,09	0,11	~	~
	Ponto 7	0,2	0,44	23,11	61,99	13,55	0,27	0,76	~	0,05	0,07	~	~
	Ponto 8	0,67	1,45	16,45	62,76	5,81	5,28	7,11	0,09	1,41	0,36	~	0,06

Tabela 4. (Continuação).

Espécime	Análises	Mg%	MgO%	C%	O%	Ca%	Al%	Si%	Na%	K%	Fe%	S%	Ti%
CAC_009	Ponto 1	0,15	0,34	23,97	62,27	12,76	0,19	0,51	~	0,04	0,1	~	~
	Ponto 2	0,18	0,39	23,53	62,08	13,34	0,19	0,55	~	0,04	0,1	~	~
	Ponto 3	0,16	0,35	23,45	62,01	13,54	0,24	0,48	~	0,04	0,08	~	~
	Ponto 4	0,19	0,39	20,66	60,75	17,31	0,28	0,69	~	~	0,12	~	~
	Ponto 5	0,12	0,27	23,15	61,89	13,97	0,21	0,53	~	0,02	0,1	~	~
	Ponto 6	0,23	0,47	20,23	60,55	17,86	0,26	0,74	~	~	0,13	~	~
	Ponto 7	0,15	0,32	21,42	61,13	16,16	0,31	0,68	~	~	0,16	~	~
	Ponto 8	0,13	0,29	24,04	62,31	12,7	0,16	0,52	~	0,05	0,09	~	~
	Ponto 9	0,14	0,3	23,98	62,32	12,65	0,19	0,58	~	0,04	0,1	~	~
	Ponto 10	0,15	0,34	23,95	62,23	12,85	0,18	0,46	~	0,05	0,12	~	~
	Ponto 11	0,15	0,31	20,47	60,62	17,71	0,26	0,64	~	~	0,14	~	~
	Ponto 12	0,14	0,31	24,18	62,36	12,43	0,21	0,49	0,07	0,05	0,07	~	~
	Ponto 13	0,19	0,41	23,16	61,89	13,87	0,2	0,55	~	0,04	0,09	~	~
	Ponto 14	0,17	0,37	23,56	62,07	13,23	0,19	0,55	0,11	0,02	0,1	~	~
	Ponto 15	0,17	0,37	23,56	62,07	13,23	0,19	0,55	0,11	0,02	0,1	~	~
	Ponto 16	0,21	0,43	21,15	60,93	16,8	0,17	0,63	~	~	0,1	~	~
	Ponto 17	~	~	21,24	60,87	16,95	~	~	~	~	0,13	~	~
	Ponto 18	0,19	0,4	20,97	60,86	16,98	0,24	0,62	~	~	0,13	~	~
	Ponto 19	0,11	0,25	24,01	62,28	12,83	0,18	0,47	~	0,04	0,08	~	~
	Ponto 20	0,21	0,47	23,64	62,13	13,16	0,18	0,54	~	0,04	0,1	~	~
	Ponto 21	0,19	0,42	23,46	62,08	13,29	0,19	0,58	~	0,04	0,14	~	~
	Ponto 22	0,25	0,51	20,13	60,54	17,88	0,27	0,81	~	~	0,11	~	~
	Ponto 23	0,25	0,51	20,13	60,54	17,88	0,27	0,81	~	~	0,11	~	~
	Ponto 24	0,21	0,45	23,39	62,07	13,3	0,21	0,66	~	0,05	0,11	~	~
	Ponto 25	0,18	0,41	23,98	62,44	12,2	0,25	2,63	~	0,04	0,11	~	~
	Ponto 26	0,26	0,53	20,83	60,83	17,12	0,26	0,71	~	~	~	~	~
	Ponto 27	0,28	0,61	23,97	62,27	12,73	0,2	0,51	~	0,05	~	~	~
	Ponto 28	0,23	0,47	20,66	60,74	17,41	0,25	0,7	~	~	~	~	~
	Ponto 29	0,22	0,48	23,49	62,03	13,56	0,14	0,52	~	0,05	~	~	~
	Ponto 30	0,2	0,43	23,77	62,17	13,09	0,18	0,51	~	0,04	0,05	~	~
	Ponto 31	0,17	0,38	23,75	62,15	13,09	0,2	0,48	~	0,05	0,09	~	~
	Ponto 32	0,25	0,55	23,25	61,93	13,67	0,2	0,55	~	0,06	0,08	~	~

Também foram realizados mapeamentos químicos de EDS. Estas análises também demonstraram a presença de Ca e C no fóssil (Fig. 43). Fe e Mg foram observados em menores concentrações no fóssil. Assim como esses elementos, Si, Al e O, foram encontrados em maiores concentrações na rocha.

Figura 43. Mapeamento EDS da concha de *Cloudina* em corte transversal, em amostra de mão. A- Imagem original com a região da parede delimitada em linhas pontilhadas vermelhas; B- Mapeamento referente ao cálcio; C- Carbono; D- Magnésio; E- Alumínio; F- Silício.

As análises de XRF-SRS demonstraram os elementos Ca, Ti, Mn, Fe, Cu, Zn, As, Rb, Sr e Pb. A diferença entre as concentrações de Sr entre o fóssil e a rocha foram baixas: ca. 57 ppm (Tab. 5).

Tabela 5. Resultados das análises de Fluorescência de Raios-x - SRS.

Elementos	Concha	Rocha
Ca	719800	673300
Ti	30,98	49,35
Mn	42,22	37,28
Fe	1860	1880
Cu	52,39	41,15
Zn	20,78	36,2
As	0,2129	1,019
Rb	18,17	25,27
Sr	297,1	240,2
Pb	25,16	42,12

6. DISCUSSÃO

6.1. Paleocorrentes na Formação Tamengo

A orientação de fósseis alongados para a determinação da direção de fluxos energéticos é amplamente aplicada no contexto das análises paleoambientais e serve como ferramenta para a determinação de direções de ondas ou correntes (Menard & Boucot, 1951; Nagle, 1967). Os depósitos analisados neste trabalho indicaram direções NNE-SSW e NE-SW em mesmo nível, e direções WNW-ESSE em nível estratigráfico superior (Fig. 8, 9).

Com base no fluxo deposicional da Formação Cadiueus, Boggiani (1997) sugeriu que a área fonte dos sedimentos dessa unidade litoestratigráfica estaria situada a oeste durante a deposição desses depósitos. Outras evidências sedimentológicas também apontam para a presença de áreas mais rasas a oeste durante o desenvolvimento da Bacia de Corumbá, como a presença das fácies de planície de maré da Formação Bocaina apenas nas porções ocidentais do Grupo e a maior predominância de *mudstones* da Formação Tamengo nas porções orientais, indicando ambientes mais profundos nesses locais. A unidade correlata Tagatiya Guazu, situada a sudeste também apresenta fácies de águas relativamente mais rasas comparadas à Formação Tamengo (Warren, 2011). Sendo assim, a linha de costa pode ter apresentado direções N-S durante a deposição da Formação Tamengo. Considerando os resultados da análise de orientação no plano dos tubos de *Cloudina*, as direções de correntes variaram desde quase paralelas, até, possivelmente, perpendiculares com relação à costa.

Contudo, maiores análises geológicas precisam ser elaboradas para o detalhamento paleogeográfico. Além disso, outros níveis precisam ser descobertos e estudados em termos de análises de paleocorrentes para que informações paleoambientais da Formação Tamengo possam ser detalhadas.

6.2. Tafonomia básica de *Cloudina*

Assim como qualquer metazoário ediacarano, as descrições e análises morfológicas de *Cloudina* estão circunscritas ao viés dos vários modos de soterramento e diagênese, somados ao maior tempo de atuação dos processos tafonômicos nesses organismos. Durante esses eventos, animais ediacaranos de exoesqueleto fracamente mineralizado podem ter tido suas estruturas morfológicas e proporções originais modificadas, e serem mais suscetíveis à ação

de decompositores e à deformação/destruição mecânica. Neste sentido, artefatos podem se originar, sendo erroneamente interpretados como características morfológicas diagnósticas (Fedonkin, 1985; Waggoner, 1998; Lucas, 2001; Simões *et al.*, 2003; Leme *et al.*, 2004; Soares *et al.*, 2008; Pacheco *et al.*, 2011), causando, por vezes, a criação de tafotáxons (Lucas, 2001).

Fragmentação, desarticulação, recristalização e deformações plásticas estão entre as alterações já observadas em *Cloudina* em trabalhos prévios (Grant, 1990; Conway-Morris *et al.*, 1990). Tais alterações também foram observadas neste trabalho nos espécimes de *Cloudina* da Formação Tamengo (Fig. 10-14, 44).

As evidências contundentes de fragmentação e desarticulação, como, por exemplo, a abundância de fragmentos crescênticos e tubos de pouco comprimento, reforçam interpretações anteriores sobre o ambiente de deposição dos bioclastos. Esse ambiente de sedimentação teria tido grande influência de altos fluxos energéticos, provavelmente causados por tempestades (Zaine, 1991). Os fragmentos crescênticos ocorreram pela quebra das abas dos funis e os fragmentos tubulares menores foram resultantes da desarticulação dos funis que compunham os tubos.

A observação de estruturas geopetais (Fig. 10, A, E, F), além de corroborar o carácter alóctone dos depósitos, também sugere que os tubos já se encontravam sem resquícios orgânicos (do corpo mole interno), uma vez que esses poderiam impedir a entrada de sedimento.

Grant (1990) e Conway-Morris *et al.* (1991) sugeriram que as deformações plásticas dos tubos provavelmente indicam que *Cloudina* possuía grande quantidade de matéria orgânica em sua concha. Este componente orgânico das conchas seria responsável pela flexibilidade durante a ação de forças mecânicas. Como consequência destas deformações, estruturas semelhantes a “espinhos” em seção longitudinal, ou formatos poligonais em seção transversal, podem ser interpretadas erroneamente como morfologia original do organismo. Contudo, apesar dessas protuberâncias causadas por deformação ou alterações da parede lembrarem superficialmente características morfológicas e terem até sido assim identificados previamente para *Cloudina lucianoi* (Gaucher *et al.*, 2003), a ausência de padrão morfológico e sua presença apenas em uma parte da população provavelmente indica que estas estruturas não refletem a morfologia original do organismo.

Ainda nesse contexto de interpretações morfológicas, Gaucher *et al.* (2003) também citaram a presença de pedúnculo basal em *C. lucianoi* a partir de análises petrográficas.

Contudo, pode ser que isto seja resultado da inclinação do tubo na seção delgada da lâmina. Esta mesma característica, inerente ao fato de se cortar um tubo em apenas um dos planos, também causou problemas nas interpretações originais da morfologia do gênero *Cloudina* (Hua *et al.*, 2005).

Evidências de calcita eodiagenética foram encontradas primeiramente por Grant (1990) e interpretadas como tendo sido depositadas nos espaços vazios da superfície externa de *Cloudina*. Segundo Grant (1990) esta deposição poderia ter ocorrido antes do soterramento final e até mesmo no momento em que o organismo estava vivo. O fato de encontrar espécimes retrabalhados com CE e porções exteriores a ela sem evidências de parede, sugerindo um processo de fragmentação das regiões expostas, reforça a ideia de que a deposição deste mineral ocorreu muito cedo na história tafonômica dos bioclastos. As implicações paleobiológicas da presença úbiqua de calcita eodiagenética conjuntamente com goethita em espécimes autóctones serão discutidas na seção 6.4.2.

Paredes bem preservadas raramente foram observadas no material estudado. Entre os fósseis analisados, e até em um mesmo espécime, existem graus de preservação das paredes, que podem variar desde uma estrutura aparentemente sem alteração, até paredes caracterizadas apenas por uma lâmina corrugada de matéria orgânica. Em alguns casos, observa-se apenas um “fantasma” da parede, ou seja, nas regiões da parede, apenas nota-se as interfaces de cristais de calcita. Uma hipótese que pode explicar este tipo de alteração diagenética é a gradual incorporação da calcita da concha com a calcita eodiagenética ou do sedimento durante neomorfismo, restando apenas um “fantasma” ou filme orgânico entre as faces dos cristais.

Sendo assim, é de grande importância considerar esse contexto tafonômico de *Cloudina* para as análises taxonômicas e geoquímicas, além das interpretações paleobiológicas e morfológicas. Estudos prévios (Gaucher *et al.*, 2003) desconsideraram essas implicações tafonômicas e consideraram estruturas alteradas na concha de *Cloudina* como características morfológicas originais.

Da mesma forma, em análises geoquímicas apenas espécimes com paredes relativamente bem preservadas podem ser utilizados para obter dados de composição e mineralogia. Ou seja, indivíduos que apresentam grau de preservação em que se observe lâminas crenuladas de matéria orgânica ou apenas “fantasmas” da concha irão resultar em dados geoquímicos enviesados.

Vale ressaltar que, nas análises taxonômicas de *Cloudina*, que levam em conta principalmente dados de diâmetro externo, a característica predominantemente retrabalhada dos depósitos bioclásticos desse fóssil, como demonstrado pela profusão de fragmentos e indivíduos incompletos (Fig. 10), podem ter grande influência nas distribuições biométricas finais (Fig. 15).

Figura 44. Esquema ilustrativo das alterações tafonômicas encontradas nos bioclastos de *Cloudina*. DE – Diâmetro Externo; DI – Diâmetro Interno; EP – Espessura da Parede.

6.3. Implicações taxonômicas

Cloudina riemkeae e *C. hartmanae* são diferenciadas apenas pela distribuição de tamanho dos diâmetros externos das conchas (Tab. 1). Da mesma maneira, *C. lucianoi* foi caracterizada com base em distribuição de tamanhos, que, neste caso, até sobrepõe os tamanhos das duas primeiras espécies.

Nenhuma outra característica morfológica foi considerada na distinção entre estes táxons do gênero *Cloudina* (Grant, 1990). Por conta disso, a taxonomia desse organismo apresenta incongruências na literatura (Becker-Kerber *et al.*, 2013). A maioria das ocorrências deste táxon fora da Namíbia, incluindo *Cloudina lucianoi*, possuem distribuições de tamanho que abrangem tanto os diâmetros de *C. hartmanae* quanto de *C. riemkeae*. Diversos autores

trataram esta problemática de diferentes maneiras: Zaine e Fairchild (1985, 1987) sugeriram uma nova espécie, denominada *C. lucianoi* para populações de *Cloudina* com tamanhos intermediários e sobrepostos aos das espécies da Namíbia (Fig. 45). Hua *et al.* (2003, 2005) não consideraram esta distinção e mantiveram apenas *C. hartmanae*; e, por fim, Zhuravlev *et al.* (2012) consideraram válida a taxonomia de *C. hartmanae* e *C. riemkeae*

Figure 45. Distribuição de tamanho de *Cloudina* no mundo. A- Namíbia, *Cloudina riemkeae* (Germs, 1972); B- Namíbia, *Cloudina hartmanae* (Germs, 1972); C- México, *Cloudina* sp. (Sour-Tovar *et al.*, 2007); D- Omã, *Cloudina* cf. *hartmanae* (Conway-Morris *et al.*, 1990); E- Canadá, *Cloudina hartmanae* (média: 3.4, máximo: 4.2) (Hofmann & Mountjoy, 2001); F- China, *Cloudina hartmanae* (tipicamente entre 250-450 μ m, Hua *et al.*, 2005); G- Brasil, *Cloudina "lucianoi"* (Zaine e Fairchild, 1985; Hahn *et al.*, 1985); H- Paraguai, *Cloudina "lucianoi"*; I- Uruguai, *Cloudina riemkeae*; J- Sibéria, *Cloudina* (Zhuravlev *et al.*, 2012); K- Sibéria, *Cloudina hartmanae* (Kontorovich *et al.*, 2008); L- Espanha, *Cloudina* (média) (Zhuravlev *et al.*, 2012).

Contudo, a partir das análises morfológicas e tafonômicas realizadas em *Cloudina lucianoi*, não foi verificada nenhuma característica que pudesse diferenciar esta espécie das outras duas da Namíbia, *C. hartmanae* e *C. riemkeae*. Mesmo os "espinhos" observados por Gaucher *et al.* (2003) não representam a morfologia do organismo, mas estruturas provavelmente geradas por deformação plástica.

Neste contexto, a única diferença que distinguiria *Cloudina lucianoi* é sua distribuição de tamanho intermediária. As análises biométricas deste fóssil revelaram que estas distribuições de tamanho apresentam estrutura bimodal nos histogramas (Fig. 15). Zaine (1991) e Gaucher *et al.* (2003) também notaram a distribuição bimodal dos bioclastos de *Cloudina* da Formação Tamengo, mas os autores interpretaram esta peculiaridade como

resultado de seleção de tamanho por fluxos energéticos. Contudo, conforme demonstrado nesse trabalho a ausência de gradação de tamanho e a presença de classes de tamanho diferentes no mesmo nível estratigráfico sugere provavelmente um evento de deposição por tempestade que não selecionou os tamanhos dos bioclastos. Adicionalmente, o fato de que essa distribuição de tamanho pode ser observada em todas as classes de camadas de *Cloudina* (um, dois, três e quatro), inclusive nos diâmetros internos, sugere fortemente que esta característica bimodal é de origem morfológica ao contrário de tafonômica, uma vez que a análise por separação em classes de camadas permite a verificação de padrões morfológicos ao contrário de apenas considerar o tamanho total, que pode refletir a influência das alterações tafonômicas (Fig. 15).

A origem da distribuição bimodal em *Cloudina* pode ser explicada pela mistura de bioclastos de duas populações estatísticas originalmente distintas em tamanho. A análise biométrica da assembleia autóctone também suporta esta interpretação. A distribuição de tamanho encontrada para os espécimes autóctones representa uma curva normal e está praticamente dentro da variação de tamanho observada em *C. riemkeae* (Fig. 16). Os indivíduos fragmentados que apresentam tamanhos maiores fora da curva normal podem representar tubos de uma população estatística de dimensões maiores que foram transportados e depositados juntamente com o morfotipo de menor tamanho encontrado *in situ*.

Estas evidências levantam duas possibilidades que poderiam ser examinadas futuramente com a descoberta de novas assembleias autóctones: [1] os morfotipos poderiam ser atribuíveis a duas espécies diferentes, muito provavelmente *C. hartmanae* e *C. riemkeae*; ou [2] os dois morfotipos representam estágios ontogenéticos da mesma espécie. O fato do gênero *Cloudina* pouco variar de diâmetro ao longo do comprimento do tubo, atingindo tamanhos normais logo após alguns funis a partir do cone basal (Hua *et al.*, 2005; Cortijo *et al.*, 2010; Cai *et al.*, 2014; Cortijo *et al.*, 2014), indica que a primeira hipótese seja mais provável. Além disso, Cortijo *et al.* (2010) e Vinn e Zaton (2012) notaram que em espécimes que demonstram ramificação dicotômica, os diâmetros combinados dos tubos filhos não excedem o diâmetro do tubo parental.

Algumas especulações interessantes emergem para a assembleia autóctone. A presença apenas do menor morfotipo como indivíduos autóctones nesta amostra, enquanto que espécimes do morfotipo maior são alóctones, sugere que as duas populações possam ter tido diferentes habitats. Considerando a primeira hipótese, os diferentes habitats podem ser resultado de diferenciação ecológica de nichos, similar à observada nos organismos

bentônicos de corpo mole de Mistaken Point, Canadá (Clapham & Narbonne, 2002). Se representam estágios ontogenéticos (hipótese 2), poderiam ter sido originados por agregados de estágios juvenis como observado em *Funisia dorothea* do Quartzito Rawnsley (Droser & Gehling, 2008). Ainda dentro da segunda hipótese, outra possibilidade é a diferenciação ontogenética de nicho (Werner & Gilliam, 1984), na qual durante o desenvolvimento, um indivíduo de uma mesma espécie muda seu nicho ecológico. Se este for o caso para *Cloudina*, essa seria a primeira observação dessa característica ecológica em organismos ediacaranos.

Fortes correlações positivas observadas entre os diâmetros internos e externos demonstram que as alterações tafonômicas, como a quebra das abas e a desconexão dos funis não alteraram significativamente a relação entre os diâmetros internos e externos, corroborando a hipótese de que a distribuição bimodal representa morfologia contrariamente a tafonomia. Além disso, o aumento da dispersão dos dados (*i.e.* desvio padrão) após certo tamanho pode representar populações originais com diferentes variações na relação entre o diâmetro interno e externo. Mas também pode significar que tubos maiores foram mais afetados por processos tafonômicos.

Todas as evidências acima indicam que a distribuição de tamanho intermediária não pode ser considerada como uma característica taxonômica de *Cloudina lucianoi*. Sendo assim, *C. lucianoi* não possui aparentemente qualquer particularidade morfológica que a distingue de *C. hartmanae* e *C. riemkeae* e não deveria mais ser considerada como um táxon válido. Além disso, os fósseis da Formação Tamengo provavelmente representam dois morfotipos que divergiam em tamanho e que foram espacialmente misturados durante o transporte e deposição, formando uma distribuição intermediária e bimodal.

C. hartmanae e *C. riemkeae* foram definidas por diferença nos diâmetros externos e a taxonomia de *C. lucianoi* seguiu a utilização desta característica como diagnóstico (Zaine & Fairchild, 1985, 1987). Contudo, a tafonomia no último caso influenciou enormemente a distribuição de tamanho pela mistura de duas populações de diferentes tamanhos. Neste sentido, *C. "lucianoi"* pode ser considerado como um tafotáxon (*sensu* Lucas, 2001), ou seja, que foi descrito baseado em distribuições de medidas que primeiramente são interpretadas como características morfológicas, mas que, ao invés disso, demonstram modificações tafonômicas (*e.g.* deformação, fragmentação ou mistura espacial) ou qualquer outra característica não morfológica como, por exemplo, ontogenia.

De acordo com o artigo 10.5 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica: "The name (or names) of a taxon, including a taxon based on the work of an organism not at

first classified as animal but later so classified, is available from its original publication [...]". Em outras palavras, o nome específico não é obrigatório, mas apenas fica disponível para posteriores reclassificações. Assim, a validade de *C. hartmanae* e *C. riemkeae* permanece, uma vez que foram descritas antes da nova combinação de Zaine e Fairchild (1985) ou o táxon de Hahn e Pflug (1985). Por enquanto, a melhor abordagem é considerar os fósseis da Formação Tamengo como *Cloudina* sp.

Por enquanto, somente *C. "lucianoi"* foi aqui interpretada como um tafotáxon. Porém, este é um conceito muito útil para questões taxonômicas de outros fósseis problemáticos com assembleias alteradas tafonomicamente. Também pode ser uma característica comum de fósseis pertencentes ao mesmo gênero (*i.e.* compartilham várias características morfológicas similares) que foram depositados sob grande influência tafonômica. Por exemplo, em localidades com fósseis de *Cloudina* transportados não pode se considerar apenas o diâmetro externo para classificar os fósseis. Mesmo *C. hartmanae* e *C. riemkeae* podem ser um exemplo de tafotáxon, uma vez que a diferença de tamanho dessas duas espécies pode ser derivada de diferentes estágios ontogenéticos.

Ainda no âmbito taxonômico dos fósseis de *Cloudina* da Formação Tamengo, Meira (2011) propôs uma nova espécie para este gênero: *Cloudina latilabrum* nomen nudum. Esta nova espécie, segundo Meira (2011), caracterizar-se-ia por maiores comprimentos das abas dos funis e menores dimensões nos diâmetros dos tubos. Porém, não existem dados de variação de comprimento de abas para as espécies de *Cloudina* que poderiam servir como base de comparação. Além disso, geralmente fósseis de *Cloudina* são encontrados retrabalhados, com suas regiões mais externas dos funis provavelmente fragmentadas pelo transporte (Fig. 10), impossibilitando a obtenção de dados morfológicos não alterados e os espécimes analisados por Meira (2011) para definir a espécie nova pertencem à assembleia autóctone. Logo, a presença de abas mais longas provavelmente apenas reflete uma melhor preservação desses espécimes quando comparados com os alterados tafonomicamente.

Adicionalmente, a variação de diâmetro de *C. latilabrum* nom. nud. (0.2-1.2 mm) está dentro da distribuição de tamanho tanto de *C. riemkeae* quanto de *C. "lucianoi"* ao contrário do que é argumentado por Meira (2011).

Dessa forma, *C. latilabrum* nom. nud., assim como *C. "lucianoi"*, representam tafotáxons, ou, mais precisamente no primeiro caso, as primeiras descrições basearam-se em espécimes não tão bem preservados, levando a suposições de nova espécie para alguns casos de maior fidelidade do registro.

6.4. Paleoecologia

O contexto paleoecológico do metazoário *Cloudina* foi pouco estudado entre os espécimes da Formação Tamengo. Essa escassez de dados deve-se provavelmente à história tafonômica dos depósitos bioclásticos, com sua natureza alóctone e influência de transporte, fragmentação e desarticulação durante correntes de tempestade, dificultando a aplicação de análises paleoecológicas. Contudo, algumas amostras com alto grau de preservação e outras com assembleias autóctones, trazem nova luz sobre aspectos paleoecológicos deste importante fóssil.

6.4.1. Perfurações em tubos de *Cloudina* – evidências de predação?

Perfurações em tubos de *Cloudina* já foram relatadas para espécimes fosfatizados da Formação Dengying, China (Bengtson & Zhao, 1992; Hua *et al.*, 2003) e dois indivíduos calcificados no Gp. Nama, Namíbia (Brain, 2001). Essas estruturas foram consideradas como as evidências mais antigas de atividades de predação animal no registro fóssil (Bengtson & Zhao, 1992; Hua *et al.*, 2003). A presença de perfurações em tubos de *Cloudina* da Formação Tamengo marca a primeira ocorrência dessas evidências nas Américas.

Perfurações circulares em invertebrados marinhos, quando de origem predatória (*i.e.* *boreholes* ou *drillholes*), constituem uma das evidências diretas de predação mais importantes no registro fóssil. Contudo, distinguir entre perfurações causadas por predadores de outros mecanismos não é tão simples (Kowalewski, 2002). Entre os critérios utilizados para o reconhecimento de *drillholes* incluem: [1] uma perfuração completa por presa; [2] posição perpendicular em relação à concha; [3] bordas abruptas; [4] seletividade por tamanho das presas; [5] seletividade do local de predação; [6] seletividade por espécie de presa; [7] perfurações incompletas; [8] micro ranhuras (Harper, 2003)

Os espécimes perfurados da Formação Tamengo possuem os critérios 1, 2 e 3. A ausência de perfurações em *Corumbella* pode refletir seletividade por presa (critério 6) ou apenas contextos tafonômicos distintos. O baixo número amostral ainda não permite análises estatísticas para verificar a presença de seletividade por local de predação ou por tamanho (critérios 5 e 6).

Já os indivíduos da Formação Dengying encaixam-se nos diagnósticos 1-7. Bengtson e Zhao (1992) encontraram correlação positiva entre o diâmetro da perfuração e o diâmetro do tubo na altura do orifício em espécimes de *Cloudina* da Formação Dengying. Essa mesma correlação não foi observada por Hua *et al.* (2003), mas esses autores constataram correlação positiva ($r^2 = 0.86$) entre o diâmetro da concha de *Cloudina* e a distância da perfuração até a região oral, que segundo esses autores, reflita mecanismos de defesa presentes nas regiões orais de *Cloudina* evitados pelos predadores, ou que porções distais dos tubos ficariam expostas acima da interface água-sedimento.

De qualquer forma, essa correlação corrobora uma origem anterior das perfurações a morte desses organismos. Adicionalmente, perfurações presentes apenas nos tubos de *Cloudina*, mas ausentes em *Sinotubulites* da Formação Dengying sugerem seletividade de espécie. Esse padrão pode ser resultado da presença de uma parede muito mais espessa em *Sinotubulites* (Hua *et al.*, 2003).

Contudo, além da predação, existem outras explicações para as origens de perfurações ou orifícios circulares em conchas de invertebrados marinhos, e essas possibilidades precisam ser consideradas para uma melhor interpretação dessas estruturas e confirmação ou não de seu significado paleobiológico de evidência de predação. Estes outros cenários incluem artefatos criados pela formação de cristais de microdolomita e sua posterior dissolução, decomposição por microrganismos, *microborings*, artefatos tafonômicos e parasitismo (Debrenne & Zhuravlev, 1997; Zhuravlev *et al.*, 2012).

Zhuravlev *et al.* (2012) observaram perfurações quadrangulares com dimensões variando entre 10 e 20 μm em espécimes de *Cloudina* nos dolomitos da Formação Ust' – Yudoma (Rússia) que teriam sido originadas por meio da nucleação de cristais de microdolomita na região das paredes. Estes autores argumentam que alterações diagenéticas posteriores à formação da microdolomita seriam responsáveis pela mudança no formato quadrangular para circular, porém, não exemplificam quais processos poderiam causar tal fenômeno.

Por outro lado, tanto o maior tamanho dessas perfurações, formatos predominantemente circulares nos espécimes da China, Brasil e Namíbia, quanto a presença dessas estruturas em espécimes calcificados que não passaram por processos de dissolução (*e.g.* Formação Tamengo, Brasil), tornam pouco plausível uma origem somente por dissolução de cristais de microdolomita, mesmo que seja provável que os orifícios

quadrangulares observados por Zhuravlev *et al.* (2012) resultem da formação de cristais de microdolomita, ou que pelo menos sejam de origem abiótica.

Zhuravlev *et al.* (2012) também sugerem a possibilidade dessas perfurações terem sido originadas por meio de decomposição microbiana. De fato, Hof e Briggs (1992) observaram perfurações circulares causadas por decomposição microbiana em cutículas de crustáceos por meio de experimentos tafonômicos atualísticos. Essas perfurações possuíam tamanho variável entre $<10\ \mu\text{m}$ e $\geq 100\ \mu\text{m}$ (medição baseada em Hof & Briggs, 1992: Fig. 2), bordas lisas, e podem ocorrer até quatro em pequena área (Hof & Briggs, 1992: Fig. 2A).

Algumas diferenças podem ser ressaltadas entre as perfurações originadas por decomposição daquelas observadas em *Cloudina*. Na primeira podem ocorrer até quatro perfurações em uma pequena área, enquanto que em *Cloudina*, o que geralmente observa-se é a presença de apenas um orifício, em poucos casos ocorrendo dois. Além disso, algumas perfurações em *Cloudina* atingem tamanhos maiores (até $400\ \mu\text{m}$) que os evidenciados por degradação microbiana (Bengtson & Zhao, 1992) e possuem bordas ligeiramente irregulares, como no caso dos espécimes da Formação Tamengo e alguns espécimes da China (Hua *et al.*, 2003). Essa característica contrasta com as bordas lisas das perfurações causadas por decomposição microbiana, ilustradas por Hof e Briggs (1992).

Gorzelak *et al.* (2013) realizaram experimentos em tanques tafonômicos com conchas atuais de moluscos e constataram que artefatos induzidos por abrasão das conchas encaixavam-se em muitos dos aspectos diagnósticos utilizados para identificar perfurações causadas por predadores. Gorzelak *et al.* (2013) também notaram que as perfurações apareceram nas regiões das conchas mais expostas à abrasão mecânica. Apesar de ser uma importante ressalva nas interpretações de perfurações circulares em moluscos do Fanerozoico, é improvável que conchas de *Cloudina* possuissem comportamento mecânico durante o retrabalhamento de forma similar ao observado para este experimento tafonômico de Gorzelak *et al.* (2013), uma vez que os tubos de *Cloudina* diferem drasticamente na morfologia comparado a moluscos atuais. Um experimento tafonômico que pudesse trazer novas implicações para este contexto seria algum que utilizasse conchas de poliquetas serpulídeos, já que a morfologia deste grupo mais se assemelha com a do metazoário ediacarano em questão. De qualquer forma, a ausência de perfurações em locais mais expostos à abrasão, a plasticidade das conchas causada por grandes quantidades de matéria orgânica e seu pequeno tamanho sugerem que o contexto tafonômico não foi responsável pela origem desses orifícios.

Apesar dos parâmetros citados acima (1-8) indicarem origem por predação, nem sempre é possível distinguir satisfatoriamente entre perfurações causadas por predadores das originadas por ectoparasitas (Baumiller *et al.*, 1999; Kowalewski *et al.*, 2000, Kowalewski, 2002; Harper, 2003). Entre as características que podem indicar ação parasitária incluem cicatrizes de fixação e várias perfurações em apenas um indivíduo (Matsukuma, 1978; Baumiller, 1990; Kowalewski, 2002). Ambas as situações não são encontradas nos indivíduos perfurados do Brasil, China ou Namíbia.

Considerando os parâmetros diagnósticos de marcas de predação, tudo indica que as perfurações encontradas em *Cloudina* na Formação Tamengo, Dengying e Gp. Nama possam representar uma das primeiras evidências de predação no registro fóssil. Estas novas observações de perfurações em *Cloudina* para a Formação Tamengo constituem as primeiras prováveis evidências nas Américas e revestem-se de importância para o contexto macroevolutivo da transição Ediacarano/Cambriano, podendo trazer novas implicações para as causas da “explosão” de diversidade do Cambriano. Essas evidências novamente colocam em pauta o papel da co-evolução entre predadores e presas e demonstram uma presença mais generalizada de predadores em oceanos Ediacaranos. Da mesma forma, o hábito gregário e formador dos primeiros recifes vistos em assembleias de *Cloudina* para o Gp. Nama pode ter fornecido força mecânica e resistência contra predadores (Penny *et al.*, 2014)

Em contextos modernos, a ação de predação por meio de *drilling holes* é bastante relatada para gastrópodes naticídeos e/ou muricídeos, mas outros organismos que produzem essas marcas de predação incluem nudibrânquios, octópodes, nematódeos e turbelários (Bromley, 1981). Ainda que marcas de predação circulares fanerozoicas sejam geralmente atribuídas a gastrópodes, é muito complicado atribuir a origem da predação a um táxon. Da mesma forma que outros icnofósseis, diferentes organismos podem produzir perfurações com morfologias idênticas e um mesmo organismo pode originar traços predatórios de morfologias distintas (Kowalewski, 2002).

6.4.2. Associação com esteiras microbianas e microfósseis

Associações de *Cloudina* com estruturas microbialíticas já tinham sido observadas em biostromas estromatolíticos da Formação Byng (Grupo Miette, Canadá) (Hofmann & Mountjoy, 2001), em biohermas da Formação Ara (Conway-Morris *et al.*, 1990), em biostromas estromatolíticos e trombolíticos do Grupo Nama (Grotzinger *et al.*, 2005), em

trombólitos da Formação Taguatiya Guazu (Warren *et al.*, 2011) e em biolaminitos microbianos (*microbial mats*) da Formação Dengying (Cai *et al.*, 2014). Em algumas localidades (*e.g.* Grupo Nama) essas associações constituíram o desenvolvimento dos primeiros recifes de metazoários já relatados para o registro fóssil (Grotzinger *et al.*, 2005; Wood, 2011; Penny *et al.*, 2014).

A presença de espécimes de *Cloudina* na Formação Tamengo intimamente associados com biolaminitos microbianos na amostra GP/1E 6218, assim como com possíveis fósseis de cianobactérias, traz um novo cenário paleoecológico para a transição Ediacarano/Cambriano dessa unidade, assim como expande geograficamente as ocorrências das primeiras interações de metazoários com construções microbianas. A predominância de *Cloudina* nas porções superiores da amostra sem tramas de biolaminitos pode indicar ou preferência de hábitat ou que grandes populações de *Cloudina* impeçam o desenvolvimento das laminações microbianas. Óxidos de ferro sob a forma de goethita estão muito difundidos na amostra, indicando grande quantidade de matéria orgânica original na lama carbonática que posteriormente foi decomposta por microrganismos anaeróbicos (Fig. 26).

Notavelmente, praticamente todos os indivíduos dessa amostra com assembleia autóctone apresentam calcita eodiagenética e goethita entre as abas dos funis, regiões que presumivelmente não continham partes do corpo mole do organismo. Goethita é a forma inferida para alteração diagenética da pirita e a sua presença entre estes espaços “vazios” de *Cloudina* sugere que nesses locais havia matéria orgânica que foi decomposta anaerobicamente na eodiagênese, levando a deposição da pirita (Fig. 46). Essa “massa orgânica” também serviu como barreira para a entrada de sedimento. Ao longo da decomposição da matéria orgânica os espaços vazios que foram criados foram posteriormente preenchidos com calcita eodiagenética (Fig. 46).

A origem dessa matéria orgânica pode estar relacionada com a presença de biofilmes ou comunidades microbianas que teriam tanto impedido a entrada de sedimento quanto fornecido matéria orgânica para a posterior decomposição por bactérias redutoras de sulfato. A ocorrência de espécimes com goethita e CE em apenas alguns lados dos tubos ou em apenas algumas das regiões entre as abas indica uma colonização por biofilmes na qual a comunidade microbiana se desenvolve, onde há espaço livre. Locais entre as abas que tinham pouco espaço ou que foram preenchidos por sedimento antes da colonização podem ter determinado esse padrão desigual de deposição de goethita e CE em alguns indivíduos (Fig. 29).

Figura 46. Modelo de deposição de goethita e calcita eodiagenética entre as abas de *Cloudina*. A- Tubo na interface água/sedimento e/ou esteira. Retângulo indica porções ilustradas em B, C e D. B- Presença de biofilme ou matéria orgânica original; C- Soterramento do espécime com biofilme entre as abas; D- Processos eodiagenéticos de decomposição anaeróbica e posterior transformação da pirita resultam na presença de goethita.

As lâminas petrográficas GP/L1E - 9 e GP/L1E - 100 podem ajudar a explicar a origem dessa “massa orgânica”. Nessas lâminas, alguns indivíduos de *Cloudina* silicificados parcialmente apresentam microesferas nas regiões entre as abas (Fig. 30). Além disso, essas microesferas estão envoltas em um material escuro que foi demonstrado ser carbono por meio da análise Raman (Fig. 31). Ou seja, essas microesferas assim como o material de carbono provavelmente foram os responsáveis pelo impedimento da entrada de sedimento e fornecimento de matéria orgânica para a decomposição anaeróbica.

Não há evidências que possam indicar que tipo de interação representava essa associação de *Cloudina* com comunidades microbianas (*e.g.* mutualismo, comensalismo, parasitismo), mas é provável que esse seja um dos primeiro casos de ectosimbiose do registro fóssil. Quanto à natureza do ectosimbionte, seu tamanho e formato indicam semelhanças com cianobactérias cocóides. Outros ectosimbiontes comuns em invertebrados marinhos atualmente incluem as bactérias quimiossintetizantes. Contudo, o tamanho dessas bactérias é bem menor que o constatado para as microesferas de *Cloudina*, sendo geralmente menor que 10 μm .

6.4.3. Modo de vida e relações intraespecíficas

A amostra GP/1E 6218 ainda reveste-se de importância pelo fato de grande parte de sua assembleia fóssil ser autóctone. A distribuição de tamanho normal, delicadas estruturas das abas preservadas, poucos fragmentos e ausência de estruturas geopetais corroboram a autoctonia. Além de estarem preservados em seu próprio habitat, algumas evidências indicam que esses fósseis estão em posição de vida horizontal ou sub-horizontal, como a não sobreposição dos tubos, espécimes extremamente sinuosos ou com mudanças de crescimento de quase 90° (Fig. 33). Se os espécimes de *Cloudina* nessa amostra tivessem posição de vida vertical, a presença de indivíduos com mudanças de orientação de quase 90° implicariam em pelo menos dois eventos de tombamento para cada um desses tubos, mas o fato de que quase não há espécimes sobrepostos vai contra essa interpretação de tombamento dos tubos. Além disso, se *Cloudina* fosse um *matsticker* que crescia verticalmente junto com esteiras microbianas (Seilacher, 1999), grande parte de seu tubo estaria soterrada. Sendo assim, para a deposição horizontal ou oblíqua dos tubos teria sido necessária altas energias de retrabalhamento e este não é o caso.

Seilacher (1999) interpretou *Cloudina* como tendo sua região oral na altura da interface água-sedimento, enquanto que as regiões mais basais ficariam dentro do substrato. Assim que novas camadas de sedimento se depositavam, *Cloudina* crescia pela acreção de novos funis. Seilacher (1999) ainda argumenta que esse substrato provavelmente fosse constituído por tapetes microbianos, motivo pelo qual cunhou o termo *matsticker*. Apesar de serem escassos os relatos de *Cloudina* em posição de vida, tanto orientações recumbentes quanto verticais já foram aventadas. Por exemplo, Hua *et al.* (2007) sugeriram hábito de vida recumbente para *Cloudina* com base em espécimes da Formação Dengying (China) e Wood (2011) observou tubos de *Cloudina* autóctones em posição de vida horizontal e sub-horizontal. Por outro lado, Warren *et al.* (2011) e Cai *et al.* (2014) notaram alguns indivíduos de *Cloudina* com orientações verticais associados com trombólitos e biolaminitos respectivamente. Cai *et al.* (2013) também observaram tubos com drásticas mudanças de crescimento e inferiram para *Cloudina* modos de vida variáveis, mas predominantemente verticais.

As posições de vida recumbentes dos indivíduos da amostra GP/1E 6218, dos fósseis do Grupo Nama (Wood, 2011) e da Formação Dengying (Hua *et al.*, 2007) contrastada com orientações verticais observadas na Formação Tagatiya Guazu (Warren *et al.*, 2011) e Dengying (Cai *et al.*, 2014) demonstra a versatilidade que estes organismos possuíam com relação ao modo de vida e ao crescimento da concha. Essa plasticidade pode ter trazido

vantagens na exploração do espaço disponível e na estabilização hidrodinâmica das conchas (Hua *et al.*, 2007; Cai *et al.*, 2014).

Alguns espécimes observados na amostra da Formação Tamengo demonstram mudanças de crescimento muito próximas de outros indivíduos que presumivelmente poderiam ter competido por espaço (Fig. 34). Essas mudanças de direção devido à presença de outros indivíduos assemelham-se ao tipo de competição por espaço denominado *stand-off*, observado para organismos clonais atuais e fósseis, no qual os competidores simplesmente adotam posições que evitam ou minimizam contato direto dos pólipos ou zooides (Fagerstrom *et al.*, 2000). Aliado com a habilidade de mudanças na direção de crescimento do tubo, presumivelmente para melhor exploração do substrato (Cai *et al.*, 2014), mecanismos comportamentais para evitar competição por espaço demonstram o desenvolvimento de capacidades sensoriais mais complexas do que antes se pensava para o final do período Ediacarano.

Assim como o desenvolvimento de comportamentos mais complexos durante a transição Ediacarano/Cambriano pode ser visualizada por meio dos icnofósseis, também animais bentônicos sésseis (*Cloudina*) podem ter começado a demonstrar padrões de sistemas sensoriais mais desenvolvidos. A versatilidade no modo de vida de *Cloudina*, como suas capacidades de exploração de espaço, possibilidade de habitats de vida diferentes (*e.g.* trombólitos, estromatólitos, biohermas, tapetes microbianos) e modo de vida gregário (Penny *et al.*, 2014), facilitou sua propagação e pode explicar a sua distribuição global em mares rasos ediacaranos.

6.5. Esqueletogênese

Esqueletogênese se refere aos processos bioquímicos e fisiológicos envolvidos durante a formação de esqueletos mineralizados ou não em organismos. Esses processos, por mais que só possam ser estudados em detalhe em táxons atuais, podem ser parcialmente analisados em fósseis por meio de seu produto final fossilizado (*i.e.* esqueleto). Ainda, desde que sejam de mesmo grupo filogenético, mecanismos e produtos da biomineralização em fósseis podem ser elucidadas por comparações com organismos atuais (Porter, 2010). Por mais que esse não seja o caso de *Cloudina*, cuja afinidade biológica ainda é bastante controversa, algumas noções sobre sua esqueletogênese podem ser estudadas por meio de análises geoquímicas, petrográficas (micro e ultra estrutura) e de imageamento.

Cloudina crescia por meio de sucessivas construções de segmentos em forma de funil dentro de segmentos mais antigos (Grant, 1990; Hua *et al.*, 2003). Hua *et al.* (2005) sugeriram que o manto secretor desse metazoário fosse cilíndrico ou que *Cloudina* tivesse a habilidade de se retrair permitindo que órgãos biomineralizadores construíssem incrementalmente o segmento.

A presença de goethita na região interna de alguns indivíduos de *Cloudina* pode indicar que nessas porções encontrava-se o corpo mole desse organismo. Essas regiões com goethita se estendem ao longo de vários segmentos, sugerindo que o corpo de *Cloudina* não ficasse restrito ao último funil da estrutura tubular, mas apenas sua região secretora de carbonato de cálcio. Por outro lado, águas intersticiais com matéria orgânica dissolvida também podem ter se concentrado nas regiões internas e vazias dos tubos, contrariando a primeira hipótese.

6.5.1. Microestrutura

Petrograficamente diferencia-se duas camadas ou lâminas formando a parede de *Cloudina* proveniente da Formação Tamengo. Zhuravlev *et al.* (2012) também notou uma estrutura bipartite constituída de duas camadas primárias que se unem para formar uma lâmina secundária, em fósseis do Grupo Ibor (Espanha) e Grupo Ara (Omã). Uma das camadas primárias é caracterizada por pequenos cristais digitados, enquanto que a outra é definida por cristais alongados em continuidade óptica aos cristais da primeira.

Análises de MEV do material da Formação Tamengo demonstraram microestrutura microgranular, similar às observadas para uma das camadas primárias vistas por Zhuravlev *et al.* (2012). A camada primária com cristais alongados não foi observada. O padrão reticulado demonstrado (Fig. 38A, C) pode ser resultante de dissolução preferencial de microcristais de calcita arredondados. Considerando o padrão de preservação dos outros espécimes, o indivíduo ilustrado na Fig. 38C provavelmente apresenta a textura reticulada com maiores graus de alteração diagenética.

Hua *et al.* (2003), Feng *et al.* (2003) e Hua *et al.* (2005) também estudaram a microestrutura de *Cloudina*, em fósseis fosfatizados da Formação Dengying (China), e constataram que a parede desses fósseis está preservada por meio de microcristais de fosfato de cálcio. Esses autores interpretam essa estrutura cristalina fossilizada como a microestrutura original da parede. Segundo Zhuravlev *et al.* (2012), as microestruturas observadas para os

espécimes da Espanha e de Omã seriam semelhantes às observadas nos fósseis da China. Da mesma forma, a microestrutura constatada no presente trabalho se assemelha às demonstradas por esses estudos prévios, indicando que diferentes processos de fossilização resultaram na conservação da microestrutura original em diferentes graus de qualidade de preservação.

Contudo, pelo menos para os espécimes da Formação Dengying, a fosfatização de matéria orgânica pode ter influenciado na presença de microcristais de fosfato de cálcio. Por exemplo, cristais de tamanhos e formatos similares foram observados Briggs *et al.* (1993) em experimentos de fosfatização de matéria orgânica. Dahanayake e Krumbein (1985) demonstraram a presença de microcristais de fosfato de cálcio em oóides e oncóides depositados por influência microbiana e Xiao e Knoll (1999) verificaram a presença de microcristais de fosfato de cálcio nos microfósseis da Formação Doushantuo.

Considerando que *Cloudina* possuía uma concha rica em matéria orgânica (Grant, 1990; Conway-Morris *et al.*, 1990), é provável que os processos de fosfatização, que geralmente estão ligados a altos graus de preservação, tenham preservado em partes essa característica orgânica da concha. Distinguir a microestrutura relacionada aos processos de fossilização da microestrutura original dos biominerais é de fundamental importância para a compreensão da esqueletogênese desse importante metazoário ediacarano.

Feng *et al.* (2003) ainda observou ornamentações lineares quase submicrométricas na superfície da concha de *Cloudina*, que foram atribuídas à linhas de crescimento. Cada ornamentação linear é constituída de microcristais de fosfato de cálcio de formatos esféricos a quadrangulares. No entanto, o fato da espessura dessas ornamentações chegarem ou serem inferiores a 1 μm torna improvável que sejam decorrentes de linhas de crescimento, ou, até mesmo, ornamentações *per se*. Outra explicação inclui a fossilização de estruturas orgânicas em formato de fibras alinhadas perpendicularmente com a direção de crescimento. Fibras de colágeno representam um análogo moderno interessante nessa conjectura. Ainda, é possível que essas “ornamentações” representem a visão em plano dos cristais alongados observados por Zhuravlev *et al.* (2012).

É interessante notar também que os fósseis fosfatizados da Formação Dengying não demonstram quaisquer sinais de estrutura bipartite (Hua *et al.*, 2003; Feng *et al.*, 2003; Hua *et al.*, 2005), muito menos cristais alongados associados com uma das camadas primárias. Não é certo se os processos de fossilização teriam influenciado nesse sentido, ou se essa diferença apenas reflete distintas morfologias entre espécies.

Os espécimes calcíticos da Formação Tamengo também não demonstram sinais de cristais alongados e isso pode estar relacionado com diferenças nos graus de preservação considerando a presença de diversos fósseis com sinais de recristalização (Fig. 37). Porém, mesmo sendo rara a preservação da microestrutura original, os casos aqui observados corroboram a textura microgranular e divisão bipartite da concha. Além disso, o padrão reticulado observado (Fig. 38A, C) pode representar a parte da matriz orgânica preservada por carbonato de cálcio.

6.5.2. Composição química

Na formação Tamengo, uma vez que os fósseis estão calcificados, estudos geoquímicos podem fornecer dados menos enviesados quando comparados a fósseis que sofreram processos de dolomitização, silicificação ou fosfatização, como em outros depósitos ao redor do mundo (Hua *et al.*, 2003, 2005; Cortijo *et al.*, 2010).

Constituição orgânica da concha de *Cloudina*

Como já havia sido proposto com base nas deformações plásticas da concha de *Cloudina* (Grant 1990; Conway-Morris *et al.*, 1990), este metazoário teria possuído um esqueleto com grandes quantidades de matéria orgânica, provavelmente depositando pequenos cristais de carbonato de cálcio nesse arcabouço orgânico. As deformações plásticas ocorridas durante a tafonomia dos bioclastos também foram observadas para os espécimes da Formação Tamengo. Além dessa evidência indireta, estudos análises pontuais de Raman demonstram a presença de carbono (carbono amorfo e querogênio pelo Raman e carbono elementar pelo EDS) (Fig. 39, 40). Adicionalmente, mapeamentos químicos de Raman e EDS demonstram maior presença de carbono e menor concentração de Ca e Calcita na concha comparada à rocha e reforçam a interpretação de uma concha originalmente rica em matéria orgânica (Fig. 41-45).

Pontualmente, a análise Raman da amostra GP/1E 99c (Fig. 40) indica que a sílica não substituiu a concha, mas foi depositada em espaços vazios da estrutura funil-em-funil dos tubos de *Cloudina*, similar a um processo de permineralização.

Calcita, calcita magnesiana ou aragonita?

Considerando as dificuldades em inferir a mineralogia original de um fóssil, diversos critérios são utilizados conjuntamente para uma análise mais consistente. Os parâmetros para inferir mineralogia primária incluem: [1] preservação como aragonita ou resquícios de aragonita (indicando mineralogia aragonítica); [2] inferências filogenéticas, *i.e.* grupos atuais de mineralogia conhecida que possam ser comparados aos fósseis; [3] qualidade de preservação da microestrutura original; [4] tipo de microestrutura; [5] concentração de Mg; [6] concentração de Sr; [7] inclusões de microdolomita (Porter, 2007; 2010).

Para *Cloudina*, não há indivíduos preservados como aragonita ou com resquícios desse mineral para os fósseis da Formação Tamengo, assim como não há relatos dessa mineralogia para outras localidades, o que poderia sugerir mineralogia original aragonítica. Comparações filogenéticas não são possíveis para esse táxon, uma vez que suas afinidades biológicas são ainda desconhecidas (Zhuravlev *et al.*, 2012; Vinn & Zaton, 2012).

Cloudina geralmente está preservada com sua microestrutura original, mas para os espécimes da Formação Tamengo, alterações diagenéticas da concha foram observadas. Mesmo assim, a preservação parcial da microestrutura original de *Cloudina* pode indicar, pelo menos, mineralogia calcítica (James & Klappa, 1983; Zhuravlev *et al.*, 2012). A preservação da microestrutura em espécimes fosfatizados não tem implicações nesse contexto, uma vez que processos de fosfatização geralmente replicam a microestrutura original independente de sua mineralogia (Porter, 2010).

Grant (1990), Hua *et al.* (2005) e Wood e Zhuravlev (2008, 2012) consideraram a microestrutura microgranular como indicativo de calcita com alto teor de magnésio para *Cloudina*, baseando-se no trabalho de James e Klappa (1983). Esse último trabalho cita a ocorrência dessa microestrutura no grupo 3, um agrupamento de fósseis e oóides com características petrográficas e geoquímicas similares que podem indicar mineralogia original de calcita magnesiana. Contudo, o grupo 3 de James e Klappa (1983) foi desenvolvido com base em considerações diagenéticas apenas indicativas de calcita com alto teor de magnésio. Esses mesmos autores ressaltaram que não havia uma evidência convincente para determinar entre calcita e calcita magnesiana nas amostras por eles analisadas. Sendo assim, apesar de ser um indicativo de calcita magnesiana, a microestrutura microgranular em si não é um parâmetro muito forte.

Bischoff *et al.* (1985) e Urmos *et al.* (1990) utilizaram espectroscopia Raman para caracterização de calcita e calcita magnesiana e observaram aumentos progressivos da largura

à meia altura máxima das bandas associados com maiores concentrações de Mg na estrutura cristalina da calcita, resultando em elevação na desordem posicional. *Fitting* realizado nas conchas de *Cloudina* demonstraram valores semelhantes (Tab. 3) aos de baixa desordem relatados por Bischoff *et al.* (1985). Apesar de não ser uma técnica quantitativa, a largura à meia altura máxima serve como um bom indicador da caracterização estrutural e pode indicar relativamente a presença ou ausência de Mg. Essa é a primeira vez que *fitting* em bandas de calcita é utilizado para a caracterização estrutural desse mineral em fósseis carbonáticos.

A baixa concentração sugerida pela análise das bandas de calcita do fóssil é corroborada pelos resultados de EDS. Valores de Mg% e MgO% variaram entre 0.11-0.69 e 0.23-1.59, respectivamente. Esses dados indicam que a mineralogia da concha fossilizada de *Cloudina* pode ser definida como calcita com baixo teor de Mg, ou, calcita não magnesiânica. O fato de terem sido medidos valores de magnésio elementar, e não de MgCO₃%, indica que existe a possibilidade do Mg não carbonático ter sido incluído nos valores. Mesmo assim, como os resultados indicam valores muito baixos de Mg% e MgO%, se uma quantidade desse magnésio elementar representar impurezas na estrutura cristalina ao invés de estar na forma de carbonato, isso ainda mais diminuiria a quantidade resultante de MgCO₃%.

Apesar de ser verificada essa composição mineralógica para o fóssil, esses resultados não necessariamente confirmam a mineralogia original do organismo, uma vez que a concha de *Cloudina* pode ter passado por alterações diagenéticas na composição. Vias de estabilização diagenética de calcita magnesiânica podem resultar em perdas significativas de Mg (Bathurst, 1975; Manze & Richter, 1979; Schlager & James, 1978; Nelson, 1988; Allison & Briggs, 1991; Bischoff *et al.*, 1993; Brachert *et al.*, 1998; Brachert & Dullo, 2000).

A estabilização termodinâmica da calcita magnesiânica pode ser alcançada por meio de uma redução na solubilidade da fase adquirida pela a perda de Mg ou outros elementos traços, remoção de material aderido de granulometria fina, pelo aumento de ordem posicional de íons carbonato e cátions, e diminuição de defeitos microestruturais (Bischoff *et al.*, 1993). A estabilização por meio da perda de Mg ocorre em uma simples etapa de dissolução-reprecipitação ou séries de dissolução-reprecipitação. Rochas carbonáticas passando por essas transformações diagenéticas apresentam diferenças na concentração de MgCO₃ através de regiões menos alteradas até regiões que estão mais alteradas diageneticamente (Bischoff *et al.* 1993).

Existem também histórias diagenéticas em que a calcita magnesiânica é estabilizada sem a perda de Mg. Nesses casos, a dissolução de defeitos de superfície e finas partículas aderidas

são responsáveis pela estabilização (Bischoff *et al.* 1993). No registro fossilífero há poucos casos de preservação de calcita sem perda de Mg. Chave (1954) cita a presença de calcita magnesiana em rochas eocênicas ou mais jovens. Alguns trabalhos reportam a ocorrência desse mineral em unidades geológicas mais antigas. Rao e Sharma (1986) encontraram 7.5 mole% de MgCO_3 em calcários proterozoicos e Heinrich e Zankl (1986) observaram calcitas com alto teor de magnésio em rochas do Triássico. Lowenstam (1963) registrou 5 mole% de MgCO_3 em trilobitas do Pennsylvaniano.

No caso de espécimes de *Cloudina* da Fm. Tamengo, se este metazoário possuía uma concha rica em magnésio, a baixa variação nas porcentagens desse elemento em uma mesma região da concha demonstra que a história diagenética não deixou vestígios e que a concha passou por completa e uniforme alteração de suas concentrações originais de Mg, ou, que esse biomineralizador construía uma concha de baixo teor de Mg. Outros elementos traços observados, como Al, Si, Na, K e Fe, não apresentaram variações de concentração que pudessem estar correlacionadas com as variações de Mg, mas provavelmente também foram afetados pela diagênese.

Curiosamente, a variação de alumínio e silício apresentaram correlações positivas com valores de Pearson iguais a 0,88. A correlação de Al e Si pode ser explicada pela presença desses dois elementos em minerais siliciclásticos. Como essas análises pontuais foram realizadas na concha de *Cloudina*, é provável que este organismo possa ter incorporado pequenos cristais de sedimento siliciclástico do ambiente em sua concha. De qualquer forma, não há evidências se *Cloudina* incorporaria esses minerais siliciclásticos por controle biológico ou apenas eram pequenos cristais que adeririam à concha durante a vida do animal.

Dickson (2003) argumenta que variações maiores que 1000 ppm indicam composições mineralógicas originais aragoníticas. As análises de XRF demonstraram que não há grande variação de Sr entre o fóssil e a rocha e podem sugerir que de fato este organismo não possuía concha de aragonita.

Grant (1990) inferiu para *Cloudina* mineralogia de calcita com alto teor de Mg também com base em dolomitização preferencial. Domke *et al.* (2009) da mesma forma notaram dolomitização preferencial em *Cloudina* das Formações Reed e Deep Spring. Porém, a dolomitização preferencial pode depender de outros fatores como área de superfície e porosidade (Land, 1967; Murray & Lucia, 1967; Zempolich & Baker, 1993; Sibley, 2003).

No caso das Formações Dengying (China) e Formação Birba (Omã), onde também ocorrem fósseis dolomitizados, esses se encontram em uma litologia dolomítica. Sendo assim,

para esses casos, a dolomitização não implica em mineralogias originais do bioclasto, mas sim uma mesma história diagenética dentro do pacote sedimentar.

O mapeamento Raman de um espécime de *C. hartmanae* do Grupo Nama demonstrou que o fóssil está preservado como calcita e uma pequena região em volta da concha está dolomitizada. Além da região com dolomita, há sedimentos de mineralogias calcíticas. Nesse caso, não há dolomitização preferencial do fóssil, mas sim de uma pequena região em volta da concha, indicando que pelo menos para alguns casos, a dolomitização não ocorre no fóssil por mais que ocorra em regiões próximas. Também, é provável que a região dolomitizada represente cimentos sinsedimentares que foram depositados ao redor da concha, similares aos observados por Grant (1990), e que possuíam altas concentrações de Mg. Se de fato essa hipótese estiver correta, então a presença de inclusões microdolomíticas, outra evidência de mineralogia calcítica de alto teor de Mg, pode estar relacionada com os cimentos sinsedimentares e não com a concha. Nesse contexto, o crescimento de cristais de microdolomita ocorreria na região do cimento e durante seu crescimento atingiriam e transpassariam a concha de *Cloudina*. Isso explicaria o fato de perfurações quadrangulares estarem presentes na concha desse fóssil sem implicar em uma mineralogia de calcita de alto teor de magnésio para este organismo.

Assim como outros critérios já abordados (*e.g.* dolomitização preferencial e microestrutura microgranular), calcita euhedral sinsedimentar desenvolvida em continuidade óptica com os cristais da concha segundo alguns autores também sugere uma mineralogia de calcita com alto teor de magnésio para *Cloudina* (Wood & Zhuravlev, 2008, 2012; Zhuravlev *et al.*, 2012). Novamente, algumas ressalvas devem ser analisadas antes de considerar esse parâmetro. Porter (2010) cita a ocorrência de crescimentos de cristais de calcita orientados em diversos tipos de substratos. Sendo assim, calcita sinsedimentar desenvolvida em *Cloudina* não necessariamente implicaria em alguma mineralogia original.

Recentemente sugeriu-se que o uso de determinado biomineral por um clado, pela primeira vez na sua história evolutiva, pode ser influenciado pela química dos oceanos (*i.e.* oceanos aragoníticos ou calcíticos) e, em certo grau, também pela ecologia deste táxon (Wood & Zhuravlev, 2012). No Ediacarano, segundo Wood e Zhuravlev (2012), os esqueletos desenvolvidos eram constituídos de aragonita ou calcita com alto teor de Mg, o que estaria de acordo com a presença de oceanos aragoníticos na época. Contudo, os resultados aqui expostos demonstram que inferir mineralogia original para um táxon não é uma tarefa simples e necessita de estudos geoquímicos aprofundados. Nesse sentido, Porter (2010) definiu

Cloudina como de mineralogia desconhecida. Fósseis desse metazoário na Formação Tamengo estão preservados como calcita com baixo teor de magnésio. Contudo, isso não necessariamente implica que essa mineralogia era original. Já níveis de Sr similares entre o fóssil e a rocha indicam possível composição calcítica e a preservação parcial de microestruturas corrobora esta afirmação, descartando a possibilidade de mineralogia aragonítica.

7. CONCLUSÕES

Cloudina é um dos fósseis mais emblemáticos do final do período Ediacarano, representando um dos primeiros animais biomineralizadores do registro fóssil. Considerado como fóssil guia do Ediacarano Superior, esse fóssil ocorre em diversas localidades globalmente. Durante décadas *Cloudina* foi estudado e muito conhecimento tem sido acumulado desde então. Mesmo assim, algumas dúvidas ainda permanecem (*e.g.* afinidades biológicas) e algumas ocorrências ainda foram pouco estudadas. Um desses casos era a Formação Tamengo. Desde a descoberta de *Cloudina* nos carbonatos dessa unidade, pouco tinha sido abordado sobre sua paleobiologia; e mesmo sua taxonomia causava certa confusão na literatura. O presente trabalho estudou diversas faces dentro do contexto paleobiológico de *Cloudina* e trouxe novos dados também a respeito de sua tafonomia, inclusive utilizando esse bioclasto como ferramenta de interpretação paleoambiental. A utilização de técnicas paleométricas, como Espectroscopia Raman, EDS, Fluorescência de Raios-X, MEV, dentre outras, foi fundamental no desenvolvimento do trabalho.

As principais conclusões obtidas com os resultados desse estudo podem ser divididas nas 4 seções a seguir:

1. Tafonomia

Cloudina demonstrou ser um bioclasto de grande utilidade em análises paleoambientais de paleocorrentes. Para três superfícies em um afloramento, bioclastos desse organismo resultaram em padrões NNE-SSW e NE-SW, assim como também em WNW-ESE. A partir desses resultados, foi interpretado, no presente trabalho, que a linha de costa pode ter apresentado direções N-S durante o desenvolvimento da Formação Tamengo e que as direções de correntes variaram desde quase paralelas, até, possivelmente, perpendiculares com relação à costa. Essas análises lançam nova luz ao contexto paleoambiental e reforçam a necessidade de mais análises, utilizando esses fósseis tubulares como indicadores de paleocorrentes.

O contexto tafonômico dos bioclastos, como relatado anteriormente, fortalece a interpretação de que houve grande influência de transporte e retrabalhamento. Os resultados desses processos foram observados petrograficamente e incluem fragmentação, desarticulação, deformação plástica, neomorfismo e dissolução das conchas de *Cloudina*. Dentre esses, a dissolução da concha é pela primeira vez vista para *Cloudina*. Evidências de

calcita eodiagenética também foram observados em alguns espécimes retrabalhados e indicam uma deposição dessa CE anterior ao retrabalhamento. Essa CE é mais ubíqua em uma amostra com assembleia autóctone. As deformações plásticas causaram padrões curiosos, de formatos poligonais, mas que não representam morfologia original. Essas alterações também foram responsáveis por estruturas, vistas em cortes verticais, que se assemelham a “espinhos” e foram interpretados dessa maneira (Gaucher *et al.*, 2003), mas ausência de padrão e presença em apenas parte da população indicam origens tafonômicas.

2. Taxonomia

A análise biométrica, realizada separando os espécimes de *Cloudina* em grupos determinados pela quantidade de camadas em seção transversal, revelou padrões bimodais tanto para diâmetros externos e internos. Essa bimodalidade pode ser explicada pela mistura de populações originais de tamanhos diferentes (*e.g.* *C. hartmanae* e *C. riemkeae*). Sendo assim, *Cloudina lucianoi* não deve mais ser considerado como táxon válido, pois, além do tamanho não ser um caráter apropriado para definir uma espécie e a distribuição dos diâmetros de “*C. lucianoi*” ainda abranger o de outras espécies, esse caráter, na verdade, representa uma mistura espacial e tafonômica de morfotipos de dimensões diferentes.

A presença de uma população menor e comparável a *C. riemkeae* em amostra autóctone da Formação Tamengo, e que tinha sido erroneamente atribuída a uma nova espécie de *Cloudina* (*C. latilabrum* nom. nud.) (Meira, 2011), corrobora a hipótese da existência de populações originais de tamanhos distintos. Ainda nessa amostra, espécimes maiores e fragmentados estão associados a uma população de menor diâmetro, podendo indicar habitats diferentes, agregados juvenis ou até diferenciação ontogenética de nicho.

3. Paleoecologia

Perfurações observadas em três espécimes de *Cloudina* representam a primeira observação dessas estruturas em fósseis desse metazoário na Formação Tamengo e nas Américas. É provável que essas aberturas circulares na concha de *Cloudina* sejam as primeiras evidências de predação em animais no registro fóssil. A presença dessas perfurações na Formação Tamengo aumenta a extensão geográfica dessas evidências e aponta para uma maior presença de predadores em mares ediacaranos. O aparecimento de macrófagos

certamente teve grande influência na escalação ecológica e no estabelecimento da co-evolução predador-presa, podendo ser um dos fatores responsáveis pela grande diversificação da vida animal no Cambriano.

Pela primeira vez também são relatadas associações de *Cloudina* com estruturas microbialíticas, definidas como um biolaminito microbiano para a Fm. Tamengo. Associações desse metazoário e microbialitos já tinham sido observadas em outras localidades, como no Canadá, Namíbia, Paraguai, China e Omã, e representam o ambiente de vida de *Cloudina*. Microfósseis filamentosos também foram observados conjuntamente na amostra de microbialito e *Cloudina* e podem fazer parte da microbiota das esteiras microbianas. Esses dados trazem novas percepções sobre os paleoambientes da Formação Tamengo e o hábitat de vida de *Cloudina*, sendo a segunda ocorrência desse metazoário com biolaminitos.

Nessa assembleia autóctone, a presença ubíqua de calcita eodiagenética e goethita entre as abas dos funis de *Cloudina* podem ser explicadas por uma “massa orgânica” original que impediu a entrada de sedimento e que forneceu compostos para a decomposição anaeróbica. Por sua vez, a decomposição levou a deposição de pirita, a qual foi alterada diageneticamente para goethita. Essa “massa orgânica” pode ter sua origem em ectosimbiontes de *Cloudina*. Em fósseis parcialmente silicificados, microesferas foram encontradas nas regiões entre as abas e podem ser remanescentes fossilizados dessa microbiota simbiote. Outra possibilidade é que essas microesferas representem as bactérias redutoras de sulfato. Esses resultados apontam para um dos primeiros casos de ectosimbiontes no registro fóssil, trazendo novas implicações para a paleoecologia e tafonomia de *Cloudina*.

Cloudina é interpretado como um epibionte filtrador. Contudo, seu modo de vida demonstra certa versatilidade. As interpretações originais figuravam esse metazoário como um *matsticker*, ou seja, um organismo que permanecia verticalmente ao plano de acamamento e com sua região oral acima da interface água-sedimento, em ambientes dominados por construções microbianas. Algumas evidências de posição vertical foram observadas (Warren *et al.*, 2011; Cai *et al.*, 2014) mas interpretações considerando um modo de vida horizontal também foram propostos e constatados (Hua *et al.*, 2007; Wood, 2011). Aqui são relatados espécimes de *Cloudina* em posição de vida horizontal, com mudanças na direção de crescimento de quase 90°. Essa capacidade de redirecionar o crescimento do tubo deve ter permitido um melhor aproveitamento do espaço disponível para o organismo. Nesse sentido, também se inserem as evidências de mudanças na direção de crescimento devidas a presença de outros indivíduos. Provavelmente, este comportamento deve também ter permitido que

Cloudina evitasse competição intraespecífica e demonstra capacidades sensoriais e cognitivas ainda não vistas em fósseis Ediacaranos.

4. Esqueletogênese

A presença de goethita na região interna dos tubos indica que o corpo mole de *Cloudina* pode ter ocupado a extensão de vários segmentos, ao invés de apenas se restringir às porções distais da estrutura tubular, implicando que os órgãos secretores de carbonato de cálcio também estivessem restritos nessas porções. Contudo, contrariamente, águas intersticiais podem ter carregado matéria orgânica dissolvida para dentro dos espaços vazios dos tubos. Se o primeiro caso for corroborado, será a primeira vez que evidências de corpo mole de *Cloudina* são encontradas. Esses resultados são de grande importância para a interpretação morfológica de *Cloudina*, traçando semelhanças com anelídeos poliquetas atuais.

Cloudina possuía microestrutura microgranular constituindo sua concha. Essa característica já observada para outras localidades é também constatada para os espécimes calcificados da Formação Tamengo. Apesar de cristais alongados não terem sido observados, a divisão bipartite é observada em lâminas petrográficas, corroborando o trabalho de Zhuravlev *et al.* (2012).

A concha de *Cloudina* de fato possuía grandes quantidades de matéria orgânica, como pode ser visto através das análises pontuais e mapeamento Raman. Os resultados de EDS também demonstram a presença de carbono. A quantidade de magnésio mensurada classifica a mineralogia do fóssil como calcita de baixo teor de magnésio, porém, a ausência desse elemento não implica necessariamente em uma concha de mineralogia original igual à do fóssil. A baixa variação de Mg em vários pontos na concha indica que houve uma perda homogênea de Mg ou pode indicar que essas concentrações são similares às originais. Os resultados de EDS são corroborados pelas análises dos espectros Raman através da técnica de *fitting*, caracterizando o carbonato de cálcio do fóssil como sendo de baixa desordem posicional e que pode estar relacionado com também baixas concentrações de Mg. A baixa variação de Sr entre o fóssil e a rocha sugere composições originais calcíticas em favor de aragoníticas.

A preservação parcial da microestrutura também pode indicar mineralogia original calcítica. Outros critérios, como microestrutura microgranular e cimentos sinsedimentares

desenvolvidos ao redor de conchas de *Cloudina* são considerados menos confiáveis para definir essa questão.

REFERÊNCIAS

- Allison, P. A., Briggs, D. E. G. (1991). *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Topics in Geobiology, 9. New York: Plenum Press.
- Almeida, F. F. M. (1965). Geologia da Serra da Bodoquena (Mato Grosso), Brasil. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM*, 219, 1-96.
- Almeida, F. F. M. (1984). Província Tocantins, setor Sudoeste. In F.F.M. Almeida, & Y. Hasui (Eds.), *O Pré-Cambriano do Brasil* (pp. 265-281). São Paulo: Edgard Blücher.
- Alvarenga, F. F. M., & Saes, G. S. (1992). Estratigrafia e sedimentologia do Proterozoico Médio e Superior da região sudeste do Cráton Amazônico. *Revista Brasileira de Geociências*, 22(4), 493-499.
- Alvarenga, C. J. S., & Trompette, R. (1992). Glacially influenced sedimentation in the later Proterozoic of the Paraguay Belt (Mato Grosso, Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 92, 85-105.
- Alvarenga, C. J. S., & Trompette, R. (1993). Evolução tectônica brasileira da Faixa Paraguai: a estruturação da região de Cuiabá. *Revista Brasileira de Geociências*, 23(1), 18-30.
- Alvarenga, C. J. S., Moura, C. A. V., Gorayeb, P. S. S., & Abreu, F. A. M. (2000). Paraguay and Araguaia Belts. In U. G. Cordani, E. J. Milani, A. Thomaz Filho, D. A. Campos (Eds.), *Tectonic Evolution of South America* (pp. 183-193). Rio de Janeiro: 31st International Geological Congress.
- Alvarenga, C. J. S., Boggiani, P. C., Babinski, M., Dardenne, M. A., Figueiredo, M. F., Santos, R. V., & Dantas, E. L. (2009). The Amazonian Palaeocontinent. In C. Gaucher, A. N. Sial, G. P. Halverson, H. E. Frimmel (Eds.), *Neoproterozoic–Cambrian Tectonics, Global Change and Evolution: A Focus on Southwestern Gondwana* (pp. 15-28). Developments in Precambrian Geology, vol. 16. Elsevier.
- Alvarenga, C. J. S., Boggiani, P. C., Babinski, M., Dardenne, M. A., Figueiredo, M. F., Dantas, E. L., Uhlein, A., Santos, R. V., Sial, A. N., & Trompette, R. (2011) Glacially influenced sedimentation of the Puga Formation, Cuiabá Group and Jacadigo Group, and associated carbonates of the Araras and Corumbá groups, Paraguay Belt, Brazil. In E. Arnaud, G. P. Halverson, & G. Shields-Zhou (Eds.), *The Geological Record of Neoproterozoic Glaciations* (487-497). London: Geological Society, Memoirs.
- Antcliffe, J. B., Callow, R. H. T., & Brasier, M. D. (2014) Giving the early fossil record of sponges a squeeze. *Biological Reviews*, 89(4), 972-1004.

- Babcock, L. E., Grunowb, A. M., Sadowskic, G. R., Leslie, S. A. (2005) *Corumbella*, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 220, 7-18.
- Babinski, M., Boggiani, P. C., Fanning, C. M., Fairchild, T. R., Simon, C. M., & Sial, A. N. (2008). U-PB SHRIMP geochronology and isotope chemostratigraphy (C, O, Sr) of the Tamengo Formation, Southern Paraguay Belt, Brazil. In *VI South American Symposium on Isotope Geology* (pp. 160). San Carlos de Bariloche.
- Barroso, F. R. G., Viana, M. S. S., Filho, M. F. L., Agostinho, S. M. O. 2012. First Ediacaran fauna occurrence in Northeastern Brazil (Jaibaras Basin, ?Ediacaran-Cambrian): preliminary results and regional correlation. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86(3), 89-102
- Baumiller, T. K. (1990). Non-predatory drilling of Mississippian crinoids by platyceratid gastropods. *Palaeontology*, 33, 743-748.
- Baumiller, T. K., Leighton, L. R., & Thompson, D. (1999). Boreholes in brachiopods of the Fort Payne Formation (Lower Mississippian, central USA). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 147, 283-289.
- Bathurst, R. G. C. (1975). *Carbonate Sediments and Their Diagenesis* (2nd Ed.): New York: Elsevier.
- Becker-Kerber, B., Zucatti da Rosa, A. L., Gabas, S. G., Leme, J. M., & Pacheco, M. L. A. F. (2013). O registro fossilífero de metazoários ediacaranos na América do Sul e suas implicações nos estudos sobre origem e complexificação da vida animal. *Geologia USP – Série Científica*, 13(3), 51-64.
- Bengtson, S., & Conway Morris S. (1992). Early radiation of biomineralizing phyla. In J. H. Lipps, P. W. Signor (Eds.), *Origin and early radiation of the Metazoa* (pp. 447-481). New York: Plenum Press.
- Bengtson, S., & Zhao, Y. (1992). Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons. *Nature*, 257, 367-369.
- Bengtson, S. (1994). The advent of animal skeletons. In S. Bengtson (Ed.), *Early life on Earth* (pp. 412-425). New York: Columbia University Press.
- Berridge, M. J., Bootman, M. D., & Lipp, P. (1998). Calcium – a life and death signal. *Nature*, 395, 645-648.
- Beurlen, K., & Sommer, F.W. (1957). Observações estratigráficas e paleontológicas sobre o calcário Corumbá. *Boletim de Geologia e Mineralogia / DNPM* 168, 1–35.

- Billings, E. (1872). On some fossils from the Primordial rocks of Newfoundland. *The Canadian Naturalist*, 6, 465-479.
- Bischoff, W. D., Sharma, S. K., & Mackenzie, F. T. (1985). Carbonate ion disorder in synthetic and biogenic magnesian calcites: a Raman spectral study. *American Mineralogist*, 70, 581-589.
- Bischoff, W. D., Bertram, M. A., Mackenzie, F. T., & Bishop, F. C. (1993). Diagenetic stabilization pathways of magnesian calcites. *Carbonates and Evaporites*, 8(1), 82-89.
- Boggiani, P.C. (1997). *Análise estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozóico) Mato Grosso do Sul*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Boggiani, P. C., Gaucher, C., Sial, A. N., Babinski, M., Simon, C. M., Riccomini, C., Ferreira, V. P., Fairchild, T. R. (2010). Chemostratigraphy of the Tamengo Formation (Corumbá Group, Brazil): A contribution to the calibration of the Ediacaran carbon-isotope curve. *Precambrian Research*, 182, 382-401.
- Bohm, E. L., Futterer, D., & Kaminiski, E. (1978). Algal calcification in some Codiaceae (Chlorophyceae): Ultrastructure and location of skeletal deposits. *Journal of Phycology*, 14, 486-493.
- Bootman, M. D., Collins, T. J., Peppiatt, C. M., Prothero, L. S., MacKenzie, L., Smet, P. D., Travers, M., Tovey, S. C., Seo, J. T., Berridge, M. J., Ciccolini, F., & Lipp, P. (2001). Calcium signalling - an overview. *Cell & Developmental Biology*, 12, 3-10.
- Bootman, M. D., Rietdorf, K., Hardy, H., Dautova, Y., Corps, E., Pierro, C., Stapleton, E., Kang, E., & Proudfoot, D. (2012). Calcium signalling and regulation of cell function. In eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Brachert, T. C., Betzler, C., Braga, J. C., & Martin, J. M. (1998). Microtaphofacies of a warm-temperate carbonate ramp (uppermost Tortonian/lower Messinian, southern Spain). *Palaios*, 13, 459-475.
- Brachert, T. C., & Dullo, W.-C. (2000). Shallow burial diagenesis of skeletal carbonates: selective loss of aragonite shell material (Miocene to Recent, Queensland Plateau and Queensland Trough, NE Australia) – implications for shallow cool-water carbonates. *Sedimentary Geology*, 136, 169-187.
- Brain, C. K. (2001). Some observations on *Cloudina*, a terminal Proterozoic index fossil from Namibia. *African Earth Sciences*, 33, 475-480.
- Brasier, M. D. (1992). Nutrient-enriched waters and the early skeletal fossil record. *Journal of the Geological Society*, 149, 621-629.

- Briggs, D. E. K., Kear, A. J., Martill, D. M., & Wilby, P. R. (1993). Phosphatization of soft-tissue in experiments and fossils. *Journal of the Geological Society, London*, 150, 1035-1038.
- Brennan, S. T., Lowenstein, T. K., Horita, J. (2004). Seawater chemistry and the advent of biocalcification. *Geology*, 32, 473-476.
- Bromley, R. G. (1981). Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geologica Hispanica*, 16, 55-64.
- Cai, Y., Hua, H., Schiffbauer, J. D., Sun, B., & Yuan, X. (2014). Tube growth patterns and microbial mat-related lifestyles in the Ediacaran fossil *Cloudina*, Gaojiashan Lagerstätte, South China. *Gondwana Research*, 25(3), 1008-1018.
- Canfield, D. E., & Teske, A. (1996). Late Proterozoic rise in atmospheric oxygen concentration inferred from phylogenetic and sulphur-isotope studies. *Nature*, 382, 127-132.
- Canfield, D. E., Poulton, S. W., & Narbonne, G. M. (2007). Late Neoproterozoic deep-ocean oxygenation and the rise of animal life. *Nature*, 315, 92-95.
- Cappellen, P.V. (2003). Biomineralization and Global Biogeochemical Cycles. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 54(1), 357-381.
- Chave, K.E. (1954). Aspects of the biogeochemistry of Mg, 2: Calcareous sediments and rocks: *Journal of Geology*, 62, 587-599.
- Chen, M., & Wang, Y. (1977). Tubular animal fossils in the middle Dengying Formation, Upper Sinian, East Yangtze Gorge. *Chinese Science Bulletin*, 22, 219-221.
- Chen, M., Chen, Y., & Qian, Y. (1981). Some tubular fossils from Sinian–Lower Cambrian boundary sequences, Yangtze Gorge. *Bulletin, Tianjin Institute of Geology and Mineral Resources*, 3, 117-124.
- Chen, Z., & Sun, W. (2001). Late Sinian (tubular) metazoan fossils: *Cloudina* and *Sinotubulites* from southern Shaanxi. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 18, 180-202.
- Chen, Z., Bengtson, S., Zhou, C. M., Hua, H., & Yue, Z. (2008). Tube structure and original composition of *Sinotubulites*: shelly fossils from the late Neoproterozoic in southern Shaanxi, China. *Lethaia*, 41, 37-45.
- Clapham, M. E., & Narbonne, G. M. (2002). Ediacaran epifaunal tiering. *Geology*, 30, 627-630.
- Clapham, D. E. (2007). Calcium signalling. *Cell*, 131: 1047-1058.
- Cloud, P. (1976). Beginnings of biospheric evolution and their biogeochemical consequences. *Paleobiology*, 2, 351-387.

- Cohen, B. L. (2005). Not armour, but biomechanics, ecological opportunity and increased fecundity as keys to the origin and expansion of the mineralized benthic metazoan fauna. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 483-490.
- Conway Morris, S., Mattes, B. W., & Menge, C. (1990). The early skeletal organism Cloudina: new occurrences from Oman and possibly China. *American Journal of Science*, 290-A, 245-260.
- Côrrea, J. A., Correia-Filho, F. C. L., Cislewski, G. Neto, C., Cavallon, L. A., Cerqueira, N. L. S., & Nogueira, V. L. (1979). Geologia das regiões Centro e Oeste de Mato Grosso. Projeto Bodoquena. Departamento Nacional de Produção Mineral DNPM/CPRM. Série Geologia Básica.
- Cortijo, I., Martínus, M., Jensen, S., & Palacios, T. (2010). A new species of Cloudina from the terminal Ediacaran of Spain. *Precambrian Research*, 176, 1-10.
- Cortijo, I., Cai, Y., Hua, H., Schiffbauer, J. D., Xiao, S. (2014). Life history and autecology of an Ediacaran index fossil: Development and dispersal of *Cloudina*. *Gondwana Research*, in press.
- Dahanayake, K., & Krumbein, W. E. (1985). Ultrastructure of a microbial mat-generated phosphorite. *Mineralium Deposita*, 20, 260-265.
- Debrenne F., & Zhuravlev A. Y. (1997). Cambrian food web: a brief review. *Geobios*, 20, 181-188.
- Del'Arco, J. O., Trapanoff, I., Pereira, L. G. M., Souza, S. L., & Luza, D. S. (1981). Geologia do Pré-Cambriano na folha SE-21 Corumbá. In Simpósio de Geologia do Centro-Oeste, Goiânia, 154-176.
- Degens, E. T., Kazmierczak, J., & Ittekkot, V. (1985). Cellular response to Ca^{2+} stress and its geological implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, 30, 115-135.
- Dickson, J. A. D. (2003). Neomorphism and recrystallization. In G. V. Middleton (Ed.), *Encyclopedia of Sediments and Sedimentary Rocks* (pp. 460-462). Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Dominguez, D. C. (2004). Calcium signaling in bacteria. *Molecular Microbiology*, 54(2), 291-297.
- Domke, K. L., Bottjer, D. J., & Corsetti, F. A. 2009. Who is that mysterious biomineralizer? The diagenetic masking of *Cloudina*'s paleoecology in the White-Inyo region of California and Nevada, USA. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 41(7), 31.
- Donoghue, P. C. J., Bengtson, S., Dong, X.-P., Gostling, N. J., Huldtgren, T., Cunningham, J. A., Yin, C., Yue, Z., Peng, F., & Stambanoni, M. (2006). Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossil embryos. *Nature*, 442, 680-683.
- Dove, P. M. (2010). The rise of skeletal biominerals. *Elements*, 6, 37-42.

- Droser, M. L., & Gehling, J. G. (2008). Synchronous Aggregate Growth in an Abundant New Ediacaran Tubular Organism. *Nature*, 319, 1660-1662.
- Dzik, J. (2007). The Verdun Syndrome: simultaneous origin of protective armour and infaunal shelters at the Precambrian–Cambrian transition. *Geological Society, London, Special Publications*, 286, 405-414.
- Erwin, D. H., Laflamme, M., Tweedt, S. M., Sperling, E. A., Pisani, D., & Peterson, K. J. (2011). The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science*, 334, 1901-1907.
- Ettensohn, C. A., Illies, M. R., Oliveri, P., & De Jong, D. L. (2003). Alx1, a member of the Cart1/Alx3/ Alx4 subfamily of Paired-class homeodomain proteins, is an essential component of the gene network controlling skeletogenic fate specification in the sea urchin embryo. *Development*, 130, 2917-2928.
- Evans, J. W. (1912). The sudden appearance of the Cambrian fauna. *Compte Rendu de la Xie Session du Congrès Géologique International*, 1, 543-546.
- Fagerstrom, J. A., West, R. R., Kershaw, S., Cossey, P. J. (2000). Spatial competition among clonal organisms in extant and selected paleozoic reef communities. *Facies*, 42, 1-24.
- Fedonkin, M. A., & Waggoner, B. M. (1997). The late Precambrian fossils *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. *Nature*, 388, 868-871.
- Fedonkin, M. A. (1985). Precambrian metazoans : the problems of preservation, systematics and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 311, 27-44.
- Feng, W., Chen, Z., Sun, W. (2003). Diversification of skeletal microstructures of organisms through the interval from the latest Precambrian to the Early Cambrian. *Science in China (Series D)*, 46(10), 977-985.
- Ford, T. D. (1958). Pre-Cambrian fossils from Charnwood forest. *Proceedings of the Yorkshire Society*, 31(8) 211-217.
- Freitas, B. T. (2010). *Tectônica e sedimentação do Grupo Jacadigo*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Gaucher, C., Boggiani, P. C., Sprechmann, P., Sial, A. N., & Fairchild, T. R. 2003. Integrated correlation of the Vendian to Cambrian Arroyo del Soldado and Corumbá Groups (Uruguay and Brazil): palaeogeography, palaeoclimatic and palaeobiology implications. *Precambrian Research*, 120, 241-278.
- Gaucher, C., Poiré, D. G., Gómez Peral, L., & Chigolino, L. (2005). Litoestratigrafía, bioestratigrafía y correlaciones de las sucesiones sedimentarias del Neoproterozoico-Cámbrico del Cratón del

- Rio de la Plata (Uruguay y Argentina). *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 12(2), 145-160.
- Germis, G. J. B. (1972). New shelly fossils from Nama Group, South West Africa. *American Journal of Science*, 272, 752-761.
- Gilbert, D. L. (1996). Evolutionary aspects of atmospheric oxygen and organisms. In M. J. Fregly, C. M. Blatteis (Eds.), *Environmental Physiology* (pp. 1059-1094, v. 2). New York: Oxford University Press.
- Glaessner, M. F. (1959). Precambrian Coelenterata from Australia, Africa and England. *Nature*, 183, 1472-1473.
- Gorzalak, P., Salamon, M. A., Trzysiok, D., Niedzwiedzki, R. (2013) Drill Holes and Predation Traces versus Abrasion-Induced Artifacts Revealed by Tumbling Experiments. *PLoS ONE*, 8(3), e58528. doi:10.1371/journal.pone.0058528
- Grant, S.W.F. (1990). Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossil for the terminal Proterozoic. *American Journal of Science*, 290-A, 261-294.
- Grotzinger, J. P. (1989). Facies and evolution of Precambrian carbonate depositional systems: emergence of the modern platform archetype. In P. D. Crevello, et al. (Eds), *Controls on Carbonate Platform and Basin Development* (pp. 79-106). Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication 44.
- Grotzinger, J. P. (1990). Geochemical model for Proterozoic stromatolite decline. *American Journal of Science*, 290-A, 80-103.
- Grotzinger, J. P., Watters, W. A., Knoll, A. H. (2000). Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia. *Paleobiology*, 26(3), 2000.
- Grotzinger, J. P., Adams, E. W., & Schröder, S. (2005). Microbial–metazoan reefs of the terminal Proterozoic Nama Group (c. 550–543 Ma), Namibia. *Geological Magazine*, 142(5), 499-517.
- Hahn, G., & Pflug, H. D. (1985). Die Cloudinidae n. fam., Kalk-Röhren aus dem Vendium und Unter-Kambrium. *Senckenbergiana Lethaea*, 65, 413-431.
- Halverson, G. P., Dudás, F. Ö., Maloof, A. C., & Bowring, S. A. (2007). Evolution of the $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ composition of Neoproterozoic seawater. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 256, 103-129.
- Hardie, L. A. (2003). Secular variations in Precambrian seawater chemistry and the timing of Precambrian aragonite seas and calcite seas. *Geology*, 31, 785-788.

- Harper, E. M. (2003). Assessing the importance of drilling predation over the Palaeozoic and Mesozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 210, 185-198.
- Heinrich, R., & Zankl, H. (1986). Diagenesis of Upper Triassic Wetterstein reefs of the Bavarian Alps. In H. Schroeder, & B. H. Purser (Eds.), *Reef Diagenesis* (pp. 245-268). New York: Springer-Verlag.
- Hill, E., & Bonney, T. G. (1877). On the pre-Carboniferous rocks of Charnwood Forest: Part 1. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 34, 199-239.
- Hillis, L. W. (1959). A revision of the genus *Halimeda* (order Siphonales). *Publications of the Institute of Marine Science*, 6, 321-403.
- Hof, C. H. J., & Briggs, D. E. G. (1997). Decay and mineralization of mantis shrimps (Stomatopoda: Crustacea) - A key to their fossil record. *Palaaios*, 12, 420-438.
- Hofmann, H. J., & Mountjoy, E. W. (2001). *Namacalathus-Cloudina* assemblage in Neoproterozoic Miette Group (Byng Formation), British Columbia: Canada's oldest shelly fossils. *Geology*, 29, 1091-1094.
- Horita, J., Zimmermann, H., & Holland, H. D. (2002). Chemical evolution of seawater during the Phanerozoic: implications from the record of marine evaporates. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66, 3733-3756.
- Hua, H., Zhang, L., Zhang, Z., & Wang, J. (2000). New fossil evidence from latest Neoproterozoic Gaojiashan biota, south Shaanxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 39, 381-390.
- Hua, H., Pratt, B. R., & Zhang, L.-Y. (2003). Borings in *Cloudina* shells: complex predator-prey dynamics in the terminal Neoproterozoic. *Palaaios*, 18, 454-459.
- Hua, H., Chen, Z., Yuan, X., Zhang, L.-Y., & Xiao, S. (2005). Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal *Cloudina*. *Geology*, 33(4), 277-280.
- Hua, H., Chen, Z., & Yuan, X. (2007). The advent of mineralized skeletons in Neoproterozoic Metazoa - new fossil evidence from the Gaojiashan Fauna. *Geological Journal*, 42, 263-279.
- Hutchinson, G. E. (1961). The biologist poses some problems. *American Association for the Advancement of Science Publication*, 67, 85-94.
- Jackson, D. J., McDougall, C., Green, K., Simpson, F., Wörheide, G., & Degnan, B. M. (2006). A rapidly evolving secretome builds and patterns a sea shell. *BMC Biology*, 4, 40.
- Jackson, D. J., Macis, L., Reitner, J., Degnan, B. M., & Worheide, G. (2007). Sponge paleogenomics reveals an ancient role for carbonic anhydrase in skeletogenesis. *Science*, 316, 1893-1895.
- James, N. P., & Klappa, C. F. (1983). Petrogenesis of Early Cambrian reef limestones, Labrador, Canada. *Journal of Sedimentary Petrology*, 53, 1051-1096.

- Javaux, E. (2011). Early eukaryotes in Precambrian oceans. In M. Gargaud, P. Lopez-Garcia, & H. Martin (Eds.), *Origins and Evolution of Life: An Astrobiological Perspective* (414-449). New York: Cambridge University Press.
- Jensen, S., Droser, M. L., Gehling, J. G. (2005). Trace fossil preservation and the early evolution of animals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 220, 19-29
- Kazmierczak, J., Ittekott, V., & Degens, E. T. (1985). Biocalcification through time: environmental challenge and cellular response. *Palaeontologische Zeitschrift*, 59, 15-33.
- Kazmierczak, J., Kempe, S., & Kremer, B. (2013). Calcium in the Early Evolution of Living Systems: A Biohistorical Approach. *Current Organic Chemistry*, 17, 1738-1750.
- Kempe, S., & Degens, E. T. An early soda ocean? *Chemical Geology*, 53, 95-108.
- Kinsman, D. J. J. (1969). Interpretation of Sr^{2+} concentrations in carbonate minerals and rocks. *Journal of Sedimentary Petrology*, 39, 486-508.
- Kirschvink, J. L., & Hagadorn, J. W. (2000). A grand unified theory of biomineralization. In E. Bäuerlein (Ed.), *The biomineralization of nano- and micro-structures* (pp. 139-150). Weinheim: Wiley-VCH Verlag GmbH.
- Knoll, A. H., & Swett, K. (1990). Carbonate deposition during the Late Proterozoic era: an example from Spitsbergen. *American Journal of Science*, 290-A, 104-132.
- Knoll, A. H. (2003) Biomineralization and evolutionary history: *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 54: 329-356. DOI:10.2113/0540329.
- Knoll, A. H., Walter, M. R., Narbonne, G. M., Christie-Blick, N. (2006). The Ediacaran Period: A new addition to the geologic time scale. *Lethaia*, 39, 13-30.
- Kontorovich, A. E., Varlamov, A. I., Grazhdankin, D. V., Karlova, G. A., Klets, A. G., Kontorovich, V. A., Saraev, S. V., Terleev, A. A., Belyaev, S. Y., Varaksina, I. V., Efimov, A. S., Kochnev, B. B., Nagovitsin, K. E., Postnikov, A. A., & Filippov, Y. F. (2008). A section of Vendian in the east of West Siberian Plate (based on data from the Borehole Vostok 3). *Russian Geology and Geophysics*, 49, 932-939.
- Kovalevych, V. M., Marshall, T., Peryt, T. M., Petrychenko, O. Y., Zhukova, S. A. (2006). Chemical composition of seawater in Neoproterozoic: results of fluid inclusion study of halite from Salt Range (Pakistan) and Amadeus Basin (Australia). *Precambrian Research*, 144, 39-51.
- Kowalewski, M., Simões, M. G., Torello, F. F., Mello, L. H. C., Ghilardi, R. P. (2000). Drill holes in shells of Permian benthic invertebrates. *Journal of Paleontology*, 74, 532-543.
- Kowalewski, M. (2002). The fossil record of predation: an overview of analytical methods. *Paleontological Society Papers*, 8, 3-42.

- Laflamme, M., Xiao, S., & Kowalewski, M. (2009). Osmotrophy in modular Ediacara organisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(34), 14438-14443.
- Laflamme, M., Flude, L. I., Narbonne, G. M. (2012). Ecological Tiering and the Evolution of a Stem: The Oldest Stemmed Frond from the Ediacaran of Newfoundland, Canada. *Journal of Paleontology*, 86(2), 193-200.
- Lak, M., Fleck, G., Azar, D., Engel, M. S., Kaddumi, H. F., Neraudeau, D., & Tafforeau, P. (2009). Phase contrast X-ray synchrotron microtomography and the oldest damselflies in amber (Odonata: Zygoptera: Hemiphlebiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156, 913-923.
- Land, L.S. (1967). Diagenesis of skeletal carbonates. *Journal of Sedimentary Petrology*, 37, 914-930.
- Leme, J. M., Rodrigues, S., Simões, M., & Van Iten, H. (2004). Sistemática dos Conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado do Paraná, Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2): 213-222.
- Leme, J. M., Van Iten, H., Pacheco, M. L. A. F., Fairchild, T. R., Rodrigues, F., Galante, D., Boggiani, P. C., & Simões. An advanced conulariid (Cnidaria) from the Ediacaran of Brazil and its evolutionary implications. No prelo.
- Lenton, T. M., Boyle, R. A., Poulton, S. W., Shields-Zhou, G. A., & Butterfield, N. J. (2014). Co-evolution of eukaryotes and ocean oxygenation in the Neoproterozoic era. *Nature Geoscience*, 7, 257-265.
- Lipps, J. H., Bengtson, S. & Fedonkin, M. A. (1992). In J. W. Schopf, & C. Klein, *The Proterozoic Earth: A Multidisciplinary Study* (437-441). Cambridge: Cambridge University Press.
- Livingston, B. T., Killian, C. E., Wilt, F., Cameron, A., Landrum, M. J., Ermolaeva, O., Sapojnikov, V., Maglott, D. R., Buchanan, A. M., & Etensohn, C. A. (2006). A genome-wide analysis of biomineralization-related proteins in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Developmental Biology*, 300, 335-348.
- Lowenstam, H. A., & Epstein, S. (1957). On the origin of sedimentary aragonite needles of the Great Bahama Bank. *J. Geol.* 65, 364-375.
- Lowenstam, H. (1963). Biologic problems relating to the composition and diagenesis of sediments. In T. W. Donnelly (Ed.), *The Earth Sciences* (pp. 137-195). University Chicago Press.
- Lowenstam, H. A., & Margulis, L. (1980). Evolutionary prerequisites for early Phanerozoic calcareous skeletons. *BioSystems*, 12, 27-41.
- Lowenstam, H. A. (1981). Minerals formed by organisms. *Science*, 211, 1126-1131.
- Lowenstam, H. A., & Weiner, S. (1989). *On Biomineralization*. New York: Oxford University Press.

- Lowenstein, T. K., Timofeeff, M. N., Brennan, S. T., Hardie, L. A., Demicco, R. V. (2001). Oscillations in Phanerozoic seawater chemistry: evidence from fluid inclusions. *Science*, 294, 1086-1088.
- Lucas, S. (2001). Taphotaxon. *Lethaia*, 34, 30.
- Maciel, P. (1959). Tilito Cambriano(?) no Estado de Mato Grosso. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 81, 31-39.
- Mann, S. (1993). Biomineralization: the hard part of bioinorganic chemistry. *Journal of the Chemical Society, Dalton Transactions*, 1-9.
- Mann, S. (2002). *Biomineralization: Principles and Concepts in Bioinorganic Materials Chemistry*. Oxford: Oxford University Press.
- Manze, U., & Richter, D. K. (1979). Die Veränderung des $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -Verhältnisses in Seeigelcoronen bei der Umwandlung von Mg-Kalzit in Kalzit unter meteorisch-vadosen Bedingungen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 158, 334-345.
- Marshall, C. R. (2003). Nomethetism and understanding the Cambrian “explosion”. *Palaios*, 18, 195-56.
- Matsukuma, A. (1978). Fossil boreholes made by shell-boring predators or commensals, Part I: Boreholes of capulid gastropods. *Venus*, 37, 29-45.
- Menard, J. W., & Boucot, A. J. (1951). Experiments on the movement of shells by water. *American Journal of Science*, 249, 131-151.
- McMenamin, M. A. S. (1985). Basal Cambrian small shelly fossils from the La Cienega Formation, Northeastern Sonora, Mexico. *Journal of Paleontology*, 59, 1414-1425.
- McMenamin, M. A. S., & McMenamin, D. L. S. (1990). *The Emergence of Animals - The Cambrian Breakthrough*. New York: Columbia University Press.
- Meira, F. V. E. (2011). Caracterização Tafonômica e estratigráfica de *Cloudina lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957) Zaine & Fairchild, 1985, no Grupo Corumbá, ediacarano do sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Melezhik, V. A., Gorokhov, I. M., Kuznetsov, A. B., & Fallick, A. E. (2001). Chemostratigraphy of Neoproterozoic carbonates: implications for ‘blind dating’. *Terra Nova*, 13, 1-11.
- Morais, L. P. C. 2013. Paleobiologia da Formação Bocaina (Grupo Corumbá), Ediacarano, Mato Grosso do Sul. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Murdock, D. J. E., & Donoghue, P. C. J. (2011). Evolutionary origins of animal skeletal biomineralization. *Cell Tissues Organs*, 194, 98-102.
- Murray, R. C., & Lucia F. J. (1967). Cause and control of dolomite distribution by rock selectivity. *Geological Society of America Bulletin*, 78, 21-36.
- Nagle, J. S. (1967). Wave and current orientation of shells. *Journal of Sedimentary Petrology*, 37(4), 1124-1138.
- Narbonne, G. M. (2005). The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. *Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences*, 33, 421-442.
- Narbonne, G. M., Xiao, S., & Shields, G. A. (2012). The Ediacaran Period. In *The Geologic Time Scale* (pp. 413-435).
- Nelson, C.S. (1988). An introductory perspective on non-tropical shelf carbonates. *Sediment. Geol.* 60, 2-12.
- Nogueira A.C.R. 2003. *A plataforma carbonática Araras no sudoeste do Cráton Amazônico, Mato Grosso: estratigrafia, contexto paleoambiental e correlação com os eventos glaciais do Neoproterozóico*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nogueira, A. C. R., & Riccomini, C. (2006). O Grupo Araras (Neoproterozoico) na parte norte da Faixa Paraguai e sul do craton amazônico, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 36(4), 576-587.
- Nursall, J. R. (1959). Oxygen as a prerequisite to the origin of the Metazoa. *Nature*, 183, 1170-1172.
- Oliveira, R. S. (2010). *Depósitos de rampa carbonática neoproterozóica do Grupo Corumbá, região de Corumbá, Mato Grosso do Sul*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará.
- Pacheco, M. L. A. F., Leme, J. M., & Machado, A. F. (2011). Taphonomic analysis and geometric modeling for the reconstitution of the Ediacaran metazoan *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Tamengo Formation, Corumbá Basin, Brazil). *Journal of taphonomy*, 9(4), 269-283.
- Pacheco, M., Galante, D. Leme, J., Rodrigues F., Bidola, P., Hagadorn, W., Stockmar, M., Herzen, J., Pfeiffer, F., and Marques, A. C. (2015). Insights into the skeletonization, lifestyle, and affinity of the unusual Ediacaran fossil *Corumbella*. *PLOS ONE*, no prelo.
- Penny, A. M., Wood, R., Curtis, A., Bowyer, F., Tostevin, R., & Hoffman, K.-H. (2014). Ediacaran metazoan reefs from the Nama Group, Namibia. *Science*, 344, 1504-1506.

- Perry, R. S., McLoughlin, N., Lynne, B. Y., Sephton, M. A., Oliver, J. D., Perry, C. C., Campbell, K., Engel, M. H., Farmer, J. D., Brasier, M. D., & Staley, J. T. (2007). Defining biominerals and organominerals: direct and indirect indicators of life. *Sedimentary Geology*, 201, 157-179.
- Porter, S. M. (2007). Seawater chemistry and early carbonate biomineralization. *Science*, 316, 1302.
- Porter, S. M. (2010). Calcite and aragonite seas and the *de novo* acquisition of carbonate skeletons. *Geobiology*, 8, 256-277.
- Ramsay, A. C. (1858). *Charnwood Forest: A Descriptive Catalogue of the Museum of Practical Geology*. London.
- Rao, C. G., & Sharma, D. K. (1986). High-magnesium calcite from Sorgharwari limestone-shale rhythmites of Lower Vindhyan (Proterozoic) age, Lesser Himalayas, northwest India. *Sedimentary Geology*, 49, 281-290.
- Runnegar, B. (1982). Oxygen requirements, biology and phylogenetic significance of the late Precambrian worm *Dickinsonia*, and the evolution of the burrowing habit. *Alcheringa*, 6, 223-239.
- Sawaki, Y., Ohno, T., Fukushi, Y., Komiya, T., Ishikawa, T., Hirata, T., & Maruyama, S. (2008). Sr isotope excursion across the Precambrian–Cambrian boundary in the Three Gorges area, South China. *Gondwana Research*, 14, 134-147.
- Sawaki, Y., Ohno, T., Tahata, M., Komiya, T., Hirata, T., Maruyama, S., Windley, B.F., Han, J., Shu, D., & Li, Y. 2010. The Ediacaran radiogenic Sr isotope excursion in the Doushantuo Formation in the Three Gorges area, South China. *Precambrian Research*, 176, 46-64.
- Sawaki, Y., Tahata, M., Ohno, T., Komiya, T., Hirata, T., Maruyama, S., Han, J., Shu, D. 2013. The anomalous Ca cycle in the Ediacaran ocean: Evidence from Ca isotopes preserved in carbonates in the Three Gorges area, South China. *Gondwana Research*, 25(3), 1070-1089.
- Schlager, W., James, N. P. (1978). Low-magnesian calcite limestone forming at the deep-sea floor, Tongue of the Ocean, Bahamas. *Sedimentology*, 25, 675-702.
- Seilacher, A. (1999). Biomat-related lifestyles in the Precambrian. *Palaaios*, 14, 86-93.
- Seilacher, A., Grazhdankin, D., & Legouta, A. (2003). Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontological Research*, 7(1), 43-54.
- Seilacher, A. & Hagadorn, J. W. (2010). Early molluscan evolution: evidence from the trace fossil record. *Palaaios*, 25, 565-575.
- Shields, G., Stille, P., Brasier, M. D., Atudorei, N.-V. (2007). Stratified oceans and oxygenation of the late Precambrian environment: a post glacial geochemical record from the Neoproterozoic of W. Mongolia. *Terra Nova*, 9, 218-222.

- Shields-Zhou, G., & Och, L. (2011). The case for a Neoproterozoic Oxygenation Event: geochemical evidence and biological consequences. *GSA Today*, 21(3): 4-11.
- Sibley, D. (2003). Dolomite textures. In G. V. Middleton (Ed.), *Encyclopedia of Sediments and Sedimentary Rocks* (pp. 231-234). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Simkiss, K. (1977). Biomineralization and detoxification. *Calcified Tissue Research*, 24, 199-200.
- Signor, P. W., McMenamia, M. A. S., Gevintzman, D. A., Mount, J. F. (1983). Two new Pre-trilobite fauna from western North America. *Nature*, 303, 415-418.
- Signor, P. W., Mount, J. F., & Onken, B. R. (1987). A pretrilobite shelly fauna from the White Inyo Region of eastern California and western Nevada. *Journal of Paleontology*, 61, 425-438.
- Simões, M., Rodrigues, S., Leme, J. M. & Van Iten, H. (2003). Some Middle Paleozoic Conulariids (Cnidaria) as possible examples of taphonomic artifacts. *Journal of Taphonomy*, 1(3), 165-186.
- Skinner, H. C. W., & Jahren, A. H. 2004. Biomineralization. In W. Schlesinger (Ed.), *Biogeochemistry, Treatise on Geochemistry*, 8. Nova York: Elsevier.
- Skinner, H. C. W. (2005). Biominerals. *Mineralogical Magazine*, 69(5), 621-641.
- Soares, S.P., Simões, M. & Leme, J. M. (2008). O papel da fossilização e do intemperismo na sistemática de trilobites Phacopida (Calmoniidae e Homalonotidae) do Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11(2), 117-128.
- Sprigg, R. C. (1947). Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 71, 212-223.
- Sprigg, R. C. (1949). Early Cambrian “jellyfishes” of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 73, 72-99.
- Steiner, M., Li, G., Qian, Y., Zhu, M., & Erdtmann, D.-D. (2007). Neoproterozoic to early Cambrian small shelly fossil assemblages and a revised biostratigraphic correlation of the Yangtze Platform (China). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254, 67-99.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hozowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R. F., Lazzari, V., Marivaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P., & Zabler, S. (2006). Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Journal of Applied Physics*, 83, 195-202.
- Tohver, E., D'Agrella-Filho, M. S., Trindade, R. I. F. (2006). Paleomagnetic record of Africa and South America for the 1200-500 Ma interval, and evaluation of Rodinia and Gondwana assemblies. *Precambrian Research*, 147, 193-222.

- Tucker, M. E. (1992). The Precambrian-Cambrian boundary: seawater chemistry, ocean circulation and nutrient supply in metazoan evolution, extinction and biomineralization. *Journal of the Geological Society, London*, 149, 655-668.
- Urmos, J., Sharma, S. K., Mackenzie, F. T. (1991). Characterization of some biogenic carbonates with Raman spectroscopy. *American Mineralogist*, 76, 641-646.
- Vermeij, G. J. (1989). The origin of skeletons. *Palaios*, 5, 585-589.
- Vermeij, G. J. (2002). Evolution in the consumer age: predators and the history of life. *Paleontological Society Papers*, 8, 375-393.
- Vinn, O., & Zaton, M. (2012). Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomineralized organism *Cloudina* (Ediacaran): structural and ontogenetic evidences. *Carnets de Géologie*, CG2012_A03, 39-46.
- Waggoner, B. (1998). Interpreting the earliest metazoan fossils: what can we learn? *American Zoologist*, 38, 975-982.
- Warren, L. V. (2011). Tectônica e sedimentação do Grupo Itapucumi (Neoproterozoico, Paraguai Setentrional). Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Warren, L. V., Fairchild, T. R., Gaucher, C., Boggiani, P. C., Poiré, D. G., Anelli, L. E., & Inchausti, J. C. G. 2011. *Corumbella* and in situ *Cloudina* in association with thrombolites in the Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay. *Terra Nova*, 23(6), 382-389.
- Warren, L. V., Quaglio, F., Riccomini, C., Simões, M. G., Poiré, D. G., Strikis, N. M., Anelli, L. E., & Strikis, P. C. 2014. The puzzle assembled: Ediacaran guide fossil *Cloudina* reveals an old proto-Gondwana seaway. *Geology*, 42(5), 391-394.
- Weiner, S., Dove, P. M., (2003). An overview of biomineralization and the problem of the vital effect. In P. M. Dove, S. Weiner, J. J. De Yoreo (Eds.), *Biomineralization* (pp. 1-31). Mineralogical Society of America. Review in Mineralogy and Geochemistry, 54. Washington, D.C.
- Werner, E. E., Gilliam, J. F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 393-425.
- Wood, R. A., Grotzinger, J. P., Dickson, J. A. D. (2002). Proterozoic modular biomineralized metazoan from the Nama Group, Namibia. *Science*, 296, 2383-2386.
- Wood, R. A. (2011). Paleoecology of the earliest skeletal metazoan communities: implications for early biomineralisation. *Earth-Science Reviews*, 106, 184-190.

- Wood, R. A., & Zhuravlev, A. Y. (2012). Escalation and ecological selectivity of mineralogy in the Cambrian Radiation of skeletons. *Earth-Science Reviews*, 115, 249-261.
- Wörheide, G., Jackson, D.J. 2011. Animal Biocalcification, Evolution. In: Reitner, J., Thiel, V. Encyclopedia of Geobiology. Springer, Netherlands. 53-58.
- Yuan, X., Chen, Z., Xiao, S., Zhou, C., & Hua, H. (2011). An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. *Nature*, 470, 390-393.
- Xiao, S., Zhang, Y., Knoll, A. H. (1998). Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature*, 391, 553-558.
- Xiao, S., & Knoll, A. H. (1999). Fossil preservation in the Neoproterozoic Doushantuo phosphorite Lagerstätte, South China. *Lehtia*, 32, 219-240.
- Xiao, S., & Laflamme, M. (2009). On the eve of animal radiation: Phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 31-40.
- Xiao, S., Zhou, C., Liu, P., Wang, D., & Yuan, X. (2014). Phosphatized Acanthomorphic Acritarchs and Related Microfossils from the Ediacaran Doushantuo Formation at Weng'an (South China) and their Implications for Biostratigraphic Correlation. *Journal of Paleontology*, 88(1), 1-67.
- Zaine, M. F., & Fairchild, T. R. (1985). Comparison of *Aulophycus luciano* Beurlen & Sommer from Ladário (MS) and the genus *Cloudina* Germs, Ediacaran of Namibia. *Anais Academia Brasileira de Ciências*, 57, 130.
- Zaine, M. F., & Fairchild, T. R. (1987). Novas considerações sobre os fósseis da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, SW do Brasil. In *X Congresso Brasileiro de Paleontologia Rio de Janeiro*, SBP, 2, (797-806).
- Zaine, M. F. (1991). *Análise dos fósseis de parte da Faixa Paraguai (MS, MT) e seu contexto temporal e paleoambiental*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Zempolich, W. G., Baker, P. A. (1993). Experimental and natural mimetic dolomitization of aragonite ooids. *Journal of Sedimentary Petrology*, 63, 596-606.
- Zhang, L., Dong, J., Tian, S., & Ding, L. (1992). Gaojiashan Biota. In L. Ding, L. Zhang, Y. Li, J. Dong (Eds.), *Study on the Late Sinian-Cambrian Biota of the North Margin of the Yangtze Platform* (33-64). Beijing: Science and Technology Publishing House.
- Zhang, L., & Hua, H. (2000). Late Sinian tubular fossils and their significance. *Acta Palaeontologica Sinica*, 39, 326-333.

- Zhou, C., Xie, G., McFadden, K., Xiao, S., & Yuan, X. (2007). The diversification and extinction of Doushantuo-Pertatataka acritarchs in South China: causes and biostratigraphic significance. *Geological Journal*, 42, 229-262.
- Zhuravlev A. Y., Wood R. A. (2008) Eve of biomineralization: controls on skeletal mineralogy. *Geology*, 36, 923-926.
- Zhuravlev, A. Y., Liñán, E., Vintaned, J. A. G., Debrenne, F., & Fedorovet, A. B. (2012). New Finds of Skeletal Fossils in the Terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57(1), 205-224.

ANEXO I – Artigo para ser submetido para Acta Paleontologica Polonica

Taphonomy and taxonomy of the late Ediacaran skeletonized *Cloudina lucianoi* from
Tamengo Formation, Brazil

BECKER-KERBER, B; LEME, J. M.; PACHECO, M. L. A. F.

Key words: *Cloudina*, Ediacaran Period, Taxonomy, Corumbá Group

Bruno Becker Kerber [bruno.becker92@gmail.com], Juliana de Moraes Leme [leme@usp.br], Institute of Geosciences, São Paulo University, São Paulo, Rua do Lago, 562, Cidade Universitária, CEP 05508-080, Brazil.

Mírian Liza Alves Forancelli [forancelli.ufscar@gmail.com], Departament of Biology, Federal University of São Carlos, Sorocaba, Rodovia João Leme dos Santos (SP-264), Km 110, Bairro do Itinga. CEP 18052-780, Brazil.

Biom mineralized metazoans first appeared in fossil record in the Late Ediacaran Period (~551-543 Ma). During this time, great environmental modifications, such as the rise of oxygen levels (Canfield et al. 2007) and the release of nutrients in oceans (Papineau 2010; Mills et al. 2014), as well as ecological changes (Fike et al. 2006; Dzik 2007; Penny et al. 2014) may have increased the input of ions into the oceans and boosted the appearance of macrophagous predators (Bengtson and Zhao 1992; Hua et al. 2003).

Indeed, biomineralization was one of the most impressive and impactful evolutionary innovations in the history of life. The appearance and diversification of biomineralized organisms changed ocean chemistry and biogeochemical cycles (Lowenstam and Weiner 1989; Cappellen 2003), provided new niches and ecological opportunities (Wood 2011; Penny et al. 2014) for organisms that could have played a role in the posterior “Cambrian explosion” of diversity, and produced a new form of clast that marked the sedimentary record (Warren et al. 2013).

However, the ediacaran assembly of biomineralized organisms is not very diverse, comprising about 13 genera (Zhuravlev et al. 2012). Among these organisms, the iconic conical-tubular *Cloudina* is the most geographically widespread and abundant biomineralized index fossil in latest Ediacaran carbonatic rocks (Germis 1972; Grant 1990; Conway Morris et al. 1990; Hofmann and Mountjoy 2001; Hua et al. 2003, 2005; Cortijo et al. 2010; Becker-Kerber et al. 2013). Worldwide, *Cloudina* sometimes co-occur with other biomineralized Ediacaran taxa (e.g. *Namacalathus* and *Corumbella*) (Hofmann and Mountjoy 2001; Amthor et al. 2003; Hua et al. 2003; Pacheco et al. 2011; Pacheco et al. in press).

Cloudina is a conical-tubular fossil constructed by a series of stacked funnels (the so-called funnel-in-funnel structure) (Hua et al. 2005). The first segment of the tube is a cone (i.e. the base of the segment is closed) and the subsequent segments are funnels that grew one within another. Germis (1972) discovered *Cloudina* in carbonatic sediments of Nama Group, and

described two species for this genus based on size classes. *C. hartmanae*, the bigger species, has a width ranging between 2.5-6.5 mm and *C. riemkeae* ranging from 0.3 to 1.3 mm is the smaller species (Germs, 1972). Besides size classes, there are no other clear morphological characteristic that distinguish these two species (Grant 1990; Hua et al. 2003).

Recently, Cortijo et al. (2010) described another Cloudina from Ediacaran sediments in Spain. These newly discovered fossils that were named as *C. carinata* presents a very different morphology compared to the other species, such the presence of external longitudinal crests, funnels with a basal constricted opening and a thickened apertural rim. These great differences in morphology were the reason to some authors to propose that this fossil could be a different genus in the family Cloudinidae (Zhuravlev et al. 2012).

Worldwide, the lack of taxonomic characters to distinguish between *C. hartmanae* and *C. riemkeae* caused some confusion in the literature. For example, Grant, (1990) suggested that *C. hartmanae* and *C. riemkeae* could belong to the same taxon. In fact, Hua et al. (2003) and Hua et al. (2005) did not followed the systematic stated by Germs (1972) and only considered *C. hartmanae* as the valid taxon. On the other hand Zhuravlev et al. (2012) still considered the distinction between the two species.

In Brazil, in the same manner that *C. hartmanae* and *C. riemkeae*, *Cloudina lucianoii* (Corumbá Group, Brazil) was characterized by the size distribution of its external width, varying between 0.2 and 3.8 mm (Zaine and Fairchild 1985; Hahn and Pflug 1985; Zaine 1991; Gaucher et al. 2003). This size distribution, in addition to its intermediary position, even overlap that of *C. hartmanae* and *C. riemkeae*, creating a more problematic scenario for *Cloudina* taxonomy.

Understanding the taxonomic diversity of late Ediacaran biomineralized animals is of great importance to better explains this paradigmatic evolutionary moment of the history of animal life on Earth. Here we evaluate the validity of using external width as the only and/or mainly

morphological feature to taxonomical classification of *C. luciano* by the means of morphological and taphonomical evidences.

Geological setting

Corumbá Group, crops out in the southern Paraguay Belt at Mato Grosso do Sul state (southwest of Brazil). It is inserted in the geological context of the Rio Apa Block and probably evolved in a rift-to-drift scenario (Alvarenga et al. 2000). Corumbá Group overlies conformably the Puga Formation that has diamictites with likely glaciogenic origin. Isotopic studies performed in the Corumbá Group found C and Sr curves that are comparable with other late Ediacaran units (Grotzinger et al. 1995; Amthor et al. 2003; Boggiani et al. 2010). The presence of the index fossil *Cloudina* and others Ediacaran fossils (*Corumbella*, leiosphaers and vendotaenids), together with ages dated ca. 543-545 Ma by U-Pb SHRIMP zircon at the top, corroborates the late Ediacaran age for this geologic unit (Gaucher et al. 2003; Babinski et al. 2008; Alvarenga et al. 2009; Boggiani et al. 2010).

With a thickness of approximately 600 m (Gaucher et al. 2003), from the base to the top, the Corumbá Group is composed of sandstones and siltstones of the Cerradinho Formation, changing to dolostones, dolomitic stromatolites and phosphorites of the Bocaina Formation (Fig. 1). The Bocaina Formation are overlain by the mudstones and marls of the Tamengo Formation. Finally, the Corumbá Group ends with the siltstones of the Guaicurus Formation (Almeida 1965, 1984; Boggiani 1997; Trompette et al. 1998; Alvarenga et al. 2000; Gaucher et al. 2003; Boggiani et al. 2010). The abundant metazoan fossils *Cloudina* and *Corumbella*, and also the microfossils (*Myxococcoides* sp., *Bavlinella faveolata*) and vendotaenids (*Vendotaenia antique*, *Eoholynia corumbensis*), characterize Tamengo Formation (Zaine and Fairchild 1985, 1987; Zaine 1991; Gaucher et al. 2003; Pacheco et al. 2011; Fairchild et al.

2012). More specifically, the Tamengo Formation comprises calcisiltites with siliciclastic intercalation and intraclastic breccia at the base, changing towards the top to marls, bioclastic limestones with hummocky cross-stratification and calcisiltites (Fig. 1). Therefore, this sequence is interpreted as a shallow marine environment that sometimes has transitions to deep water (Spangenberg et al. 2013).

Fig. 1. Geological map and stratigraphic framework and the outcrops studied of Tamengo Formation, Corumbá Group, Brazil.

Materials and methods

All samples examined are deposited in the Scientific Collection of the Geosciences Institute at the University of São Paulo. Most of this material was collected by earlier studies mainly in three localities at Corumbá and Ladário cities, as follow: Saladeiro (now known as Porto Sobramil), Laginha and Corcal quarries (Zaine and Fairchild 1985, 1987; Zaine 1991; Meira 2011).

To address the question of *C. luciano*i taxonomy from Neoproterozoic deposits of Brazil, a biometrical analysis was performed through the measurement of internal and external width in thin sections, as well as the evaluation of the taphonomic alteration in these fossils. The specimens were separated in four classes based on the number of layers presented in cross section (one, two, three and four layers). Later, the internal and external widths were measured in all classes, with the exception of specimens with one layer, which were not considered as having external or internal width, since there is no way to define if the layer corresponds to an internal or an external one. This procedure of grouping the tubes based on

number of layers allows the identification of patterns that can be morphological or taphonomical in origin. For example, tubes with only one layer are more likely to represent abraded specimens and, in the other hand, tubes with two or more layers are less altered and can show morphological features more accurately. In addition, others taphonomic alterations also were analyzed, such as the presence of plastic deformations, recrystallization and fragmentation.

Taphonomic alterations

It is well known that taphonomic artifacts can produce morphological alterations that lead to taxonomic misleading and creation of taphotaxa (Lucas 2001). Different alterations have been previously observed in *Cloudina* specimens from Namibia and Oman (Grant 1990; Conway-Morris et al. 1990) including fragmentation, disarticulation and plastic deformations.

Fragmentation and disarticulation of the tubes are commonly related for *Cloudina* deposits from Tamengo Formation, since almost all of them represent storm deposits or reworked bioclasts. This reflected the abundance of crescentic fragments observed in thin sections and the presence of tubes with very short lengths. These alterations probably occurred by the breakdown of the outer portions of the flare and disarticulation of the segments. Furthermore, the presence of geopetal structures in some specimens clearly indicate that the deposition was a result of energetic fluxes and that the tubes were already without organic remains of the internal soft body at the time of deposition.

Diagenetic alterations and neomorphism in some specimens destroyed the thin layers of *Cloudina* walls modifying significantly the number of layers identified in cross section.

Plastic deformations in *Cloudina* also are common in specimens from Tamengo Formation, reinforcing previous interpretations (Grant 1990; Conway-Morris et al. 1990) that considered

the shell of this organism as composed of significant amount of organic matter. Curiously, we observed, in cross section of the tubes, polygonal shapes with sharp edges created by plastic deformation as a result of mechanical forces, probably during burial. The number of sharp edges can vary between one and more than five. In longitudinal section of the tubes, plastic deformation might produce a sort of protuberances that seems like spines. These "spines" have a clear taphonomic origin (Fig. 2), since they do not present morphological patterns, are not present in all individuals and also have varying degrees of deformation. These structures were previously interpreted as morphological features of *Cloudina lucianoi* (spines of Gaucher et al. 2003), but are here reinterpreted as of taphonomical origin.

Gaucher et al. (2003) also claimed to have found the basal peduncle of *C. lucianoi* in thin sections. Though, it is more probable that this is an effect of the inclination of the section that transected the tube, the same problem that creates the patterns of segments with closed base, causing misinterpretations on the morphology of *Cloudina* (Hua et al. 2005)

Likewise previous works (Grant 1990), evidences of early diagenetic calcite (EDC) were also found in this study. Grant (1990) suggested that the deposition of EDC in the empty spaces on the external surface, between the flare of the funnels, occurred before burial, perhaps even in the organism life time. If this interpretation is correct, so this EDC probably could have provided a more resistant carapace to *Cloudina* (Grant 1990). The EDC found in some specimens presented a "ghost" of the funnel-in-funnel construction due to the early precipitation of calcite between the flares. Remains of carapace only within the early diagenetic calcite indicate that portions of the flares with no protection were stripped off when the tubes were transported (Fig. 2). This suggests that either EDC was deposited when the organism was still alive, or most likely in the early diagenesis within the substrate, with subsequent reworking and redeposition.

Fig. 2. Schematic representation of taphonomic alterations observed on *Cloudina* tubes.

Size measurements of *Cloudina*

In reworked specimens, external width of *Cloudina luciano*i ranges between 160 μ m to 3351 μ m (N=284), overlapping the size distribution of *C. hartmanae* and *C. riemkeae*. The size presented a bimodal distribution in all classes of *Cloudina* bioclasts (Fig. 3), but it is not present when considering the size distribution of all the classes together (Fig. 4). Furthermore, the different classes of size occur together in the same stratigraphic levels analyzed (*i.e.* there are not a gradation of sizes as a result of selection).

Fig. 3. Size distribution of reworked *Cloudina* from Tamengo Formation, Corumbá Group. **A.** Class of one layer. **B.** External width of two layers class. **C.** External width of three layers class. **D.** Internal width of two layers class. **E.** Internal width of three layers class. **F.** Size distribution of classes of two, three and four layers. Bin size: 200 μ m. *n* A= 81; *n* B=98; *n* C=65; *n* D=98; *n* E=65; *n* F=172.

Fig. 4. Size distribution of populations with one to four layers in cross-section (*n*=).

One sample yielding hundreds of presumably autochthonous fossils of *Cloudina* was measured as well. The size range of the *in situ* assemblage presents a normal distribution ranging from ca. 100 μ m to 2200 μ m in external width. Only few specimens with larger sizes occur outside the normal distribution (Fig. 5), and these outsiders corresponds to allochthonous and fragmented specimens in the sample (Fig. 6). On the other hand, the population of the normal distribution corresponds to the autochthonous individuals (Fig. 6).

Fig. 5. Size distribution of the *autochthonous* fossil assemblage of *Cloudina* ($n=295$).

Fig. 6. Autochthonous and allochthonous specimens in the un-reworked assemblage.

Strong correlations between internal and external widths for two layers ($p = 0.95$), three layers ($p = 0.96$), and all classes ($p = 0.94$), were observed in *Cloudina*. Interestingly, all the correlations showed an increase in the dispersion of the data after some point (Fig. 7).

Fig. 7. Correlations of internal and external width. **A.** Class of two, three and four layers. **B.** Class of two layers. **C.** Class of three layers. **D.** Class of four layers. Correlation coefficient of Pearson indicated by p . n A=86; n B=195; n C=110; n D=65.

Discussions and perspectives

Cloudina riemkeae and *C. hartmanae* are identified only by size distribution of the shells widths. At the same way, *C. luciano*i specimens were also differentiated based on size distributions that, in this case, even have superimposed ranges. No other morphological features are involved in the distinction between those taxa (Grant 1990; this study). Hence, much confusion is present in the literature regarding *Cloudina* taxonomy. Most of the occurrences of this taxon outside Namibia have size distributions that overlap the two originally described species. Diverse authors responded differently to this problematic, some followed the validity of *C. riemkeae* and *C. hartmanae* (Zhuravlev et al. 2012), others didn't consider the validity (Hua et al. 2003, 2005) and some created a new species for an overlapping size distribution (Zaine and Fairchild 1985, 1987; Hahn and Pflug 1985) (Fig. 8).

Fig. 8. Size range of *Cloudina* around the world. A- Namibia, *Cloudina riemkeae* (Grant 1990); B- Namibia, *Cloudina hartmanae* (Grant 1990); C- Mexico, *Cloudina* sp.; D- Oman, *Cloudina* cf. *hartmanae*; E- Canada, *Cloudina hartmanae*; F- China, *Cloudina hartmanae*; G- Brazil, *Cloudina* “*luciano*”; H- Paraguay, *Cloudina* “*luciano*” (Warren et al. 2011); I- Uruguay, *Cloudina riemkeae* (Gaucher et al. 2005); J- Siberia, *Cloudina* (Zhuravlev et al. 2012); K- Siberia, *Cloudina hartmanae* (Kontorovich et al. 2008); L- Spain, *Cloudina* (Zhuravlev et al. 2012) (mean size).

Zaine and Fairchild (1985, 1987) and Hahn and Pflug (1985) described a new species of *Cloudina* from carbonate rocks of Tamengo Formation that did not have any morphological difference compared to *C. riemkeae* and *C. hartmanae*. Later, Gaucher et al. (2003) observed structures in longitudinal sections of *Cloudina luciano* that they interpreted as spines, but here we reinterpreted as the common plastic deformation of *Cloudina* walls.

In this sense, the only different characteristic of *C. luciano* that still remains is its overlapping size distribution. However, even this feature does not represent a good diagnostic characteristic. In fact, Zaine (1991) and Gaucher et al. (2003) also noted the bimodal distribution of *Cloudina* bioclasts from Tamengo Formation, but the authors interpreted this peculiarity as a result of size selection by energetic fluxes. However, the presence of different classes of sizes deposited together in the same stratigraphic level suggests a storm event that did not select the size of bioclasts.

The fact that bimodal distribution is found in all classes of *Cloudina* tubes (one, two, three and four layers) and even in classes that are thought to represent less altered tubes of *Cloudina* (e.g. tubes with three and four layers) strongly indicates that this bimodal feature may represent a morphological rather than taphonomical origin. Moreover, internal width, presumably the characteristic less affected by taphonomic alterations, also showed patterns of

bimodal distribution (Fig. 3), indicating that instead of representing selection, the bimodal distribution can be the result of original populations with different sizes that were mixed during transport and deposition.

The autochthonous assemblage also supports this interpretation. The size distribution in this case is normal and most of the population ranges within the size presented by *Cloudina riemkeae*. The fragmented outliers may represent tubes of the larger population that were transported and deposited together with the *in situ* and smaller morphotype.

These evidences and the bimodal distribution found for transported tubes raises two possibilities that could be examined hereafter with finding more autochthonous assemblages: [1] the two morphotypes could be attributed to two different species (*i.e.* *C. hartmanae* and *C. riemkeae*); or, [2] the two morphotypes represent different ontogenetic stages of the same species. Notwithstanding these hypothesis cannot be tested so far, some interesting speculations emerges when considering the autochthonous assemblage. The presence of only the smaller type as autochthonous fossils while the larger are transported suggest that the two may have had different habitats. If the two morphotypes are different species, this possible differentiation in ecological niches could be similar to that observed in the benthic soft-bodied organisms of Mistaken Point (Claphan and Narbonne 2002) or, if represents ontogenetic stages, could be similar to that Droser and Gehling (2008) observed in *Funisia dorothea* from Rawnsley Quartzite, in which the juveniles established aggregates. Another possibility is the ontogenetic niche differentiation (Werner and Gilliam, 1984). Additionally, in the context of paleoecology of the first biomineralizers of the Ediacaran, the occurrence of *Cloudina* and *Corumbella* in the same geologic unit, but in different depositional environments (the first occurring in carbonates and the last in siliciclasts), with few exceptions, may suggests ecological stratification.

Strong positive correlations of internal and external widths shows that taphonomic alterations, such breakage of flares and disconnection of funnels, did not modify significantly the relation of external and internal width, supporting the interpretation that consider the bimodal distribution reflecting morphology rather than taphonomy. Furthermore, the increase of dispersion after some could be the result of mixed populations of different sizes and, therefore, different dispersions in the data, or, those larger tubes have their external or internal width more affected by taphonomic processes.

All the evidences above corroborates that size distribution of external width cannot be considered a strong taxonomic characteristic and, therefore, that there is no feature that separates *C. lucianoi* from other species, being no longer defined as a valid taxon. The deposits from Corumbá region have showed that instead of one species of intermediary size, there are two morphotypes that diverged on size and were mixed during transportation and deposition, creating an intermediary size distribution.

C. hartmanae and *C. riemkeae* were defined by different size distributions, and *Cloudina lucianoi* taxonomy followed this use of external width as a valid characteristic to classify these fossils. Taphonomy in the last case may have influenced greatly in the size distribution by mixing two populations of different sizes.

In this sense, *Cloudina* “*lucianoi*” is might be considered a taphonomical ranging taxon (or *taphoranging taxa*), namely a taphotaxon (*sensu* Lucas 2001) that was elected based on distribution of measurements that are thought to represent morphological features, but instead demonstrates taphonomic biases (e.g. deformation, fragmentation or mixing), or other non-taxonomic characteristic such as ontogeny.

For now, only *Cloudina* specimens may represent taphoranging taxa. But this is a very useful concept especially concerning taxonomy under taphonomical assemblages bias to other problematic fossils. It can be a common characteristic of fossils of the same genus (i.e. shares

various similar morphological features) deposited under great taphonomical influence, such as transportation. For example, fossiliferous sites with transported *Cloudina* cannot consider only the external width to classify the fossils. Even *C. hartmanae* and *C. riemkeae* could be an example of taphoranging taxa, as the size difference of these two species could also represent different ontogenetic stages.

Our results also demonstrated the problems of using only one or not consistent morphological characteristics in taxonomy and how quantitative analyses, such as histograms are subject to great taphonomic bias. Different and combined statistical analyses should be used together with taphonomic data necessary to improve taxonomical classification of fossils.

Conclusions

1. Almost all bioclasts of *Cloudina* from Tamengo Formation came from storm event deposits. Taphonomical alterations in the tubes include fragmentation, recrystallization, plastic deformations and early diagenetic calcite. Plastic deformations created patterns that can be misleading as truly morphological such as "spines" and polygonal shapes. Early diagenetic calcite seems to have been deposited prior to the final burial of the tubes, and may have had been deposited even in the life time of the organism.
2. The presence of bimodal distribution in all classes of tubes analyzed separated and combined (one, two, three and four layers) together with evidences of the autochthonous individuals suggests that deposits of *Cloudina* in Tamengo Formation were formed by mixing two original population that were different in size.
3. The absence of different morphological features compared to *Cloudina hartmanae* and *C. riemkeae* and the size distribution generated by the mixing of different morphotypes supports

the disregard of *Cloudina lucianoï* as a valid taxon and are here defined as a taphonomical ranging taxon.

Systematic Paleontology

Phylum indet.

Family Cloudinidae Hahn and Pflug, 1985

Genus *Cloudina* Germs, 1972

Type species: *Cloudina hartmanae* Germs, 1972; Namibia, Schlip, Driedoornvlakte farm, Zaris Subbasin, Nama Group, Kuibis Subgroup, Schwarzkalk Limestone Member, upper Ediacaran (Germs 1972: 753–755, pl. 1: 1, holotype).

Cloudina sp. Germs, 1972

1957 *Aulophycus lucianoï* sp. nov.; Beurlen and Sommer 1957: pls. I–VI.

1985 *Cloudina lucianoï* nov. comb.; Zaine and Fairchild 1985.

1985 *Cloudina waldei* sp. nov.; Hahn and Pflug 1985.

1987 *Cloudina lucianoï* Zaine and Fairchild, 1985; Zaine and Fairchild 1987: figs. 1–7.

1991 *Cloudina lucianoï* Zaine and Fairchild 1985; Zaine 1991: figs. 5.2–5.3, pls. 3–6.

1997 *Cloudina lucianoï* Zaine and Fairchild 1985; Boggiani 1997: fig. 4.33.

2003 *Cloudina lucianoï* Zaine and Fairchild 1985; Gaucher et al. 2003: fig. 10A–K.

2011 *Cloudina lucianoï* Zaine and Fairchild 1985; Warren et al. 2011: fig. 3A–E.

2011 *Cloudina lucianoï* Zaine and Fairchild 1985; Meira 2011: pl. 1J, 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10.

Material.— 126 petrographic thin sections from Saladeiro, Laginha and Corcal quarries.

Description.— Sinuous to curving conical-tubular shells that are constructed by a series of eccentrically stacked funnels. The tube is closed at the proximal end and open at the distal

extremity. External width varies from 0.1 to 3.3 mm. The wall of each individual segments is consisted by two smaller laminae.

Remarks.— In 1957, Beurlen and Sommer found calcified tubular fossils in rocks of Tamengo Formation (Corumbá Group) in the region of Corumbá city. They interpreted these fossils as a new species of algae belonging to the genus *Aulophycus* and named them as *A. lucianoi*. After the discoveries of *Cloudina* in Namibia by Germs (1972), Zaine and Fairchild (1985) noted the similarities between *A. lucianoi* and *Cloudina* and proposed a new combination, retaining the species name *C. lucianoi*. However, at the same time, Hahn and Pflug (1985), examining tubular fossils from the same locality, also noted the resemblance between the two genera, but they created a new species named *Cloudina waldei*. Later works (Zaine, 1990; Gaucher *et al.* 2003; Meira, 2011; Warren *et al.* 2011) followed the new combination of Zaine and Fairchild (1985) as the correct name and considered *C. waldei* as the junior synonym (Zaine and Fairchild, 1987), but with contrary opinions (Conway Morris *et al.* 1990).

Acknowledgments

This work was supported by the Capes Funding Agency.

References

- Almeida, F.F.M. 1965. Geologia da Serra da Bodoquena (Mato Grosso), Brasil. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM*, 219: 1–96.
- Almeida, F.F.M. 1984. Província Tocantins, setor Sudoeste. In F.F.M. Almeida, & Y. Hasui (Eds.), *O Pré-Cambriano do Brasil* (pp. 265-281). São Paulo: Edgard Blücher.

- Amthor, J.E., Grotzinger, J.P., Schröder, S., Bowring, S.A., Ramezani, J., Martin, M.W., and Matter, A. 2003. Extinction of *Cloudina* and *Namacalathus* at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman. *Geology* 31: 431–434.
- Alvarenga, C.J.S., de Moura, C.A.V., Gorayeb, P.S.S., and Abreu, F.A.M. 2000: Paraguay and Araguaia belts. In: Cordani, U.G., Milani, E., Thomaz-Filho, A., Campos, D.A. (Eds.), Tectonic Evolution of South America, 31st International Geological Congress, Rio de Janeiro, pp. 183–193.
- Alvarenga, C.J.S., de Boggiani, P.C., Babinski, M., Dardenne, M.A., Figueiredo, M., Santos, R.V., and Dantas, E.L. 2009. The Amazonian Palaeocontinent. In: Gaucher, C., Sial, A.N., Halverson, G.P., Frimmel, H.E. (Eds.), Neoproterozoic–Cambrian Tectonics, Global Change and Evolution: A Focus on Southwestern Gondwana. Developments in Precambrian Geology, 16. Elsevier, Socorro, pp. 15–28.
- Babinski, M., Boggiani, P.C., Fanning, C.M., Fairchild, T.R., Simon, C.M., Sial, A.N. 2008. U–Pb shrimp geochronology and isotope chemostratigraphy (C, O, Sr) of the Tamengo Formation, Southern Paraguay Belt, Brazil. In: Linares, E., Cabaleri, N.G., Do Campo, M.D., Ducós, E.I., Panarello, H.O. (Eds.), VI South American Symposium on Isotope Geology. Proceedings in CD-ROM, Buenos Aires 1851-6963 (3 pp.).
- Becker-Kerber, B., Zucatti da Rosa, A.L., Gabas, S.G., Leme, J.M., and Pacheco, M.L.A.F. 2013. O registro fossilífero de metazoários ediacaranos na América do Sul e suas implicações nos estudos sobre origem e complexificação da vida animal. *Geologia USP – Série Científica* 13: 51–64.
- Bengtson, S., and Zhao, Y. 1992. Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons. *Nature* 257: 367–369.

- Beurlen, K., and Sommer, F.W. 1957. Observações estratigráficas e paleontológicas sobre o calcário Corumbá. *Boletim de Geologia e Mineralogia / DNPM* 168, 1–35.
- Boggiani, P.C. 1997. Análise estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozoico)- Mato Grosso do Sul. Ph.D. Thesis, Institute of Geosciences, University of São Paulo, Brazil.
- Boggiani, P.C., Gaucher, C., Sial, A.N., Babinski, M., Simon, C.M., Riccomini, C., Ferreira, V.P., and Fairchild, T.R. 2010. Chemostratigraphy of the Tamengo Formation (Corumbá Group, Brazil): a contribution to the calibration of the Ediacaran carbon-isotope curve. *Precambrian Research* 182: 382–401.
- Canfield, D.E., Poulton, S.W., and Narbonne, G.M. 2007. Late Neoproterozoic deep-ocean oxygenation and the rise of animal life. *Nature* 315: 92–95.
- Cappellen, P.V. (2003). Biomineralization and Global Biogeochemical Cycles. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 54: 357–381.
- Clapham, M.E., and Narbonne, G.M. 2002. Ediacaran epifaunal tiering. *Geology* 30: 627–630.
- Conway Morris, S., Mattes, B.W., and Menge, C. 1990. The early skeletal organism Cloudina: new occurrences from Oman and possibly China. *Journal of Science* 290-A: 245–260.
- Cortijo, I., Martínus, M., Jensen, S., and Palacios, T. 2010. A new species of Cloudina from the terminal Ediacaran of Spain. *Precambrian Research* 176: 1–10.
- Droser, M.L., and Gehling, J.G. 2008. Synchronous Aggregate Growth in an Abundant New Ediacaran Tubular Organism. *Nature* 319: 1660–1662.
- Fairchild, T.R., Sanchez, E.A.M., Pacheco, M.L.A.F., Leme, J.M. 2012. Evolution of Precambrian life in the Brazilian geological record. *International Journal of Astrobiology* 11: 309–323.

- Fike, D.A., Grotzinger, J.P., Pratt, L.M., and Summons, R.E. 2006. Oxidation of the Ediacaran ocean. *Nature* 444: 744–747.
- Gaucher, C., Boggiani, P.C., Sprechman, P., Sial, A.N., and Fairchild, T.R. 2003. Integrated correlation of the Vendian to Cambrian Arroyo del Soldado and Corumbá Groups (Uruguay and Brazil): palaeogeographic, paleoclimatic and palaeobiologic implications. *Precambrian Research* 120: 241–278.
- Gaucher, C., Poiré, D. G., Gómez Peral, L., and Chiglino, L. 2005. Litoestratigrafía, bioestratigrafía y correlaciones de las sucesiones sedimentarias del Neoproterozoico-Cámbrico del Cratón del Rio de la Plata (Uruguay y Argentina). *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 12: 145–160.
- Germis, G.J.B. 1972. New shelly fossils from Nama Group, South West Africa. *American Journal of Science* 272: 752–761.
- Grant, S.W.F. 1990. Shell structure and distribution of Cloudina, a potential index fossil for the terminal Proterozoic. *American Journal of Science* 290-A: 261–294.
- Grotzinger, J.P., Adams, E.W., and Schröder, S. 2005. Microbial–metazoan reefs of the terminal Proterozoic Nama Group (c. 550–543 Ma), Namibia. *Geological Magazine*, 142: 499–517.
- Hahn, G. and Pflug, H.D. 1985. Die Cloudinidae n. fam., Kalk-Röhren aus dem Vendium und Unter-Kambrium. *Senckenbergiana lethaea* 65: 413–431.
- Hofmann, H.J., and Mountjoy, E.W. 2001. *Namacalathus-Cloudina* assemblage in Neoproterozoic Miette Group (Byng Formation), British Columbia: Canada's oldest shelly fossils. *Geology* 29: 1091–1094.
- Hua, H., Pratt, B.R., and Zhang, L.-Y. 2003. Borings in *Cloudina* shells: complex predator-prey dynamics in the terminal Neoproterozoic. *Palaios* 18: 454–459.

- Hua, H., Chen, Z., Yuan, X., Zhang, L.-Y. & Xiao, S. 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal *Cloudina*. *Geology* 33: 277–280.
- Kontorovich, A.E., Varlamov, A.I.; Grazhdankin, D.V., Karlova, G.A., Klets, A.G., Kontorovich, V.A., Saraev, S.V., Terleev, A.A., Belyaev, S.Yu., Varaksina, I.V., Efimov, A.S., Kochnev, B.B., Nagovitsin, K.E., Postnikov, A.A., and Filippov, Yu.F. 2008. A section of Vendian in the east of West Siberian Plate (based on data from the Borehole Vostok 3). *Russian Geology and Geophysics* 49: 932–939.
- Lowenstam, H. A., & Weiner, S. 1989. On Biomineralization. New York: Oxford University Press.
- Lucas, S.G. 2001: Taphotaxon. *Lethaia* 34: 30.
- Meira, F.V.E. 2011: Caracterização Tafonômica e estratigráfica de *Cloudina lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957) Zaine & Fairchild, 1985, no Grupo Corumbá, Ediacarano do sudeste do Brasil. Master's Degree Dissertation, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, p. 115.
- Mills, B., Lenton, T.M., and Watson, A.J. 2014. Proterozoic oxygen rise linked to shifting balance between seafloor and terrestrial weathering. *PNAS*, 111: 9073–9078.
- Pacheco, M. L. A. F., Leme, J. M., & Machado, A. F. 2011. Taphonomic analysis and geometric modeling for the reconstitution of the Ediacaran metazoan *Corumbella wernerii* Hahn et al. 1982 (Tamengo Formation, Corumbá Basin, Brazil). *Journal of Taphonomy* 9: 269–283.
- Papineau, D. 2010. Global Biogeochemical Changes at Both Ends of the Proterozoic: Insights from Phosphorites. *Astrobiology* 10: 165–181.
- Penny, A.M., Wood, R., Curtis, A., Bowyer, F., Tostevin, R., and Hoffman, K.-H. 2014. Ediacaran metazoan reefs from the Nama Group, Namibia. *Science* 344: 1504–1506.

- Spangenberg, J.E., Bagnoud-Velásquez, M., Boggiani, P.C., and Gaucher, C. 2013. Redox variations and bioproductivity in the Ediacaran: evidence from inorganic and organic geochemistry of the Corumbá Group, Brazil. *Gondwana Research* 26: 1186–1207.
- Trompette, R., de Alvarenga, C.J.S., and Walde, D. 1998. Geological evolution of the Neoproterozoic Corumba graben system (Brazil). Depositional context of the stratified Fe and Mn ores of the Jacadigo Group. *Journal of South American Earth Sciences* 11: 587–597.
- Warren, L.V., Fairchild, T.R., Gaucher, C., Boggiani, P.C., Poiré, D.G., Anelli, L.E., and Inchausti, J.C.G. 2011. *Corumbella* and in situ *Cloudina* in association with thrombolites in the Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay. *Terra Nova* 23: 382–389.
- Warren, L.V., Simões, M.G., Fairchild, T.R., Riccomini, C., Gaucher, C., Anelli, L.E., Freitas, B.T., Boggiani, P.C., and Quaglio, F. 2013. Origin and impact of the oldest metazoan bioclastic sediments. *Geology* 41: 507–510.
- Werner, E.E., and Gilliam, J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393–425.
- Wood, R.A. 2011. Paleoecology of the earliest skeletal metazoan communities: implications for early biomineralisation. *Earth-Science Reviews* 106: 184–190.
- Zaine, M.F., and Fairchild, T.R. 1985 Comparision of *Aulophycus luciano* Beurlen & Sommer from Ladário (MS) and the genus *Cloudina* Germs, Ediacaran of Namibia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 57: 130.
- Zaine, M.F. and Fairchild, T.R. 1987. Novas considerações sobre os fósseis da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, SW do Brasil. In: Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro. Resumo das Comunicações 2, 797-807.

- Zaine, M.F. 1991. Análise dos fósseis de parte da Faixa Paraguai (MS, MT) e seu contexto temporal e paleoambiental. Ph.D. Thesis, Institute of Geosciences, University of São Paulo, 215.
- Zhuravlev, A.Y., Liñán, E., Vintaned, J.A.G., Debrenne, F., and Fedorov, A.B. 2012. New Finds of Skeletal Fossils in the Terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain. *Acta Palaeontologica Polonica* 57: 205–224.
- Zhuravlev, A.Y., Liñán, E., Vintaned, J.A.G., Debrenne, F., Fedorov, A.B. 2012. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain. *Acta Palaeontologica Polonica* 57: 205–224.