Análises estatísticas de *Cloudina* spp. no sul da Faixa Paraguai, Faixa Vallemí e Namíbia e suas implicações filogenéticas e evolutivas.

PEDRO CARLOS STRIKIS

ORIENTADOR: PROF. DR. THOMAS RICH FAIRCHILD

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOQUÍMICA E GEOTECTÔNICA

SÃO PAULO

2017

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Instituto de Geociências

**Análises estatísticas de *Cloudina* spp. no Sul da Faixa Paraguai,
Faixa Vallemí e Namíbia e suas implicações filogenéticas e
evolutivas**

PEDRO CARLOS STRIKIS

ORIENTADOR: PROF. DR. THOMAS RICH FAIRCHILD

Tese de Doutorado

Nº577

Programa de Pós-Graduação em Geoquímica e Geotectônica

Comissão Julgadora

Dr. Thomas Rich Fairchild

Dr. Luiz Eduardo Anelli

Dr. Marcel Guimarães Simões

Dr. Lucas Verissimo Warren

Dr. Sergio Russo Matioli

São Paulo

2017

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

Strikis, Pedro Carlos

Análises estatísticas de *Cloudina* spp. no Sul da Faixa Paraguai, Faixa Vallemí e Namíbia e suas implicações filogenéticas e evolutivas. / Pedro Carlos Strikis. - São Paulo, 2017.

137 p.: il. + anexos + mapas + DVD

Tese (Doutorado): IGc/USP

Orient.: Fairchild, Thomas Rich

1. Geociências 2. Paleontologia 3. Paleobiologia 4. Paleoecologia I. Título: **Análises estatísticas de *Cloudina* spp. no Sul da Faixa Paraguai, Faixa Vallemí e Namíbia e suas implicações filogenéticas e evolutivas**

Dedicatória

Dedico este trabalho a minha mulher Maria Laura, meus filhos Nadejda, Nicolás, Frederico, Camila e Laura. E aos meus pais Fricis Strikis (in memoriam) e Jadwiga Sadzevich Strikis (in memoriam).

Agradecimentos

Ao prof. Dr. Thomas Rich Fairchild, pela valiosa orientação e disponibilidade em atender-me e solucionar muitas dúvidas, pela paciência e pagar os cafés na cantina. Ao prof. Dr. Lucas Verissimo Warren, pela inestimável ajuda cedendo amostras e pelo campo realizado em Januária que além da excelente cachaça, serviu para o meu aprendizado em estratigrafia, pena que o aluno não aguentava tanto o subir e descer morros carregando rochas, e não pedras. A profa. Dra. Fernanda Quaglio, pela ajuda e coleguismo no campo em Januária e discussões. Ao prof. Dr. Paulo Cesar Boggiani e profa. Dra. Juliana de Moraes Leme pela chance de realização do doutorado. A profa. Dra. Cátia Barbosa da UFF por permitir a utilização do MEV e pela excelente cachaça degustada com o Cainho. Ao prof. Dr. Nicolás Misailidis Strikis pelas discussões sobre geologia e paciência para me escutar, mesmo sabendo que a pergunta era repetitiva. Ao biólogo Hamilton Sales dos Reis filho pela camaradagem em acompanhar nas coletas e ensinar muito sobre a flora de Januária. Ao prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli pelas conversas e técnicas aprendidas. Ao prof. Dr. Achilles Eugênio Piedrabuena (in memoriam) pelo incentivo na utilização da estatística e pela grande amizade.

*Se o que vemos e interpretamos como verdade depende do ponto
de vista do observador e também de sua interpretação dos fatos, então:
Não existe verdade mais absoluta que a relatividade de todas as verdades.
Mas o que seria da ciência sem as múltiplas verdades? No mínimo perderia
a sua poesia.*

Resumo

No presente trabalho foram analisadas amostras de mão (carbonatos) provenientes da Formação Tagatiya Guazú, Grupo Itapucumí Paraguai (extremo sul da Faixa Dobrada Vallemí) e da Formação Tamengo Grupo Corumbá Brasil (Sul da Faixa Paraguai) todas do final do Ediacarano e lâminas delgadas confeccionadas a partir destas amostras e de outros carbonatos da Formação Tamengo e também provenientes da Formação Kuibis, Namíbia. Todas foram fotografadas e os diâmetros dos funis das espécies de *Cloudina* presentes medidos (tanto das amostras de mão quanto das lâminas delgadas). As medidas obtidas foram analisadas por técnicas estatísticas básicas e testes de normalidade, e não paramétricos (teste de Mann-Whitney, Kruskal-Wallis) e também teste de Kolmogorov-Smirnov para se estabelecer possível semelhança entre as amostras, também se efetuou análises exploratórias de Escalamento Multidimensional não Métrico e Análise de Agrupamento. Os resultados obtidos permitiram estabelecer a presença de três espécies de *Cloudina*, sendo uma delas nova (*C. lucianoi*, *C. riemkeae* e *C. latilabrum* n. sp.). Também foi possível estabelecer relações ecológicas onde se concluiu que viveram em ambientes semelhantes, juntas temporalmente. Detectou-se a presença de *C. riemkeae* partir da comparação com as mensurações efetuadas no material proveniente da Namíbia e não foi detectada a presença de *C. hartmannae* na Faixa Paraguai. Propôs-se uma filogenia para as espécies presentes na Faixa Paraguai e o processo de especiação que teria levado a filogenia proposta. Amostra da Formação Tagatiya Guazú foi submetida a técnica de microtomografia de raio-X. A microtomografia de raio-X permitiu o estabelecimento de um novo organismo ou dubiofossil para o Final do Ediacarano, *Virgula itapucumense* interpretado como possuindo corpo mole, segmentado que foi considerado como engenheiro de ecossistema pela sua forma de vida, infauna provavelmente se alimentava de tapetes bacterianos, ou também pelotas de fezes de organismos infaunais.

Palavras-chave: Faixa Paraguai, Faixa Vallemí, Formação Tagatiya Guazú, Formação Tamengo, *Cloudina latilabrum*, *Cloudina lucianoi*, *Cloudina riemkeae*, *Virgula itapucumense*, especiação.

Abstract

In the present work were analyzed hand samples (carbonates), as well as thin sections from Tagatiya Guazú Formation, Itapucumí Group, Paraguay (Southern Vallemí Fold Belt) and from Tamengo Formation Group Corumbá, Brazil (Southern Paraguay Belt) from the end of Ediacaran period, and thin slides obtained from these samples and others carbonates from the same formations as well as from Kuibis Formation Namibia. All samples were photographed and the diameter of the funnels of species from *Cloudina* were measured (from hand samples and thin slides). The measurements were analyzed by simple statistics methods in order to determine mean, standard deviation and other parameters, normality tests were used, and non-parametric tests performed (Mann-Whitney, Kruskal-Wallis) and also the test of Kolmogorov-Smirnov, exploratory technics were applied in order to find any possible similarity between samples. Exploratory techniques NMMDS and Classical Clustering were applied to find affinities between samples. The results of statistical analyses led to the establishment of three species of *Cloudina*: *C. riemkeae*, *C. luciano*i and *C. latilabrum* n. sp. in the Paraguay and Vallemí Belt. Also, ecological relations between these species living in the same habitat at the same time at the end of Ediacaran period were inferred. The presence of *C. riemkeae* was inferred by comparing the measurements of this species present in slides from Namibia with those slides and hand samples from Paraguay Belt. The presence of *C. hartmannae* was not detected in the Paraguay Belt. A phylogeny for the species of *Cloudina* present in the Paraguay Belt was proposed as well as a process of speciation that led to this phylogeny. A sample from Tagatiya Guazú was used in X-Ray microtomography. The results of X-Ray Microtomography led to the establishment of a new fossil organism or at least a dubiofossil at the end of Ediacaran period that has soft body and was segmented named *Virgula itapucumense*, that was considered an ecosystem engineer due to its life mode, infaunal and feeding in bacterial mat, or feces pellets of infaunal organisms.

Key words: Paraguay Belt, Vallemí Belt, Formation Tagatiya Guazú, Formation Tamengo, *Cloudina latilabrum*, *Cloudina luciano*i, *Cloudina riemkeae*, *Virgula itapucumense*, speciation.

Lista de figuras

Figura 1 Esquema de edição de um mRNA _____	7
Figura 2 Linha do Tempo de Mudanças Biológicas e a Ambientais do Neoproterozoico ao Cambriano _____	18
Figura 3 Escala temporal de radiação de Metazoa de acordo com relógio moleculares _____	19
Figura 4 Inovações biológicas nos eucariotos; inferência a partir do registro fóssilífero _____	20
Figura 5 Eventos de radiação e extinção de microfósseis e acritarcos durante o Proterozoico _____	21
Figura 6 Concentração de sulfato marinho e isótopos estáveis de carbono no Proterozoico _____	22
Figura 7 Variações estratigráficas de indicadores de oxi-redução no furo de sondagem Kel'tminskaya 1 _____	23
Figura 8 Localização da área de proveniência das amostras evidenciando a faixa de afloramentos do Grupo Itapucumí _____	25
Figura 9 Contexto geológico do Grupo Itapucumí _____	28
Figura 10 Coluna estratigráfica composta para o Grupo Itapucumí _____	28
Figura 11 Colunas litoestratigráficas de duas seções da Formação Tagatiya Guazú que contêm fósseis de <i>Cloudina</i> e <i>Corumbella</i> _____	32
Figura 12 Variação dos valores isotópicos de C e O, correlacionados com a coluna estratigráfica da Formação Tagatiya Guazú _____	33
Figura 13. Localização do Grupo Corumbá, Bloco Rio Apa e Itapucumí _____	36
Figura 14. Coluna estratigráfica do Grupo Corumbá _____	37
Figura 15 Coluna bio-químioestratigráfica da Formação Tamengo na Pedreira Saladeiro _____	38
Figura 16. A corte transversal de <i>C. riemkeae</i> , a seta mostra espécime com estrutura excêntrica do funil, lâmina CrN. B corte longitudinal de <i>C. riemkeae</i> . _____	40
Figura 17 <i>Cloudina</i> spp. amostra Itapucumí onde se observa as abas dos funis e os funis indicados pelas setas vermelhas _____	41
Figura 18. Padrão de anéis dos funis de <i>Cloudina</i> spp. utilizados para a taxonomia proposta por Cai et al. (2017). _____	42
Figura 19 Amostra PSal-1 proveniente da pedreira Saladeiro na Formação Tamengo com fragmentos de <i>Cloudina</i> spp. Molde interno sem estrutura de funis truncados, apenas o tubo central, mostrado pela seta 1. Seta 2 mostra a parede fina da concha de <i>Cloudina</i> spp. A seta 3 mostra um indivíduo curvado _____	43

Figura 20. Parte da amostra PSal-2 das quais foram registradas as estruturas interpretadas como cortes transversais de <i>Cloudina</i>	47
Figura 21 Amostra PC vista em planta, onde se destacam conchas, fragmentos de conchas	48
Figura 22. Amostra PSal-1 da Formação Tamengo com fragmentos de <i>Cloudina</i> sp	49
Figura 23 Amostra PMG, vista em planta, onde se observam indivíduos de <i>Cloudina</i> spp. com funis conspícuos, bem preservados e alguns indivíduos curvados	50
Figura 24. Detalhes do piso do Parque Marina Gattaz de onde provém a amostra PGM	51
Figura 25. Amostra APA proveniente de localidade próxima a Itapucumí	52
Figura 26 Parte da amostra TGCI proveniente da Formação Tagatiya Guazú	53
Figura 27. Amostra TGV proveniente de Tagatiya Guazú vista em planta 1	54
Figura 28. Lâmina delgada Pedreira Corcal com estruturas de <i>Cloudina</i> spp.	55
Figura 29. Lâmina delgada Parque Marina Gattaz com funis de parede dupla de <i>Cloudina lucianoi</i>	55
Figura 30. Lâmina delgada Parque Marina Gattaz com funis de <i>Cloudina lucianoi</i> .	56
Figura 31. Lâmina delgada Pedreira Saladeiro-24 com funis de parede espessa de <i>Cloudina riemkeae</i>	56
Figura 32. Lâmina Delgada Pedreira Saladeiro-42 com estruturas de <i>Cloudina riemkeae</i> .	57
Figura 33. Lâmina delgada Pedreira Saladeiro-43 com funis de <i>Cloudina lucianoi</i> .	57
Figura 34. Lâmina delgada Parque Marina Gattaz com funis de <i>Cloudina latilabrum</i> n. sp.	58
Figura 35. Lâmina delgada da Formação Kuibis Namíbia com funis de <i>C. Riemkeae</i> .	58
Figura 36. Lâmina delgada da Formação Kuibis Namíbia com funis de <i>C. hartmannae</i>	59
Figura 37. Representação gráfica dos tipos de curvose	61
Figura 38. Formas de simetria de uma curva de distribuição em relação a média, mediana e Moda	62
Figura 39. Histogramas das distribuições de classes dos diâmetros de estruturas interpretados como exoesqueletos de organismos pertencentes ao gênero <i>Cloudina</i> Germs, 1973	79
Figura 40. Histogramas de <i>C. lucianoi</i> (Beurlen & Sommer, 1957) e <i>C. riemkeae</i> (fonte: Gaucher et al. 2003)	80
Figura 41. Histograma dos comprimentos dos fragmentos de <i>Cloudina</i> spp. amostra PC	80
Figura 42. Gráfico de resultados de ordenação pela análise Escalar Multidimensional Não Métrica (NMMDS) para as amostras estudadas	82
Figura 43. Gráfico de Shepard dos resultados de NMMDS	84

Figura 44. Relações filogenéticas entre homínídeos	86
Figura 45. Dendrograma de agrupamento das amostras analisadas; algoritmo UPGMA e método Euclidiano	87
Figura 46. Gráfico de NMDS para comparação entre as amostras de <i>Virigula itapucumense</i> (XRMV e TGV) e CrN	88
Figura 47. Holótipo <i>Cloudina latilabrum</i> n.sp.	90
Figura 48. Estruturas mensuradas no holótipo de <i>C. latilabrum</i> n. sp.	91
Figura 49. Comprimento do holótipode <i>C. latilabrum</i> n. sp.	91
Figura 50. Imagens da amostra XRM-V antes da colorização e remoção digital da matriz carbonática	95
Figura 51. <i>Virigula itapucumense</i> gen. et sp. nov. Imagem A sem tratamento de colorização e aumento de contraste. Imagem B com tratamento para colorização e aumento de contraste	96
Figura 52. <i>Virigula itapucumense</i> gen. et sp. nov. Imagem A evidenciando a amostra bruta sem tratamento para colorização, aumento de contraste remoção da matriz carbonática. Imagem B já tratada onde se observa as estruturas com padrão de segmentação da parede externa em azul mostrado pelas setas verdes refletido na parede interna em vermelho mostrado pelas setas amarelas. Escala 4,0 mm.	96
Figura 53 <i>Virigula itapucumense</i> gen. et sp. nov. Sequência de cortes da amostra XRM-V evidenciando padrão de segmentação externo e interno da amostra	98
Figura 54. <i>Virigula itapucumense</i> gen. et sp. nov. MEV da amostra de mão TGV em A as linhas mostram as constricções e os números romanos os segmentos delimitados plas constricções. B: diâmetro do organismo e espessura da parede (2) 3.496 µm	100
Figura 55. Melhor <i>Cloudina</i> spp. de Tagatiya Guazú. As setas mostram as abas externas dos funis imbricados. Escala: 1 mm	108
Figura 56. Filogenia proposta para espécies de <i>Cloudina</i> da Formação Tamengo, Tagatiya Guazú	111
Figura 57. Reconstrução paleogeográfica de Gondwana a aproximadamente	113

Lista de Tabelas

Tabela 1 Lista das amostras estudadas depositadas no Laboratório de Paleontologia Sistemática do IGc-USP com procedência e código utilizado no presente trabalho	46
Tabela 2 Resultados básicos das análises estatísticas descritivas para as diversas amostras	69
Tabela 3 Resultados dos testes de normalidade para as amostras analisadas, os valores em vermelho identificam as amostras cuja distribuição de probabilidades não seguem um padrão de distribuição Normal	71
Tabela 4 Valores do teste de Kruskal-Wallis. Em vermelho, valores de probabilidade (“p”) muito baixos	72
Tabela 5 Teste de Mann-Whitney U com valores de p para o nível de significância. Os números em azul indicam que os pares de amostras possuem medianas semelhantes, $p > 0,05$. Os números em vermelho representam os valores para $p < 0,05$ o que significa que as amostras possuem medianas diferentes	73
Tabela 6 Teste de Kolmogorov-Smirnov (K-S) para igualdade da forma das distribuições. Valores em azul denotam amostras com formas distribuições iguais, $p > 0,05$	75
Tabela 7 Em A valores de estatística descritiva para o comprimento dos fragmentos de <i>Cloudina</i> spp., amostra PC. B Testes de normalidade com $p > 0,05$	81
Tabela 8 Em A valores de estatística descritiva para o comprimento dos fragmentos de <i>Cloudina</i> sp., amostra PC. B Testes K-S com $p > 0,05$	81
Tabela 9 Valores das coordenadas 1 e 2 de NMMDS	83
Tabela 10. Resultados das análises de estatística descritiva de estruturas encontradas na varredura da amostra VMB-V	101

ÍNDICE

1. Introdução	1
1.1 Objetivo	4
1.2 Justificativa	4
2. Para entender o mundo Ediacarano: paradigmas evolutivos, e integração com filogenias baseadas em relógios moleculares e processos microevolutivos.	5
2.1 Relógios moleculares	5
2.2 A teoria do neutralismo e os relógios moleculares	6
3. Diversificação dos metazoários e complexidade dos ecossistemas e forma e função	9
4. Mudanças geoquímicas e tectônicas durante o Neoproterozoico e a utilização de isótopos estáveis de Carbono, Oxigênio e Estrôncio.	12
4.1 Isótopos de carbono	13
4.2 Isótopos de Oxigênio	14
4.3 Isótopos de Estrôncio	15
5. Relações entre Indicadores químicos, relógios moleculares e o registro fóssilífero durante o Proterozoico	16
6. Contexto geológico e paleontológico das unidades examinadas	24
6.1 Formação Tagatiya Guazú (Grupo Itapucumí)	24
6.2 Grupo Corumbá e Formação Tamengo	34
7. Família Cloudinidae e morfologia de <i>Cloudina</i> spp.	38
8. Materiais e métodos	43
8.1 Uso dos diâmetro	43
8.2 Material examinado	45
8.2.1 Amostras da Formação Tamengo, Corumbá, Mato Grosso do Sul	47
8.2.2 Amostras do Paraguai	51
8.3 Métodos de captura e análise de imagens	59
8.4 Análises de Estatística Descritiva: média, desvio padrão, mediana, etc. e testes de hipótese	60
8.5 Análises exploratórias NMMDS e Agrupamento	64
9. Resultados	66
9.1 Estatística descritiva	66
9.2 Análises exploratórias	81
10. Paleontologia Sistemática de <i>Cloudina latilabrum</i> n.sp.	89

11. Paleontologia Sistemática do dubiofóssil <i>Virgula itapucumense</i> gen. et sp. n	92
11.1 <i>Virgula itapucumense</i> gen. et sp. n. interpretação 1	93
11.2 <i>Virgula itapucumense</i> gen. et sp. n. interpretação 2	101
12. Discussão	102
13. Proposta de Filogenia de <i>Cloudina</i> nas Formações Tagatiya Guazú e Tamengo.	110
14. Conclusão	114
Referências	116

1. Introdução

O Ediacarano (Mángano & Buatois, 2014; Darroch et al., 2015; Droser et al. 2017) é o último período do vasto intervalo do tempo geológico conhecido como o Pré-Cambriano e como tal compreende a faixa de tempo entre 635-541 milhões de anos antes do presente.

O Ediacarano é um dos episódios mais discutidos da história da Terra dos pontos de vista evolutivo, ecológico e geológico porque foi palco de transição da biosfera microbiana para uma nova, de organismos multicelulares diversos e, importantemente, macroscópicos.

A primeira biota desta natureza, a biota de Ediacara *latu sensu*, era morfologicamente muito diferente da atual e marcada, inicialmente, pelas formas fractais de rangeomorfos (Cuthill & Morris, 2014) e ao longo de toda sua breve mas importante existência, por inúmeros organismos multicelulares de “corpo mole” de tamanhos variados, incluindo algumas formas reconhecidas como basais de filos modernos, mas, talvez na maioria, formas de posição sistemática e filogenética de difícil compreensão ou até enigmáticas como os Vendobiontes definidos por Seilacher (1989) como um reino aparte.

Também neste período, a hidrosfera e a atmosfera passaram por importantes mudanças intimamente interligadas aos acontecimentos na biosfera e na própria paleogeografia das massas continentais e oceanos relacionadas à intensa atividade orogenética do complexo processo de amalgamação do supercontinente Gondwana que reuniria o que viria a ser Antártica, América do Sul, África, Madagascar, Austrália, Península Arábica e Índia.

A intensificação do intemperismo continental associada à tectônica global marcou uma profunda alteração da geoquímica dos oceanos que teve reflexos na própria evolução da vida. Tanto que, no final do Ediacarano, apareceram os metazoários com exoesqueleto (por exemplo, espécies da família Cloudinidae Hahn & Pflug, 1985, *Corumbella wernerii* Hahn et al., 1982 e *Namacalathus hermanastes* Grotzinger et al. 2000).

Estes fenômenos marcaram uma revolução não apenas da forma e função dos organismos, mas também nas relações ecológicas e ocupação do ecoespaço. Tais

organismos com exoesqueleto, alguns atribuídos ao Filo Cnidária (*C. weneri* e *Cloldina* spp.) (Grant, 1990, Pacheco et al., 2011, Vinn & Zaton 2012 Wood, 2011, 2017), eram sésseis e já apresentavam uma nova dimensão fisiológica e etológica, capazes de predação e não apenas se alimentar como os filtradores, e possuíam simetria corporal distinta da anterior, com características de metazoários modernos. Este passo foi importante para o surgimento posteriormente na “Explosão Cambriana” (Conway Morris, 2000) de clados com grande número de espécies com novos modos de vida e capazes de ocupar ainda mais nichos ecológicos (Bambach et al., 2007).

A evolução da vida na Terra pode ser considerada como um “*continuum*”. Há grande polêmica no que concerne ao início da diversificação da vida metazoária no planeta Terra, como também com relação à classificação taxonômica dos metazoários Ediacaranos, mesmo baseando-se em informações morfológicas ou moleculares (Bromhan et al., 1998; Xiao et al., 1998; Kump & Arthur, 1999; Narbonne, 2005; Edgecomb et al., 2011; Grotzinger et al., 2011; Northcutt, 2012; Zhang et al., 2012; Dunn et al., 2014; Joel et al., 2014; Burzynski & Narbonne, 2015; Droser & Gehling, 2015).

Acritarcos são com certeza encontrados em rochas datadas de ~1,8Ga (Lamb et al., 2009), entretanto Javaux et al. (2010) afirmaram ter encontrado acritarcos em rochas datadas de 3,2 Ga, embora isto deva ser visto de forma crítica, uma vez que rochas com esta idade teriam passado por processos metamórficos que alterariam sobremaneira o registro fossilífero morfológico. Assim os eucariotos já existiam no PaleoProterozoico, o próximo passo seria o aparecimento da complexidade multicelular.

Mills et al. (2013) baseados em experimentos em laboratório com poríferos modernos, *Halichondria panicea*, demonstraram que estes são capazes de viver em níveis de oxigênio dissolvido de aproximadamente 0.5% a 4% dos níveis atmosféricos atuais, como as esponjas são reconhecidamente os metazoários filogeneticamente mais basais, este fato poderia indicar que o surgimento dos metazoários aconteceu ainda no MesoProterozoico.

De acordo com Fedonkin (2003) a modificação da base geoquímica, via alteração da geoquímica das águas oceânicas (Canfield et al., 2007), a diminuição da temperatura do planeta devido ao trapeamento de carbono diminuindo o efeito estufa gerado pela atmosfera rica em CO₂, demonstrado por várias glaciações e o aumento do

nível de oxigênio da atmosfera (Canfield & Teske, 1996; Narbonne et al., 2010) e da porção superficial da coluna d'água oceânica, teriam estimulado a complexidade das formas de vida e o aparecimento da heterotrofia no Proterozoico há 1,5 Ga.

De acordo com este cenário os organismos passaram a depender da produção dos autotróficos para a obtenção de energia desenvolvendo comportamento mais sofisticado de predação e demais simbioses.

O processo de aumento da complexidade dos organismos se esboça como um continuo envolvendo o aparecimento de metazoários e chegando ao Ediacarano já com uma alta complexidade orgânica com formas diferentes das atuais e com tamanho maior dos indivíduos (Xiao & Laflamme, 2008).

Assim observa-se que no Ediacarano surgem os primeiros fósseis de Bilateria que posteriormente promoveram a diversificação da fauna no Cambriano (Conway Morris, 2006; Peterson et al., 2008). Desta forma, se os eucariotos surgiram ao final do Archeano, ou início do Proterozoico, um longo período de tempo passou até o aparecimento de Bilateria, a simetria da maior parte dos metazoários atuais que com certeza já existia no Ediacarano (*Kimberella quadrata* Glaessner & Wade, 1966; *Parvancorina mimchami*, Glaessner 1958).

O reconhecimento do momento da radiação dos metazoários é crucial para a compreensão dos processos macroevolutivos associados ao surgimento de novos organismos no Cambriano (Peterson et al., 2008). Mesmo utilizando-se relógios moleculares o momento da diversificação metazoária é difícil de se estabelecer (Dourzey et al., 2004), uma vez que os relógios moleculares estimam períodos muito discrepantes.

O registro fóssil é uma importante ferramenta que fornece informações que servem para calibração dos relógios moleculares, uma vez que apresenta uma idade relativa para o surgimento de novidades morfofisiológicas, que são frutos de inovações genéticas.

Ichnofósseis, em especial fósseis traços ou mesmo a presença de estruturas resultantes da ação biogênica também servem para a caracterização de complexidade ambiental. Embora seja impossível se saber exatamente qual organismo produziu tal estrutura há a agregação de mais informação ecológica.

1.1 Objetivo

A utilização de análises estatísticas permite uma compreensão mais exata, tanto das interpretações tafonômicas, quanto da presença de espécies de organismos de um mesmo gênero em um ambiente, através do agrupamento de amostras e gráficos que permitem interpretar o padrão de distribuição das estruturas analisadas em amostras.

O presente trabalho tem por finalidade a comparação entre associações de metazoários com exoesqueleto calcário (*Cloudina* spp.) encontradas na Formação Tamengo do Grupo Corumbá e Tagatiya Guazú Grupo Vallemí e de amostras provenientes da Namíbia com o uso de metodologia estatísticas.

Desta forma poder-se-á ter uma ideia mais clara das espécies presentes e suas relações filogenéticas e também dos processos evolutivos que levaram ao estabelecimento das espécies do gênero citado.

Analisar amostras da Formação Tagatiya Guazú para descoberta de possíveis novas estruturas que possam ser consideradas fósseis.

1.2 Justificativa

O final do Ediacarano na Formação Tagatiya Guazú e Tamengo é marcado pela existência de um ecossistema diversificado no que tange aos metazoários produtores de exoesqueleto calcário (*Cloudina* spp. *Namacalathus* sp.) e organismos com exoesqueleto quitinizado (*Corumbella weneri*) além de fósseis traços de prováveis animais de corpo mole. O conhecimento das espécies presentes, em especial dos animais com exoesqueleto calcário (eg. Família Cloudinidae) é de fundamental importância para a compreensão das forças ecológicas deste período uma vez que estes animais desempenharam papel importante na estrutura do ecossistema do período, por exemplo como formadores de recifes na Namíbia (Penny et al., 2014).

O estudo, em diversos pontos, das composições das associações fossilíferas de *Cloudinas* spp. é importante para a compreensão do processo evolutivo destas espécies precursoras da radiação Cambriana. Além do mais a investigação filogenética das espécies de *Cloudina* spp. fornece aporte para o conhecimento dos processos de radiação evolutiva do período em estudo.

Uma análise mais detalhada das estruturas presentes nos carbonatos da Formação Tagatiya Guazú também poderá trazer informações sobre a presença de novos fósseis de novos organismos presentes no ecossistema.

A Formações estudadas (discutidas mais adiante) constituem-se num dos mais importantes Grupos da América do Sul para o registro fossilífero destes organismos.

2 Para entender o mundo Ediacarano: paradigmas evolutivos e integração com filogenias baseadas em relógios moleculares e processos microevolutivos.

2.1 Relógios moleculares

Conhecer o funcionamento dos relógios moleculares é importante para a compreensão do momento de cladogênese dos táxons e das implicações paleo-ecoambientais para a evolução da vida no planeta. Relógios moleculares têm sido amplamente utilizados para inferência do momento da ocorrência de divergências filogenéticas entre vários táxons, desde procariontes, algas, plantas, fungos e metazoários (Peterson & Buterfield, 2005; Peterson et al., 2008).

Relógios moleculares são deduzidos através da análise de sequências de aminoácidos em uma proteína ou de sequências de nucleotídeos em cadeias de DNA. A ideia surgiu quando Emile Zuckerkandl e Linus Pauling em 1962 compararam a sequência de aminoácidos em moléculas de hemoglobina e outras proteínas em diferentes espécies e notaram haver diferenças nas sequências de aminoácidos em relação a antiguidade do registro fossilífero.

Logo quanto maior a discrepância entre duas ou mais sequências de nucleotídeos em um segmento de DNA, ou de aminoácidos em uma proteína, maior deverá ser a distância filogenética temporal entre as sequências em estudo, uma vez que há uma taxa de mutação, nem sempre constante, de substituição de nucleotídeos no DNA (Pulquério & Nichols, 2006).

A teoria do neutralismo de Kimura (1968) constitui a base para a construção de relógios moleculares. Kimura e Ohta (1971) explicaram como poderia acontecer esta variação na cadeia de aminoácidos. A ideia baseia-se na hipótese da existência de uma taxa constante de mutação para sequências de DNA que não sofrem seleção natural, assim possuindo valor adaptativo zero ou próximo de zero.

Caso o valor adaptativo fosse maior que próximo a zero, estas sequências seriam selecionadas positiva ou negativamente, o que tornaria as mutações não utilizáveis para a construção de relógios moleculares. O fato de a taxa de mutação não ser constante entre linhagens filogenéticas fez com que a utilização, e mesmo a serventia dos relógios moleculares fosse colocada em cheque (King & Wilson, 1975), mas nas últimas décadas os avanços de cálculos estatísticos e a utilização de relógios moleculares “relaxados” em vez de relógios estritos, fez com que este problema fosse gradualmente transposto (Douzery et al., 2004; Ho & Larson, 2006; Lepage et al., 2007).

2.2 A teoria do neutralismo e os relógios moleculares

A teoria do neutralismo provocou grande polêmica, pois até aquele momento a síntese moderna da teoria de evolução era amplamente aceita, e de acordo com a sua acepção, haveria apenas mutações vantajosas que aumentariam a aptidão do indivíduo e as deletérias que implicariam na morte do portador. Kimura (1968) demonstrou matematicamente que era possível a existência e manutenção de polimorfismos através da deriva gênica e princípio do fundador e que não era dependente de seleção natural. E é utilizada como suporte dos relógios moleculares uma vez que prevê que mutações com efeito neutro têm uma frequência constante de aparecimento nas populações (Kimura 1987).

A afirmação da inexistência de pressão seletiva sobre uma sequência de DNA durante todo o período de existência desta sequência é extremamente difícil de demonstrar, devido a mudanças de pressões ecológicas, tamanho efetivo da população, aquisição de novas funções para as cadeias polipeptídicas transcritas destas sequências (enzimas e proteínas), além, é claro, da própria possibilidade de reversão da mutação.

O tamanho efetivo de uma população, definido por Wright (1931, 1938) como sendo o número de indivíduos que se acasalam em uma população ideal, afeta diretamente o relógio molecular, uma vez que em populações pequenas a probabilidade de fixação de mutações de efeito neutro é maior (Bromham & Penny, 2003) e após a adaptação a novos ambientes estas populações fundadoras passam por rápido processo de crescimento populacional. Proteínas com novos aminoácidos em sua cadeia podem passar por processo de exaptação, ou seja, adquirir uma nova função que faria com que a mutação passasse a ter valor adaptativo diferente do neutro. Assim novos ambientes e

interações bióticas podem promover a aquisição de valor adaptativo para as sequências antes neutras.

Entretanto, longas sequências de DNA associadas a regiões intrônicas de um gene, íntrons são sequências de DNA que não codificam cadeias polipeptídicas, gene que transcreve, por exemplo o RNA ribossômico (rRNA) podem acumular mutações que são utilizadas tanto para traçar filogenias entre taxa, como também para se estimar o momento aproximado da cladogênese para uma determinada linhagem filogenética, isso obviamente deve ser calibrado pelo registro fóssilífero da linhagem em questão. Isto ocorre devido ao fato de que a sequência codificadora de rRNA é vital para a célula ou organismo. Nos organismos o gene é formado por sequências intrônicas e exônicas, as regiões intrônicas ou íntrons são removidos durante o processo de edição do RNA mensageiro (mRNA) e os éxons são cadeias de ácidos ribonucleicos que são ligados para a formação do mRNA que é o responsável, juntamente com o ribossomo, pela síntese da cadeia polipeptídica figura 1. Pelo fato dos íntrons serem excisados durante a síntese do mRNA, estes podem sofrer mutações que não alterarão as proteínas e enzimas.

Exceção são os íntrons que codificam os RNA de interferência (RNAi, sRNA) que são importantes no controle da ação gênica (Chuang et al., 2017). Assim podem ser ferramentas úteis para os relógios moleculares. Rodríguez-Preito et al. (2014) descobriram 208 introns com alta taxa de evolução capazes de separar espécies próximas de reodentes. Em Chiroptera íntrons nucleares forneceram resultados melhores que DNA mitocondrial na reconstrução filogenética interespecífica (Dool et al., 2016); relógios moleculares intrônicos também foram utilizados para estimar a divergência entre macacos do velho mundo e humanos (Yi et al, 2002).

Figura 1. Esquema de edição de um mRNA. Em azul as sequências intrônicas (Íntrons) em vermelho as sequências Exônicas (Exons). O mRNA final formado pelos Exons 1+2+3.

Pode parecer contraditório se afirmar que sequências de ácidos nucleicos ou de proteínas e enzimas com alto valor adaptativo, como é o caso de rRNA e hemoglobinas, possam ser utilizadas para análises de relógios moleculares que se baseiam em fixação de mutações de efeito neutro. Entretanto sabe-se que tais moléculas apresentam uma região denominada sítio ativo e outra região denominada cadeia estrutural. É justamente nos componentes da cadeia estrutural que se encontram os elementos (aminoácidos e nos genes que os codificam os nucleotídeos) que podem ser utilizados para as inferências dos relógios moleculares por não apresentarem função de ligação química com outras moléculas (sítios ativos). Mesmo assim, cautela deve ser tomada, pois estas sequências podem ter importante função na manutenção da estrutura tridimensional da molécula. Logo a utilização de moléculas para o relógio molecular depende de intenso estudo bioquímico destas. Já existem genes alvos clássicos para análise de relógios moleculares como os codificadores de rRNA, a citocromo oxidase 1 das mitocôndrias entre outros.

Também se faz a coalescência entre os genes das espécies analisadas para se determinar o último ancestral comum ou o mais recente ancestral comum entre a relação de genes de duas espécies. A teoria da coalescência procura estimar o tempo e a variância até chegar ao ancestral comum. Baseia-se na ideia de se poder seguir um par de cópias de um gene até o seu ancestral comum e na conexão entre o par: tempo até o ancestral comum e a variação genética de uma população, utiliza apenas informações moleculares (sequências de DNA) e análises estatísticas (Wakeley, 2009).

A calibração dos relógios moleculares é realizada através do registro fossilífero ou de eventos geológicos conhecidos geradores de barreiras de vicariância entre espécies por exemplo o soerguimento do planalto de Talamanca na Costa e oeste do Panamá que se caracterizou por ser rápido $\pm 4,5$ Ma separando espécies de pássaros (Weir & Schluter, 2008). O desenvolvimento de análises estatísticas mais poderosas como análises de parcimônia, máxima verossimilhança e bayesianas têm tornado a inferência de resultados dos relógios moleculares mais precisas.

Isto, associado às técnicas de coalescência e calibração através do registro fossilífero, faz com que os resultados obtidos pelos relógios moleculares sejam cada vez mais aceitos (Baele et al., 2012).

Mutações, duplicações de genes, recombinações e processos de exaptação são frequentes durante a história vida na Terra, e são as forças que podem ser consideradas como forças motrizes para o aparecimento de novas espécies (Stafford, 2008; Grassi et

al., 2008; Asrar et al., 2013; Siepel, 2009; McLysaght & Guerzoni, 2013), são a matéria prima para a atuação da seleção natural. Estes processos promovem o aumento da complexidade ecológica e da diversidade da biosfera desde o início do aparecimento da vida na Terra.

3 Diversificação dos metazoários e complexidade dos ecossistemas

No PréCambriano a evolução da complexidade da vida é marcada pelo aparecimento dos organismos de corpo mole da fauna de Ediacara e na assembleia de Avalon e White Sea (esta a mais diversa) e da assembleia de Nama, as duas últimas apresentando uma nova tendência ecológica como o aparecimento de organismos fixos a esteiras bacterianas e emergência de forma Bilateria. Também apareceram as inovações ecológicas do estilo Fanerozoico como maior heterogeneidade de espacial, mobilidade, estratégias reprodutivas complexas, utilização do ecoespaço e competição por substrato (Droser et al., 2017).

Na faixa Paraguai e Vallemí, ao final do Ediacarano, encontra-se um ecossistema composto por diversas espécies. Embora com menor riqueza de espécies que as associações de Avalon e White Sea, continha biodiversidade distinta representada por organismos com exoesqueleto calcário e quitinoso.

Com o aparecimento de organismos com exoesqueleto calcário no final do Neoproterozoico como espécies de *Cloudina*, *Namacalathus hermanastes*, *Namapoikia rietoogensis* e de anéis quitinizados em *Corumbella weneri* ocorre uma mudança na composição dos engenheiros do ecossistema. Estes animais eram restritos a plataformas carbonáticas (Germs, 1972; Grotzinger et al., 2000; Wood et al., 2002; Babcock et al. 2005) e foram os primeiros metazoários a desempenharem um papel importante na formação de recifes (Wood & Curtis, 2015).

Eram organismos sésseis presos às esteiras microbianas de trombólitos e estromatólitos. *Cloudina* e *Corumbella* foram inseridos em Cnidaria (Grant, 1990; Babcock et al., 2005; Pacheco et al., 2011; Vinn & Zaton 2012; Wood et al., 2015) mas não se sabe a que filo pertenceria *Namapoikia*, Zhuravlev (2015) inseriu *Namacalathus* no Filo lophophorata com similaridade a Brachiopoda e Bryozoa no Superfilo Lophotrochozoa. Foram animais de pequeno tamanho não mais que alguns milímetros,

máximo de 19 mm para *C. weneri* (Pacheco et al., 2015) e de 8 a 150 mm para *Cloudina hartmannae* (Germis, 1972).

A biodiversidade está intimamente associada a complexidade de um ecossistema. Esta aumenta com o aumento das interações ou simbioses aqui definidas como qualquer tipo de interação entre organismos definida por Anton de Bray (1879) como “a convivência de organismos diferentes”, por exemplo, mutualismo, parasitismo, comensalismo, parasitoidismo, sinecrose, entre as espécies que compõem um ecossistema (Margulis, 1999; Wernegreen, 2004; Moran, 2006).

A complexidade estrutural de um ecossistema pode ser definida em termos da estrutura física tridimensional, incluindo suas características geológicas, por exemplo a mata Amazônica é um ecossistema muito mais complexo e diverso que uma fumarola oceânica e é composta por relevo diversificado com solos distintos que influenciam a cobertura vegetal e esta, por sua vez está intimamente associada as espécies de animais em especial Insecta que conta com mais de 5×10^6 espécies presentes neste ecossistema. Também se inclui neste conceito a complexidade dos organismos chamados de engenheiros do ecossistema ou espécies fundamentais que são aquelas que modificam, criam ou mantêm um ecossistema (Wright et al., 2002; Lill & Marquis, 2003).

As relações e interações entre estas espécies e as demais permitem explicar a maior parte da complexidade estrutural do ecossistema, a quantidade de matéria orgânica morta depositada enquanto fruto da atividade biológica dos organismos dos ecossistemas também é uma indicação da sua complexidade (Jones et al., 1994; Bruno et al., 2003 e 2011; Graham & Nash, 2013).

Logo, quanto mais espécies em diferentes estados simbióticos um ecossistema possuir, maior será a probabilidade de formação de novos espaços de nichos ecológicos para abrigar novas espécies, aumentando a riqueza, abundância de espécies e a taxa de especiação. Assim, maior será a dinâmica deste sistema, aumentando a sua complexidade (Margulis, 1999; Bregman et al. 2015; Fernández-González et al. 2015; Nürnberg & Aberhan, 2015; Pey, 2016).

Se colocados no filo Cnidária, *Cloudina* e *Corumbella* seriam predadores, alimentando-se de protistas ou talvez de pequenos metazoários da coluna d'água. Desta forma a importância destes animais como engenheiros do ecossistema do final do Ediacarano é mais ressaltada, pois teriam contribuído para uma complexidade maior da

cadeia trófica deste período promovendo pressões seletivas para que as prezas criassem sistemas de evasão da predação, além do mais já é amplamente reconhecido na literatura científica a presença de perfurações em conchas de *Cloudina* spp. que teriam sido provocadas por predadores destes organismos (Hua et al., 2003).

A forma de um organismo é muito importante para a compreensão do seu modo de vida, como ocupa um habitat, como se alimenta e como interage com as demais espécies e o meio ambiente ao seu redor (Banavara et al., 2014). A forma de um organismo pode determinar o tipo de seu habitat por exemplo: peixes possuem em sua maioria forma fusiforme com elevada hidrodinâmica, pássaros possuem formas que aumentam a aerodinâmica, árvores normalmente possuem formas fractais de disposição foliar para aumentar a eficiência fotossintética, etc.

Isto é especialmente importante na interpretação dos enigmáticos vendobiontes macroscópicos do Ediacarano.

A maioria de organismos sésseis, os Vendobiontes, (Seilacher, 1992), possuía formas fractais. As formas fractais de vendobiontes possuíam uma geometria de ramificação diferente dos organismos atuais como as plantas que também exibem distribuição foliar fractal (Laflamme et al., 2009).

Pelo fato de se assumir que vários vendobiontes eram metazoários eucarióticos sésseis e apresentarem formas fractais, alguns autores os interpretam como organismos osmotróficos, uma vez que viviam imóveis, e a forma fractal aumentaria a superfície de contato com a água, favorecendo a osmotrofia (Laflamme & Narbonne, 2008; Xiao & Laflamme, 2009; Brasier et al., 2012; Cuthill & Morris, 2014). Pelo fato de tratarem-se de organismos sésseis de corpo mole e pela projeção tridimensional de sua geometria, Cuthill & Morris (2014) entenderam que estes organismos teriam sido adaptados a ambientes ricos em nutrientes, mas com baixa capacidade competitiva.

Adaptados ao máximo à um meio ambiente rico em nutrientes, estes organismos teriam sucumbido em parte às mudanças geoquímicas das águas oceânicas ao final de Ediacarano e no início do Cambriano (Schroeder & Grotzinger, 2007; Wille et al., 2008) e também ao surgimento de bioturbadores e novos competidores (Bengston & Yue, 1992; Seilacher & Plüfger, 1994; Seilacher et al., 2003).

Observa-se que ao final do Ediacarano já havia uma grande diversidade de formas de organismos desde organismos com formas fractais, com exoesqueleto calcário como *Cloudina* spp. *Corumbella werneri* *Namacalathus hermanastes*, além de

outros com simetria bilateral como *Spriggina floundersi*, *Parvancorina mimchami*. Logo a ocupação do ecoespaço Ediacarano já se apresentava bastante diversificada.

Observa-se, como mostrado acima, que alguns filos modernos já estavam representados na fauna do NeoProterozoico. Embora a filogenia dos organismos deste período tenha gerado muita polêmica, colocando-os nos mais diversos filos e reinos (Droser & Gehling, 2015): Vendobiontas (Seilacher, 1992), colônias de procariotos (Steiner & Reitner, 2001), protistas (Zhuravlev, 1993), líquens (Retallack, 1994) e fungos (Peterson et al., 2003), Annelida seria representado por larvas de *Spriggina* (Glaessner, 1958) Bilateria já estavam presentes como *Parvancorina mimchami* (Glaessner, 1980; Lin et al., 2006), *Dickinsonia* spp. *Kimberella* sp. *Yorgia* sp. (Xiao & Laflamme, 2009). Este fato pode ser visto como um processo evolutivo contínuo, onde não há necessariamente uma explosão de formas novas de vida no Cambriano, mas uma rápida radiação, em que espécies antigas foram substituídas por novas com adaptações para o novo estilo de vida surgido das pressões seletivas do Cambriano (Gehling, 1987, 1988; Gehling & Rigby, 1996; Fedonkin & Waggoner, 1997; Narbonne, 2004; Fedonkin et al., 2007; Gehling & Narbonne, 2007; MacGabhann, 2007; Flude & Narbonne, 2008; Erwin et al., 2011; Vickers-Rich et al., 2013; Laflamme et al., 2013; MacGabhann, 2014).

Ao se considerar as espécies de *Cloudina* e outros táxons como *Sinotubulites*, *Conotubus* e em especial *Multiconotubus*, observa-se que houve um contínuo de radiação adaptativa de espécies com exoesqueleto calcário do final do Ediacarano para o Cambriano (Cai et al., 2017), inclusive mantendo algumas características paleoecológicas como a elevação do organismo do substrato para obtenção de alimento.

4. Mudanças geoquímicas e durante o NeoProterozoico e a utilização de isótopos estáveis de Carbono, Oxigênio e Estrôncio.

As mudanças paleoambientais envolvendo a biosfera, hidrosfera, atmosfera e litosfera imprimiram registros que podem ser recuperados utilizando-se técnicas de análises isotópicas. Tornando mais robusta as interpretações dos processos evolutivos das formas de vida no planeta.

Para obter valores isotópicos primários de C, O e Sr da água do mar incorporados no retículo cristalino da calcita/dolomita durante sua deposição,

pressupõe-se a utilização de amostras não alteradas por processos diagenéticos e intempéricos nas análises geoquímicas. Assim, uma vez assegurada esta premissa, se torna possível a obtenção de informações paleoambientalmente significativas.

4.1 Isótopos de Carbono

^{12}C , o isótopo mais leve de carbono, é incorporado preferencialmente em matéria orgânica durante a fotossíntese e processos metabólicos devido a sua maior energia cinética. Consequentemente, uma proporção maior de ^{13}C , em relação à sua concentração normal no meio ambiente, fica à disposição para ser incorporada em rochas carbonáticas da mesma época. Para expressar este fracionamento de isótopos entre estes materiais, utilizam-se valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ e C_{carb} , respectivamente, calculados assim, tanto para carbono em matéria orgânica como no carbonato contemporâneo: $\delta^{13}\text{C} = (^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ da amostra} / ^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ do padrão} - 1) \times 1000\%$, onde o padrão é a concha do cefalópode fóssil *Belemnitella americana* que é um fóssil do Cretáceo e o padrão é distribuído pela Vienna Standard Mean Ocean Water.

Isto gera valores de $\delta^{13}\text{C}$ positivos para estes carbonatos. Mas quando a produtividade primária diminui, mais ^{12}C poderá ser incorporado ao carbonato, reduzindo o valor de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$.

Por outro lado, o soterramento de matéria orgânica, que é rica em ^{12}C , normalmente resulta em valores mais elevados de $\delta^{13}\text{C}$ para água do mar. Os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, que correspondem aos valores encontrados em material orgânico, normalmente são muito mais negativos que os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$, o que reflete o forte efeito de fracionamento efetuado durante fotossíntese (Kump & Arthur, 1999).

Durante períodos frio, ocorre a diminuição da produtividade biológica, mudando o balanço entre ^{12}C e ^{13}C .

Assim, se torna possível detectar no registro carbonático os episódios de diminuição da temperatura. Os eventos de glaciação são marcados pela queda abrupta dos valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$, para valores significativamente negativos, que denotaria a incorporação de quantidades anômalas de ^{12}C , indicativa de uma grande diminuição da produtividade biológica, pois esta está intimamente associada a temperatura das águas e continentes.

4.2 Isótopos de Oxigênio

O fracionamento isotópico de oxigênio está relacionado à temperatura, salinidade da água, profundidade dos oceanos e pH das águas oceânicas (Jaffrés et al., 2007). Em temperaturas mais elevadas, ^{16}O é preferencialmente incorporado no vapor de água, o que aumenta a proporção relativa de ^{18}O na água logo, na água do mar em temperatura mais elevadas, os valores de $\delta^{18}\text{O}$ serão maiores. Em ambientes rasos e restritos, a taxa de evaporação aumenta a salinidade da água e ocorre uma maior remoção de ^{16}O , assim os valores de $\delta^{18}\text{O}$ também tenderão a ser positivos.

O cálculo dos vares de $\delta^{18}\text{O}$ se faz da mesma forma que se calcula os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e o padrão utilizado é Vienna Standard Mean Ocean Water (VSMOW).

Os isótopos de O são extremamente sensíveis à diagênese e à infiltração de água meteórica pobre em ^{18}O , o que altera os valores de $\delta^{18}\text{O}$ para valores mais negativos. Desta forma, a interpretação das assinaturas isotópicas de $\delta^{18}\text{O}$ neoproterozoicas devem ser vistas com cautela (Kaufman & Knoll, 1995; Knauth & Kennedy, 2009).

Segundo Jaffrés et al. (2007) o aumento da curva de $\delta^{18}\text{O}$ no limite pré-cambriano-cambriano poderia ser devido à intensa deposição de sedimentos carbonáticos pela deposição de exoesqueletos calcários no fundo oceânico, criando uma espessa camada sedimentar que inibiria a interação entre a crosta oceânica e o oceano. Logo o efeito relativo e absoluto das alterações das baixas temperaturas foi reduzido, causando um incremento rápido nos valores de $\delta^{18}\text{O}$ em direção aos valores encontrados atualmente ($-0,3\text{‰}$).

A interpretação da curva de $\delta^{18}\text{O}$ durante a história geológica da Terra é bastante controversa por ser muito suscetível a alterações diagenéticas, como dito acima. De acordo com Knauth (2003), os registros de isótopos de O no Paleozoico, que sugerem uma queda dramática da temperatura dos oceanos, refletiriam o grande sequestro de sal em bacias evaporíticas no Neoproterozoico. Com isso, a salinidade dos oceanos, neste período, teria diminuído drasticamente, possibilitando maior dissolução de O_2 nas águas oceânicas, desta forma, permitindo a diversificação de organismos multicelulares com maior dependência de O_2 para o seu metabolismo, inclusive organismos maiores e até macroscópicos.

4.3 Isótopos de Estrôncio

Utiliza-se a relação entre os isótopos de Sr, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, para se inferir a proveniência e importância do aporte de material terrígeno para os ambientes marinhos (Eisenhauer et al., 1999), pois as águas continentais são mais enriquecidas em Sr^{87} , o produto do decaimento radioativo de ^{87}Rb . Isto é consequência do fato de os continentes serem muito mais antigos do que do fundo oceânico, que acumula pouco ^{87}Sr e a razão $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ da água é baixa, semelhante à do manto. Assim, com o aumento do aporte de água proveniente dos continentes para os oceanos (em consequência do aumento da área e da elevação dos continentes e/ou da taxa de erosão continental), a razão $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ da água oceânica aumenta (Elderfield, H. 1986; Eisenhauer et al., 1999).

Durante o Neoproterozoico, observa-se um aumento da curva da razão $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (figura 2) de 0,7055 no Toniano a 0,7085 no Ediacarano, o que pode indicar um aumento da taxa de intemperismo.

De acordo com Halverson et al. (2007), esta tendência refletiria os efeitos do desmantelamento do supercontinente Rodínia ocorrido entre 753-633 Ma no Neoproterozoico. Durante a formação e a quebra de Rodínia (Terra Mãe em russo) uma série de eventos tectônicos e orogênicos ocorreram, o que teria levado a um grande influxo de nutrientes (Fosfatos, Sulfatos, Fe, Mg, etc.) aos oceanos, fornecendo aporte de minerais e nutrientes para a fauna Neoproterozoica (Li et al. 2008), que favoreceu o desenvolvimento de eucariotos unicelulares (acritarcos, microalgas, protistas) e multicelulares, inclusive, pela primeira vez na história do planeta, formas heterotróficas macroscópicas, dentre as quais organismos filtradores e osmotróficos, provavelmente de grupos basais de filos ainda existentes mas também de grupos enigmáticos, que Seilacher (1992) denominou vendobiontes. .

Precedendo a glaciação Gaskiers (580-582 Ma) (figura 2) observa-se um pico na relação $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ sugestivo de intensa orogênese do Ediacarano médio com grande aporte de terrígenos para os oceanos. Mesmo ocorrendo uma redução na relação $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, após a glaciação Gaskiers (figura 2), observa-se um progressivo aumento dos valores na curva de $\delta^{13}\text{C}$ das rochas carbonáticas que pode ser atribuído a um aumento na produtividade biológica dos oceanos.

Isto estaria associado a uma nova recomposição da biosfera Pré-Cambriana que, após passar por profundas alterações ambientais, depara-se com um ecossistema repleto de novos nichos ecológicos disponíveis favorecendo um rápido processo evolutivo

levando ao aparecimento de novas formas de organismos como o observado na fauna de Ediacara com o surgimento e diversificação dos Vendobiontes (Waggoner, 2003; Shen et al. 2008).

As análises dos isótopos citados têm sido aplicadas em tentativas de correlacionar formações que não apresentam fósseis-guia e também para a interpretação paleoambiental do Neoproterozoico (Knoll et al., 1986; Kaufman et al., 1993; Kaufman & Knoll, 1995; Gorokhov et al., 1995; Hayes et al., 1999; Kaufman et al., 1997; Jacobsen & Kaufman, 1999; Halverson et al., 2005, 2007, 2009; Pokrovskii et al., 2006).

Vários trabalhos discutem as limitações das assinaturas primárias de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{18}\text{O}$ de sequências carbonáticas do Pré-Cambriano com o intuito de compreender o processo deposicional, a evolução do sistema oceano-atmosfera e as interações dos processos bióticos e abióticos durante a evolução do planeta (Burdett et al., 1990; Veizer et al., 1992a, 1992b; Knoll et al., 1995).

Tal fato evidencia uma provável grande oscilação da produção fotossintética durante este período, o que teria implicações para a disponibilidade de O_2 na atmosfera e nos oceanos, modulando o desenvolvimento dos eucariotos em especial os heterotróficos (Planavsky et al. 2015).

As relações entre os isótopos de Sr mostram aumento do processo de lixiviação da crosta continental indicado pelo menos desde o Criogeniano, (figura 2).

5. Relações entre indicadores químicos, relógios moleculares e o registro fossilífero durante o Proterozoico

O registro fossilífero durante os períodos indicados na figura 2 (850 a 550 Ma) é contínuo para acritarcos acantomórficos, algas vermelhas, verdes, lobocea, euglífideos protistas com exoesqueleto biomineralizante, não apresentando relação de causa e efeito entre extinções/radiações e eventos catastróficos globais (Grey et al., 2003; Corsetti et al. 2006).

Relógios moleculares calibrados, (Berney & Pawlowski, 2006) apontam uma intensa especiação e radiação de diversos táxons. Peterson et al. (2008) chamam atenção para a intensa diversificação de metazoários ocorrida durante o Ediacarano (figura 3).

Javaux e Knoll (2016) e Sugitani et al. (2015) apontaram que tanto biomarcadores quanto o registro fossilífero demonstram a diversificação de taxa durante

o Proterozoico com o surgimento de várias inovações evolutivas desde o Mesoproterozoico até o Neoproterozoico. Planavisky et al. (2015) argumentam que grande parte da diversificação de eucariotos teria ocorrido no meio e final do Ediacarano, ocorrendo uma grande reorganização do ecossistema no meio ambiente bêntico e superficial dos oceanos.

No grupo Roper (Austrália) Javaux e Knoll (2016) mostraram a diversificação dos eucariotos desde o Paleoproterozoico até o Neoproterozoico com a aquisição de importantes estrutura e funções. Os biomarcadores, biopolímeros e evidência fossilífera no Proterozoico fornecem evidências para as inovações biológicas nos primeiros eucariotos com implicações para a evolução de célula eucariótica. As datas são as idades mínimas (figura 4).

Sergeev, (2009) mostrou eventos de radiação e extinção de microfósseis e acritarcos durante o Proterozoico (figura 5). Desta forma pode-se salientar que durante todo o Proterozoico ocorreram eventos de radiação de espécies e extinções de vários táxons de eucariotos.

Figura 2. Linha do tempo das mudanças biológicas e ambientais durante o Neoproterozoico até o Cambriano a) linhas cheias e tracejadas em vermelho indicam características chaves dos animais. Contribuição estimada da exportação da produção marinha inferida a partir de biomarcadores e outros fósseis, b) sumário das condições redox dos oceanos em diferentes profundidades (pontos de interrogação marcam os possíveis intervalos de águas intermediárias euxínicas), c) variação secular da composição isotópica do carbonato marinho, d) composição isotópica de Sr na água do mar. Fonte Lenton et al. 2014.

Figura 3 (página anterior). Escala temporal da radiação de Metazoa de acordo com relógios moleculares. 41 táxons são mostrados na árvore enraizada em levedura (*Saccharomyces cerevisiae*) em rosa salmão, calcisponjas em verde, deutostomia (Spiralia) em verde, Cnidária em laranja, homocelomorfa (Oscarella) em púrpura, calcisponjas em azul e demosponjas em magenta. Observar que muita diversificação de Metazoa ocorreu durante o Ediacarano em marrom, entre o Cryogeniano em azul e o Cambriano em verde. Adaptado de Peterson et al. 2008.

Figura 4. Inovações biológicas nos eucariotos; inferência a partir do registro fóssilífero. Fonte: Adaptado de Javaux & Knoll, 2016.

Figura 5. Evoluçãodos eucariotos no Proterozoico. 1- Restos de cianobactéria entophysalidacean (*Eoentophysalis*) 2 – acinetos de cianobactéria (*Archaeoellipsoides*); 3- chroococcaceas *Synechococcus* tipo cianobactéria unicelular elíptica; 4– tricomas e filamentos de cianobactéria 5–chroococcaceas cianobactéria semelhante a *Gloeocapsa* unicelular (*Gloeodiniopsis*); 6– microfóssil semelhante a *Chuar* esférico grande; 7– formas grandes achatadas (*Tawuia*) 8– microfósseis microscópicos espirais grande (*Grypania*); 9– cianobactéria pleurocapsaleas (*Palaeopleurocapsa* e outros gêneros); 10– cianobactéria endolítica (*Eohyella* e outros gêneros); 11–cianobactérium pedunculado (*Polybessurus*); 12– cianobactéria espiral cilíndrica (*Obruchevella*); 13– alga vermelha (*Bangiomorpha*, *Wengania*, *Thallophyca* e outros gêneros); 14– filamentos ramificados de afinidade incerta (*Ulophyton* e *Majaphyton*), possíveis restos de cianobactérias stigonemataleas ou alga vermelha ou verde; 15– filamentos de alga verde siphonocladaleas (*Proterocladus*); 16– restos de microorganismos eucarióticos em forma de vaso (*Melanocyrrillium* e outros gêneros); 17– escamas microfósseis comparáveis a escamas silcosas modernas de Chrysophyta (*Characodictyon*, *Paleohexadictyon* e outros gêneros); 18– tricomas de cianobactérias ou filamentos de alga verde (*Polysphaeroides*); 19; 32– microorganismos fitoplantônicos com morfologia complexa (acritarcos acantomórficos); 19– *Tappania*; 20– *Shuiyousphaeridium*; 21 –*Trachyhystrichosphaera*; 22 – *Cymatiosphaeroides*; 23– *Vandalosphaeridium*; 24– *Alicesphaeridium*; 25– *Appendisphaera*; 26– *Tianzhushania*; 27– *Cavaspina*; 28 – *Papillomembrana*; 29– *Tanarium*; 30– *Micrhystridium*; 31– *Skiagia*; 32 –*Baltisphaeridium*. Unidades de escalas de tempo Internacional e Russas são indicadas a esquerda. Nas duas colunas a direita as duas linhas pontilhadas mostram posições alternativas dos limites as unidades Anabarianas inferior e superior. Abreviações: Sd– Sideriano; Rh– Rhyaciano; Or– Orosiriano; St– Statheriano; Cl– Calymmiano; Ec– Ectasiano; St– Steniano; Tn– Toniano; Cr– Cryogeniano; Ed– Ediacarano; unidades: Lb– Labradoriano; An– Anabariano (An1– Anabariano Inferior; An2–Anabariano Superior); Tr– Turukhaniano; Um– Uchuromayano; Ur– Yuzhnouraliano; Am– Amadeusiano; Bm– Belomoriano. Outras abreviações: Pr1– Início do Proterozoico; PIPr– Paleoproterozoico; N–d– Estágio Nemakit Daldyniano; Tm– Estágio Tommotiano; At– Estágio Atdabaniano. Fonte: Sergeev, 2009.

Os sulfatos normalmente ligados a carbonatos marinhos (Kah et al., 2004) são utilizados como indicadores informativos do estado de anoxia das águas oceânicas. A figura 6 mostra um aumento gradativo dos valores da concentração de sulfatos das

águas oceânicas com acentuada elevação durante o Neoproterozoico, que chega próximo a 25% do valor atual, denotando aumento da concentração de O₂ nas águas oceânicas. Também mostra o comportamento da curva de $\delta^{13}\text{C}$ no mesmo período. Nota-se que há um desacoplamento das curvas, ou seja, a oxigenação oceânica não está diretamente acoplada à curva de $\delta^{13}\text{C}$. A concentração de sulfato marinho provavelmente permaneceu inferior a 2mM até aproximadamente 1,3 Ga., aumentou para 4,5 mM por volta de 1,2 Ga. e chegou possivelmente até 7-10mM no meio do Neoproterozoico, embora a redução quase completa de todo sulfato oceânico deva ter ocorrido durante o intervalo glacial Neoproterozoico. Concentrações maiores de sulfato coincidem com mudanças do $\delta^{13}\text{C}$ marinho associadas à oxigenação da biosfera no Mesoproterozoico tardio, e no Neoproterozoico.

Figura 6. Concentração de sulfato marinho e isótopos de carbono $\delta^{13}\text{C}$ no Proterozoico. Elipses cheias marcam dados dos autores deste gráfico. Fonte: Kah, 2004.

As curvas isotópicas de carbono e Fe, da relação de ferro disponível (FeH) /ferro total (FeT) (donde se deduz o estado de anoxia das águas oceânicas), carbono orgânico total e porcentagem de enxofre mostram que o estado de oxigenação das águas oceânicas atingiu valores elevados há aproximadamente 580 Ma, e apresentou oscilações até o final do Ediacarano (Johnston et al. 2012) (figura 7).

A idade da deposição esta baseada em correlação litológica e bioestratigráfica para as sucessões do Mar Branco e montanhas do Ural (figura 7). Observa-se que a idade de 635 Ma relaciona-se ao estrato subjacente ao Vichegda inferior. Enquanto que

a idade ~580Ma relaciona-se àquela porção da unidade que contém o (Complexo Ediacarano Acantomorfo dominado por Palinoflora (ECAP). As duas colunas cronoestratigráficas mais à esquerda estão em escala logarítmica. Círculos vermelhos com linhas extendendo-se horizontalmente representam amostras com $Fe_{Hr}/Fe_T > 0,6$ e indicam anoxia ($Fe_{Hr} = Fe_{carb} + Fe_{ox} + Fe_{mag} + Fe_{py}$). Todas as amostras são Ferruginosas.

Wood et al. (2015) mostraram que houve uma grande variação do estado de anoxia das águas oceânicas em função da posição destas nas rampas e bacias costeiras. Os resultados das análises de isótopos de carbono, acoplado ao sistema redox de C-S-Fe mostraram uma alta variação do estado redox das porções internas rasas e mais profundas das bacias. Assim as comunidades mais profundas das rampas internas se mostraram mais diversas devido a oxigenação permanente.

O surgimento de animais com simetria bilateral e de tamanho grande já está bem caracterizado, no mínimo há aproximadamente 580 Ma (*Fractofusus*, *Charniodiscus*, *Kimberella*, *Vendia*, *Spriggina*, *Parvancorina*, *Yorgia*; (Xiao & Laflamme, 2008, Peterson et al. 2008). Isto evidencia um grau de complexidade orgânica que se mostra correlacionado com o aumento da concentração de O_2 na água dos oceanos e consequentemente na atmosfera.

Figura 7. Variações estratigráficas de indicadores de oxi-redução no furo de sondagem Kel'tminskaya 1. Fonte Johnston et al. 2012.

Ao associar-se todos os fatores acima descritos observa-se que o processo ecoevolutivo durante o Proterozoico foi sempre atuante, e após grandes eventos climáticos como a glaciação no período criogeniano aconteceu intensa radiação de espécies de diversos filos variando talvez apenas na taxa de surgimento de novas espécies e pode-se afirmar que extinções e radiações de espécies também marcaram o Proterozoico que foi um período de grandes alterações ambientais e geoquímicas dos oceanos, promovendo um processo evolutivo intenso com a atuação de intensas pressões seletivas abióticas da hidrosfera e atmosfera, variações de temperatura das águas dos oceanos indicadas pela variação de valores de $\delta^{18}\text{O}$ de orogênese e intemperismo evidenciados pelas variações dos valores de Sr e bióticas com a intensificação do processo de oxigenação por fotossíntese evidenciado pelas variações dos valores de $\delta^{13}\text{C}$, e também pelo aparecimento e extinção de diversos táxons evidenciados no registro fóssilífero. Em apenas 39 Ma ocorreu a diversificação filogenética do Ediacarano, precedida por um evento de intensa glaciação.

O palco para a radiação de espécies no Cambriano já estava pronto.

6. Contexto geológico e paleontológico das unidades examinadas

6.1 Formação Tagatiya Guazú (Grupo Itapucumí)

Situado geograficamente no extremo sul da Faixa Paraguai, com uma feição geotectônica estrutural resultante do fechamento de uma bacia sedimentar ediacarana, entre os grupos Corumbá no Brasil, Arroyo del Soldado no Uruguai e Grupo Murciélagos (Bolívia) (figura 9), com os quais compartilha a mesma idade ediacarana (Gaucher et al., 2003), o Grupo Itapucumí ocorre nas regiões norte e setentrional do Paraguai, na Faixa Vallemí, e aflora descontinuamente por 60 Km próximo a San Lázaro, com exposições relativamente contínuas atingindo altura de até 35 m (Palmieri, 2000) as margens do rio Paraguai, ao sul da desembocadura do rio Apa, em colinas isoladas e morros alinhados de rochas carbonáticas predominantemente e siliciclásticas entre as localidades de Porto Arrecife e a cidade de Vallemí (Warren, 2011 p.17), esculpidos a partir de estruturas do tipo Horst e Graben (Warren, 2011) (figura 8).

Levantamentos estratigráficos realizados por Boettner (1947), Harrington (1950) e Eckel (1959) caracterizaram o Grupo Itapucumí como uma espessa sucessão carbonática e terrígena atingindo altura de até 400 m. Campanha et al. (2010) descreveram o Grupo Itapucumí como parte de uma faixa móvel com padrão de deformação do tipo *thrust-and-fold belt*.

Figura 8. Localização da área de proveniência das amostras evidenciando a faixa de afloramentos do Grupo Itapucumí. Fonte Warren, 2011.

O Grupo Itapucumí localiza-se na Bacia Hidrográfica do Rio Paraguai, na porção paraguaia pertencente à Sub-Bacia do Rio Apa. Do ponto de vista geomorfológico, a área encontra-se na macrounidade dos Depósitos Sedimentares Interioranos Neógenos (IBGE 2006), regionalmente conhecida como Pantanaís Sul Mato-grossenses ou mais especificamente, como região do Pantanal do Apa (Alvarenga et al. 1982). Esta unidade geomorfológica adentra em território paraguaio e recebe a denominação local de Chaco, sendo delimitada a leste pela Serra da Bodoquena, em território brasileiro, e pelas serranias pertencentes ao Bloco Rio Apa, denominado geomorfologicamente de “Alto Estrutural do Apa” (Palmieri, 2000).

S. Lopéz (1860, *apud* Eckel 1959) caracterizou a presença de mármore na porção ocidental do rio Paraguai e ao sul do rio Apa, confirmado por DuGraty (1865, *apud* Eckel 1959). Eckel (1959) propôs que a Série Itapucumí seria constituída por uma sucessão de carbonatos claros a cinza-escuros organizados em camadas delgadas e maciças que, no topo, caracteriza-se por pacotes relativamente espessos de composição pelítica e também séries rítmicas de calcários puros e folhelhos carbonáticos associados a calcários oolíticos.

Do ponto de vista litoestratigráfico (figura 9), o Grupo Itapucumí se iniciaria com um pacote composto por xistos margosos e margas que seriam sucedidos, em direção ao topo, por espessas camadas de calcários puros e dolomitos (Warren, 2011). A sucessão sedimentar teria se depositado em um braço de mar epicontinental raso e quente, que apresentaria abertura a partir do estado do Mato Grosso do Sul e se prolongaria até parte dos territórios localizados ao norte do Paraguai Oriental.

O Grupo Itapucumí está assentado em contato discordante e por falhamentos inversos sobre o Bloco do Rio Apa, que é a principal unidade do embasamento do Paraguai oriental e ocorre como pequenas faixas de afloramentos isoladas nas cercanias do município de Corumbá, e se prolonga além dos limites brasileiros até a porção noroeste da Serra da Bodoquena, é constituído por unidades metassedimentares, ígneas e metamórficas do Grupo São Luís, Complexo Basal Apa e Suíte Centurión (CPRM 2004).

A oeste na base do Grupo localiza-se a Formação Vallemí com composição predominantemente terrígena, seguida pela Formação Camba Jhopo considerada uma sucessão plataformal constituída por calcarenitos oolíticos, depositados em sistemas costeiros proximais. Esta, por sua vez, é recoberta pela Formação Cerro Curuzú, que

se trata de uma sucessão plataformal espessa constituída por *mudstones*, margas e *grainstones* com contribuições siliciclásticas, que marca um importante evento retrogradacional na bacia (Warren, 2011).

As ocorrências mais a leste de Vallemí e Porto Itapucumí apresentam-se pouco ou nada deformadas, sem evidência de metamorfismo, e, geralmente com mergulho das camadas inferiores a 10° para SW.

Em virtude da diferença do tipo de deformação e metamorfismo entre as porções oeste e leste do Grupo Itapucumí, estas ocorrências assumem respectivamente, características típicas de faixa dobrada e cobertura cratônica. Também há marcante discrepância litoestratigráfica com predominância de sucessões mais espessas a oeste ($\pm 400\text{m}$) e mais delgadas a leste ($\pm 120\text{m}$), inclusive com grande variação nos litotipos constituintes das unidades, o que levou Warren (2011) a subdividir o Grupo Itapucumí em dois compartimentos estruturais, a zona da faixa de dobramentos e a porção de cobertura cratônica.

Assim o Grupo Itapucumí ficou subdividido em 4 formações: Vallemí, Camba Jhopo, Cerro Curuzu e Tagatiya Guazú, desta última provêm as amostras do presente trabalho. A Formação Tagatiya Guazú é uma unidade litoestratigráfica composta por toda faixa de afloramento a leste no Grupo Itapucumí apresenta correlação lateral com a Formação Camba Jhopo da qual é separada por diferenças litológicas. Está depositada sobre a cobertura cratônica, por tanto não sofreu os processos tectono-metamórficos característicos da faixa dobrada (figura 10).

Figura 9. Contexto geológico do Grupo Itapucumi (modificado de Sial et al. 2017).

Figura 10. Coluna estratigráfica composta para o Grupo Itapucumi subdividido nos domínios tectono-estratigráficos de faixa dobrada e cobertura cratônica. Fonte Warren 2011.

Dentre as várias formações com importante conteúdo fossilífero do final do Neoproterozoico na América do Sul destaca-se a Formação Tagatiya Guazú, no Sul da Faixa Paraguai no Grupo Itapucumí. Boggiani & Gaucher (2004) identificaram fósseis de *Cloudina* spp. em clastos soltos de calcissiltitos da porção estratigráfica intermediária do Grupo Itapucumí. Desta forma, se pode atribuir idade Ediacarana terminal a esta porção, cujo estudo estratigráfico e as análises isotópicas se encontram bastante avançadas (Warren, 2011, e comunicação pessoal). Isto permite uma contextualização ecológico-evolutiva mais integrada desta Formação.

Fósseis de *Cloudina lucianoi* Zaine & Fairchild, 1985, *Namacalathus hermanastes*, primeiros organismos metazoários biomineralizantes formadores de corais (Penny et al. 2014; Wood & Curtis, 2015), que apresentaram defesa contra predadores (exoesqueleto calcário), apresentaram uma novidade evolutiva e com ampla distribuição geográfica, e *Corumbella weneri* (Warren et al., 2011) na Formação Tagatiya Guazú, a co-ocorrência de *C. weneri*, *Cloudina* spp. e *N. hermanastes* faz com que a diversidade do ecossistema marinho de águas rasas do Grupo Itapucumí seja equivalente as de Nama (Warren et al. 2017). A ocorrência do fóssil guia *C. lucianoi* (Boggiani & Gaucher, 2004) e de *C. weneri* (Warren et al. 2011) nos afloramentos estratigraficamente intermediários do Grupo Itapucumí, na Formação Tagatiya Guazú, indica que a deposição desta unidade deve ter ocorrido durante o Ediacarano tardio, entre 549 e 542 Ma (Grotzinger et al., 1995; Amthor et al., 2003).

A Formação Tagatiya Guazú, a leste da Formação Camba Jhopo, é uma sucessão não deformada com aproximadamente 120 metros de espessura, com arquitetura retrogradacional evidenciada pela transição entre sucessões de carbonatos lagunares de perimaré, na base, para sedimentos costeiros dominados por ondas, no topo (Warren, 2011). É importante frisar que nas ocorrências carbonáticas de Tagatiya Guazú não há evidência de metamorfismo (Warren, 2011).

A Formação Tagatiya Guazú está assentada sobre um embasamento Paleoproterozoico formado por rochas metassedimentares, plutono-vulcânicas, ortognaisses e corpos graníticos intrusivos; possui afloramentos naturais as margens de pequenos rios, encostas de morros e morrotes, pequenas pedreiras e lajes.

A parte superior da Formação Tagatiya Guazú, com aproximadamente 70 metros, constitui uma sucessão monótona, caracterizada pela presença de fácies de *grainstones* organizados em séries de estratificação cruzada de baixo ângulo e acanalada, intercalados com *grainstones* apresentando laminação cruzada por onda e, ocasionalmente, laminação sigmóide. Na porção basal desta sucessão, também ocorrem camadas métricas de *ooidgrainstones* com estratificação cruzada acanalada de pequeno e médio porte. Em sua porção superior, a Formação Tagatiya Guazú é delimitada a leste e nordeste da área de estudo por discordância erosiva com as formações Coronel Oviedo e Aquidabán (Wiens 1986, Palmieri 2000), ambas datadas do Permo-Carbonífero, e sedimentos paleógenos e neógenos do Grupo Rio Paraguai.

A Formação Tagatiya Guazú nos seus 50 metros basais possui facies de trombólitos e estromatólitos intercaladas por laminitos microbianos ondulados, brechas *grainstones* oolíticos e *grainstones* com laminação cruzada em baixo ângulo. Aparecem também *grainstones* com laminação cruzada gerada por ondas e correntes e camadas delgadas de *mudstones* e *grainstones* apresentando feixes de maré (figura 11).

- 1) Fácies com oóides e pisóides apresentando estratificação cruzada acanalada de pequeno a médio porte: representam migração de dunas subáqueas em canais de maré.
- 2) Fácies de *grainstones* com estratificação tipo feixes de maré: representam depósitos de intermaré por alternância de correntes durante as cheias e vazantes, suspensão durante os períodos de estagnação d'água.
- 3) Fácies heterolítica: ocorre na intermaré e é resultante dos ciclos de maré diários.
- 4) Fácies de laminitos microbianos ondulados: presentes nos depósitos de intermaré e ocorrem no ciclo de perimarés.
- 5) Fácies trombolíticas: também presentes nos depósitos de intermaré e no ciclo de perimarés.
- 6) Fácies de brechas calcíferas que se formaram em ambiente de supramaré, apresentam fácies de trombólitos e microbialitos. Os níveis brechados são representativos de dissecação do sedimento ou da superfície da esteira microbiana por exposição subaérea.

Warren (2011) reconheceu dois paleoambientes de especial importância na Formação Tagatiya Guazú: um parcialmente isolado de mar aberto caracterizado por fácies lagunar de maré e perimará com correntes de baixa energia cinética onde aparecem fósseis de metazoários, e outro caracterizado por zonas de correntes de energia cinética maior, onde aparecem apenas trombólitos e estromatólitos. Também foi descrito o ambiente de supramará onde também ocorrem microbialitos e trombólitos e estruturas tipo *tepees* que são geradas pela contração de superfícies de sedimentos muito finos devido ao ressecamento por exposição subaérea.

A Formação Tagatiya Guazú, de idade Ediacarana, apresenta importante conteúdo paleontológico representado por associações fossilíferas dos metazoários esqueletais *Cloudina lucianoi*, *Corumbella weneri*, *Namacalathus* sp. (Warren et al. 2017) e o icnofóssil *Planolites*, todos autóctones ou para-autóctones, encontrados em duas localidades no nordeste do Paraguai situadas 10 Km de distância uma da outra com as seguintes coordenadas (22° 46.18"S / 57° 29.10"W; 22° 42.57"S / 57° 30.35"W). Não apresentam sinais de retrabalhamento ou de exposição na zona tafonômica que é uma região dominada por facies de maré (Zona Tafonômica Ativa, TAZ em inglês). Esta Formação também inclui trombólitos e outros microbialitos, que serviram de substrato para fixação de *Cloudina* spp. e *C. weneri* (figura 11).

Figura 11 - Colunas litostratigráficas de duas seções da Formação Tagatiya Guazú que contém fósseis de *Cloudina* e *Corumbella* (Boggiani & Gaucher, 2004; Warren et al. 2011; Warren et al., 2012), Seção 1: Lat. Long: 22° 46.18"S / 57° 29.10"W; Seção 2: 22° 42.57"S / 57° 30.35"W). Fonte: Warren et al. 2011.

As amostras retiradas por Warren (2011) na Formação Tagatiya Guazú não apresentavam metamorfização, neomorfização e as lâminas petrográficas mostravam estrutura e texturas originais. Os valores de $\delta^{18}\text{O}$ e $\delta^{13}\text{C}$ mostraram covariância negativa, sendo os valores negativos para O e positivos para C como pode ser observado na (figura 12).

Figura 12. Variação dos valores isotópicos de C e O correlacionados com a coluna estratigráfica da Formação Tagatiya Guazú. Fonte: Warren 2011.

Warren (2011) relaciona os valores positivos de $\delta^{13}\text{C}$ com a maior quantidade e preservação de matéria orgânica nos ambientes restritos da Formação Tagatiya Guazú.

Para os valores de $\delta^{18}\text{O}$, o autor relaciona os valores mais negativos ao aumento da salinidade local provocado pela taxa de evaporação elevada do sistema resultando em valores maiores que o de sistemas abertos, uma vez que a evaporação retira maior quantidade de ^{16}O que do isótopo mais pesado (^{18}O).

Para os isótopos de Sr, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, não foi possível obter-se uma resolução adequada, pois além de serem poucas amostras, houve amostras com valores extremamente elevados, mesmo na Formação Tagatiya Guazú onde os carbonatos amostrados mantinham, petrograficamente estrutura e textura originais. Apenas foi possível ter uma correlação com a idade de deposição da Formação Tagatiya Guazú coincidindo com o final do Ediacarano de acordo com a curva de variação de Halverson et al. (2007).

6.2 Grupo Corumbá e Formação Tamengo

O Grupo Corumbá está localizado em uma tríplice junção que se desenvolveu sobre um *hot spot* onde se encontram três bacias: Bacia do Paraguai Norte e Sul e Bacia de Tucavaca ou Chiquitos-Tucavaca Aulacógeno (Walde et al., 2015). O Aulacógeno e a bacia do Paraguai se formaram sincronicamente entre 650-540 Ma (Babinski et al., 2013). O sistema Corumbá de *Graben* (normalmente uma depressão estrutural de origem tectônica em forma de vale alongado com fundo plano) formou-se antes do Ediacarano na porção Sul do cráton da Amazônia, e duas unidades litoestratigráficas se depositaram, o Grupo Jacadigo na base e o Grupo Corumbá.

O Grupo Corumbá depositou-se sobre diamictitos da Formação Puga (Alvarenga, 2000, 2011) que corresponde a porção inferior da Formação Jacadigo e que forneceu os sedimentos inferiores do Grupo Corumbá (Boggiani et al., 2010).

O Grupo Corumbá possui 5 Formações: Cerradinho e Cadieus no norte de Mato Grosso do Sul, Bocaina, Tamengo e Guaicurus, marcam a fase de deriva das placas, percorrendo 350 Km do sul ao Norte de MS (Boggiani et al. 2010). Análises elementares levadas a cabo por Frei et al. (2017) indicam um ambiente deposicional com água superficial óxica e profundas anóxicas. E idade deposicional no Criogeniano

até o final do Ediacarano na Formação Tamengo esta última firmemente corroborada pela presença do fóssil guia *Cloudina lucianoi* e microfósseis *Bavlinella* e *Tyrasotaenia*. E início do Cambriano para a Formação Guaicurus.

Boggiani (1990, 1998) demonstrou que a deposição do Grupo Corumbá ocorreu sob condições diversas de energia e profundidade dentro do contexto de uma plataforma carbonática com contribuição siliciclástica subordinada.

O Grupo Corumbá, com espessura estimada em 700 m, se iniciou com conglomerados, arenitos e pelitos da Formação Cadiueus, gradando para arenitos, pelitos e carbonatos da Formação Cerradinho, a Formação Bocaina é composta por *limestones*, *dolostones* e fosforitos no topo. Estes, por sua vez, passam para dolomitos e pelitos subordinados da Formação Tamengo e também há depósitos de fosforitos.

O grupo termina com espesso pacote pelítico (Formação Guaicurus) (Boggiani, 1998). Ainda segundo Boggiani, as formações Tamengo e Bocaina mostram variação faciológica de oeste para leste. Sobre o cráton, há maior diversidade das fácies da Formação Tamengo, com predomínio das fácies de calcarenitos oolíticos e de ritmitos de calcissiltitos, alternados com folhelhos carbonosos. Para E, adentrando-se na faixa dobrada, ocorrem apenas fácies de ritmitos e de calcissiltitos, sugestivas de águas mais profundas. Na base da Formação, na mina Laginha, ao sul de Corumbá, ocorre essa espessa brecha intraformacional, contendo matações métricos e abundantes clastos de fosforito, que remete a um depósito de margem de plataforma.

De acordo com Boggiani (1998), a Formação Tamengo é caracterizada principalmente por calcários calcíticos de cor preta, possui de 80 a 100 metros de espessura com intercalações de folhelhos carbonáticos alternados em sucessão rítmica. Na base encontram-se quartzo arenitos e brecha sedimentar. Nos níveis médios e superiores são frequentes os fósseis de metazoários. A melhor exposição da Formação ocorre na frente de lavra da pedreira Laginha em Corumbá-MS, e boas exposições aparecem na Pedreira Saladeiro, na escarpa de Corumbá Ladário (margem do Rio Paraguai), e na porção central não deformada do Planalto da Bodoquena (Serra do Rio Perdido e Vale do Rio Salobra) (figura 18).

Ocorrem também a leste de Bonito e Bodoquena, já no domínio da Faixa Paraguai. A Formação Tamengo apresenta feições de sedimentação que variam de ambientes de talude continental a faixa litorânea registrando oscilações do nível do mar a deformações tectônicas. Oliveira (2010) levantou duas associações de fácies,

A coluna estratigráfica da do Grupo Corumbá esta mostrada na figura 14. A Formação Tamengo Em realce mostra ao topo a presença de cinzas vulcânicas datadas de 543 ± 3 Ma. e vários níveis com a presença de *Cloudina* spp.

Figura 14. Coluna estratigráfica do Grupo Corumbá. Fonte: Kerber, 2015.

A quimioestratigrafia e bioestratigrafia da pedreira Saladeiro é apresentada na figura 15 (Boggiani et al., 2010) onde que os valores de $\delta^{18}\text{O}$ nos níveis de *Cloudina* spp. são semelhantes enquanto que ao longo da coluna há uma razoável variação, apenas no final da coluna onde aparece *Cloudina* spp. ocorre uma variação grande indo de -9 per mil a -7 per mil, o mesmo comportamento é exibido pela curva de $\delta^{13}\text{C}$, denotando neste intervalo, característico do final do Ediacarano uma acentuada mudança geoquímica marcada pelos carbonatos.

Figura 15. Coluna Bio-químioestratigráfica da Formação Tamengo na Pedreia Saladeiro. Fonte: Boggiani et al. (2010).

7. Família Cloudinidae e morfologia de *Cloudina* spp.

A Família Cloudinidae Hahn e Pflug 1985 também apresenta uma série de controvérsias quanto a sua afinidade taxonômica. Duas espécies de *Cloudina* spp. foram descritas por Germs (1972 a e b), *C. Hartmannae* e *C. riemkeae*, ambas da Namíbia da Formação Zaris do Sub-Grupo Kuibis e posicionadas na Classe

Cribricyathea com provável afinidade com serpulídeos (Annelida), posteriormente foi colocada em Cnidaria (Grant, 1990; Conway Morris, 1993; Gaucher, 2000; Vinn & Zaton, 2012).

Também na Formação Tamengo foi descrita mais uma espécie primeiramente atribuída a um gênero de algas do Cambriano *Aulophycus lucianoi* (Beurlen & Sommer 1957) e posteriormente recolocadas no gênero *Cloudina* spp. Zaine & Fairchild, 1985, (Fairchild, 1978); assim mantendo o nome específico *Cloudina lucianoi* segundo as normas da taxonomia Zoológica.

Outras espécies foram descritas em especial na Espanha *C. carinata* (Cortijo et al. 2009). Também foram descritas espécies em Nevada (USA), China, etc. Em recente trabalho, Adorno et al. (2017) revisam *C. lucianoi* e confirmam a presença desta espécie na Formação Tamengo e incluem *C. hartmannae* como sinonímia júnior de *C. lucianoi*.

A profusão de sinonímias levou a um trabalho recente de Cai et al. (2017) que tenta estabelecer espécies válidas e sinonímias, além de se descreverem duas novas espécies para a China e Espanha *C. ningqiangensis* e *C. xuanjiangpingensis*. A morfologia das espécies de *Cloudina* será discutida mais adiante nos resultados do presente trabalho para a comparação entre as associações das espécies na Faixa Paraguai.

No trabalho de Grant (1990) o autor estabelece o gênero *Cloudina* como um fóssil índice devido ao curto espaço de tempo geológico de duração das espécies no final do Neoproterozoico e a sua ampla distribuição geográfica no mesmo período.

A primeira descrição de *Cloudina* spp. feita por Germs (1972) mostrava um organismo constituído por um tubo calcário sinuoso, com cones sobrepostos imprimindo uma visão de duas paredes. A parede externa mais espessa possuindo cristas anulares e depressões e a parede interna mais lisa apresentando, em alguns espécimes, cristas anulares finas. Germs (1972) descreve dois tipos de arranjos de centralidade para os funis de espécies de *Cloudina*. O Arranjo tipo α característico de *C. hartmannae* e de muitos exemplares de *C. riemkeae*, onde os funis em corte transversal aparecem sempre excêntricos e o arranjo tipo β que aparece em alguns exemplares de *C. riemkeae* onde os funis em corte transversal aparecem centralizados.

Os arranjos dos cones em forma β (excêntrica) em corte transversal são observados na figura 16. Em corte longitudinal é possível observar a estrutura do tubo

central do espécime. As lâminas amostradas são provenientes da mesma Formação de onde Germs descreveu *C. hartmannae* e *C. riemkeae*. Os tubos são fechados no ápice e abertos na porção distal.

O diâmetro dos funis varia de acordo com a espécie de 2,45 a 4,933 mm para *C. hartmannae*; de 0,26 a 1.03 mm para *C. riemkeae* e de 0,2 a 3,8 mm para *C. luciano*i Zaine e Fairchild 1985; 0,22 a 2,67 mm para *C. ningqiangensis*, Cai et al. 2017 e 0,96 a 2,15 mm para *C. xuanjiangpingensis* Cai et al. 2017.

Figura 16. A corte transversal de *C. riemkeae*, a seta mostra espécime com estrutura excêntrica do funil, lâmina CrN. B corte longitudinal de *C. riemkeae*. As setas mostram as paredes externas e interna (seta menor). Ambas lâminas são provenientes da Namíbia da mesma Formação de onde Germs descreveu *C. hartmannae* e *C. riemkeae*.

Zaine e Fairchild (1985) descreveram a espécie *C. luciano*i proveniente da Formação Tamengo esta espécie possui diâmetros que variam de 0,2 a 3,8 mm. Adorno et al. (2017) confirmam a existência de *C. luciano*i e ampliam a sua distribuição geográfica.

Recentemente, Cai et al. (2017) descreveram duas novas espécies de *Cloudina* da China e introduziram uma sistemática baseada no padrão de ornamentação dos anéis dos funis dos espécimes. Tal padrão é observado em espécimes com excelente grau de preservação como os encontrados na China em dolomita fosfatada (apatita) que produz um padrão de preservação de microestruturas das paredes dos fósseis (figura 18) que foram utilizados para determinar a autapomorfia específica. *C. hartmannae* apresenta o funil inteiramente anelado, *C. ningqiangensis* não apresenta anéis nos funis e *C. xuanjiangpingensis* apresenta anéis na porção apical do funil, figura 18.

Vista em amostra de mão os exemplares de *Cloudina* spp., quando bem preservados apresentam o clássico padrão de funis truncados com a porção apical fechada e a distal aberta (figura 17) onde se observa a porção apical enterrada no sedimento indicativa de indivíduo autóctone soterrado em vida e de que vivia em posição vertical ancorado a esteira bacteriana.

É comum na Formação Tamengo se encontrar indivíduos de *Cloudina* spp. sem o aparecimento dos funis e também seções com indivíduos com paredes finas como mostrado na figura 19, seta dois. No indivíduo indicado pela seta dois não se observa a parede dupla do cone, sendo impossível a classificação de acordo com a excentricidade dos anéis como proposta por Germs, (1972).

Figura 17. *Cloudina lucianoi* amostra Itapucumí onde se observa as abas dos funis e os funis indicados pelas setas vermelhas. Escala 1mm.

Figura 18. Padrão de anéis dos funis de *Cloudina* spp. utilizados para a taxonomia proposta por Cai et al. (2017). A: *C. hartmannae*. B: *C. ningqiangensis*. C: *C. xuanjiangpingensis*.

Figura 19. Amostra PSal-1 proveniente da pedreira Saladeiro na Formação Tamengo com fragmentos de *Cloudina* spp. Molde interno sem estrutura de funis truncados, apenas o tubo central, mostrado pela seta 1. Seta 2 mostra a parede fina da concha de *Cloudina* spp. A seta 3 mostra um indivíduo curvado.

8 Materiais e métodos

8.1 Uso do diâmetro

A utilização de diâmetros de funis para separação de espécies de *Cloudina* spp. gera controvérsia (Kerber, 2015; Adorno et al. 2017), uma vez que distintos processos tafonômicos poderiam resultar em mudanças na morfologia do organismo. Além do mais existe a possibilidade de amostragem de diferentes fases ontogenéticas estarem representadas nas amostras podendo resultar em erros de interpretação dos resultados. A principal crítica é que podem representar diferentes estágios ontogenéticos de uma espécie ou maior tempo de vida do organismo devido a estabilidade do ambiente.

No presente trabalho o enfoque é dado levando-se em conta a população amostral, onde a variante ontogenética como também a estabilidade ambiental são diluídas. Pois mesmo em ambiente estável, ocorre o aparecimento de organismos jovens e adultos, e assim podemos comparar amostras populacionais. Um exemplo hiperbólico,

mas que ilustra o caso é: se retiro amostras de uma maternidade para medir estatura de humanos, terei uma amostra viciada, mas se amostrar as populações dentro de seus lares a amostragem é real.

A maioria das amostras no presente trabalho retrata populações autóctones. Representantes do segundo caso do exemplo acima (amostragem em lares para análises de tamanhos de indivíduos) é o que corresponde a amostragem realizada neste trabalho, também foram analisadas algumas amostras com espécies alóctones. Assim, no presente trabalho a amostragem populacional é aceita como representativa de toda a população. As análises estatísticas de várias amostras de diferentes localidades com diferentes processos tafonômicos podem tornar-se uma alternativa viável para ajudar a compreender e interpretar os resultados de análises morfológicas, em especial quando se tratam de amostras nas quais não é possível visualizar detalhes finos de estruturas como os ornamentos descritos por Cai et al. (2017).

Os diâmetros dos funis de *Cloudina* spp. foram inicialmente utilizados por Germs (1972) para a diferenciação e descrição de duas espécies de *Cloudina* na Namíbia, *C. riemkeae* e *C. hartmannae*. O presente trabalho se baseia na comparação entre os padrões estabelecidos por Germs e as espécies de *Cloudina* presentes nas Formações Tagatiya Guazú e Formação Tamengo. Zaine e Fairchild também utilizaram os diâmetros de funis para a caracterização de *C. lucianoi*, logo a presença desta espécie em alguma amostra somente poderá ser atestada ao se comparar as mesmas estruturas.

O uso de diâmetros também é favorecido, pois em qualquer orientação da estrutura medida (transversal, oblíqua ou longitudinal) o diâmetro sempre pode ser obtido facilmente. Ou seja, é independente da orientação do fóssil no sedimento ou lâmina delgada.

Wood et al., (2017) observaram a existência de três modos de crescimento dos cones de *Cloudina* spp. modos A, B e C. No modo A os cones atingem um diâmetro constante após os primeiros cones que são densamente empacotados e com rápido aumento do diâmetro. No modo B os cones aumentam de diâmetro constantemente ao longo do período de vida do indivíduo. No modo C o indivíduo apresenta um diâmetro constante do cone através de seu período de vida.

Neste trabalho os indivíduos analisados a partir de amostras de mão apresentaram o modo A e C de crescimento dos funis. Portanto foi realizada uma medição onde se levou em conta a utilização dos funis mais distais, após o quinto funil na maioria das

amostras de mão. Isto minimiza o grau de incerteza das distribuições obtidas tanto em relação a forma das mesmas quanto em relação aos valores dos parâmetros da estatística descritiva.

8.2 Material examinado

Foram analisadas lâminas petrográficas e superfícies de amostras de rochas sedimentares polidas a mão e não polidas de três Formações correlatas de idade ediacarana terminal, Formação Tagatiya Guazú Paraguai, Formação Tamengo Mato Grosso do Sul Brasil, estas duas na Faixa Vallemí e Paraguai e Formação Zairis Namíbia. As amostras utilizadas estão listadas na tabela 1. A amostra APA-39, de uma localidade não especificada ao sul do Rio Apa no leste do Paraguai supostamente próximo a Formação Tagatiya Guazú foi coletada no final dos anos 1970 por Fernando F. M. de Almeida e Georg Sadowski do IGC-USP (T.R. Fairchild, comunicação verbal, janeiro, 2017) e descrito brevemente por Zaine (1991), e a Formação Tamengo (Grupo Corumbá) das pedreiras Corcal e Saladeiro, este o local-tipo do fóssil *Cloudina lucianoi* (Beurlen e Sommer) Zaine e Fairchild, 1987, e do Parque Marina Gattaz, todos no município de Corumbá, MS.

Uma parte da amostra TGV foi retirada para análise por microtomografia de raio-X (XRM). Foi utilizado o microtomógrafo da marca ZEISS modelo Xradia XRM 510 do Laboratório de Caracterização Tecnológica da Escola Politécnica da Universidade de São Paulo. Este aparelho gera imagens tridimensionais de alta resolução, permitindo a visualização de estruturas no interior da rocha sedimentar.

As imagens e vídeos captados neste processo foram tratados pelo ‘software’ AVIZO Fire 9.0 (Thermo Fisher Scientific). Devido ao baixo contraste entre a matriz e as estruturas-alvo nesta amostra carbonática efetuou-se um tratamento digital de coloração artificial e aumento de contraste que resultou em imagens de boa qualidade.

A listagem das amostras com os respectivos códigos e proveniência está relacionada na tabela 1.

Amostra superfície	Procedência	Código utilizado
GP/1E-6218	Parque Marina Gatass, Corumbá do Mato Grosso do Sul	PMG
GP/1E-6221	Pedreira Saladeiro, Formação Tamengo Grupo Corumbá.	PSal-1
GP/1E4115	Rocha da pedreira Saladeiro	PSal-2
GP/1E-4124	Pedreira Corcal	PC
VLMB_7E	Formação Tagatiya Guazú Grupo Itapucumí Paraguai	TGCI
VLMB_V	Formação Tagatiya Guazú Grupo Itapucumí Paraguai	TGV
APA-39 GP/1E-3892	Proximidades do rio Apa e tem valor histórico, pois foi coletada por Fernando de Almeida juntamente com o professor George Sadowski (aposentado do IGC) no fim da década 1970, o local exato não foi especificado	APA
Lâmina delgada		
GPL/1E-14	Formação Tamengo amostra GP/1E-6218	LDPMG-1
GPL/1E-19	Formação Tamengo amostra GP/1E-6218	LDPMG-2
GPL/1E-24	Amostra GP/1E-6221	LDPSal-24
GPL/1E-42	Amostra GP/1E-6221	LDPSal-42
GPL/1E-43	Amostra GP/1E-6221	LDPSal-43
GPL/1E-104	Pedreira Corcal	LDPC
GPL/1E-134	<i>C. hartmannae</i> Namíbia Formação Kuibis Sudoeste da África	ChN
GPL/1E-142	<i>C. riemkaea</i> Namíbia Formação Kuibis Sudoeste da África	CrN
GPL/1E-128	Marina Gattaz	LDPMG
XRM		
XRM_V	Da amostra VLMB_V	XRM-V
MEV_V	Da amostra VLMB_V	MEV-V

Tabela 1. Lista das amostras estudadas depositadas no Laboratório de Paleontologia Sistemática do IGC-USP, procedência e código utilizado no presente trabalho.

Todas as amostras e lâminas petrográficas analisadas são de idade ediacarana terminal 550-542 Ma evidenciado a presença do fóssil guia *Cloudina* spp. (Grant, 1991; Grotzinger et al., 1995; Amthor et al., 2003).

Todas amostras provenientes da região de Corumbá foram coletadas por Thomas R. Fairchild e seus alunos em diferentes ocasiões e também incluem fotografias com escala de amostras de parte do material-tipo estudado por Beurlen e Sommer (1957) guardado na Coleção de Paleobotânica no Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM) no Rio de Janeiro.

As lâminas e amostras polidas e não polidas, depositadas no Laboratório de Paleontologia Sistemática do IGC-USP E na coleção de L. V. Warren no Instituto de Geociências e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista de Rio Claro, foram fotografadas com auxílio de microscópio estereoscópico e de microscópio binocular biológicos da marca Quimis com uma câmera fotográfica Canon EOS 5D MARKII acoplada.

8.2.1 Amostras da Formação Tamengo, Corumbá, Mato Grosso do Sul

Detalhes da amostra PSal-2. As estruturas medidas correspondem aos pontos pretos (figura 20).

Figura 20. Parte da amostra PSal-2 das quais foram registradas as estruturas interpretadas como cortes transversais de *Cloudina*. Os pontos pretos correspondem a cones de *Cloudina* spp. em corte transversal. Escala 10 mm. Estas amostras são provenientes da Pedreira Saladeira, Corumbá, MS.

Na amostra PC se observam vários fragmentos de *Cloudina* spp. É um calcário de coloração cinza escuro e pela forma de disposição dos fragmentos de *Cloudina* spp. de diversos tamanhos e sem orientação preferencial representa um tempestito segundo T. R. Fairchild (figura 21). Típico de transporte de alta energia.

Figura 21. Amostra PC vista em planta de superfície de sedimentação onde se destacam conchas, fragmentos de conchas sempre indivíduos incompletos, partidos. Escala 10mm. Amostra proveniente da Pedreira Corcal, Corumbá.

PSAL-1 é um carbonato proveniente da Formação Tamengo da pedreira Saladeira com espécimes típicos de *Cloudina* spp. fragmentados e sem orientação preferencial. Trata-se de uma amostra com indivíduos parautoctones, carregado por correntes de baixa energia cinética devido a não preservação de boa parte das abas externas dos funis.

PSal-1 segundo Meira (2011) possui espécimes de *C. lucianoi*.

Detalhe da amostra PSal-1. Alguns indivíduos não apresentam as abas finas do funil, apenas o tubo central como o evidenciado pela seta (figura 22).

Figura 22. Amostra PSal-1 da Formação Tamengo com fragmentos de *Cloudina* spp. Observa-se a presença de indivíduos com diâmetros diversos e também o molde interno sem estrutura de funis truncados, apenas o tubo central, mostrado pela seta 1. Seta 2 mostra um indivíduo curvado. A seta 3 mostra a parede fina da concha de *Cloudina* spp. Escala 1mm. Amostra de mão proveniente da Pedreira Saladeira, Corumbá, MS.

Na amostra PMG, proveniente do piso do Parque Marina Gattaz (figura 23) os indivíduos de *Cloudina* spp. não exibem orientação preferencial estão, de forma geral, relativamente bem conservados, uma vez que aparecem indivíduos quase inteiros com os funis bem preservados, as abas dos funis são amplas e vários indivíduos as apresentam. Alguns apresentam-se dobrados. É uma amostra com indivíduos autóctones.

A amostra provém do piso do parque Marina Gattaz em Corumbá (figura 24), provavelmente foi retirada de uma pedreira próxima, a pedreira Saladeiro/Itaú. Desta amostra Meira (2011) descreveu *Cloudina latilabrum* n. sp.

Figura 23. Amostra PMG, vista em planta, onde se observam indivíduos de *Cloudina* spp. com funis conspícuos, bem preservados e alguns indivíduos dobrados. Escala: 1,0cm. Amostra Proveniente do Parque Marina Gattaz.

Detalhes de calcários do piso do Parque Marina Gattaz. são mostrados na figura 29, onde se vê claramente a presença de *Cloudina* spp.

Figura 24. Detalhes do piso do Parque Marina Gattaz de onde provém a amostra PGM. Indivíduos de *Cloudina* spp. são abundantes em B, C e D.

8.2.2 Amostras do Paraguai

A amostra APA coletada por Fernando de Almeida juntamente com George Sadowski (aposentado do IGc) ao sul do rio Apa no Paraguai no fim da década 1970, o local exato da coleta não é conhecido, mas suspeita-se que provém da região do material estudado por Warren (2011). Destacam-se por toda a superfície da amostra estruturas

circulares e cilíndricas escuras, semelhantes a seções típicas de conchas de *Cloudina* spp., (figura 25).

Figura 25. Amostra APA proveniente de localidade próxima a Itapucumí. Foram medidos tantos os círculos quanto os cilindros semelhantes a *Cloudina* spp. Escala em vermelho: 20mm.

A amostra TGCI é composta por diversos indivíduos de *Cloudina* spp. Os espécimes apresentam-se pouco fragmentados. Trata-se de uma associação autóctone ou, se houve transporte este foi de baixa energia cinética carregando os espécimes por curta distância do local de vida, muitos indivíduos apresentam-se com a porção proximal enterrada no carbonato.

Detalhes da amostra TGCI. Observa-se várias posições de *Cloudina* spp. Inclusive indivíduos apresentando alta curvatura (figura 26).

Figura 26. Parte da amostra TGCI proveniente da Formação Tagatiya Guazú. Observam-se indivíduos bem preservados em B, apresentando boa parte das conchas em A-D. Também há a presença de indivíduos apresentando curvatura elevada em A. Escala, em vermelho, 1mm.

A amostra TGV proveniente da Formação Tagatiya Guazú. É um calcário com inúmeros espécimes de *Cloudina* spp. (círculos) e algumas estruturas com bordas circulares e estruturas alongadas, sem apresentarem conchas calcárias, ambas com diâmetro pequeno aproximadamente 0,3 mm em seção transversal (figura 27).

A amostra foi pintada de preto com tinta nanquim e impregnada com cloreto de amônio com a finalidade de melhor visualizar as estruturas presentes gerando relevos

Figura 27. Amostra TGV proveniente de Tagatiya Guazú vista em planta. Setas 1,2, 3 e 5 *Cloudina*.

As próximas figuras mostram lâminas delgadas utilizadas neste trabalho (28-36). São provenientes da Formação Tamengo e da Formação Tagatiya Guazú, além de lâminas delgadas provenientes da Formação Kuibis na Namíbia, esta última contendo exemplares de *C. riemkaea* e

Figura 28. Lâmina delgada Pedreira Corcal com estruturas de *Cloudina* spp.

Figura 29. Lâmina delgada Parque Marina Gattaz com funis de parede dupla de *Cloudina lucianoi*.

Figura 30. Lâmina delgada Parque Marina Gattaz-2 com funis de *Cloudina lucianoi*.

Figura 31. Lâmina delgada Pedreira Saladeiro-24 com funis de parede espessa de *Cloudina riemkeae*.

Figura 32. Lâmina Delgada Pedreira Saladeiro-42 com estruturas de *Cloudina riemkeae*.

Figura 33. Lâmina delgada Pedreira Saladeiro-43 com funis de *Cloudina lucianoi*.

Figura 34. Lâmina delgada Parque Marina Gattaz com funis de *Cloudina latilabrum* n. sp. Escala 1mm.

As próximas imagens são das Lâminas delgadas provenientes da Namíbia representando *C. riemkeae* e *C. hartmannae* respectivamente.

Figura 35. Lâmina delgada da Formação Kuibis Namíbia com funis de *C. Riemkeae*.

Figura 36. Lâmina delgada da Formação Kuibis Namíbia com funis de *C. Hartmannae*.

8.3 Métodos de captura e análise de imagens

As imagens obtidas foram tratadas no programa Photoshop versão CS6 com a finalidade de se obter contraste e contorno das estruturas que permitissem uma medição mais precisa. Ressalta-se que não houve uso de filtros que resultassem em qualquer tipo de modificação de forma e tamanho das estruturas de interesse. Este programa gera resultados melhores que os demais para imagens bitmaps que são as geradas pelos sistemas de captura de imagens digitais como câmeras fotográficas e demais aparelhos que utilizam sensores de captura do tipo CCD ou CMOS.

Após o tratamento das imagens as estruturas foram medidas com a utilização do programa ImageJ (baixado de <https://imagej.nih.gov/ij/>). A dimensão medida foi o

diâmetro, uma vez que as estruturas raramente apareciam com o seu comprimento total devido a forma de soterramento e preservação. Com a finalidade de se minimizar erros amostrais na análise de um fóssil que se constitui de uma estrutura cilíndrica a subcilíndrica, composta de elementos (anéis, segmentos) com forma de funil truncado. Optou-se pela medição do diâmetro menor para as estruturas preservadas como elipses em cortes oblíquos, uma vez que este representa o diâmetro do cilindro. Para os indivíduos em amostra exposta que foram utilizados para descrição taxonômica optou-se pela medição do diâmetro correspondente a largura do cone a partir do quinto segmento.

Apenas da amostra PC foram medidos os comprimentos das estruturas superficiais (indivíduos fragmentados de *Cloudina* spp.) com o objetivo de se comparar o padrão de distribuição do comprimento dos fragmentos com os diâmetros. Assim podemos ter uma ideia de se o padrão de distribuição dos fragmentos (comprimento dos indivíduos) é semelhante ao dos diâmetros, uma vez que esta amostra representa organismos transportados por correntes de alta energia cinética e tal informação pode ser útil para se comparar o efeito do transporte no comprimento e no diâmetro dos organismos em questão.

A amostra XRMV também foi utilizada para microscopia eletrônica de varredura (MEV) realizada no laboratório da professora Cátia Barbosa no departamento de Geoquímica do Instituto de Química da Universidade Federal Fluminense.

8.4 Análises de Estatística Descritiva: média, desvio padrão, mediana, etc. e testes de hipótese

A utilização de metodologia estatística para análise de dados paleontológicos deve levar em consideração a escassez de fósseis e os desvios dos processos de fossilização, tanto tafonômicos quanto ecológicos, uma vez que o registro geológico é geralmente incompleto e as estruturas analisadas, em especial no pré-cambriano, são muitas vezes fragmentadas (Kidwell, 1990; Warren et al., 2013). Uma das funções da estatística é ajudar a compreender este padrão de registros incompletos.

As medidas obtidas foram tratadas estatisticamente, com o uso do programa Paleontological Statistics (PAST: baixado de <https://folk.uio.no/ohammer/past/>). Foram utilizadas análises de Estatística Descritiva (média, mediana, variância, desvio padrão, coeficiente de variação, curtose, assimetria) e de Estatística Exploratória (Ordenação e Agrupamento).

As análises de estatística descritivas fornecem informações sobre o tipo de distribuição das estruturas medidas em cada amostra. O coeficiente de variação (CV) nada mais é do que a razão entre o desvio padrão e a média multiplicado por 100 (é expresso em porcentagem), ou seja, é uma medida padrão de dispersão que permite a comparação entre amostras e indica o peso do desvio padrão sobre a distribuição; uma amostra com CV maior que outra amostra tem uma dispersão dos desvios em relação à média maior.

A curtose indica o grau de “achatamento” das porções extremas de uma distribuição probabilística, assim como a assimetria serve para descrever a forma da distribuição de probabilidade. Os tipos de curtose são ilustrados na figura. Maior valor de curtose significa que a maior parte da variância resulta de desvios extremos. Os extremos da distribuição probabilística terão um peso maior para o valor de curtose e não o pico ou centro da distribuição. O valor de curtose para uma distribuição normal está sempre mais próximo de 3 (figura 37). A curtose é calculada a partir da seguinte fórmula:

$$b_2 = \frac{\sum (X_i - \bar{X})^4 / n}{(\sum (X_i - \bar{X})^2 / n)^2},$$

Onde: b_2 é a curtose da amostra, $\bar{X}$ é a média da amostra e n é o número de observações para maiores informações veja DeCarlo (1997).

Figura 37. Representação gráfica dos tipos de curtose (Fonte: [https:// stats.stackexchange.com/questions/84158/how-is-the-kurtosis-of-a-distribution-related-to-the-geometry-of-the-density-fun](https://stats.stackexchange.com/questions/84158/how-is-the-kurtosis-of-a-distribution-related-to-the-geometry-of-the-density-fun)).

Para uma distribuição Normal assume-se que a média, mediana e moda possuem sempre os mesmos valores, afinal cada lado da distribuição, assumindo-se a média como centro, espelha o outro lado quanto a forma da curva.

A assimetria de uma curva de distribuição probabilística informa a simetria da distribuição em relação à média (figura 38).

Figura 38. Formas de simetria de uma curava de distribuição em relação a média, mediana e Moda.

Fonte: <http://chubbyrevision.weebly.com/representation-of-data.html>.

As análises estatísticas utilizadas objetivaram os seguintes alvos:

a) compreender o tipo de distribuição das estruturas nas amostras, ou seja, se seguem ou não um padrão de distribuição Normal (distribuição Gaussiana), relativamente comum em populações biológicas com distribuição contínua de parâmetros como peso, medidas de tamanho, volume, etc. Para tanto foram usadas técnicas de estatística descritivas (média, mediana, variância, desvio padrão, assimetria da distribuição (ou “*skewness*”) e testes de Normalidade, como Shapiro-Wilk **W** e Anderson-Darling **A** p (Monte Carlo).

b) comparar as formas das distribuições entre cada amostra. Neste caso optou-se pela Análise de Variância (ANOVA), na qual se deu importância principal para o teste de Kolmogorov-Smirnov que busca comparar o tipo da forma das distribuições amostrais. Trata-se de um teste que permite a comparação entre amostras com distintos padrões de distribuição. E o teste U que analisa a semelhança entre as medianas das amostras.

Comparou-se as amostras também pelo teste de Kruskal-Wallis que também é indicado para amostras com distribuição não paramétrica (ou seja, quando não são distribuições normais).

Com a finalidade de se obter um grau de certeza maior para a comparação entre as amostras realizou-se o teste U de Wilcoxon-Mann-Whitney e o teste de Wilcoxon-Mann-Whitney com valores brutos de p com o nível de significância obtido pela sequência de Bonferroni. Estes dois testes mostram como respondem as amostras analisadas par a par.

A relação par a par serve para uma comparação entre as medianas das amostras mais detalhada. Este teste serve para se ter um grau de certeza maior a respeito das igualdades ou desigualdade entre as distribuições.

O teste de Wilcoxon-Mann-Whitney com correção de Bonferroni expressa diretamente o valor de p. O valor de p refere-se à probabilidade de se obter uma distribuição igual ou mais extrema do que a distribuição em teste. Também é chamado de valor de probabilidade.

Normalmente quando o valor de p é inferior a 0,05 assume-se que as distribuições em questão são diferentes. Neste caso rejeita-se a hipótese nula que postula que as distribuições são semelhantes. Deve-se levar em consideração que isso não implica na impossibilidade de existir uma chance de as amostras apresentarem distribuição semelhante, apenas que esta probabilidade é inferior a 0,05%.

A hipótese nula, no caso da estatística, envolve o argumento de *reductio ad absurdum* no qual se rejeita uma afirmação ou postulado, pois a aceitação do mesmo leva a conclusões absurdas (e.g., não existe o menor número racional, pois se houvesse, ao dividi-lo por dois o resultado será um número menor, caso se aceite a existência do menor número racional, não seria possível dividi-lo por 2).

c) averiguar o padrão de agrupamento das amostras. Para tanto foram utilizadas as análises de ordenação exploratórias e Análise Escalar Multidimensional não Métrica (NMMDS) e análise de Agrupamento Clássica pelo algoritmo UPGMA, ambas utilizando o método de distâncias Euclidianas, indicado tanto para análises de ordenação quanto para análises de agrupamento, em especial de dados paleontológicos, ecológicos, etc. (Laflamme et al, 2011; Hammer & Harper, 2006).

Importante salientar que foram utilizadas lâminas delgadas e amostras de mão além de imageamento 3D por microtomografia. Com exceção das lâminas provenientes

da Namíbia e da PC todas as demais são retiradas de amostras que também foram mensuradas no presente trabalho. As lâminas procedentes da Namíbia podem ser consideradas como calibradoras das medições realizadas uma vez que as espécies e medidas presentes já estão consagradas na literatura científica.

As lâminas delgadas fornecem informações sobre as estruturas internas (conchas) das espécies de *Cloudina* spp., além de auxiliarem na confirmação da presença do espécime amostrado, também, no geral, possuem estruturas melhor preservadas por não terem sofrido processos de intemperismo. A metodologia estatística aplicada neste trabalho permitiu encontrar associações entre as amostras de mão e as lâminas delgadas das diferentes localidades e ajudou na interpretação ecológico-evolutivo dos processos atuantes na Faixa Paraguai no final do Ediacarano.

As análises estatísticas exploratórias definidas por Tukey (1961), facilitam a interpretação dos resultados através da visualização gráfica dos mesmos. Os histogramas, ajudam na visualização dos padrões de distribuição.

8.5 Análises Exploratórias NMDS e Agrupamento

Dendrogramas de agrupamentos separam ou agrupam amostras de acordo com as distâncias médias entre todos os membros de 2 grupos (UPGMA). O método UPGMA e distância Euclidianas foram utilizados, pois fornecem resultados melhores para medidas morfométricas como no caso o diâmetro dos tubos de *Cloudina* spp. Não são testes estatísticos.

NMDS é uma forma de se visualizar o grau de similaridade de casos individuais de um grupo de dados. É uma técnica de ordenação usada na visualização da informação, mostra a informação contida em uma matriz de distâncias, também é uma forma não linear de se reduzir a dimensionalidade.

A análise escalar multidimensional não métrica (NMDS) difere das demais análises com PCA, PCo, etc. por não ocultar nenhuma coordenada de variância, uma vez que opera com no máximo 3 coordenadas, também se trata de um método iterativo que finaliza quando uma solução aceitável é encontrada após a geração de várias rodadas de iterações. Este fato faz com que cada vez que se processe a análise diferentes agrupamentos podem aparecer. Para se minimizar tal problema procura-se o agrupamento com o menor valor de stress após vários processamentos. Como é uma

técnica que não utiliza eigenvalue-eigenvector, pode ser girada ou rotacionada (Hammer & Harper, 2006).

NMDS também permite o uso de qualquer tipo de medidas entre as amostras, ao contrário de outros métodos que implicam no uso de correlação ou covariância em PCA ou chi quadrado em DCA (Detrended Correspondence Analysis). Pode ser utilizada com uma matriz contendo pontos amostrais e espécies presentes ou valores ordinais como diâmetros ou formas geométricas, assim como matrizes complexas com um grande número de variáveis.

Os métodos de análise de ordenação têm por objetivo simplificar a interpretação de conjuntos de dados complexos; organizando as amostras em gradientes através da interrelação entre as amostras (McGarigal, 2000). Desta forma interpreta-se as amostras mais próximas nos gráficos como sendo mais semelhantes entre si.

Optou-se pelo uso de NMDS para a análise de ordenação (figura 42), pois a maioria das amostras apresentou padrão não paramétrico de distribuição das medidas das estruturas. Este fato que faz com que a utilização de outros métodos de análise de ordenação como Análise de Componentes Principais, (PCA), Análise de Coordenadas Principais (PCoA), ou mesmo Análise de Correspondências Canônicas (CCA) tenham pouca força estatística, uma vez que exige, entre suas premissas, que a amostra em estudo apresente distribuição normal ou pelos menos exista semelhança das curvas de distribuição amostral, o que não aconteceu para a maioria das amostras.

Em paleontologia esta análise de ordenamento é utilizada e recomendada, por exemplo, para se comparar diferentes associações de espécies em diferentes localidades (Boag et al., 2016). A utilização de métodos não paramétricos em paleontologia é uma ferramenta importante uma vez que não é possível se conhecer toda a população da espécie amostrada, e muitas vezes, devido aos desvios tafonômicos, os valores relativos do tamanho das populações amostradas possuem um grande desvio do que pode ter sido a população real.

Assim a comparação entre associações de espécies de distintas localidades torna-se impossível através de métodos paramétricos praticamente na maioria dos estudos paleontológicos, em especial de idades pré-cambrianas onde o componente desvio tafonômico é bastante alto e normalmente apenas uma fração da população que existiu é amostrada.

Para agrupar as amostras optou-se pelo algoritmo de agrupamento pareado não ponderado, com média aritmética (Método de Agrupamento Não Pareado por Média Aritmética: UPGMA) (Sokal & Michener, 1958), no qual a distância entre dois grupos é definida pela média entre todas as distâncias possíveis entre os membros dos dois grupos.

É um dos algoritmos mais antigos usado para a análise de agrupamento, mas o resultado é confiável e é um método muito utilizado até o presente. Este método tende a agrupar amostras com variância mais similares (Hammer & Harper, 2006). _

O algoritmo Euclidiano que calcula a distância linear entre dois pontos da matriz foi utilizado. O programa Paleontological Statistics 3.16 “PAST” fornece o índice como distância no eixo y, assim quanto menor o valor no eixo y maior é a semelhança entre dois grupos. No caso do presente trabalho quanto menor as distâncias dos diâmetros das amostras mais próximas estarão representadas no dendrograma da figura 45.

9 Resultados

No presente trabalho foi possível separar, com ajuda da estatística descritiva e de ordenação, a presença de uma espécie descrita por Meira (2011) mas ainda não formalmente publicada *C. latilabrum* n.sp.

9.1 Análises de Estatística Descritiva

Os resultados das análises estatísticas descritivas, onde se observa os valores do tamanho amostral, média, mediana, desvio padrão, variância, soma dos valores, valor máximo e valor mínimo, simetria, curtose e coeficiente de variação (CV) estão descritos na tabela 2.

As análises de estatística descritivas, usadas para a determinação dos valores da média, mediana, variância, desvio padrão, assimetria da distribuição, curtose e coeficiente de variação, fornecem uma ideia preliminar das diferenças entre as amostras. A média, desvio padrão, variância e demais parâmetros descritivos ajudam na compreensão das diferenças e similaridades entre as amostras.

Também se averiguou se as distribuições das curvas de medições das amostras apresentavam padrão de distribuição normal. Quando uma amostragem exibe um padrão de distribuição normal os testes estatísticos aplicados são mais rigorosos e se torna

possível trabalhar com a média, ou seja, pode-se comparar os desvios padrões e variâncias entre as amostras. As análises exploratórias de ordenação e agrupamento são mais diversas para as distribuições normais permitindo inferências a partir da média e variâncias das amostras. Assim, caso todas as amostras apresentassem uma distribuição normal seria possível a utilização da média e variância para compará-las e se utilizaria testes de hipótese baseados nestes parâmetros como é o caso do teste t (Student) que compara médias e F compara variâncias, que são mais robustos.

Na Biologia raramente se depara com distribuições normais, daí a necessidade de se lançar mão de testes e análises não paramétricas que equacionam o problema de forma a se obter quase o mesmo poder de resolução dos aplicados para distribuições normais. Estes testes diferentemente do teste t e F utilizam a mediana (teste U de Wilcoxon-Mann-Whitney) e a forma das curvas de distribuição amostral (teste K-S de Kolmogorov-Smirnov) para a comparação entre as amostras.

E no caso da Paleontologia estes testes são mais recomendados ainda, pois, as distribuições de espécimes normalmente são incompletas e fósseis, em especial do pré-Cambriano, passaram por diversos processos tafonômicos fazendo com que as associações fossilíferas possuam um nível de informação mais fragmentada. O mesmo raciocínio é válido para as análises de ordenamento utilizadas neste trabalho, análise escalar multidimensional não métrica (NMMDS). A estatística é uma importante ferramenta auxiliar na análise e compreensão dos dados obtidos nos mais diversos ramos da Ciência.

Os desvios tafonômicos são exacerbados se optar-se por analisar mais de uma espécie, uma vez que o erro presente será maior devido a somatória de desvios amostrais. Também existe uma grande incerteza com relação a real presença de espécies, pois diferentes tipos de organismos podem ou não deixar representantes fósseis em função da presença de exoesqueleto ou endoesqueleto, se é constituído apenas por corpo mole recoberto por cutícula e do processo de fossilização. Logo a escolha dos métodos analíticos é de fundamental importância para se obter resultados coerentes com a realidade amostral. Em casos específicos na paleontologia é recomendado a utilização de métodos não paramétricos.

A seguir são apresentados os resultados das análises estatísticas realizadas e as justificativas da escolha de cada método de análise de estatística descritiva e exploratória.

Estat. Descritiva Amostras	TGCI	PSal-1	TGV	PGM	APA	PC	PSal-2	LPDSal-24	LPDSal-42	LPDSal-43	LDPMG-1	LDPMG-2	LDPC	LPDMG	XRM-V	ChN	CrN
N	95	96	75	84	58	53	25	70	26	48	39	53	24	11	172	19	109
Min	0.210349	0.28009	0.215555	0.352113	1.40209	1.12954	0.327626	0.0439003	0.20558	0.0963281	0.152638	0.209779	0.430431	0.746826	0.108533	2.45198	0.280351
Max	0.969723	3.21287	1.42429	3.82897	2.77606	2.73572	1.3353	1.12216	0.650494	0.870864	1.74814	1.5745	1.28649	2.78358	1.14966	4.92633	1.044417
Média	0.6274394	1.533561	0.5273878	1.255263	1.863796	1.932497	1.03425	0.3664728	0.4146152	0.4131583	0.8763297	0.9174152	0.8288938	1.552244	0.4346869	3.60954	0.6153551
Variação	0.02264801	0.5300153	0.04986224	0.7688216	0.1019153	0.1413993	0.07417813	0.04693107	0.01305036	0.02958622	0.1859249	0.0845189	0.06889482	0.3308716	0.0461189	0.4820911	0.02057831
Desvio padrão	0.1504926	0.7280215	0.2232985	0.8768247	0.3192418	0.3760309	0.2733566	0.2166358	0.1142382	0.1720065	0.4311901	0.2907213	0.2624782	0.5752144	0.214753	0.6943278	0.1434514
Mediana	0.6477921	1.3814	0.513174	0.9243925	1.77871	1.89985	1.09651	0.312452	0.410261	0.4058845	0.956614	0.912828	0.7590045	1.45764	0.40896	3.39047	0.608929
Assimetria	-0.2444107	0.3300727	1.217059	1.285725	0.9051439	0.00629523	-1.15456	1.798322	0.2439433	0.7326651	-0.087987	0.1843249	0.4298372	0.768281	0.6500281	0.771019	0.0213435
Curtose	-0.2219332	-0.9158423	2.893115	0.5919201	0.3719041	-0.5222992	0.9185135	3.716039	-0.1243242	1.02443	-1.184295	0.1744046	-1.034266	1.027794	0.0544585	-0.3280203	-0.4095241
Coef. Variação	23.9852	47.4726	42.34048	69.85188	17.12858	19.45829	26.33374	59.11374	27.55282	41.63209	49.2041	31.68918	31.66609	37.05695	49.40407	19.23591	23.31197

Tabela 2. Resultados básicos das análises estatísticas descritivas para as diversas amostras.

A mediana é o valor que separa a metade dos valores maiores da metade dos valores menores de uma população (e.g. na sequência de valores 1,2,3,4,5,6,8,9 o valor da mediana será $4+5/2=4,5$; ou na sequência com número ímpar de valores 1,3,5,7,8 o valor da mediana é 5).

A mediana tem a vantagem de não sofrer grandes desvios devido a valores extremos elevados ou baixos.

A igualdade entre as medianas das amostras foi testada pelo Teste de Kruskal-Wallis (K-W) que comparou o conjunto todo, e também analisada pelo Teste U de Wilcoxon-Mann-Whitney. O teste K-W utiliza a igualdade das medianas para avaliar as semelhanças entre as amostras e também pelo teste de Wilcoxon-Mann-Whitney (W-M-W).

O teste W-M-W, avalia a semelhança da distribuição dos valores na amostra em função de suas medianas (Hammer & Harper, 2006). Ao se comparar duas amostras com medianas distintas e ordenar os seus valores hierarquicamente, espera-se que, caso a diferença entre as medianas seja muito pequena, os valores ordenados estarão misturados dentro da sequência de ordenação, no entanto se as medianas forem consideravelmente distintas espera-se que os valores da amostra com a menor mediana estejam na região inferior da ordenação e os valores da amostra com mediana maior estejam na posição oposta. Desta forma podemos aceitar ou rejeitar H_0 que postula semelhança entre as medianas das amostras.

Os resultados dos testes de Normalidades são apresentados na tabela 3. Onde se observa que a maioria das amostras não apresentaram distribuição Normal (números em vermelho).

Teste Normalidade	TGCI	PSal-1	TGV	PGM	APA	PC	PSal-2	LPDSal-24	LPDSal-42	LPDSal-43	LDFMG-1	LDFMG-2	LDPC	LPDMG	XRM-V	ChN	CfN
N	95	96	75	84	58	53	25	70	26	48	39	53	24	11	172	19	109
Shapiro-Wilk W	0.9906	0.9565	0.9195	0.8241	0.9185	0.9857	0.8871	0.8307	0.9716	0.9484	0.9395	0.9767	0.9276	0.9493	0.9583	0.8705	0.9809
p(normal)	0.7413	0.002935	0.0001498	1.34E-08	0.0008327	0.7757	0.009728	1.73E-07	0.6641	0.03466	0.03658	0.3836	0.08633	0.6344	5.36E-05	0.01475	0.1187
Anderson-Darling A	0.2386	1.425	0.8724	5.592	1.561	0.268	0.8572	3.541	0.27	0.747	0.9538	0.5044	0.6367	0.2827	1.566	1.215	0.6033
p(normal)	0.775	0.001042	0.02414	6.69E-14	0.0004559	0.6712	0.02352	6.14E-09	0.6487	0.04826	0.01431	0.195	0.08534	0.5629	0.0004819	0.002655	0.1144
p(Monte Carlo)	0.7798	0.0016	0.0255	0.0001	0.0002	0.6946	0.0202	0.0001	0.6705	0.0441	0.0149	0.1973	0.0808	0.6028	0.0003	0.0027	0.1136

A Tabela 3. Resultados dos testes de normalidade para as amostras analisadas, os valores em vermelho identificam as amostras cuja distribuição de probabilidades não seguem um padrão de distribuição Normal.

O teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (tabela 4) para semelhança entre as medianas das distribuições é um teste para aceitação ou rejeição de hipótese nula. Quando os valores de p (probabilidade) são inferiores a 0,05 rejeita-se a hipótese nula (H_0) que prevê distribuição de medianas semelhante entre todas as amostras, deve-se levar em conta que valores muito próximos ao limite de rejeição da hipótese nula normalmente implicam que há uma chance real de se cometer um erro tipo 1 rejeitando-se H_0 quando esta pode ser verdadeira.

O teste K-W tem como premissa que as distribuições amostradas sejam similares. E também é realizado uma ordenação das amostras similarmente ao teste U.

O valor de p apresentado na tabela 4 é extremamente baixo logo rejeita-se a hipótese nula que prevê uma semelhança entre as medianas das amostras quando comparadas todas simultaneamente.

Teste de Kruskal- Wallis para igualdade das medianas	
H (chi2):	676.6
Hc (tie	676.6
p (same):	1.25E-133

A tabela 4. Valores do teste de Kruskal-Wallis os valores em vermelho significam que o valor de “ p ” para a probabilidade de as amostras possuírem medianas semelhantes é muito baixo.

Optou-se pelo teste U de Wilcoxon-Mann-Whitney pelo fato de as distribuições de todas as amostras não serem similares. O teste não paramétrico de Wilcoxon-Mann-Whitney U que trata as amostras de forma pareada, par a par, para a igualdade das medianas entre elas, resultou em algumas amostras semelhantes entre si valores em azul na tabela 6 que informa que para estas amostras H_0 deve ser aceita, pois, estas amostras possuem medianas semelhantes, os valores notados em vermelho rejeitam H_0 . Os resultados são mostrados na tabela 5.

Mann-Whitney U Amostras	TGCI	Psal-1	TGV	XRM-V	APA	PMG	Psal-2	LDPSal-24	LDPSal-43	LDPSal-42	PC	LDPMG-1	LDPC	LDPMG-2	ChN	CrN	LDPMG
TGCI	2.53E-20	2.53E-20	8.20E-05	1.14E-13	3.83E-25	3.85E-09	1.79E-09	1.18E-15	4.94E-11	8.18E-09	7.76E-24	0.0037941	0.001033	6.19E-11	6.97E-12	0.48603	3.09E-07
Psal-1	2.53E-20		3.32E-21	4.55E-34	0.00038	0.001053	0.001296	1.40E-24	2.46E-19	1.99E-13	0.00017	1.25E-06	5.54E-06	2.51E-07	1.71E-11	2.16E-22	0.73112
TGV	8.20E-05	3.32E-21		0.0019243	6.10E-23	4.14E-13	1.52E-09	6.78E-07	0.0030457	0.019188	8.98E-22	9.85E-05	2.51E-06	7.81E-13	2.03E-11	0.0002145	3.05E-07
XRM-V	1.14E-13	4.55E-34	0.0019243		5.19E-30	1.97E-23	1.58E-12	0.0070909	0.67593	0.98389	3.96E-28	1.51E-08	1.36E-09	1.06E-19	9.09E-13	1.03E-13	6.09E-08
APA	3.83E-25	0.00038	6.10E-23	5.19E-30		1.08E-08	6.42E-13	2.61E-22	1.03E-18	3.08E-13	0.16264	6.36E-16	1.36E-12	3.28E-19	9.86E-11	2.32E-26	0.01186
PMG	3.85E-09	0.00105	4.14E-13	1.97E-23	1.08E-08		0.47328	5.72E-20	2.18E-15	4.65E-11	9.05E-09	0.12873	0.14854	0.43537	2.19E-10	1.74E-10	0.04008
Psal-2	1.79E-09	0.0013	1.52E-09	1.58E-12	6.42E-13	0.47328		2.24E-11	3.32E-10	3.20E-08	1.13E-11	0.23665	0.008049	0.041916	1.96E-08	1.74E-10	0.00251
LDPSal-24	1.18E-15	1.40E-24	6.78E-07	0.0070909	2.61E-22	5.72E-20	2.24E-11		0.014009	0.011777	2.76E-21	4.21E-09	4.66E-10	8.87E-16	2.86E-11	1.25E-16	2.26E-07
LDPSal-43	4.94E-11	2.46E-19	0.0030457	0.67593	1.03E-18	2.18E-15	3.32E-10	0.014009		0.8518	5.30E-18	6.36E-07	3.48E-09	5.29E-14	2.35E-10	8.14E-11	4.88E-07
LDPSal-42	8.18E-09	1.99E-13	0.019188	0.98389	3.08E-13	4.65E-11	3.20E-08	0.011777	0.8518		6.80E-13	5.11E-05	3.69E-08	7.24E-11	1.47E-08	1.12E-08	2.19E-06
PC	7.76E-24	0.00017	8.98E-22	3.96E-28	0.16264	9.05E-09	1.13E-11	2.76E-21	5.30E-18	6.80E-13		1.32E-14	5.16E-12	8.92E-18	1.82E-10	6.38E-25	0.0121
LDPMG-1	0.0037941	1.25E-06	9.85E-05	1.51E-08	6.36E-16	0.12873	0.23665	4.21E-09	6.36E-07	5.11E-05	1.32E-14		0.58582	0.74598	8.79E-10	0.0020286	0.00068
LDPC	0.0010325	5.54E-06	2.51E-06	1.36E-09	1.36E-12	0.14854	0.008049	4.66E-10	3.48E-09	3.69E-08	5.16E-12	0.58582		0.12771	2.64E-08	1.70E-07	0.00012
LDPMG-2	6.19E-11	2.51E-07	7.81E-13	1.06E-19	3.28E-19	0.43537	0.041916	8.87E-16	5.29E-14	7.24E-11	8.92E-18	0.74598	0.12771		1.30E-10	3.13E-12	0.00028
ChN	6.97E-12	1.71E-11	2.03E-11	9.09E-13	9.86E-11	2.19E-10	1.96E-08	2.86E-11	2.35E-10	1.47E-08	1.82E-10	8.79E-10	2.64E-08	1.30E-10		5.42E-12	9.28E-06
CrN	0.48603	2.16E-22	0.0002145	1.03E-13	2.32E-26	1.74E-10	1.74E-10	1.25E-16	8.14E-11	1.12E-08	6.38E-25	0.0020286	1.70E-07	3.13E-12	5.42E-12		7.16E-08
LDPMG	3.09E-07	0.73112	3.05E-07	6.09E-08	0.01186	0.040084	0.00251	2.26E-07	4.88E-07	2.19E-06	0.0121	0.00068423	0.000116	0.0002832	5.42E-12	7.16E-08	

Tabela 5. Teste de Wilcoxon-Mann-Whitney U com valores de p para o nível de significância. Os números em azul significam que os pares de amostras possuem medianas semelhantes, $p > 0,05$. Os números em vermelho representam os valores para $p < 0,05$ o que significa que as amostras possuem medianas diferentes.

O teste de Kolmogorov-Smirnov (K-S) foi utilizado para averiguar a igualdade da forma da distribuição entre as amostras. O teste K-S é mais sensível a diferenças próximas as medianas do que aos valores extremos. Os testes anteriores verificaram a existência de igualdade entre as medianas das amostras. Agora averigua-se se existe padrão de igualdade entre as formas das distribuições das amostras pareadas, os resultados do teste K-S são mostrados na tabela 6.

O teste de K-S é um teste que independe de média, variância ou mediana, (Hammer & Harper, 2006), serve para se comparar a forma de duas distribuições univariadas. As distribuições univariadas referem-se à descrição de uma única variável da amostra como no caso em questão, o diâmetro das estruturas encontradas.

O teste K-S ao comparar formas de distribuições leva em conta o formato das curvas apresentadas pela distribuição de mensurações em cada amostra. As análises de estatística descritiva já demonstraram haver diferenças entre curtose, simetria, medianas, além da presença de bimodalidade nas curvas de distribuição histograma da amostra PSal-1. Estas diferenças podem ser visualizadas nos histogramas (figura 45). No entanto estas diferenças não são testadas pela estatística descritiva, então para se obter um teste de hipótese com relação ao formato da curva de distribuição dos valores amostrados utiliza-se o teste K-S.

Não é um teste tão poderoso como os baseados em médias ou outros parâmetros da distribuição normal, mas no caso particular de amostras de fósseis que representam apenas uma fração da população real, este teste se presta bem. Também é um teste que pode ser aplicado a números amostrais pequenos, como no presente caso em que há amostras com número de indivíduos ou mensurações inferiores a 30.

Amostras Kolmogorov- Smirnov	TGCI	Psal-1	TGV	XRM-V	APA	PMG	Psal-2	LDPSal-24	LDPSal-43	LDPSal-42	PC	IDPMG-1	LDPC	IDPMG-2	ChN	CrN	IDPMG
TGCI	2.33E-17	2.33E-17	0.00067354	1.62E-12	3.65E-33	4.18E-11	1.52E-11	2.13E-31	1.23E-10	1.23E-10	2.18E-08	3.48E-08	0.0087353	7.81E-10	3.23E-15	0.55846	2.42E-07
Psal-1	2.33E-25	2.33E-25	5.90E-21	1.00E-31	1.06E-09	4.01E-06	5.05E-06	6.13E-07	2.69E-07	3.46E-20	1.30E-15	1.48E-05	1.75E-06	1.30E-08	1.97E-13	1.72E-26	0.75854
TGV	0.00067354	5.90E-21	0.020696	0.020696	1.91E-29	3.65E-11	3.42E-11	2.81E-27	8.65E-10	0.0015582	0.0058286	3.35E-07	6.20E-05	3.94E-11	1.29E-14	0.001145	1.53E-07
XRM-V	1.62E-12	1.00E-31	0.020696		1.11E-39	6.35E-18	4.97E-14	1.00E-36	1.02E-16	0.24039	0.15414	3.63E-09	1.26E-08	5.54E-19	2.33E-16	1.97E-13	1.54E-08
APA	3.65E-33	1.06E-09	1.91E-29	1.11E-39		7.83E-16	1.11E-16	0.16674	3.15E-13	1.63E-24	4.12E-17	9.46E-20	3.07E-16	6.59E-24	1.68E-12	8.50E-35	0.0078902
PMG	4.18E-11	4.01E-06	3.65E-11	6.35E-18	7.83E-16		0.038912	8.70E-14	5.93E-14	5.93E-14	2.81E-11	0.044608	0.043785	0.012028	2.28E-11	2.10E-13	0.0078008
Psal-2	1.52E-11	5.05E-06	3.42E-11	4.97E-14	1.11E-16	0.038912		5.24E-12	5.42E-08	3.69E-11	9.74E-10	0.095091	0.015036	0.020418	1.07E-10	3.43E-12	0.00062248
LDPSal-24	2.13E-31	6.13E-07	2.81E-27	1.00E-36	0.16674	8.70E-14	5.96E-14		0.0037091	1.47E-23	0.0012716	3.21E-16	3.89E-14	1.56E-19	3.23E-12	3.76E-17	0.002474
LDPSal-43	1.12E-16	2.71E-25	6.59E-07	0.00045024	2.34E-29	1.49E-19	5.24E-12	0.0037091		0.84594	2.69E-07	2.69E-07	8.65E-10	1.02E-16	3.15E-13	5.35E-10	5.42E-08
LDPSal-42	1.23E-10	3.46E-20	0.0015582	0.24039	1.63E-24	5.93E-14	3.69E-11	1.47E-23	0.84594		1.47E-23	6.00E-06	9.75E-09	1.30E-12	7.31E-11	1.44E-08	6.23E-08
PC	2.18E-08	1.30E-15	0.0058286	0.15414	4.12E-17	2.81E-11	9.74E-10	0.0012716	2.69E-07	1.17E-16		4.12E-08	4.02E-11	2.30E-19	2.02E-14	7.48E-33	2.78E-08
LDPMG-1	3.48E-08	1.48E-05	3.35E-07	3.63E-09	9.46E-20	0.044608	0.095091	4.12E-08	1.4727E-23	6.00E-06	3.21E-16		0.20679	0.035962	1.77E-12	2.79E-09	0.0029381
LDPC	0.0087353	1.75E-06	6.20E-05	1.26E-08	3.07E-16	0.043785	0.015036	4.02E-11	8.65E-10	9.75E-09	3.59E-14	0.20679	0.27728	0.27728	1.58E-10	0.0011541	0.00021815
LDPMG-2	7.81E-10	1.30E-08	3.94E-11	5.54E-19	6.59E-24	0.012028	0.020418	2.30E-19	1.02E-16	1.30E-12	1.56E-19	0.035962	0.27728		1.45E-13	6.86E-12	0.0006226
ChN	3.23E-15	1.97E-13	1.29E-14	2.33E-16	1.68E-12	2.28E-11	1.07E-10	2.02E-14	3.15E-13	7.31E-11	3.23E-12	1.77E-12	1.58E-10	1.45E-13		1.58E-15	1.53E-06
CrN	0.85846	1.72E-26	0.001145	1.97E-13	8.50E-35	2.10E-13	3.43E-12	3.76E-17	5.35E-10	1.44E-08	7.48E-33	2.79E-09	0.0011541	6.86E-12	1.58E-15		3.69E-08
LDPMG	2.42E-07	0.75854	1.53E-07	1.54E-08	0.0078902	0.0078008	0.00062248	2.78E-08	5.42E-08	6.23E-08	0.002474	0.0029381	0.00021815	0.0006226	1.53E-06	3.69E-08	

Tabela 6. Teste de Kolmogorov-Smirnov (K-S) para igualdade da forma das distribuições. Valores em azul denotam amostras com formas distribuições iguais, $p > 0,05$.

Os histogramas são excelentes ferramentas para a visualização das distribuições em amostras onde se observa facilmente os padrões de Curtose, Assimetria, Média e Moda (representada pela classe mais frequente). Ajudam na interpretação das diferenças e semelhanças entre as distribuições obtidas.

Os histogramas estão apresentados na figura 39, onde os primeiros 7 histogramas mostram as amostras com distribuição normal os demais são representativos das amostras cujas distribuição não são normais. Os últimos 2 histogramas representam as amostras de *Virgula itapucumense* (XRM e TGV).

Os histogramas da figura 40 representam os obtidos para *C. lucianoi* quando descrita como *Aulophicus lucianoi* por Beurlen e Sommer (1957) posteriormente transferido para o gênero *Cloudina* Zaine & Fairchild 1985 e de *C. riemkeae* obtido por Gaucher et al. (2003).

Figura 39. Histogramas das distribuições de classes dos diâmetros de estruturas interpretados como exoesqueletos de organismos pertencentes ao gênero *Cloudina* Germs, 1973 das amostras estudadas.

Figura 40. Histogramas de *C. lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957) e *C. riemkeae* retirados de Gaucher et al. 2003.

O histograma da figura 41 representa a distribuição dos comprimentos dos fragmentos de *Cloudina* spp. na amostra de tempestito da pedreira Corcal.

Figura 41. Histograma dos comprimentos dos fragmentos de *Cloudina* spp. amostra PC.

Os valores da estatística descritiva e os valores de p para o teste de normalidade de Shapiro-Wilkinson (W) e Anderson-Darling (A) para os fragmentos de *Cloudina* spp. da pedreira Corcal estão mostrados na tabela 7.

A		B	
N	44		
Min	2.74563		
Max	11.0669		
Média	6.14258		
Variância	4.70764		
Desv. Padrão	2.16971	N	44
Mediana	5.48606	Shapiro-Wilk W	0.9551
Assimetria	0.43999	p(normal)	0.08553
Curtose	-0.7409	Anderson-Darling A	0.6885
Coef. Variação	35.3225	p(normal)	0.06726
		p(Monte Carlo)	0.0639

Tabela 7. Em A valores de estatística descritiva para o comprimento dos fragmentos de *Cloudina* spp. amostra PC. B Testes de normalidade com $p > 0,05$.

Os valores do teste K-S para a comparação entre os diâmetros e os comprimentos de *Cloudina* spp. na amostra da Pedreira Corcal são mostrados na tabela 8.

Teste K-S para igualdade de distribuições			
	Amostra PC		Amostra Pc Fragmentos
	N= 53		N=44
D:	1	p mesma distrb.	1,54 E-22
Monte Carlo		p mesma distrb.	0,0001

Tabela 8. Teste K-S amostra PC comp. Fragmentos e diâmetros. Evidencia-se que as distribuições são desiguais e o valor de probabilidade extremamente baixo.

9.2 Análises Exploratórias

Os resultados das análises exploratórias são mostrados no gráfico de NMMDS (figura 42) e no dendrograma de agrupamento (figura 45). Onde se observa uma excelente correlação entre as duas análises. Tanto NMMDS quanto o dendrograma de agrupamento mostram padrões semelhantes de agrupamento das amostras.

Figura 42. Gráfico de resultados de ordenação pela análise Escalar Multidimensional Não Métrica (NMDS) para as amostras estudadas. As amostras LPDPMG e ChN foram as que se apresentaram mais afastadas das demais.

Os valores obtidos nas coordenadas de NMMDS são usados para comparação da ordenação entre as amostras, de forma que amostras com valores próximos na mesma coordenada são agrupadas mais próximo. Os valores podem ser positivos ou negativos em função da posição que amostra apresenta em relação ao ponto 0 da coordenada 1 ou 2. Assim além do valor modal deve-se levar em consideração se é positivo ou negativo. Os valores obtidos para cada amostra nas Coordenadas de NMMDS estão mostrados na tabela 9.

Amostra	Coord. 1	Coord. 2
TGCI	-0.1466	0.02666
PSal-1	0.28364	-0.0475
PMG	0.25543	0.08196
APA	0.22088	-0.0834
PC	0.23709	-0.0831
PSal-2	-0.1445	-0.0477
LPDSal-24	-0.2103	0.05758
LPDSal-42	-0.239	0.10697
LPDSal-43	-0.2148	0.06006
LDPMG-1	-0.1304	-0.0492
LDPMG-2	-0.0863	0.06806
LDPC	-0.1924	-0.0073
LPDMG	-0.0891	-0.2123
ChN	0.60026	0.1021
CrN	-0.1439	0.02712

Tabela 9. Valores das coordenadas 1 e 2 de NMMDS.

O gráfico de Shepard (figura 43), que é um gráfico de dispersão das distâncias entre os pontos do NMMDS (valores obtidos) contra as similaridades ou dissimilaridades observadas (valores alvo). O stress é a qualidade do ajuste estatístico que o NMMDS tenta minimizar. É a raiz quadrada das discrepâncias quadráticas normalizadas entre as distâncias entre os pontos no gráfico de NMMDS e as distâncias suavizadas preditas a partir das similaridades ou das dissimilaridades.

O estresse diminui à medida que a relação entre distâncias e dissimilaridades ou similaridades diminui. Os valores de estresse são classificados de acordo com os seguintes intervalos: <0,05- excelente sem provável erro de interpretação; >0,05<0,1 bom com pequena possibilidade de erro de interpretação; 0,1- 0,2 razoável, algumas

distâncias podem estar erradas; $>0,2$ ruim, interpretação da ordenação extremamente difícil.

Figura 43. Gráfico de Shepard dos resultados de NMMDS, eixo x representa as classificações esperadas e o eixo y as classificações obtidas.

O gráfico de Shepard resulta em um estresse = 0,05754 o que mostra que os pontos relativos das amostras no gráfico de NMMDS (figura 35), podem ser considerados de boa resolução, ou sejam são de fácil compreensão, refletindo um padrão de agrupamento muito bom.

Os valores entre os nós do dendrograma indicam o grau de confiança da topologia do dendrograma de agrupamento, ou seja, se separação entre as amostras é boa e são obtidos através das iterações de “*bootstrap*” que é uma técnica matemática de reamostragem utilizada para aumentar o grau de acurácia de medidas como desvios, variância, erros padrões entre outros, desta forma aumenta a confiabilidade dos resultados. Foi utilizada uma iteração de 10000 *bootstraps*, que foi suficiente para gerar nós (pontos de dicotomia) com elevado grau de certeza.

Normalmente em dendrograma filogenéticos valores inferiores a 50 aumentam o grau de incerteza de que o nó de dicotomia para dois grupos de espécies seja bom. Valores acima de 60 já são considerados razoáveis e acima de 70 são considerados bons como suporte de separação. Os dendrograma sempre representam separação dicotômica.

A separação dicotômica se deve a uma premissa da cladística, que assume que uma espécie somente pode originar duas novas espécies por cladogênese e é baseada no

princípio da hierarquia filogenética (Hennig, 1966; Amorim, 1994). Este princípio estabelece que uma espécie ao sofrer cladogênese ou especiação somente pode originar 2 espécies novas, assim quando uma espécie A passa pelo processo de especiação ela originará duas espécies novas B e C.

Cladogramas que resultam em politomias significam que não há conhecimento suficiente das relações entre as espécies listadas (Hennig, 1966; Amorim, 1994). Quando a análise filogenética não é capaz de identificar ancestrais comuns nos pontos de bifurcação dos cladogramas estes resultam em cladogramas politômicos (figura 44). Sabe-se apenas que as espécies todas em algum momento compartilharam um ancestral comum, mas não se tem informação sobre a história evolutiva ou filogenética do processo de especiação.

Figura 44. Relações filogenéticas entre hominídeos. Ramos com mais de dois descendentes relações que não podem ser resolvidas (círculos vermelhos). Adaptado de Wood & Collard 1999.

També foi realizada uma análise de agrupamento para as estruturas presentes na amostra TGV e XRMV contra CrN, para se comparar as semelhanças entre os diâmetros das estruturas presentes nas duas primeiras amostras e CrN (figura 46).

Figura 45. Dendrograma de agrupamento das amostras analisadas; algoritmo UPGMA e método Euclidean. As amostras ChN e LDPMG são as mais externas no gráfico de NMMDS.

Figura 46. Gráfico de NMDS com as amostras de *Virigula itapucumense* (XRMV e TGV) comparado com CrN.

10. Paleontologia Sistemática de *Cloudina latilabrum* n. sp.

No presente trabalho opta-se por aceitar a hipótese formulada por Meira (2011) que será incluído como autor da publicação descrevendo *C. latilabrum* n. sp. A descrição é considerada válida, e apenas são feitas poucas modificações nas medidas do holótipo e designado um novo holótipo proveniente da mesma amostra catalogada no Laboratório de Sistemática Paleontológica da Universidade de São Paulo sob o código GP/1E-6218.

O tipo descrito pelo autor apresenta grande diferença com o tipo padrão de *Cloudina hartmannae* ou *C. riemkeae* descrito por Germs (1972) e com *C. lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957); Zaine & Fairchild, 1985, apresentando as abas dos funis bastante amplas e longas, lembrando, em alguns exemplares, espículas, como pode ser observado nas figuras 47, 48 e 49. A inserção da família Cloudinidae em um filo tem gerado muita discussão, há a inclusão em Annelida, Priapulida, Cnidaria, assim opta-se por *incertae sedis*.

Reino Animalia Linnaeus, 1735

Filo *incertae sedis*

Classe *incertae sedis*

Ordem *incertae sedis*

Família Cloudinidae Hahn and Pflug, 1985

Gênero *Cloudina* Germs, 1972

Cloudina latilabrum n. sp.

Figuras 47-49 onde são observadas as estruturas principais que diagnosticam *C. latilabrum* n.sp. e suas medidas.

Holótipo: Presente na amostra 6218A do parque Marina Gattaz em Corumbá (figura 47). Formação Tamengo, Grupo Corumbá, Mato Grosso do Sul. Brasil. Depositado no Laboratório de Paleontologia Sistemática do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Diagnóstico: Distingue-se das demais espécies por apresentar funis estreitos e com aba externa longa e delicada. A presença destas abas a distinguem

morfologicamente das demais espécies de *Cloudina* como ressaltado por Meira (2011).

Descrição do holótipo: Comprimento do espécime: 15,13 mm (figura 49).

Diâmetro do funil mais longo: 2,61 mm, (figura 48)

Espessura da aba externa do funil: 0,156 mm.

Altura do funil: 2,99 mm.

Comprimento máximo da projeção da aba externa do funil do holótipo: 3,20 mm

Etimologia: O nome em latim faz alusão borda, *labrum*, do funil que é ampla, *latus*, quando comparada com as demais espécies presentes na faixa Paraguai.

Figura 47. Holótipo *Cloudina latilabrum* n.sp. Notam-se a borda dos funis e a espessura da sua parede externa. Escala 1mm

Figura 48. Estruturas mensuradas no holótipo de *C. latilabrum* n. sp.; 1 comprimento da parede externa do funil, 2 distância do ápice da parede externa do funil à parede externa mais próxima ao corpo do espécime, $(2 \times 2 + 3)$ diâmetro do funil 3 diâmetro do funil, 4 espessura da parede externa do funil, 5 altura do funil. Escala 1mm.

Figura 49. Comprimento do holótipo. Escala 1 mm.

11. Paleontologia Sistemática do provável fóssil ou dubiofóssil *Virgula itapucumense* gen. et sp. n.

O autor descreve este dubiofóssil, pois a chance de ser realmente uma estrutura biogênica é alta, orientação subparalela à paralela, ambas extremidades fechadas formato vermiforme com aparente segmentação nas bordas internas e externas diâmetro praticamente constante, sem presença de estruturas que se assemelhem a cristais ou formas de crescimento de cristais.

Holótipo (figura 50 E) indicado pela seta amarela, (figura 51) indicado pela seta vermelha e (figura 53 F) indicado pela seta verde. Todas as estruturas representam o mesmo indivíduo em diferentes cortes.

Reino Animalia Linnaeus, 1735

Filo *incertae sedis*

Classe *incertae sedis*

Ordem *incertae sedis*

Família *incertae sedis*

Gênero *Virgula* n. gen.

Espécie *Virgula itapucimensis* n. sp.

Diagnóstico: aparente segmentação com constrictões visíveis, bordas extremamente finas, ambas extremidades fechadas. Diâmetro pequeno variando de 0,11 a 0,6 mm Descrição:

Diâmetro médio: 0,43 mm desvio padrão: 0,11

Diâmetro máximo: 0,6 mm

Diâmetro mínimo: 0,108 mm próximo a uma das extremidades.

Etimologia: o nome define um organismo semelhante a um pequeno traço, *Virgula* (Latim) de Itapucumí: *itapucumense*, em homenagem ao Grupo Itapucumí de onde provém a amostra.

11.1 *Virgula itapucumense* gen. et sp. n. interpretação 1

Os resultados obtidos pelas técnicas de microtomografia de Raio-X e Microscopia de Varredura nas amostras retiradas de um carbonato (amostra TGV) da Formação Tagatiya Guazú aqui denominadas de XRM-V Microtomografia) e MEV-V (Microscopia Eletrônica de Varredura) sugeriram a descrição de um novo organismo fóssil para a Formação Tagatiya Guazú no Ediacarano do extremo sul da Faixa Paraguai. Este novo organismo sugerido no presente trabalho possui uma parede extremamente fina, e com padrão de segmentação tanto na parte interna quanto externa da parede do organismo (figura 53 e 54 B). Chama a atenção o fato de o diâmetro do organismo ser praticamente constante em toda a sua extensão conforme medições realizadas na amostra de MEV (figura 54 A). O organismo apresenta ambas extremidades fechadas (figuras 53 e 54). Na figura 54 A é possível observar-se pelo menos 3 constrictões sugerindo padrão de segmentação.

Não há evidências de presença de funis ou exoesqueleto carbonático, o que elimina a semelhança com qualquer espécie do final do Ediacarano que possua tais estruturas. O diâmetro médio (tabela 3) é semelhante ao apresentado por *C. riemkeae*, no entanto o diâmetro mínimo é menor do que o de qualquer espécime de *C. riemkeae* amostrado e também a ausência das estruturas supracitadas o exclui da Família Cloudinidae. Na mesma amostra foram encontradas *C. riemkeae*.

Houve nítida separação entre as amostras CrN, TGV e XRM no dendrograma de agrupamento, separação com 100% de certeza no nó que se situa a uma distância de 1,7, enquanto que TGV e XRM encontra-se com distância de aproximadamente 0,7. Este fato reforça a exclusão de semelhança de diâmetros com *C. riemkeae*.

Uma possível interpretação seria a de se tratar de icnofósseis, fósseis traço. Vários icnofósseis tubulares segmentados são descritos no período Ediacarano (Sappenfield et al., 2011, Pary et.al 2017), logo, organismos vermiformes já são esperados no registro fóssilífero. Aceñolaza (2002) registra icnofósseis tubulares comparáveis a *Sphenothallus* provável anelídeo nos afloramentos de La Higuera na Formação Puncoviscana, Argentina, no Cambriano. Recentemente Parry et al. (2017) descreveram novos icnofósseis *Multina minima* provável nematódea na Formação Guaicurus do Grupo Corumbá. Logo já é esperado o aparecimento de organismos de corpo mole capazes de se locomover e explorar o substrato no final do Neoproterozoico. Refuta-se a possibilidade de tratar-se de fóssil traço devido ao de aparecimento de

indivíduos com comprimento semelhante que se apresentarem fechados em ambas extremidades.

O aparente padrão de segmentação da parede do organismo praticamente com espaçamento regular (figuras, 50 e 53 C e F) onde se observa um padrão de constrição (figura 50 E seta amarela) sugere a presença de pontos de fixação de fibras musculares para locomoção que se daria por movimentos de contração dos segmentos.

A presença das estruturas acima mencionadas remete a um organismo vermiforme que poderia tanto viver enterradas no sedimento como infauna ou mesmo na superfície do sedimento. Ao final do Ediacarano estes organismos poderiam tanto se alimentar das esteiras bacterianas ou predarem pequenos protozoários ou mesmo metazoários de tamanho diminuto.

Esta nova espécie aumenta a complexidade do ecossistema na transição pré-Cambriano-Cambriano devido ao aumento da cadeia trófica com a inserção deste possível organismo vermiforme que poderia ser classificada como engenheiro do ecossistema uma vez que ao se alimentar de esteiras microbianas promoveria uma revolução na ocupação do mesmo abrindo espaço para a oxigenação de porções mais profundas do sedimento além de remover substrato de fixação para organismos como *Cloudina* spp., tanto por locomoção como por alimentação, que se ancoravam em trombólitos Warren et al. (2011).

A amostra é uma porção física de 3X6 cm retirada do calcário TGV. A amostra XRM-V pelo fato de tratar-se de imagens obtidas por Microtomografia de estruturas internas do carbonato, não sofreu processos de intemperismo que afetam as partes superficiais das amostras de mão, logo apresentam estruturas mais fidedignas que fornecem medições mais precisas.

A visualização de uma sequência de imagens capturadas da amostra sem a resolução 3D e com o aumento do contraste permite evidenciar as estruturas em duas dimensões sem a remoção digital da matriz carbonática (figura 50). De certa forma se assemelha a uma lâmina delgada, onde aparece apenas em um plano. Embora as imagens em perspectiva exibem a sensação de três dimensões.

É possível observar que as estruturas são, fechadas em ambas as extremidades.

Figura 50. Imagens da amostra XRM-V antes da colorização e remoção digital da matriz carbonática. Na face frontal de A, B, C, D observam-se várias estruturas alongadas com as extremidades fechadas. Em E, além destas estruturas, observa-se uma estrutura indicada pela seta amarela que é mais longa que as demais e com padrão de constricções típico de segmentação. Escala 10,0 mm A-D, E 5,0 mm. Estas estruturas são tidas como representantes de *Virgula itapucumense* gen. et sp. nov.

Para se evidenciar as estruturas foi feito um tratamento de remoção digital da matriz carbonática, pelo mesmo programa, permanecendo apenas as estruturas com contraste maior do que o do restante da amostra, evidenciando apenas estas estruturas (figura 54).

A imagem A está em tons de cinza como no ato da captura e quase não se discernem as estruturas. A imagem B está colorizada em azul e já se nota a presença de estruturas com algum aspecto segmentado, a seta preta indica a forma interna tubular das mesmas, após a remoção digital da matriz carbonática.

O mesmo padrão de ondulação da borda externa, em azul, é refletido na borda interna em vermelho (figura 55).

Para se evidenciar as estruturas presentes foi utilizado o mesmo tratamento de colorização, aumento de contraste e remoção digital da matriz carbonática da figura anterior.

Figura 51. *Virgula itapucumense* gen. et sp. nov. Imagem A sem tratamento de colorização e aumento de contraste. Imagem B com tratamento para colorização e aumento de contraste, notar a seta preta a direita evidenciando a forma tubular da estrutura. O padrão de segmentação na figura B é compreendido como as sinuosidades do relevo das estruturas. Escala: 5,0 mm.

Figura 52. *Virgula itapucumense* gen. et sp. nov. Imagem A evidenciando a amostra bruta sem tratamento para colorização, aumento de contraste remoção da matriz carbonática. Imagem B já tratada onde se observa as estruturas com padrão de segmentação da parede externa em azul mostrado pelas setas verdes refletido na parede interna em vermelho mostrado pelas setas amarelas. Escala 4,0 mm.

Observa-se na amostra TGV, na estrutura marcada em 53 C um padrão de segmentação, evidenciado pela sombra na região interna colorizada em vermelho, da estrutura mostrada mostrada pela seta em amarelo e padrão de segmentação externo da parede marcado pela seta verde. Em D e E (figura 53) observa-se, além do padrão interno, também o padrão externo que evidencia uma possível segmentação (ondulação) da estrutura. Em H o padrão externo e interno de segmentação é ainda mais marcante (figura 53).

Em C (figura 52) é evidenciada uma estrutura resultante da fusão de dois tubos.

Esta fusão pode ser resultante da dissolução do carbonato entre as estruturas, ou da insuficiência de contraste para a evidenciação das bordas dos tubos.

No entanto a presença de tubos não muito longos e sempre fechados nas extremidades favorece a hipótese de tratar-se de um organismo segmentado, também reforçada pelas estruturas presentes (figura 51, 52 e 53), onde se observa este padrão nitidamente. Também o fato de vários tubos próximos se apresentarem não fundidos como é o caso da imagem na figura 53 C reforça a hipótese de um novo organismo.

Figura 53. *Virgula itapucumense* gen. et sp. nov. Sequência de cortes da amostra XRM-V evidenciando padrão de segmentação externo e interno da amostra. Escala: A: 5,0 mm; B: 5,0 mm; C: 4,5 mm; D: 4,5 mm; E: 5,5 mm; F: 4,5mm; G: 4,5 mm; H: 4,5 mm I: 4,5 mm. Em C, D, E, F e H as setas amarelas mostram a borda interna e as verdes a borda externa dos tubos. Em F a seta verde mostra um nítido padrão de ondulação da borda externa, em H no mesmo tubo se observa o padrão de ondulação de ambas bordas. Em E o padrão de ondulação da borda interna é mais visível. Em D o padrão de ondulação da borda interna também é bem perceptível. Em C dois tubos são evidenciados, onde a seta verde mostra um nítido padrão de ondulação da borda externa de um dos tubos e a seta amarela mostra o padrão de ondulação de um tubo próximo.

Outro fator que reforça a hipótese de tratar-se de um provável novo organismo vermiforme que não possui afinidades com as espécies que apresentavam exoesqueleto calcário são as imagens de Microscopia Eletrônica de Varredura (amostra MEV-V) que mostraram estruturas com diâmetros praticamente constantes e limites de contorno

muito finos da borda (figura 54). Os traços vermelhos mostram as constrictões presentes na estrutura e os algarismos romanos os segmentos entre as constrictões. em B é visível a parede extremamente fina do dubiofóssil.

A

B

Figura 54. *Virgula itapucumense* gen. et sp. nov. MEV da amostra de mão TGV em A as linhas mostram as constricções e os números romanos os segmentos delimitados pelas constricções. B: diâmetro do organismo e espessura da parede (2) 3.496 μm

Observa-se na tabela 10 que as 7 estruturas mensuradas durante a varredura de MEV apresentam todas uma dispersão baixa ao redor da média (baixo desvio padrão e coeficiente de variação). Apenas *C. riemkeae* da Namíbia apresentou diâmetros próximos aos dos indivíduos 3, 4, e 6. Os resultados da tabela 10 representam os valores obtidos para diversas mensurações em cada estrutura encontrada.

Estatística Básica	1	2	3	4	5	6	7
N	8	5	5	5	7	6	5
Min	0.20911	0.39701	0.70638	0.7491	0.09907	0.45167	0.21487
Max	0.26146	0.44333	0.81121	1.03581	0.1366	0.54345	0.28569
Soma	1.91535	2.10448	3.851	4.44522	0.84879	3.03629	1.24818
Média	0.23942	0.4209	0.7702	0.88904	0.12126	0.50605	0.24964
Variância	0.00038	0.00043	0.00196	0.01097	0.00018	0.0012	0.00104
Desvio padrão	0.0195	0.0207	0.04431	0.10475	0.01324	0.0347	0.03225
Mediana	0.24558	0.41616	0.77816	0.87977	0.12477	0.50761	0.26178
Simetria	-0.4168	0.14901	-0.7029	0.15577	-0.7248	-0.5514	-0.2788
Curtose	-1.3169	-2.6007	-0.8926	0.83548	-0.3405	-0.3482	-2.7314
Coef var	8.14423	4.91792	5.75279	11.7828	10.923	6.85608	12.9175

Tabela 10. Resultados das análises de estatística descritiva de estruturas encontradas na varredura da amostra VMB-V.

11.2 *Virgula itapucumense* gen. et sp. n. interpretação 2

Também é possível que as estruturas apresentadas na figura acima sejam pellets, “fezes” de animais ainda não identificados que tenham vivido junto ao sedimento. Neste caso devido a presença de várias estruturas em uma pequena amostra supõe-se que houve uma colônia de organismos que deixaram estas marcas de fezes no sedimento amostrado.

Uma vez que estes animais viveram junto ao sedimento também poderiam ter exercido grande influência na estrutura das comunidades de *Cloudina* spp. através do revolvimento dos sedimentos abrindo espaço para oxigenação dos mesmos e modificando desta forma a composição microestrutural das comunidades de bactérias e Archaeae deste ecossistema também provocando alterações biogeoquímicas que permitiriam a formação de novas cadeias tróficas e também de novas interações químicas entre os elementos presentes nos sedimentos.

Desta forma haveria novas pressões de seleção natural atuando sobre todo o ecossistema levando ao aparecimento de novas espécies que poderiam ser importantes para a radiação do Cambriano.

12 Discussão

Das amostras TGCl, PC, LDPMG-2, CrN, LDPSal-42, LDPC e LDPMG todas com distribuição normal; TGCl e CrN se agrupam isoladamente no dendrograma de agrupamento, o que indica a presença de *C. riemkeae* na Formação Tagatiya Guazú, uma vez que *C. riemkeae* proveniente da Namíbia foi utilizada para a confrontação com as amostras do presente estudo.

Os testes de Wilcoxon-Mann-Whitney e Kolmogorov-Smirnov, o primeiro para semelhança das medianas e o segundo para semelhança da forma da distribuição das medidas, também não separaram estas duas amostras, reforçando a hipótese da presença de *C. riemkeae* na Formação Tagatiya Guazú.

As amostras PSal-1 e LDPMG não foram separadas pelo teste KS e U, pois apresentam medianas muito semelhantes e tamanho máximo também semelhante, ambas também compartilham assimetria positiva com peso maior para os diâmetros menores, uma ressalva deve ser feita devido ao tamanho amostral de LDPMG, apenas 11 indivíduos. No entanto o fato de a amostra PSal-1 apresentar um elevado coeficiente de variação (C.V.) de 47,47% e praticamente mostrar uma segunda moda na classe de 2,5 mm, deve implicar na presença de uma segunda espécie *C. lucianoï* e *C. riemkeae* na classe com diâmetros menores 0,4-1,4 mm.

As amostras APA e PC apresentaram semelhança entre as medianas, teste U, valores semelhantes de média, assimetria positiva e valor de diâmetro máximo também semelhante, o teste U não separou estas amostras e aparecem juntas no dendrograma de agrupamento. A análise dos histogramas destas amostras indica que compartilham uma espécie em comum, *C. lucianoï*.

PSal-2 e LDPMG-1 agruparam-se no gráfico de NMDS, dendrograma de agrupamento, mostraram semelhanças de medianas (teste U) e não foram separadas pelo teste K-S. LDPMG-1 apresenta bimodalidade (uma moda com diâmetros menores e outra na classe de 1,0 a 1,5 mm característico de *C. lucianoï*, a moda na classe de denota a presença de *C. riemkeae*.

As amostras PMG, LDPMG-1 e LDPMG-2 mostraram semelhança entre as medianas, mas não se agruparam no gráfico de NMDS, e dendrograma de

Agrupamento, ao se analisar os valores da estatística descritiva para estas amostras e também os histogramas, nota-se que PMG trata-se de amostra singular, pois apresenta 2 modas uma elevada com os diâmetros menores (0,35 mm) e outra na classe de 2,8 a 3,4 mm, também foi a amostra que apresentou o maior C.V. e de onde Meira identificou *C. latilabrum* n. sp. que também esta presente neste trabalho.

A amostra PMG (Parque Marina Gattaz) possui pelo menos 2 espécies presentes, *C. lucianoi* e *C. latilabrum* n. sp., a última na classe dos diâmetros maiores.

A representação gráfica de NMMDS (figura 33) mostra pelo menos quatro agrupamentos interessantes: i) ao centro PMG, PSal-1, PC e APA em verde, ii) a esquerda LDPSal-24, LDPSal-42 e LDPSal-43 em azul, iii) LDPMG-2, TGCl, CrNe LDPC em vermelho e iv) PSal-2 e LDPMG-1 em amarelo. As Amostras LDPMG e ChN não se agruparam com nenhuma outra amostra.

O dendrograma produzido pela análise de agrupamento também reflete o padrão de agrupamento produzido pela análise de NMMDS utilizando o algoritmo UPGMA e método Euclidiano, com amostras em nós muito próximos como pode ser observado na figura 36. Este fato indica que a distribuição de diâmetros das amostras foi suficiente para fornecer agrupamentos com coerência (figura 38).

As amostras PC e APA refletem a presença de *C. lucianoi*, agrupamento este que também é corroborado pelos resultados do teste U. A distância entre PC e APA é menor que 1,5, e destas com PSal-1 é de aproximadamente 2. O menor valor obtido para um nó foi 71, que separou os grupos amarelo e vermelho.

Desta forma as dicotomias apresentadas podem ser interpretadas como representativas das diferenças e similaridades entre as amostras e o padrão de agrupamento das amostras pode ser considerado muito bom.

Para se comparar o efeito do transporte sobre o comprimento e o diâmetro dos espécimes de *C. lucianoi* da amostra PC foi feita uma análise das estatísticas descritiva para os comprimentos (tabela 7A e 7B) e teste K-S entre ambos (figura 41) donde se observou que os comprimentos dos fragmentos apresentaram uma distribuição normal conforme mostrado na tabela 8 e o histograma da distribuição das medidas do comprimento dos espécimes (figura 39), o CV apresentou valor de 35.3225 (figura 41). O transporte foi mais pronunciado para os comprimebtos dos indivíduos.

A amostra ChN (*Cloudina hartmannae* Namíbia) não agrupou ou se mostrou semelhante nos testes U e K-S a qualquer outra amostra do presente trabalho.

Este fato reforça a hipótese de que as espécies *Cloudina* spp. presentes nas áreas estudadas não pertencem a espécie *C. hartmannae*. E também que *C. hartmannae* não estava presente nas Formações Tagatiya Guazú e Tamengo. Também deve-se levar em consideração que a média do diâmetro de ChN foi de 3,66954 mm com o maior diâmetro de 4,92633 e para PMG a média foi de 1,25526 mm com maior diâmetro de 3,8297 mm. Isto separa muito bem *C. hartmannae* de *C. lucianoi* e *C. latilabrum* n. sp.

Wood et al. (2017) também encontraram padrão semelhante de distribuição para os diâmetros dos tubos das espécies de *Cloudina* nas diversas localidades amostradas na Namíbia (distribuição exponencial). Os autores também postulam que a distribuição exponencial dos diâmetros dos funis de *Cloudina* obtidas poderia ser sugestiva de duas espécies distintas *C. riemkeae* e *C. hartmannae* possuindo diferentes estratégias de crescimento. Argumentam também que os testes estatísticos utilizados, que são os mesmos do presente trabalho, mostram que populações de *C. hartmannae* e *C. riemkeae* apresentaram diferentes diâmetros dos tubos em resposta a controles ambientais flutuantes como influxo de nutrientes ou níveis de supersaturamento de carbonato.

Os autores concluem que as diferenças de tamanho individual de *C. riemkeae* e *C. hartmannae* são controladas por fatores ambientais e que *Cloudina* também evoluiria respondendo rapidamente a tais mudanças, sendo um especialista em responder a mudanças ambientais como energia hidrodinâmica, níveis de nutrientes, disponibilidade de espaço e supersaturação de carbonato. Desta forma *Cloudina* produziria diferentes estruturas de exoesqueleto para conferir rigidez. Esta capacidade de variação do tamanho do exoesqueleto faria com que *Cloudina* pudesse formar comunidades com diferentes respostas ecológicas adaptadas a distintas condições ambientais, mesmo apresentando baixa diversidade taxonômica. Mas as classes de diâmetros apresentadas pelos autores são semelhantes as observadas por Germs, (1972).

Em recente artigo Becker-Kerber et al. (2017) informaram uma ampla plasticidade para utilização de substrato e para espectro comportamental de prevenção de predação.

Os autores não fazem menção à uma possível espécie nova na amostra PGM utilizada no artigo para demonstrar diferentes posições de espécimes *Cloudina* spp.,

assim como interações com bactérias. Interpretam as diversas formas encontradas de *Cloudina* na amostra como diferentes formas de utilização do substrato em íntima associação simbiótica com biofilmes bacterianos formados por bactérias redutoras de óxidos de enxofre. Assim pode-se imaginar *Cloudina* teria tido com uma grande plasticidade fenotípica (Becker-Kerber et al., 2017).

Alta plasticidade fenotípica implica em alta capacidade de adaptação do organismo a diferentes substratos e/ou formas de simbioses.

Pela exposição dos autores supracitados infere-se que o fato de *Cloudina* spp. apresentarem simbiose com bactérias presentes entre as paredes dos funis e também no substrato deveria proporcionar-lhe uma grande vantagem adaptativa, em especial em se tratando de relações mutualísticas, pois as diferentes associações de *Cloudina* spp., nas diversas formações Ediacaranas, deveriam exibir diferentes simbioses com diferentes bactérias. Assim torna-se mais difícil explicar a extinção do táxon, pois o mesmo exibia alta plasticidade fenotípica aliada a um alto valor adaptativo. Essa plasticidade fenotípica deve ter sido importante para a obtenção de nutrientes, envolvendo sua relação com o substrato e com as características físico-químicas do seu habitat, mas não é garantia de sobrevivência quando do aparecimento de novos predadores.

Trabalhos atuais têm demonstrado que espécies descritas como generalistas (com alta plasticidade fenotípica) ampla distribuição geográfica possuem claras evidências de se tratarem de espécies crípticas (Zhou et al., 2012; Rastorgueff et al., 2014; Chen et al., 2017) morfologicamente semelhantes, apenas análises moleculares (filogenia mitocondrial) têm tornado possível a separação destes táxons e demonstrado que barreiras geográficas e instabilidade climática têm um papel importante na especiação destes grupos. O final do Ediacarano foi marcado por eventos geofísicos intensos como os descritos na introdução. Isto teria sido um gatilho para processos de especiação e diversificação que antecederiam a diversificação no início do Cambriano.

A distribuição de uma característica fenotípica é função das diferenças entre os genótipos e a variação entre indivíduos genotipicamente idênticos em uma população. Por sua vez, ambos são funções da sequência de ambientes nos quais os organismos se desenvolvem e vivem. Para cada genótipo, cada ambiente em que este vive resultará em um fenótipo específico. Assim, a distribuição dos ambientes refletir-se-á biologicamente como uma distribuição de fenótipos.

A forma como a distribuição de ambientes é transformada na distribuição de fenótipos é determinada pela norma de reação (Griffiths et al., 2000). Infere-se que o conceito de norma de reação coloca a plasticidade fenotípica num contexto de resposta genótipo-específica. Este fato aliado ao processo de seleção natural faz com que genótipos distintos possam ser selecionados de forma a tornar o processo de especiação mais dinâmico levando a uma diversificação de espécies.

A alta plasticidade fenotípica também é um fator importante no processo de especiação podendo levar a rápida adaptação e diferenciação a novos habitats (Garland & Kelly, 2006; Pigliucci et al, 2006; Kelly et al, 2012; Pereira et al. 2017) em especial quando se observa a atuação de forte seleção divergente (Pfennig et al., 2010; Reger et al., 2017). Também pode ter efeito contrário ao manter um genótipo altamente plástico em um pico adaptativo elevado. Neste segundo caso faz com que, ao longo do tempo, este genótipo perca seu valor adaptativo devido a mudanças ambientais e surgimento de novas espécies que ampliam as interações tróficas, para as quais a sua norma de reação seja limitada. Assim não seria mais capaz de mudar de posição na paisagem adaptativa aumentando o risco de extinção.

Ainda existe muita controvérsia sobre quais fenótipos exibidos em uma população seria devido a plasticidade fenotípica ou a variabilidade genética desta população ou mesmo a processos migratórios que introduzem novas combinações gênicas nas populações (West-Eberhard, 1989; Nonaka et al, 2015; McDonald et al, 2017).

Já o processo de especiação ao criar novas espécies faz surgir novos genótipos agora separados reprodutivamente, que trilharão diferentes histórias evolutivas, desta forma aumentando a diversidade e potencial de interações ecológicas e diversificando cadeias tróficas e as simbioses.

O autor considera que o gênero *Cloudina* apresentou diferentes espécies na Formação Tamengo e Tagatiya Guazú, passando por um processo de especiação que envolveu migração e isolamento geográfico.

Cloudina latilabrum descrita mais adiante quando comparada com outras espécies provenientes de outras localidades como é o caso de um indivíduo da espécie *Cloudina lucianoi* (figura 40), a melhor preservada de Tagatiya Guazú, autóctone, possui os valores do tamanho das extensões máximas externas dos funis bastantes

diferentes. O valor máximo do comprimento do funil do espécime de Tagatiya Guazú foi de 0,92638, enquanto que o valor máximo da região exposta do funil de *Cloudina* descrito por Meira foi de 2,9 mm.

Em nenhum dos espécimes analisados foi possível observar a porção proximal fechada do funil de Cloudinidae.

PMG mostrou semelhança de medianas, teste U com PSal-2, LDPMG-1, LDPMG-2 e LDPC. LPMG1 e PMG-2 são lâminas de PMG. PSal-2 e LDPC mostraram médias distintas, PSal-2 com média de 1,03 próxima a *C. lucianoi* e LDPC com média de 0,83 próxima a *C. riemkeae*.

As amostras que apresentaram uma distribuição normal das estruturas mensuradas representam um contínuo de tamanho destas estruturas, o que é comum em populações de uma mesma espécie, podendo representar variantes ontogenéticas (indivíduos com idades distintas) ou, como no caso de *Cloudina*, distintas porções de um funil. Cabe ressaltar que a figura 3 da publicação de Germs, 1972, mostra que o diâmetro dos tubos de *C. riemkeae* não varia muito após o segundo ou terceiro funil, exceção a *C. hartmannae* que apresenta um contínuo de crescimento do diâmetro do tubo principal.

Também as distribuições apresentadas por Germs (1972, figura 4), em especial os diâmetros de *C. hartmannae* são bastante diferentes dos encontrados nas amostras analisadas no presente trabalho, com exceção da amostra representada por lâmina delgada proveniente da Namíbia da mesma Formação estudada por Germs (1972). O diâmetro médio para os indivíduos de *C. hartmannae* é de 4,18 mm com CV de 20.8 (calculado da razão entre o desvio padrão e a média multiplicado por 100) e no presente trabalho a média foi de 3,60 com CV de 19,2 em uma amostra com 19 indivíduos nenhuma das amostras, das Formações analisadas no presente trabalho apresentou diâmetro próximo a este valor, nem mesmo a amostra TGCl considerada de boa preservação e com CV próximo ao obtido por Germs (1972) para *C. riemkeae*.

A distribuição dos espécimes de *C. riemkeae* apresentado por Germs (1972) é próximo das amostras TGV, XRM-V e TGCl sendo que destas, a TGCl apresentou o CV mais próximos da distribuição de *C. riemkeae*.

A amostra PMG é a amostra da qual Meira (2011) descreveu *C. latilabrum* n. sp. O fato desta amostra aparecer relativamente isolada das demais amostras reforça a hipótese de que pode haver pelo menos duas espécies distintas *C. lucianoi* e *Cloudina latilabrum* n. sp. Não é possível descartar a presença de *C. riemkeae*, pois os diâmetros mensurados de menor valor são semelhantes aos publicados por Gaucher et al. (2003) e com os apresentados na amostra CrN com média de 0,46868 mm e CV de 29,27%.

As amostras que representam indivíduos de *C. lucianoi* possuem médias e medianas próximas, e CV não muito elevados em especial PC e APA, também estão agrupadas no gráfico de NMDS e no dendrograma de agrupamento.

O melhor exemplar de *Cloudina* proveniente da Formação Tagatiya Guazú apresentou um padrão de diâmetro dos funis semelhante ao de *C. lucianoi*, portanto esta espécie também estava presente ao sul da Faixa Paraguai, (figura 47). A média do diâmetro dos funis foi de 1,7267914 mm, e comprimento aproximado de 14,289050 mm. Ressalta-se que a região apical do espécime está enterrada no carbonato.

Figura 55. Melhor *Cloudina* spp. de Tagatiya Guazú. As setas mostram as abas externas dos funis imbricados. Escala: 1 mm.

Quando realizadas as comparações entre as distintas localidades observa-se que:

Os valores das medidas encontrados no presente trabalho, permitem uma comparação com as mensurações realizadas por Gaucher et al. (2003), trabalho em que os autores utilizaram mensurações feitas por Zaine de *C. lucianoi* obtidas da pedreira Corcal da Formação Tamengo e *C. riemkeae* do Grupo Arroyo del Soldado-Uruguay.

Os valores de diâmetro para *C. riemkeae* publicados por Gaucher et al. (2003) foram: $\mu = 0,88\text{mm}$; $\sigma^2 = 0,29$ e $\text{CV} = 32,954$ (divide-se o desvio padrão pela média), estão muito próximos dos apresentados pelas amostras TGCl, LDPMG-1, LDPPC e LDPMG-1, apenas a amostra LDPMG-1 apresentou um CV mais elevado que o obtido por Gaucher et al. (2003) e dos obtidos no presente trabalho para a amostra CrN (0,46868 com CV de 29,27% e $\sigma = 0,1372$).

Os valores mostrados por Gaucher et al. (2003) para *C. lucianoi*, devem ser vistos com cautela, uma vez que a distribuição apresentada possui um lapso de espaçamento entre as classes de 2,0 a 2,5 mm e apresenta valores máximos da ordem de 4,0 mm de diâmetro, $\mu = 1,35$, $\sigma^2 = 0,64$ e $\text{CV} = 47,407$. A única amostra no presente estudo que apresentou valor máximo próximo a 4,0 mm foi PGM que teve valor máximo de 3,82897 mm e apresentou CV de 69,85188, esta amostra foi a utilizada para a descrição de *C. latilabrum* n. sp. por Meira (2011).

A distribuição e valores de classes da amostra APA é a que mais se assemelha a de *C. lucianoi* publicada por Gaucher et al. (2003), logo é possível que a amostra APA represente indivíduos de *C. lucianoi*.

Com relação as amostras descritas por Germs (1973), cabe ressaltar que nenhuma das amostras, da Faixa Paraguai e Vallemí, avaliadas no presente trabalho atingiu um valor médio semelhante ao de *C. hartmannae* (4.18mm diâmetro médio e diâmetro máximo de aprox.6,9mm).

A presença de três espécies de *Cloudina* spp. na região estudada além de aumentar a diversidade do gênero, mostra a atuação de processos de especiação que resultaram no aumento da diversidade, implicando também em estratégias desenvolvidas pelos organismos em resposta a pressão de seleção disruptiva, que pode ser resultante tanto da exploração de novos nichos por alimentos, quanto de fuga de predadores, o que evidencia um aumento das relações tróficas no período e também da complexidade do ecossistema.

Um ecossistema mais diverso e complexo já seria precursor da diversificação Cambriana, também já abrigaria predadores mais diversificados e especialização na busca por alimentos, abrigando maior diversidade de comportamento. Desta forma o processo de especiação levaria ao preenchimento de mais picos adaptativos da paisagem proposta por Wright (1932) pelo gênero *Cloudina*.

A presença de apenas uma espécie de *Cloudina*: *C. lucianoi* como a proposta por Adorno et al. (2017) cria um cenário, que após 8 milhões de anos de história evolutiva do gênero, seria pouco provável dada a diversificação ambiental do final do Neoproterozoico. Logo a existência de varias espécies seria mais provável como as que ocorreram na China e Espanha.

Processos tafonômicos como transporte, compressão e deformação, diferentes níveis de soterramento de organismos no sedimento podem fornecer uma imagem distorcida das curvas de distribuição. Entretanto as amostras analisadas com $N \geq 30$, que representam a maioria das amostras, em especial as amostras de mão, permitiram a comparação dos diâmetros destas entre si e diluíram os desvios tafonômicos citados, pois qualquer desvio tafonômico presente foi comparado entre todas as amostras. Uma amostra que chama a atenção é a ChN que apresenta poucos indivíduos de *C. hartamannae*, mas o tamanho destes, mesmo em lâmina delgada é expressivo, tornando-a singular e representativa dos diâmetros desta espécie, destacando-se das demais

13 Proposta de Filogenia de *Cloudina* nas Formações Tagatiya Guazú e Tamengo.

Propõe-se uma filogenia para espécies de *Cloudina* encontradas na Formação Tamengo e Tagatiya Guazú (figura 56).

Figura 56. Filogenia proposta para espécies de *Cloudina* da Formação Tamengo, Tagatiya Guazú.

Explicam-se estas diferenças partindo-se da hipótese de que houve dispersão de larvas de *Cloudina riemkeae* ao final do Neoproterozoico aprox. 548 milhões de anos antes do presente a partir do Kalahari, hoje Namíbia, uma vez que o aparecimento de *Cloudina* spp. é datado na Namíbia como de 549 Ma e existe um nível de tufo no Grupo Corumbá com 543 Ma (Warren, comunicação pessoal) com a presença de *Cloudina* spp. o que sugere que *Cloudina* spp. da Namíbia são mais antigas que as *Cloudina* spp. das demais formações estudadas no presente trabalho. Isto sugere que as *Cloudina* spp. do Brasil possam ser mais jovens. Logo o aparecimento de *Cloudina* spp. na Formação Tagatiya Guazú e Formação Tamengo se deveria a migração de larvas deste organismo provenientes da Namíbia.

Também deve-se levar em consideração a existência de um mar epicontinental descrito por Warren et al. (2014) e que havia interconexão entre o oceano de Clymene com este mar epicontinental que banhava as regiões no Brasil, Paraguai, Uruguai e Namíbia nesta época, (figura 57). Os últimos registros da existência de mares epicontinentais mostraram a existência, como já discutida, de conexões oceânicas que permitiriam o fluxo de larvas de organismos, logo é provável que a dispersão de larvas seria provável, caso contrário não ocorreria o processo de colonização de novos ambientes por *Cloudina* spp., ou mesmo outros táxons como *Namacalathus* sp.

Wood et al. (2015) propõem, para a formação dos recifes de *C. riemkeae* e *C. hartmannae*, a colonização por sucessivas populações de larvas destas espécies sobre os indivíduos já existentes, colonização esta realizada por larvas.

Desta forma a dispersão por formas larvais também já se encontra caracterizada para estas espécies a migração e colonização por formas larvais.

A migração a partir da Namíbia é colocada, pois assume-se que as correntes oceânicas teriam alguma semelhança com as atuais, uma vez que a rotação da Terra era para na mesma direção pela ação da força de Coriolis, embora o mar fosse muito mais raso que atualmente.

Paula-Santos et al. (2017) propuseram baseados em análises de isótopos estáveis que o mar epicontinental, pelo menos na bacia do São Francisco, passou por vários episódios de aumento e diminuição de profundidade. Se houve oscilação de nível de mar como a proposta por Paula-Santos et al. (2017) presume-se que tal oscilação deva ter afetado toda a extensão do mar epicontinental proposto por Warren et al. (2014). Assim torna-se simples pressupor um modelo de isolamento por vicariância (isolamento geográfico) para espécies de *Cloudina* spp. presentes neste ambiente. Estes autores chegaram a propor uma rota de migração para larvas de *Cloudina* spp. a partir do Rio de la Plata até a Formação Sete Lagoas, Grupo Bambuí.

No presente trabalho propõe-se que a existência deste mar possibilitaria, a dispersão de populações de *Cloudina riemkeae* a partir da Namíbia que originariam duas novas espécies; *C. lucianoi* com ampla distribuição geográfica desde o Grupo Vallemí até o Grupo Corumbá e *C. latilabrum* com distribuição mais restrita ao Grupo Corumbá, este mar que poderia ser influenciado pela corrente de Coriolis, uma vez que a Terra girava na mesma direção que atualmente, seria como um corredor de dispersão para as larvas. Talvez espécies de *C. hartmannae* teriam se dispersado para outras regiões mais ao norte, ou se chegaram até a a Grupo Bambuí e Corumbá não deixaram evidências, talvez por ser incapaz de competir com *C. riemkeae*, *C. lucianoi* e *C. latilabrum* por espaço neste novo ambiente.

O isolamento geográfico das populações de *Cloudinas* spp. propiciaria uma barreira para o fluxo gênico entre estas populações levando após a atuação da seleção natural ao aparecimento das espécies supramencionadas.

Não se pode descartar também a hipótese de que as populações fundadoras portassem apenas uma pequena fração da variabilidade das populações parentais evidenciando assim o princípio do fundador, que leva a um processo rápido de especiação.

Figura 57. Reconstrução paleogeográfica de Gondwana a aproximadamente 550Ma com os depósitos de *Cloudina* spp. 1-Austrália, 2- Índia, 3- Antártica, 4- Oeste da África, 5- Congo-São Francisco, 6- Kalahari, 7- Paraná, 8- Rio de la Plata, 9- Amazônia, 10- Rio Apa, 11- Laurentia, 12- Madagascar, 13- Arábia-Núbia, 14 Sibéria, 15- Báltica. Fonte: Warren et al. 2017.

Em um cenário alternativo pequenas populações fundadoras (Kimura, 1968) compartilhariam apenas uma fração da variabilidade genética da população de origem, logo passaram por um gargalo genético muito grande que faria com que durante o processo de adaptação as novas condições ambientais sofressem alta pressão seletiva levando-as a diversificação de espécies por cladogênese uma vez que espécies coexistiram no mesmo habitat ao mesmo tempo.

Com o decorrer do tempo estas novas espécies passam por processo de seleção natural que aumenta o seu valor adaptativo selecionando os genótipos mais adaptados aos ambientes colonizados. Também a seleção natural, atuando sobre diferentes frequências gênicas poderá levar ao isolamento reprodutivo entre as populações finalizando o processo de especiação. Embora até o momento não se conhece reprodução sexuada em *Cloudina* spp.

Optei pelo processo de cladogênese ao invés de anagênese, pois estas populações foram contemporâneas. E são encontradas em uma mesma amostra (PMG) como já citado. A anagênese levaria ao aparecimento de uma sequência de espécies que não seriam contemporâneas do tipo $A \rightarrow B \rightarrow C$.

Onde A gera B que gera C onde o aparecimento de B implica que A foi extinta e assim por diante.

14 Conclusão

O presente trabalho mostra a utilidade da aplicação de análises estatísticas simples na complementação de trabalhos paleontológicos. Assim, partindo-se de uma análise de estatística descritiva onde se descreve média, mediana, variância, desvio padrão, simetria, curtose e coeficiente de variação, podemos ter uma noção do padrão de distribuição dos valores e variáveis em análise. A seguir com a utilização de testes paramétrico e não paramétricos verifica-se o tipo de distribuição dos valores mensurados onde se observa a forma das distribuições nas diversas amostras bem como se testa o tipo de distribuição utilizando-se o teste de normalidade e análises não paramétricas de Kolmogorov-Smirnov, Kruskal-Wallis e Mann-Whitney. Posteriormente com a utilização da análise exploratória de ordenação e agrupamento refina-se a visão das relações entre os sítios amostrais e espécies amostradas.

Os resultados das análises estatísticas das estruturas encontradas nas amostras permitiram o estabelecimento de pelo menos três espécies de *Cloudina* nas Faixas Paraguai e Vallemí, *C. riemkaea*, *C. lucianoi* e *C. latilabrum* n. sp. Assim, neste trabalho é reconhecida a validade desta última espécie de *Cloudina*, anteriormente descrita por Meira (2011) como *C. latilabrum*, mas ainda não oficialmente publicada.

Também foi possível estabelecer uma filogenia para o gênero *Cloudina* nas faixas Paraguai e Vallemí, com base nas medições dos diâmetros dos funis dos espécimes e através da observação da presença das espécies em distintos sítios amostrados, bem como em amostras comuns indicando que compartilharam ambientes semelhantes de mar raso.

É sugerido a presença de um novo fóssil vermiforme ainda considerado dubiofóssil para o final do Ediacarano na faixa Vallemí, na Formação Tagatiya Guazú, aqui denominado *Virgula itapucumense*. Postula-se que este organismo teria atuado como engenheiro do ecossistema mudando a estrutura deste pelo seu hábito de alimentação (comedor de esteiras bacterianas), eventualmente diminuindo o substrato para fixação de espécies de *Cloudina*. Também se aventa a hipótese de *V. itapucumense* gen. et sp. n. tratar-se de traços de fezes de animais que teriam vivido no sedimento junto a esteiras bacterianas. Desta forma este dubiofóssil se não representar o corpo de um engenheiro de ecossistema representaria a presença de organismos que teriam atuado como engenheiros de ecossistema.

A presença das novas espécies aumenta as relações tróficas no final do Ediacarano na faixa Paraguai e Vallemí e evidencia a evolução contínua do processo de especiação no Neoproterozoico, em especial ao final do período na transição para o Cambriano, demonstrando que as relações ecológicas neste período foram mais diversas que o comumente relatado. Também mostra que a complexidade do ecossistema no sul da Faixa Paraguai e Vallemí era maior que a até agora considerada. Esta complexidade encontra respaldo na Filogenia apresentada e por técnicas de análise moleculares, em especial por relógios moleculares e análise de coalescência. Os processos microevolutivo e de especiação e seleção natural (provavelmente por isolamento geográfico) operavam como atualmente. Estes processos atuaram como forçantes importantes para a diversificação no Précambriano, e para as mudanças de picos adaptativos na paisagem de valores adaptativos criada por Wright, como acontece atualmente.

Referências

- Aceñolaza, G.F. 2003. Precambrian-Cambrian ichnofossils, an enigmatic “annelid tube” and microbial activity in the Puncoviscana Formation (La Higuera; Tucumán Province, NW Argentina), *Geobios*. 37, 127–133.
- Adorno, R.; Carmo, A.; Germs, G.; Walde, D.H.G.; Denezine, M.; Boggiani, P.C.; Sousa, S.C.S.; Vasconcelos, J.R.; Tobias, T.C.; Guimarães, E.M.; Vieira, L.C.; Figueiredo, M.F.; Moraes, R.; Caminha, S.A.; Suarez, P.A.Z.; Rodrigues, C.V.; Caixeta, M.G.; Pinho, D.; Schneider, G. & Muyamba, R. 2017. *Cloudina luciano* (Beurlen & Sommer, 1957), Tamengo Formation, Ediacaran, Brazil: Taxonomy, analysis of stratigraphic distribution and biostratigraphy. *Precambrian Research*. 301, 19-35.
- Almeida, F.F.M. 1984. Província Tocantins, setor sudoeste. In: Almeida, F.F.M. & Hasui, Y. coords. *O Pré-Cambriano do Brasil*. São Paulo, Ed. Blücher Ltda. p. 265-281.
- Alvarenga, C.J. S.; Boggiani, P.C.; Babinski, M.; Dardenne, M.A.; Figueiredo, M.F.; Dantas, E.L.; Uhlein, A.; SANTOS, R.; Sial, A. & 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. Arnaud, E., Halverson, G. P. & Shields-Zhou, G. (eds) *The Geological Record of Neoproterozoic Glaciations*. Geological Society, London, *Memoirs*, 36, 487–497.
- Alvarenga, S.M.; Brasil, A.E. & Dell’Arco, D.M. 1982. Geomorfologia. In: Projeto RADAMBRASIL, Folha SF 21, Campo Grande. Escala 1:1.00.000. Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 28, p. 125-184.
- Amorim, DS,. 1994. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. São Paulo. Sociedade Brasileira de Entomologia.
- Amthor, J.E.; Grotzinger, J.P.; Schröder, S.; Bowring, S.A.; Ramezani, J.; Martin, M.W. & Matter, A. 2003. Extinction of *Cloudina* and *Namacalathus* at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman. *Geology*, 31, 431– 434.
- Angerer, T.; Hagemann, S.G.; Walde, D.; Halverson, G.P. & Boyce, A.J., 2016. Multiple metal sources in the glaciomarine facies of the Neoproterozoic Jacadigo iron formation in the “Santa Cruz deposit”, Corumbá, Brazil. *Precambrian Res*, 275, 369-393..
- Asrar, Z.; Haq, F. & Abbasi, A.A. 2013. Fourfold paralogy regions on human HOX-bearing chromosomes: Role of ancient segmental duplications in the evolution of vertebrate genome. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66:(3) 737-747.
- Babcock, L.E.; Grunow, A.M.; Sadowsky, 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.; Trindade, R.I.F. & Fanning, C.M. 2013. Detrital zircon ages and geochronological constraints on the Neoproterozoic Puga diamictites and associated BIFs in the southern Paraguay Belt, Brazil. *Gondwana Research*, 23:(3) 988–997.
- Baele, G.; Lemey, P.; Bedford, T.; Rambaut, A.; Suchard, M.A. & Alekseyenko, A.V. 2012. Improving the accuracy of demographic and molecular clock model comparison while accommodating phylogenetic uncertainty. *Mol. Biol. Evol.*, 29:(9) 2157–2167.
- Bambach, R.K.; Scotese, C.R. & Ziegler, A.M. 1980. Before Pangea: The geographies of the Paleozoic world. *American Scientist*, 68, 26-38.
- Bambach, R.K.; Bush, A.M. & Erwin, D.H. 2007. Autecology and the filling of ecospace: key metazoan radiations. *Palaeontology*, 50, Part 1, 1–22.
- Banavara, J.R.; Cooke, T.J.; Rinaldo, A. & Maritan, A. 2014. Form, function, and evolution of living organisms. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 111:(9), 3332–3337.
- Banner, J.L. 2004. Radiogenic isotopes: systematics and applications to earth surface processes and chemical stratigraphy. *Earth-Science Reviews*, 65, 141–194.
- Becker-Kerber, B.; Pacheco, M.L.A.F.; Rudnitzki, I.D.; Galante, D.; Rodrigues, F. & Leme J.M. 2017. Ecological interactions in *Cloudina* from the Ediacaran of Brazil: implications for the rise of animal biomineralization. *Nature Scientific Reports*, 7: 5482.
- Bengtson, S. 2002. Origins and early evolution of predation. *Paleontological Society Papers*, 8, 289-317.
- Bengtson, S.; Yue, Z. 1992. Predatorial borings in Late Precambrian mineralized exoskeletons. *Science*, 257, 367–369.
- Berney, C. & Pawlowski, J. 2006. A molecular time-scale for eukaryote evolution recalibrated with the continuous microfossil record. *Proc. R. Soc. B.*, 273, 1867–1872.
- Boettner R. 1947. Estudio geológico desde Puerto Foncière hasta Toldo-Cué. *Revista de la Facultad de Química y Farmacia de la Universidad Nacional del Paraguay*, 3, 9-14.
- Boggiani, P.C. 1998. Análise Estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozoico) – Mato Grosso do Sul. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 181 p.
- Boggiani, P.C. & Gaucher, C. 2004. *Cloudina* from the Itapucumi Group (Vendian, Paraguay): age and correlations. In: 1st Symposium on Neoproterozoic–Early Paleozoic Events in SW-Gondwana, pp. 13–15. São Paulo-Brazil, Abstracts.
- Boggiani, P.C.; Gaucher, C.; Sial, A.N.; Babinski, M.; Simon, C.M.; Riccomini, C.; Fer-reira, V.P. & Fairchild, T.R. 2010. Chemostratigraphy of the Tamengo

- Formation (Corumbá Group, Brazil): a contribution to the calibration of the Ediacarancarbon-isotope curve. *Precambrian Research*, 182, 382–401.
- Brasier, M.; Antcliffe, J.B.; Liu, A.G. 2012. The architecture of Ediacaran fronds. *Palaeontology*, 55(5):1105–1124.
- Bregman, T.; Lees, A.C.; Seddon, N.; MacGregor, H.A.; Darski, B.; Aleixo, A.; Bonsall, M.B. & Tobias, J. 2015. Species interactions regulate the collapse of biodiversity and ecosystem function in tropical forest fragments. *Ecology*, 96:(10), 2692–2704.
- Bristow, T.F. & Kennedy, M.J. 2008. Carbon isotope excursions and the oxidant budget of the Ediacaran atmosphere and ocean. *Geology*, 36:(11), 863–866.
- Bromhan, L.; Rambaut A.; Fortey R, Cooper, A. & Penny, D. 1998. Testing the Cambrian explosion hypothesis by using a molecular dating technique. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 95, 12386–12389.
- Bruno, J.F & Bertness, M.D. 2001. Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. In: Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (eds) *Marine community ecology*. Sinauer, Sunderland, MA, pp 201–218.
- Bruno, J.F.; Stachowicz, J.J. & D. Bertness, M. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, (3):119-125.
- Burdett, J.W.; Grotzinger, J.P., & Arthur, M.A., 1990. Did major changes in the stableisotope composition of Proterozoic seawater occur? *Geology*, 18, 227-230.
- Burzynski, G. & Narbonne, G.M. 2015. The discs of Avalon: Relating discoid fossils to frondose organisms in the Ediacaran of Newfoundland, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 434, 34–45.
- Bush, G.L. 1969. Sympatric Host Race Formation and Speciation in Frugivorous Flies of the Genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution*, 23:(2) 237-251.
- Cai, Y.; Cortijo, I.; Schiffbauer, J.D. & Hua, H. 2017. Taxonomy of the late Ediacaran index fossil Cloudina and a new similar taxon from South China. *Precambrian Research*, 298, 146–156
- Campanha G.A.C., Warren L., Boggiani P.C., Grohmann C.H. & Cáceres A.A. 2010. Structural analysis of the Itapucumí Group in the Vallemí region, northern Paraguay: Evidence of a new Brasiliano/Pan-African mobile belt. *Journal of South American Earth Sciences*, 30, 1-11.
- Canfield, D.E. 2005. The early history of atmospheric oxygen: Homage to Robert M. Garrels. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 33, 1–36.
- Canfield, D.E. & Teske, A. 1996. Late Proterozoic rise in atmospheric oxygenation concentration inferred from phylogenetic and sulfur-isotope studies. 1996. *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, *Science* 315:(5808) 92–95.
- Canfield, D.E.; Poulton, S.W.; Knoll, A.H. Narbonne, G.M.; Ross, G.; Goldberg, T. & Harald Strauss, H. 2008. Ferruginous conditions dominated late Neoproterozoic deep-water chemistry. *Science*, 321, 949-952.
- Chen, J-Y.; Bottjer, D.J.; Oliveri, P.; Dornbos, S.Q.; Gao, F.; Ruffins, S.; Chi, H.; Li, C.H. & Davidson, E.H. 2004. Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian. *Science*, 305, 218–222.
- Chen, W.; Zhong, Z.; Dai, W.; Qi Fan, Q. & He, S. 2017. Phylogeographic structure, cryptic speciation and demographic history of the sharpbelly (*Hemiculter leucisculus*), a freshwater habitat generalist from southern China. *BMC Evolutionary Biology*, 17(216).
- Chuang, Y.; Kitahara, M.; Fukami, H.; Tracey, D.; Miller, D.J. & Chaolun C.A. 2017. Loss and Gain of Group I Introns in the Mitochondrial Cox1 Gene of the Scleractinia (Cnidaria; Anthozoa). *Zoological Studies*, 56:(9).
- Conway Morris, S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature*, 361, 219-225.
- Conway Morris, S. 2000. The Cambrian “explosion”: Slow-fuse or megatonnage? *Proc. Natl. Acad. Sci. US.*, 97: (9) 4426-4429.
- Conway Morris, S. 2006. Darwin's Dilemma: the realities of the Cambrian ‘explosion’. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 361, 1069–1083.
- Conway Morris, S.; Mattes, B.W. & Chen, M. 1990. The early skeletal organism *Cloudina*: new occurrences from Oman and possibly China *Am. J. Sci.*, 290-A, 245–260.
- Corsetti F.A.; Olcott, A.N. & Bakermans, C. 2006. The biotic response to Neoproterozoic snowball Earth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, 232, 114–130.
- Cortijo, I.; Martí Mus, M.; Jensen, S. & Palacios, T. 2010. A new species of *Cloudina* from the terminal Ediacaran of Spain. *Prec. Res.*, 176, 1–10.
- Cortijo, I.; Cai, Y.; Hua, H.; Schiffbauer, J.D. & Xiao, S. 2015. Life history and autecology of an Ediacaran index fossil: development and dispersal of *Cloudina*. *Gondwana Research*, 28, 419–424.
- Couso, J.P. 2009. Segmentation, Metamerism and the Cambrian Explosion. *Int. J. Dev. Biol.*, 53, 1305-1316.
- Cozzi, A.; Grotzinger, J.P. & Allen P.A. 2010. Evolution of a terminal Neoproterozoic carbonate ramp system (Buah Formation, Sultanate of Oman): Effects of basement paleotopography. *Geological Society of America Bulletin*, 116, 1367-1384.

- Crisp, A.; Boschetti, C.; Perry, M.; Tunnacliffe, A. & Micklem, G. Expression of multiple horizontally acquired genes is a hallmark of both vertebrate and invertebrate genomes. *Genome Biology*, 16:(50).
- Crowder, L.B. & Cooper, W.E. 1982. Habitat structural complexity and the interaction between Bluegills and their prey. *Ecology*, 63:(6) 1802-1813.
- Cunningham, J.A.; Liu, A.G.; Stefan Bengtson, S. & Donoghue, P.C.J. 2016. The origin of animals: Can molecular clocks and the fossil record be reconciled? *Bioessays*, 39:(1) 1600120.
- Cuthill, J.F.H. & Conway Morris, S. 2014. Fractal branching organizations of Ediacaran rangeomorph fronds reveal a lost Proterozoic body plan. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 111:(36) 13122-13126.
- Dacks, J. & Roger, A.J. 1999. The first sexual lineage and the relevance of facultative sex. *J. Mol. Evol.*, 48, 779–783.
- Darroch, S.A.F.; Sperling, E.A.; Boag, T.H.; Racicot, R.A.; Mason, S.A.; Morgan, A. S.; Tweedt, S.; Myrow, P.; Johnston, D.T.; Erwin, D.H. & Laflamme, M. 2015. Biotic replacement and mass extinction of the Ediacara biota. *Proc. R. Soc. B.*, 282:(1003).
- Derry, L.A. 2010. A burial diagenesis origin for the Ediacaran Shuram–Wonoka carbon isotope anomaly. *Earth and Planetary Science Letters*, 294, 152–162.
- Dewel, R.A. 2000. Colonial origin for Eumetazoa: major morphological transitions and the origin of bilaterian complexity. *J. Morphol.*, 243:(1) 35-74.
- Dool, S. E.; Peuchmaile, S.J.; Foley, N.M.; Alegrinni, B.; Bastian, A.; Mutumi, G.L.; Makukeke, T.G.; Odendaal, L.; Teeling, E. C. & Jacobs, D.S. 2016. Nuclear introns outperform mitochondrial DNA in inter-specific phylogenetic reconstruction: Lessons from horseshoe bats (Rhinolophidae: Chiroptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 97, 196–212.
- Douzery, E.J.P.; Snell, E.A.; Baptiste, E.; Delsuc, F. & Philippe, H. 2004. The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 101:(43) 15386–15391.
- Droser, M.L. & Gehling, J.G. 2015. The advent of animals: The view from the Ediacaran. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 112:(16) 4865–4870.
- Droser, M.L.; Tarhan, L.G. & Gehling, J.G. 2017. The Rise of Animals in a changing environment: Global Ecological Innovation in the Late Ediacaran. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 45, 593–617.
- Dunn, C.W.; Giribet, G.; Edgecombe, G.D.; & Hejno, A. 2014. Animal phylogeny and its evolutionary implications. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 45, 371–95.
- Dzik, J. 2003. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Intergrative and Comparative Biology*, 43, 114-126.

- Dzik, J. & Ivantsov, A.Yu. 2002. Internal anatomy of a new Precambrian dickinsoniid dipleurozoan from north Russia. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh*, 7, 385–396.
- Eckel, E.B. 1959. *Geology and Mineral Resources of Paraguay: a reconnaissance*. USGS Professional Papers, 327, 1-110.
- Edgecombe, G.D.; Giribet, G.; Dunn, C.W.; Hejnol, A.; Kristensen, R.M.; Neves, R.C.; Rouse, G.W.; Worsaae, K. & Sørensen, M.V. 2011. Higher-level metazoan relationships: Recent progress and remaining questions. *Org Divers Evol.*, 11, 151–172.
- Eisenhauer, A.; Meyer, H.; Rachold, V.; Tütken, T.; Wiegand, B.; Hansen, B.T.; Spielhagen, R.F.; Lindemann, F. & Kassens, H. 1999. Grain size separation and sediment mixing in Arctic Ocean sediments: evidence from the strontium isotope systematics. *Chemical Geology*, 158, 173-188.
- Elderfield, H. 1986. Strontium Isotope Stratigraphy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 57: 71- 90.
- Epstein, A.K.; Pokroy, B; Seminara, A. & Aizenberg, J. 2010. Bacterial biofilm shows persistent resistance to liquid wetting and gas penetration. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 108:(3) 995-1000.
- Erwin, H.D. 2009. Early origin of the bilaterian developmental toolkit. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 364, 2253–2261.
- Erwin, H.D. & Davidson, E.H. 2002. The last common bilaterian ancestor. *Development*, 129, 3021-3032.
- 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, 1091-1097.
- Fairchild, T.R. 1978. Evidências paleontológicas de uma possível idade ediacarana ou cambriana inferior, para parte do Grupo Corumbá (Mato Grosso do Sul). *In*: 30º Congresso Brasileiro de Geologia, Recife. Boletim - Resumos das Comunicações, 1: 181.
- 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:(4) 309–323.
- Farmer, J.D. & Des Marais, D.J. 1994. Biological versus inorganic processes in stromatolites morphogenesis: Observations from mineralizing sedimentary systems. *NATO ASIS Series*, 35, 61-68.
- Fedonkin, M.A. 1982. New generic name for the Precambrian coelenterates. *Paleontologicheskii Zhurnal* (in Russian), 2:(137).
- Fedonkin, M.A. 2003. The origin of the Metazoa in light of the Proterozoic fossil record. *Paleontol. Res.*, 7:(1) 9–41.

- Fedonkin, M.A. & Waggoner, B.M. 1997. The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. *Nature*, 388, 868–87.
- Fedonkin, M.A.; Simonetta, A. & Ivantsov, A.Y. 2007. New data on *Kimberella*, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): paleontological and evolutionary implications. In *The rise and fall of the Ediacaran biota* (eds P. Vickers-Rich & P. Komarower), pp. 157–179. London, UK: Geological Society.
- Fernández-González, S.; Pérez-Rodríguez, A.; de la Hera, I. Proctor, H.C.; Pérez-Tris, J. 2015. Different space preferences and within-host competition promote niche partitioning between symbiotic feather mite species. *International Journal for Parasitology*. 45:(9-10) 655-662.
- Fike, D.A.; Grotzinger, J.P.; Pratt, L.M. & Summons, R.E. 2006. Oxidation of the Ediacaran ocean. *Nature*, 444, 744-747.
- Fischer, A. & Dorresteyn, A. 2004. The polychaete *Platynereis dumerilii* (Annelida): a laboratory animal with spiralian cleavage, lifelong segment proliferation and a mixed benthic/pelagic life cycle. *BioEssays*, 26:(3) 314–325.
- Flude, L.I., Narbonne, G.M., 2008. Taphonomy and ontogeny of a multibranched Ediacaran fossil: *Bradgatia* from the Avalon Peninsula of Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 45, 1095-1109.
- Garland Jr, T. & Kelly, S. A. 2006. Phenotypic plasticity and experimental evolution. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 2344-2361.
- Gaucher, C. 2000. Sedimentology, palaeontology and stratigraphy of the Arroyo del Soldado Group (Vendian to Cambrian, Uruguay). *Beringeria Würzburger geowissenschaftliche Mitteilungen* 26, 1-120.
- 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): palaeogeographic, palaeoclimatic and palaeobiologic implications. *Precambrian Research*, 120, 241-278.
- Gehling, J.G., 1987. Earliest known Echinoderm a new Ediacaran fossil from the Pound Subgroup of South-Australia. *Alcheringa*, 11, 337-345.
- Gehling, J.G., 1988. A cnidarian of actinian-grade from the Ediacaran Pound subgroup, South-Australia. *Alcheringa*, 12, 299-314.
- Gehling, J.G. 1999. Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks. *Palaos*, 14, 40–57.
- Gehling, J.G., Rigby, J.K., 1996. Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia. *Journal of Paleontology*, 70, 185-195.
- Gehling, J.G.; Droser, M.L.; Jensen, S.R. & Runnegar, B. 2005. Ediacara organisms: relating form to function. In *Evolving form and function: fossils and development: Proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80th birthday* (ed. D. E. G.

- Briggs), pp. 43–66. New Haven, CT: Peabody Museum of Natural History, Yale University.
- Gehling, J.G., Narbonne, G.M., 2007. Spindle-shaped Ediacara fossils from the Mistaken Point assemblage, Avalon Zone, Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 44, 367–387.
- Germis, J.G.B., 1972. New shelly fossils from the Nama Group, South West Africa. *Am. J. Sci.*, 272, 752–761.
- Glaessner, M.F. 1958. New fossils from the base of the Cambrian in South Australia. *T R Soc South Aust.*, 81, 185–188.
- Glaessner, M.F. 1980. Parvancorina-an arthropod from the late Precambrian of South Australia. *Ann Natur Mus Wien*, 13:(83) 83–90.
- Gorokhov, I.M.; Semikhatov, M.A.; Baskakov, A.V.; Kutyavin, E.P.; Melnikov, N.N.; Sochava, A.V. & Turchenko, T.L. 1995. Sr isotopic in Riphean, Vendian, and lower Cambrian carbonates from Siberia. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 3:(1) 1–28.
- Graham, N.A.J. & Nash, K.L. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32, 315–326.
- 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.
- Grassi, A.; Lanave, C. & Saccone, C. 2008. Genome duplication and gene-family evolution: The case of three OXPHOS gene families. *Gene*, 421:(2008) 1–6.
- Grey, K.; Walter, M.R. & Calver, C.R. 2003. Neoproterozoic biotic diversification: Snowball Earth or aftermath of the Acraman impact? *Geology*, 31:(5) 459–462.
- Grice, K.; Schouten, S.; Nissenbaum, A.; Charrach, J. & Sinninghe Damsté, J.S. 1998. Isotopically heavy carbon in the C21 to C25 regular isoprenoids in halite-rich deposits from the Sidom Formation, Dead Sea Basin, Israel. *Org Geochem*, 28, 349–359.
- Griffiths, A.J.F.; Miller, J.H.; Suzuki, D.T.; Wesler, S.R.; Lewontin, R.C.; Gelbart, W. 2000. *An Introduction to Genetic Analysis*. 7th edition. New York: W. H. Freeman.
- Grotzinger, J.P.; Bowring, B.Z.; Saylor, B.Z.; & Kaufman, A.J. 1995. Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution. *Science*, 270, 598–604.
- Grotzinger, J.P. & Knoll, A.H. 1999. Stromatolites in Precambrian carbonates: evolutionary mileposts or environmental dipsticks? *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 27, 313–58.
- 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, 334–359.

- Grotzinger, J.P.; Fike, D.A. & Fischer, W.W. 2011. Enigmatic origin of the largest-known carbon isotope excursion in Earth's history. *Nature Geoscience*, 4, 285–292.
- Hagadorn, J.W.; Waggoner, B. 2000. Ediacaran Fossils from the Southwestern Great Basin, United States. *J. Paleont.*, 74:(2) 349–359.
- Hahn, G.; Hahn, R.; Leonardos, O.H., Pflug, H.D. & Walde, D.H.G. 1982. Körperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungpräkambrium Brasiliens. *Geol. et Paleont. [Marburg]*, 16, 1–18.
- Hahn, G. & H. D. Pflug. 1985. "Die Cloudinidae n. fam., Kalk-Röhren aus dem Vendium und Unter-Kambrium". *Senckenbergiana lethaea*, 65, 413–431.
- Halverson, G.P.; Hoffmann, P.F.; Schrag, D.P. & Maloof, A.C. 2005. Toward a Neoproterozoic composite carbon-isotope record. *GSA Bulletin*; September/October 2005, 117:(9/10).
- 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.
- Halverson, G.P. & Hurtgen, M.T. 2007. Ediacaran growth of the marine sulfate reservoir. *Earth and Planetary Science Letters*, 263:(1-2) 32–44.
- Halverson, G.P.; Hurtgen, M.T.; Porter, S.M. & Collins, A.S. 2009. Neoproterozoic-Cambrian biogeochemical evolution. *Developments in Precambrian Geology*, 16, 351–365.
- Halverson, G.P.; Wade, B.P.; Hurtgen, M.T.; Barovich, K.M. 2010. Neoproterozoic chemostratigraphy. *Precambrian Research*, 182:(4) 337–350.
- Hammer, Ø. 2017. *Paleontological Statistics*, Version 3.16.
- Hammer, Ø & Harper, D.A.T. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Hayes, J.M.; Strauss, H. & Kaufman, A.J. 1999. The abundance of ^{13}C in marine organic matter and isotopic fractionation in the global biogeochemical cycle of carbon during the past 800 Ma. *Chemical Geology*, 161, 103–125.
- Hazen, E.L.; Suryan, R.M.; Santora, J.A.; Bograd, S.J.; Watanuki, Y. & Wilson, R.P. 2013. Scales and mechanisms of marine hotspot formation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 487, 177–183.
- Heck, K.L. & Wetstone, G.S. 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *Journal of Biogeography*, 4:(13) 5–142.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana, Illinois. University of Illinois Press.

- Ho, S.Y.W. & Larson, G. 2006. Molecular clocks: when times are a changin. *Trends in Genetics*, 22:(2) 79-82.
- Hoffman, P.F. 1991. Did the breakout of Laurentia turn Gondwanaland inside-out? *Science*, 252, 1409-1412.
- Hoffman, P.F. 1999. The break-up of Rodinia, birth of Gondwana, true polar wander and the snowball Earth. *Journal of African Earth Sciences*, 28:(1) 17-33.
- 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.
- Horodyski, R.J. 1977. Lyngbya Mats at Laguna Mormona, Baja California, Mexico: Comparison with Proterozoic Stromatolites. *Journal of Sedimentary Petrology*, 47:(3) 1305-1320.
- Hua, H.; Pratt, B.R. & 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. & Xiao, S. 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal Cloudina. *Geology*, 33:(4) 277-280.
- Hurtgen, M.T.; Arthur, M.A. & Galen P. Halverson, G.P. 2005. Neoproterozoic sulfur isotopes, the evolution of microbial sulfur species, and the burial efficiency of sulfide as sedimentary pyrite. *Geology*, 33, 41-44.
- Ivantsov A.Yu. 2017. The most probable Eumetazoa among late Precambrian macrofossils. *Invert. Zool.*, 14:(2)127-133.
- Jacobsen, S.B. & Kaufman, A.J. 1999. The Sr, C and O isotopic evolution of Neoproterozoic seawater. *Chemical Geology*, 161, 37-57.
- Jaffrés, J.B.D.; Shields, G.A. & Wallmann, K. 2007. The oxygen isotope evolution of seawater: A critical review of a long-standing controversy and an improved geological water cycle model for the past 3.4 billion years. *Earth-Science Reviews*, 83, 83-122.
- Javaux E.J. 2007. The early eukaryotic fossil record. In *Eukaryotic Membranes and Cytoskeleton Origins and Evolution*. (ed. Jékely G). Springer Science Business Media, LLC Landes Bioscience, New York, pp. 1-19.
- Javaux, E.J.; Marshall, C.P. & Bekker, A. 2010. Organic-walled microfossils in 3.2-billion-year-old shallow-marine siliciclastic deposits. *Nature*, 463:(18) 934-938.
- Jiang, G., Wang, X., Zhang, S., Xiao, S., Dong, J. 2010. Organic carbon isotope constraints on the dissolved organic carbon (DOC) reservoir at the Cryogenian-Ediacaran transition. *Earth and Planetary Science Letters*, 299, 1560-1569.

- Joel, L.V.; Droser, L.M. & Gehling, J.G. 2014. A New enigmatic, tubular organism from the Ediacara member, Rawnsley Quartzite, South Australia. *Journal of Paleontology*, 88:(2) 253–262.
- Johnston, D.T.; Poulton, S.W.; T. Goldberg, T.; Sergeev, V.N.; Podkovyrov, V.; Vorob'eva, N.G; Bekker A & Knoll, A.H. 2012. Late Ediacaran redox stability and metazoan evolution. *Earth and Planetary Science Letters*, 335–336, 25–35.
- Jones, C.G.; Lawton, J.H. & Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373–386.
- Kah, L.C.; Lyons, T.W. & Frank, T.D. 2004. Low marine sulphate and protracted oxygenation of the Proterozoic biosphere. *Nature*, 431:(14) 834-837.
- Kaufman, A.J., Jacobsen, S.B. & Knoll, A.H., 1993. The Vendian record of Sr- and C-isotopic variations in seawater: implications for tectonics and paleoclimate. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 120, 409-430.
- Kaufman, A.J. & Knoll, A. H. 1995. Neoproterozoic variations in the C-isotopic composition of seawater: stratigraphic and biogeochemical implications. *Precambrian Research*, 73, 27-49.
- Kaufman, A.J.; Knoll, A.H. & Narbonne, G.M. 1997. Isotopes, ice ages and terminal Proterozoic Earth history. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 94, 6600–6605.
- Kaufman, A.J.; Johnston, D.T. Farquhar, J.; Masterson, A.L.; Lyons, T.W.; Bates, S.; Anbar, A.D.; Arnold, G.L.; Garvin, J. & Buick, R. 2007. Late Archean biospheric oxygenation and atmospheric evolution. *Science*, 317, 1900-1903.
- Kelly, S.A.; Panhuis, T.M. & Stoehr, A.M. 2012. Phenotypic Plasticity: Molecular mechanisms and adaptive significance. *Comprehensive Physiol.* 2, 1417-1439.
- Kerber, B.C. 2015. Paleobiologia de *Cloudina lucianoi* Zaine & Fairchild, 1985(Ediacarano, Grupo Corumbá): Implicações Tafonômicas, Taxonômicas e Paleoecológicas. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geologia Universidade de São Paulo, 115 p.
- Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 217:624-6.
- Kimura, M. 1987. Molecular evolutionary clock and the neutral theory. *Journal of Molecular Evolution*, 26:(1–2) 24–33.
- Kimura, M. & Ohta, T. On the rate of molecular evolution. 1971. *J. Mol. Evol.*, 1, 1–17.
- King, M.C; Wilson, A.C. 1975. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science*, 188: 107–116.
- Knauth, L.P. & Kennedy, M.J. 2009. The late Precambrian greening of the Earth. *Nature*, 460, 728-732.
- Knoll, A.H. 1994. Proterozoic and early Cambrian Protists: evidence for accelerating evolutionary tempo. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 91, 6743-6750.

- Knoll, A.H. 2003. Biomineralization and evolutionary history. *Rev. Mineral. Geochem.*, 54, 329.
- Knoll, A. H.; Hay, J.M.; Kaufman, A.J.; Swett, K. & Lambert, I.B. 1986. Secular variation in carbon isotope ratios from Upper Proterozoic successions of Svalbard and East Greenland. *Nature*, 321, 832 – 838.
- Knoll, A.H.; Grotzinger, J.P.; Alan J. Kaufman, A.J. & Kolosov, P. 1995. Integrated approaches to terminal Proterozoic stratigraphy: an example from the Olenek Uplift, northeastern Siberia. *Precambrian Research*, 73, 251-270.
- Knoll, A.H.; Kaufman, A.J. & Semikhatov, M.A. 1995. The isotopic composition of Proterozoic carbonates: Riphean carbonates from northern Siberia. *Am. J. Sci.*, 295, 823-850.
- Kohn, A.J. & Leviten, P.J. 1976. Effect of habitat complexity on population density and species richness in tropical intertidal predatory gastropod assemblages. *Oecologia*, 25, 199-210.
- Koonin, E.V.; Senkevich, T.G. & Dolja, V.V. 2006. The ancient Virus World and evolution of cells. *Biology Direct*, 1:29.
- Kump, R.A. & Arthur, M.A. 1999. Interpreting carbon-isotope excursions: carbonates and organic matter. *Chemical Geology*, 161, 181–198.
- Laflamme, M. & Narbonne, G.M. 2008. Ediacaran fronds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 258, 162–179.
- Laflamme, M.; Xiao, S.; Kowalewski, M. 2009 From the Cover: Osmotrophy in modular Ediacara organisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 106:(34) 14438–14443.
- Laflamme, M., Darroch, S.A.F., Tweedt, S.M., Peterson, K.J., Erwin, D.H., 2013. The end of the Ediacara biota: extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat? *Gondwana Research*, 23, 558-573.
- Lamb, D.M.; Awramik, S.M.; Chapman, D.J. & Zhu, S. 2009. Evidence for eukaryotic diversification in the ~1800 million-year-old Changzhougou Formation, North China. *Precambrian Research*, 173, 93–104.
- Le Guerroué, E.; Allen, P.A. & Cozzi, A. 2006. Chemostratigraphic and sedimentological framework of the largest negative carbon isotopic excursion in Earth history: The Neoproterozoic Shuram Formation (Nafun Group, Oman). *Precambrian Research*, 146, 68–92.
- 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.
- Lepage, T.; Bryant, D.; Philippe, H. & Lartillot, N. 2007. A General Comparison of Relaxed Molecular Clock Models. *Mol. Biol. Evol.*, 24:(12) 2669–2680.

- Li, Z.X.; Bogdanova, S.V.; Collins, A.S.; Davidson, A.; De Waele, B.; Ernst, R.F.; Fitzsimons, I.C.W.; Fuck, R.A.; Gladkochub, D.P.; J. Jacobs, J.; Karlstrom, K.E.; Lul, S.; Natapov, L.M.; Pease V., S.A. Pisarevsky, S.A.; Thrane, K. & Vernikovsky, V. 2008. Assembly, configuration, and break-up history of Rodinia: A synthesis. *Precambrian Research*, 160, 179–210.
- Lill, J.T & Marquis, R.J. 2003. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Ecology*, 84, 682-690.
- Lin, J.P.; Gon III, S.M.; Gehling, J.G.; Babcock, L.E.; Zhao, Y.L.; Zhang, L.X.; Hu, S.X.; Yuan, J.L.; Yu, M.Y. & Peng, J. (2006): A Parvancorina-like arthropod from the Cambrian of South China, *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, 18, 33-45.
- Lyons, T.W.; Anbar, A.D.; Severmann, S.; Scott, C. & Gill, B.C. 2009. Tracking euxinia in the ancient ocean: A multiproxy perspective and Proterozoic case study. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 37, 507–34.
- MacArthur, R.H.; MacArthur, J.W. & Preer, J. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *The American Naturalist*, 96:(888) 167-174.
- MacDonald, F.A.; Justin V.; Strauss, J.V.; Sperling, E.A.; Halverson, G.P.; Narbonne, G.M.; Johnston, D.T.; Kunzmann, M.; Schrag, D.P. & Higgins, J.A. 2013. The stratigraphic relationship between the Shuram carbon isotope excursion, the oxygenation of Neoproterozoic oceans, and the first appearance of the Ediacara biota and bilaterian trace fossils in northwestern Canada *Chemical Geology*, 362, 250–272.
- MacGabhann, B.A., 2007. Discoidal fossils of the Ediacaran Biota: a review of current understanding. In: Vickers-Rich, P., Komarower, P. (Eds.), *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*. Geological Society of London, Special Publications, 286, 297-313.
- Maloof, A.C.; Porter, S.M.; Moore, J.L.; Frank Ö. Dudás, F.Ö.; Bowring, S.A.; Higgins, J.A.; Fike, D.A. & Eddy, M.P. 2010. The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change. *Geological Society of America Bulletin*, 122:(11/12) 1731–1774.
- Mángano, M.G. & Buatois, L.A. 2014. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran – Cambrian transition: evolutionary and geobiological feedbacks. *Proc. R. Soc. B.*, 281:0038.
- Margulis, L. 1999. *The Symbiotic Planet, A new look at evolution*. London, UK. Phenix, Orion Books Ltd.
- McFadden, K.A.; Huang, J.; Chu, X.; Jiang, G.; Kaufman, A.J.; Zhou, C.; Yuan, X. & Xiao, S. 2008. Pulsed oxidation and biological evolution in the Ediacaran Doushantuo Formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 105:(9) 3197-3202.

- McLysaght A, Guerzoni D. 2015. New genes from non-coding sequence: the role of de novo protein-coding genes in eukaryotic evolutionary innovation. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 370:(1678), 20140332.
- Meira, F.E. 2011. Caracterização Tafonômica e Estratigráfica de *Cloudina luciano* (Buerlen & Sommer, 1957) Zaine & Fairchild, 1985, no Grupo Corumbá, Ediacarano do Sudoeste do Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências Universidade de São Paulo, 103 p.
- Meng, F.; Zhou, C.; Yin, L.; Chen, Z. & Yuan, X. The oldest known dinoflagellates: Morphological and molecular evidence from Mesoproterozoic rocks at Yongji, Shanxi Province. 2005. *Chinese Science Bulletin*. 50:(12) 1230-1234.
- Micheels, A. & Montenari, M. 2008. A snowball Earth versus a slushball Earth: Results from Neoproterozoic climate modeling sensitivity experiments. *Geosphere*, 4, 401-410.
- Mills, D.B.; Ward, L. M.; Jones, C.A.; Sweeten, B.; Forth, M.; Treusch, A.H.; & Canfield, D.E. 2014. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 111:(11) 4168–4172.
- Moczydlowska, M.; Landing, E.; Zang, W. & Palacios, T. 2011. Proterozoic phytoplankton and timing of chlorophyte algae origins. *Palaeontology*, 54:(4) 721–733.
- Moran, N. 2006. Symbiosis. *Current Biology*, 16:(20) 866-871.
- Narbonne, G.M., 2004. Modular construction of early Ediacaran complex life forms. *Science*, 305:1141-1144.
- Narbonne, G.M. 2005. The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, 33, 421-442.
- Narbonne, G.M., 2010. Ocean Chemistry and Early Animals. *Science*, 328, 53-54.
- Nelson-Sathi, S.; Sousa, F.L.; Roettger, M.; Lozada-Chávez, N.; Thiergart, T.; Janssen, A.; Bryant, D.; Landan, G.; Schönheit, P.; Siebers, B.; McInerney, J.O. & Martin, W.F. 2015. Origins of major archaeal clades correspond to gene acquisitions from bacteria. *Nature*, 517, 77-80.
- Nonaka, E.; Svanbäck, R.; Thibert-Plante, X.; Englund, G. & Brännström, Å. 2015. Mechanisms by Which Phenotypic Plasticity Affects Adaptive Divergence and Ecological Speciation. *The American Naturalist* 186:(5) 126–143.
- Northcutt, R.G. 2012. Evolution of centralized nervous systems: Two schools of evolutionary thought. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 109:(1) 10626-10633.
- Nürnberg, S. & Aberhan, M. 2015. Interdependence of specialization and biodiversity in Phanerozoic marine invertebrates. *Nat. Commun.* 6, p. 6602.
- Nursall, J.R. 1959. Oxygen as a prerequisite to the origin of the Metazoa *Nature*, 183, 1170–1172.

- Olcott, A.L.; Sessions, A.L.; Frank A. Corsetti, F.A.; Kaufman, A.J. & Oliviera, T.F. 2005. Biomarker evidence for photosynthesis during Neoproterozoic glaciation. *Science*, 310:(5747) 471-474.
- Oliveira, R.S. 2010. Depósitos de rampa carbonática ediacarana do Grupo Corumbá, região de Corumbá, Mato Grosso do Sul. Dissertação de Mestrado- Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará, Pará.
- Orué, D. 1996. Síntese da geologia do Paraguai Oriental, com ênfase para o magmatismo alcalino associado. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 163 p.
- Otto, S.P. 2009. The Evolutionary Enigma of Sex. *Am. Nat.*, 174, pp. S1–S14.
- Otto, S.P. & Barton, H. 2001. Selection for Recombination in Small Populations. *Evolution*, 55:(10) 1921–1931.
- Overballe-Petersen, S.; Harms, K.; Orlando, L.A.A.; Mayar, J.V.M.; Rasmussen, S.; Dahl, T.W.; Rosing, M.T.; Poole, A.M.; Sicheritz-Ponten, T.; Brunak, S.; Inselmann, S.; Vries, J.; Wilfried Wackernagel, W.; Pybus, O.G.; Nielsen, R.; Johnsen, P.A.; Nielsen, K.M.; & Willerslev, E. 2013. Bacterial natural transformation by highly fragmented and damaged DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 110:(49) 19860–19865.
- Pacheco, M. L. A. F. 2012. Reconstituição morfológica e análise sistemática de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Ediacarano, Grupo Corumbá), Mato Grosso do Sul, Brasil: implicações paleoecológicas e tafonômicas. Tese Doutorado. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Pacheco, M.L.A.F.; Leme, J. & Machado, A. 2011. Taphonomic Analysis and Geometric Modelling 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.L.A.F.; Galante, D.; Fabio Rodrigues, F.; Leme, J.M.; Bidola, P.; Hagadorn, W.; Stockmar, M.; Julia Herzen, J.; Rudnitzki, I.D.; Pfeiffer, F. & Marques, A.C. 2015. Insights into the skeletonization, lifestyle, and affinity of the unusual Ediacaran fossil *Corumbella*. *PLoS ONE*, 10:(3) 1-19.
- Palmieri, J.H. 2000. El Gran Pantanal en Paraguay – Geologia. *In: Mereles M.F. (ed.), Iniciativas Transfronterizas para el Pantanal (Paraguay). Fundación para el desarrollo sustentable del Chaco*, 32-42.
- Parry, L.A.; Bogiani, P.C.; Condon, D.J.; Garwood, R.J.; Leme, J.M.; McIlroy, D.; Brasier, M.D.; Trindade, R.; Campanha, G.A.C.; Pacheco, M.L.A.F.; Diniz, C.Q.C. & Liu, A.G. 2017. Ichnological evidence for meiofaunal bilaterians from the terminal Ediacaran and earliest Cambrian of Brazil. *Nature Ecology & Evolution*. 1: (9).

- Paula-Santos, G.M.; Caetano-Filho, S.; Babinski, M.; Trindade, R.I.F. & Guacaneme, C. 2016. Tracking connection and restriction of West Gondwana São Francisco Basin through isotope chemostratigraphy. *Gondwana Research*, 42, 280–305.
- Pereira R.J.; Sasaki M.C. & Burton R.S. 2017. Adaptation to a latitudinal thermal gradient within a widespread copepod species: the contributions of genetic divergence and phenotypic plasticity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284(1853):20170236.
- Penny, A.M.; Wood, R.A.; Curtis, A.; Bowyer, F.; Tostevin, R., & Hoffman, K.H. 2014. Ediacaranmetazoan reefs from the Nama Group, Namibia: *Science*, 344, 1504–1506.
- Peterson, K.J.; Waggoner, B. & Hagadorn, J.W. 2003. A fungal analog for new foundland ediacaran fossils? *Integr Comp Biol* 43:(1) 127–136.
- Peterson, K.J. & Butterfield, N.J. 2005. Origin of the Eumetazoa: Testing ecological predictions of molecular clocks against the Proterozoic fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102:(27), 9547–9552.
- Peterson, K.J.; Cotton, J.A.; Gehling, J.G.; Pisani, D. 2008. The Ediacaran emergence of bilaterians: Congruence between the genetic and the geological fossil records. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 363, 1435–1443.
- Pey, K. 2016. The mutualistic niche: mycorrhizal symbiosis and community dynamics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 47, 143–64.
- Pfennig, D.W.; Wund, M.A; Snell-Rood, E.C; Cruickshank, T.; Schlichting, C.D.& Moczek. A.P. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends Ecol Evol.*, 25:(8) 459-67.
- Pigliucci, M.; Murren, C.J. & Schlichting, C.D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 2362-2367.
- Pisarevsky, S.A.; Natapov, L.M.; Donskaya, T.V.; Gladkochub, D.P. & Vernikovskiy, V.A. 2008. Proterozoic Siberia: a promontory of Rodinia. *Precambrian Res.*, 160, 66–76.
- Planavsky, N.J.; Tarhan, L.J.; Bellfroid, E.J.; Evans, D.A.D; Reinhard, C.T.; Love, G.D. & Lyons, T.W. 2015. Late Proterozoic transitions in climate, oxygen, and tectonics, and the rise of complex life. *The Paleontological Society Papers*, 21.
- Pokrovskii, B.G.; Melezhik, V.A. & Bujakaite, M.I. 2005. Carbon, oxygen, strontium, and sulfur isotopic compositions in late Precambrian rocks of the Patom Complex, central Siberia: Communication 1. results, isotope stratigraphy, and dating problems. *Lithology and Mineral Resources*, 41:(5) 450-474.
- Pokrovsky, O.S.; Schott, J. & Dupré, B. 2006. Basalt weathering and trace elements migration in the boreal Arctic zone. *Journal of Geochemical Exploration*, 88, 304–307.

- Porter, S.M. 2007. Seawater chemistry and early carbonate biomineralization. *Science*, 316, 1302.
- Porter, S.M. & Knoll, A.H. 2000. Testate Amoeba in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology*, 26, 360-385.
- Porter, S.M.; Meisterfeld, R. & Knoll, A.H. 2003. Vase-shaped microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: A classification guided by modern testate amoeba. *J. Paleont.*, 77:(3) 409–429.
- Prokoph, A.; Shields, G.A. & Veizer, J. 2008. Compilation and time-series analysis of a marine carbonate $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ and $\delta^{34}\text{S}$ database through Earth history. *Earth-Science Reviews*, 87:(3–4) 113–133.
- Pulquério, M.J. F. & Nichols, R.A. 2006. Dates from the molecular clock: how wrong can we be? *Trends in Ecology and Evolution*, 22:(4) 180-184.
- Rastorgueff, P.A.; Chevaldonne, P.; Arslan, D.; Verna, C. & Lejeune, C. 2014. Cryptic habitats and cryptic diversity: unexpected patterns of connectivity and phylogeographical breaks in a Mediterranean endemic marine cave mysid. *Mol Ecol.* 23:(11) 2825–43.
- Reger, J.; Lind, M.I.; Robinson, M.R. & Beckerman, A.P. 2017. Predation drives local adaptation of phenotypic plasticity. *Nature Ecology & Evolution* 2, 100–107.
- Retallack, G.J. 1994. Were the Ediacaran fossils lichens? *Paleobiology* 20:(4) 523–544.
- Rodríguez-Prieto, A.; Igea, J. & Castresana, J. 2014. Development of rapidly evolving intron markers to estimate multilocus species trees of rodents. *PLoS ONE*, 9:(5) e96032.
- Runnegar, B. 1982. A molecular-clock date for the origin of the animal phyla. *Lethaia*, 15, 199–205.
- Runnegar, B. 1986. Molecular palaeontology. *Palaeontology*, 29, 1–24.
- Russell, B.C. 1977. Population and standing crop estimates for rocky reef fishes of North-Eastern New Zealand, New Zealand. *J. Mar. Freshw. Res.*, 11, 23–36.
- Sahoo, S.K.; Planavsky, N.J.; Kendall, B.; Wang, X.; Shi, X.; Scott, C.; Anbar, A.D.; Lyons, T.W. & Jiang, G. 2012. Ocean oxygenation in the wake of the Marinoan glaciation. *Nature*, 489, 546–549.
- Sappenfield, A.; Droser, M.L.; Gehling, J.G. 2011. Problematica, trace fossils, and tubes within the Ediacara Member, South Australia: Redefining the Ediacaran trace fossil record one tube at a time. *Journal of Paleontology*, 85:(2) 256–265.
- Schobbenhaus, C.; Campos, D.A.; Derze, G.R. & Asmus, H. 1981. Mapa Geológico do Brasil e da área oceânica adjacente. Escala 1:2.500.000. Brasília, DNPM.

- Schopf, J.W.; Haugh, B.N.; Molnar, R.E. & Satterthwait, D.F. 1973. On the development of Metaphytes and Metazoans. *Journal of Paleontology*, 47, 1-9.
- Schroder, S.; Grotzinger, J.P. 2007 Evidence for anoxia at the Ediacaran– Cambrian boundary: the record of redox-sensitive trace elements and rare earth elements in Oman. *J. Geol. Soc. Lond.*, 164, 175– 187.
- Scott, C.; Lyons, T.W.; Bekker, A.; Shen, Y.; Poulton, S.W.; Chu, X. & Anbar, A.D. 2008. Tracing the stepwise oxygenation of the Proterozoic ocean. *Nature*, 452, 456–59.
- Seilacher, A. 1989. Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia*, 22:(3) 229–239.
- Seilacher, A. 1992. Vendobionta and Psammacorallia: Lost constructions of Precambrian evolution. *J. Geol. Soc. London*, 149:(4) 607–613.
- Seilacher, A. & Pflüger, F. 1994. From biomats to benthic agriculture: a biohistoric revolution. Krumbein, W.E., Peterson, D.M., Stal, L.J. (Eds.), *Biostabilization of Sediments: Bibliotheks-und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität Odenburg*, 97–105.
- Seilacher, A.; Grazhdankin, D. & Legouta, A. 2003. Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontological Research*, 7, 43–54.
- Sergeev, V.N. 2009. The distribution of microfossil assemblages in Proterozoic rocks. *Precambrian Research*, 173, 212–222.
- Shen, B.; Dong, L.; Xiao, S. & Kowalewski, M. 2008. The Avalon explosion: evolution of Ediacara morphospace. *Science*, 319, 81–84.
- Shen, Y.; Zhang, T. & Hoffman, P.F. 2008. On the coevolution of Ediacaran oceans and animals. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 105:(21) 7376–7381.
- Shields, G. & Veizer, J. 2002. Precambrian marine carbonate isotope database: Version 1.1. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 3:(6) 1-12.
- Shu D.G.; Conway Morris S.; Zhang, Z.F. & Han, J. 2010. The earliest history of the deuterostomes: The importance of the Chengjiang Fossil Lagerstätte. *Proc Biol Sci.*, 277, 165–174.
- Sial, A.G.; Gaucher, C.; Misi, A.; Boggiani, P.C.; Alvarenga, C.J.S.; Ferreira, V.P.; Pimentel, M.M.; Pedreira, J.A.; Warren, L.V.; Fernández-Ramírez, R.; Geraldés, M.; Pereira, N.S.; Chiglino, L. & Cezario, W.S. 2016. Correlations of some Neoproterozoic carbonate-dominated successions in South America based on high-resolution chemostratigraphy. *Brazilian Journal of Geology*, 46:(3) 439-488.
- Speijer, D.; Lukeš, J. & Eliáš, M. 2015. Sex is a ubiquitous, ancient, and inherent attribute of eukaryotic life. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 112:(29) 8827–8834.

- Sperling, E.A.; Vinther, J. 2010. A placozoan affinity for Dickinsonia and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes. *Evolution & Development*, 12:(2) 201–209.
- Spies, T.A. 1998. Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest. Sci.*, 72, 34–39.
- Stafford, R. 2008. Exaptation and emergence as mechanisms to cross fitness valleys during evolution: an example using simulated homing behavior. *Nature Precedings*: hdl:10101/npre.2008.2172.1
- Steams, S.C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience*, 39:(7) 436–445.
- Steiner, M.; Reitner, J. 2001. Evidence of organic structures in Ediacara-type fossils and associated microbial mats. *Geology*, 29:(12) 1119–1122.
- Sugitani, K.; Kimura, K.; Takeuchi, M.; Lepot, K.; Ito, S. & Javaux, E.J. 2015. Early evolution of large micro-organisms with cytological complexity revealed by microanalyses of 3.4 Ga. organic-walled microfossils. *Geobiology*. 13(6), 507–521.
- Summons R.E & Powell, T.G. 1986. Chlorobiaceae in Paleozoic seas revealed by biological markers, isotopes and geology. *Nature*, 319, 763–765.
- Terleev, A.A.; Tokarev, D.A.; Kontorovic, V.A.; Makarenko, S.N.; Kovesnikov, A.E.; Sennikov, N.V. & Tatianin, G.M. 2011. New paleontological data from the Upper Vendian of the Chkalovskoe Territory of the Fore Yenisei segment of the West Siberian Megabasin (boreholes 10, 17, 26, 501). *Proc. of the International conf. (Novosibirsk, 30 July - 02 August, 2011)*.
- Tohver, E.; Trindade, R.I.F.; Solum, J.G.; Hall, C.M.; Riccomini, C. & Nogueira, A.C. 2009. Closing the Clymene Ocean and bending a Brasiliano belt: Evidence for the Cambrian formation of Gondwana, southeast Amazon craton. *Geology*, 38:(3) 267–270.
- Tohver, E.; Cawood, P.A.; Rossello, E.A. & Jourdan F. 2012. Closure of the Clymene Ocean and formation of West Gondwana in the Cambrian Evidence from the Sierras Australes of the southernmost Rio de la Plata craton, Argentina. *Gondwana Research*, 21, 394–405.
- Trindade, R.I.F.; D'Agrella-Filho, M.S.; Epof I. & Neves, B.B.B. 2006. Paleomagnetism of Early Cambrian Itabaiana mafic dikes (NE Brazil) and the final assembly of Gondwana. *Earth and Planetary Science Letters*, 244, 361–377.
- Trompette, R. 2000. Gondwana evolution: its assembly at around 600 Ma. *Academie Des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, 330, 305–315.
- Tukey, J. W. 1961. The future of data analysis. *The Annals of Mathematical Statistics*, 33:(1) 1–67.
- Valentine, J.W.; Jablonski, D. & Erwin, D.H. 1999. Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion. *Development*, 126, 851–859.

- Veizer, J.; Clayton, R.N. & Hinton, R.W. 1992 a, Geochemistry of Precambrian carbonates, IV. Early Paleoproterozoic ($2.25 \pm 0.25\text{Ga}$) seawater: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 56:(3) 875-885.
- Veizer, J.; Plumb, K.A.; Clayton, R.N.; Hinton, R.W. & Grotzinger, J.P. 1992 b. Geochemistry of Precambrian carbonates: V. Late Paleoproterozoic seawater. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 56:(6) 2487–2501.
- Vickers-Rich, P., Ivantsov, A.Y., Trusler, P.W., Narbonne, G.M., Hall, M., Wilson, S.A., Greentree, C., Fedonkin, M.A., Elliott, D.A., Hoffmann, K.H., Schneider, G.I.C., 2013. Reconstructing Rangea: new discoveries from the Ediacaran of Southern Namibia. *Journal of Paleontology*, 87, 1-15.
- Viehmann, S.; Bau, M.; Bühn, B.; Dantas, E.L.; Andrade, F.R.D. & Walde, D.H.G. 2016. Geochemical characterisation of Neoproterozoic marine habitats: Evidence from trace elements and Nd isotopes in the Urucum iron and manganese formations, Brazil. *Precambrian Research*, 282, 74-96.
- Vinn, O; Zaton, M. 2012. Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomineralized organism *Cloudina* (Ediacaran): structural and ontogenetic evidences. *Carnets de Géologie (Notebooks on Geology)*, Brest, Article 2012/3 (CG2012_A03), p. 39-47
- Waggoner, B. 2003. The Ediacaran biotas in space and time. *Integr. Comp. Biol.*, 43, 104–113.
- Wakeley, J. 2009. *Coalescent Theory: an introduction*. Roberts and Company Publishers. Greenwood Village, Colorado 80111, USA.
- Warren, L.V.; Fairchild, T.R.; Gaucher, C.; Boggiani, P.C.; Poiré, D.G.; Anelli, L. E. & Inchausti, 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. 2011. *Tectônica e Sedimentação do Grupo Itapucumi (Neoproterozoico, Paraguai Setentrional)*. Tese de Doutorado. Instituto de Geociências Universidade de São Paulo. 257 p.
- Warren, L.V.; Pacheco, M.L.A.F.; Fairchild, T.F.; Simões, M.G.; Riccomini, C. Boggiani, P.C. & Cáceres, A.A. 2012. The dawn of animal skeletogenesis: Ultrastructural analysis of the Ediacaran metazoan *Corumbella werneri*. *GEOLOGY*, 40:(8) 691–694.
- 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.
- Warren, L.V.; Quaglio, F.; Simões, M.G. Gaucher, C.; Riccomini, C.; Poiré, D.G.; Freitas, B.T.; Boggiani, P.C. & Sial, A.N. 2017. *Cloudina*-*Corumbella*-*Namacalathus* association from the Itapucumi Group, Paraguay: Increasing ecosystem complexity and tiering at the end of the Ediacaran. *Precambrian Research*, 298, 79–87.

- Weir, J.T. & Schluter, D. 2008. Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology*, 17, 2321–2328.
- Wernegreen, J.J. (2004), Endosymbiosis: lessons in conflict resolution, *PLOS Biology*, 2:(3) 68-72.
- West-Eberhard, M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20, 249-78.
- Wiens, F. 1986. Zur lithostratigraphischen und strukturellen Entwicklung des Rio Apa Hochlandes, Nordost Paraguay. *Clausth. Geowiss. Diss.*, 19, 280 p.
- Wille, M.; Nagler, T.F.; Lehmann B.; Schroder, S. & Kramers, J.D. 2008 Hydrogen sulphide release to surface waters at the Precambrian/Cambrian boundary. *Nature*, 453, 767 – 769.
- Wood. R.A. 2011. Palaeoecology of the earliest skeletal metazoan communities: implications formerly biomineralization. *Earth Science Reviews*, 106, 184–190.
- Wood, B. & Collard, M. 1999. The Changing Face of Genus *Homo*. *Evolutionary Anthropology*, 8:(6) 195–207.
- 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. & Curtis, A. 2015. Extensive metazoan reefs from the Ediacaran Nama Group, Namibia: the rise of benthic suspension feeding. *Geobiology*, 13, 112–122.
- Wood, R.A.; Andrew Curtis, A.; Penny, A., Zhuravlev, A.Yu.; Curtis-Walcott, S.; Ipinge, S.; & Bowyer, F. 2017. Flexible and responsive growth strategy of the Ediacaran skeletal Cloudina from the Nama Group, Namibia. *Geology*. 45:(3) 259-262.
- Wray, G.A.; Levinton, J.S. & Shapiro L.H. 1996 Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla. *Science*, 274, 568–573.
- Wright, J.P.; Jones, C.G. & Flecker, A.S. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia*, 132: 96-101
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16:(2) 97–159.
- Wright, S. 1932. The roles of mutaton, inbreeding, crossbreedind, ans selection in evolution. *Proceedinge of the Sixth International Congress of Genetics*. 1, 356-366.
- Wright, S. 1938. Size of population and breeding structure in relation to evolution. *Science*. 87:(2263) 430–431.
- 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. & Laflamme, M. 2009. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends in Ecology and Evolution*, 24:(1) 31-40.
- Yi, S.; Ellsworth, D.L. & Li, W.W. Slow molecular clocks in old World monkeys, apes, and humans. 2002. *Molecular Biology and Evolution*, 19:(12) 2191–2198.
- Zaine, M.F. & Fairchild, T.R. 1985. Comparison of *Aulophycus lucianoi* Beurlen & Sommer from Ladario (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: 10th Congresso de Paleontologia do Brasil, Rio de Janeiro, Anais, p. 797–806.
- Zhang, L.; Li, Y.; Dong, J. & Ding, L.F. 1992. The Study of the Late Sinian–Early Cambrian Biotas from the northern margin of Yangtze Platform [em chinês]. Scientific and Technical Documents Publishing House, Beijing, 135 pp.
- Zhang, X.L. & Reitner, J., 2006. A fresh look at Dickinsonia: removing it from Vendobionta. *Acta Geologica Sinica*, 80, 636–642.
- Zhang, S.B.; Wu, R.X. & Zheng, Y.F. 2012. Neoproterozoic continental accretion in South China: Geochemical evidence from the Fuchuan ophiolite in the Jiangnan orogeny. *Precambrian Research*, 220–221, 45–64.
- Zhang, S.B. & Zheng, Y.F. 2013. Formation and evolution of Precambrian continental lithosphere in South China. *Gondwana Research*, 23, 1241–1260.
- Zhou, W.W.; Wen, Y.; Fu, J.; Xu, Y.B.; Jin, J.Q.; Ding, L.; Min, M.S.; Che, J. & Zhang, Y.P. 2012. Speciation in the *Rana chensinensis* species complex and its relationship to the uplift of the Qinghai-Tibetan plateau. *Mol Ecol.*, 21:(4) 960–73.
- Zhuravlev, A.Yu. 1993. Were Ediacaran Vendobionta multicellulars? *Neues N. Jb. Geol Palaontol Abh* 190, 2:(3) 299–314.
- Zhuravlev, A. Yu.; Liñán, E.; Vintamed, 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:(1) 205-224.
- Zhuravlev, A. Yu.; Wood, R.A. & Penny, A. M. 2015. Ediacaran skeletal metazoan interpreted as a lophophorate. *Proc. R. Soc. B.* 282: 20151860
- Zuckerkandl, E. & Pauling, L. 1962. In *Horizons in Biochemistry* (eds. Kasha, M. & Pullman, B.) 189–225 (Academic Press, New York).