

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**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**

Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco

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

TESE DE DOUTORAMENTO

Programa de Pós-graduação em Geoquímica e Geotectônica

São Paulo

2012

NÃO CIRCULA

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**"RECONSTITUIÇÃO MORFOLÓGICA E ANÁLISE SISTEMÁTICA DE
Corumbella weneri HANS ET AL.1982 (FORMAÇÃO TAMENGO,
EDIACARANO, GRUPO CORUMBÁ), MATO GROSSO DO SUL, BRASIL:
IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS E TAFONÔMICAS"**

MIRIAN LIZA ALVES FORANCELLI PACHECO

Orientadora: Profa. Dra. Juliana Moraes Leme Basso

TESE DE DOUTORAMENTO

COMISSÃO JULGADORA



Nome

Assinatura

Presidente: Dra. Juliana de Moraes Leme Basso

Titulares: Dr. Setembrino Petri
(GSA/IGc/USP)

Dr. Carlos José Souza de Alvarenga
(UnB)

Dr. Detlef Hans Gert Walde
(UnB)

Dr. Antonio Carlos Sequeira Fernandes
(Museu Nacional - UFRJ)

SÃO PAULO
2012
Versão original

NÃO CIRCULA

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

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

Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco



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

TESE DE DOUTORAMENTO

Programa de Pós-graduação em Geoquímica e Geotectônica

DEDALUS - Acervo - IGC



30900031624

São Paulo

2012

T
P116
MLAF.n

REVISTA DE ECONOMIA

INSTITUTO DE ECONOMIA
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

RECONSTITUIÇÃO DO MERCADO DE
CAMPESINOS RURAIS E AVALIAÇÃO
ECONÔMICA DO PROBLEMA
DE PRODUÇÃO DE ALIMENTOS E NUTRIÇÃO



1971

Editorial: Prof. Dr. Sérgio de Azeiteiro

TERMO DE COMPROMISSO

Este termo de compromisso foi assinado por

1971

I. LISTAS DE FIGURAS E TABELAS 1

II. AGRADECIMENTOS 2

III. RESUMO 3

IV. ABSTRACT 4

V. INTRODUÇÃO 5

1.1. O nível de conhecimento atual 6

1.2. A nova abordagem 7

1.3. Programação estruturada 8

VI. OBJETIVOS 9

VII. MATERIAL E METODOLOGIA 10

2.1. Coleta de amostras 11

2.2. Análises de campo 12

2.3. Análises de laboratório 13

VIII. CONTEXTO GEOLOGICO 14

IX. RESULTADOS 15

3.1. Análises químicas de campo 16

3.2. Esboço preliminar dos perfis e revisão das amostras selecionadas 17

3.3. Descrição e composição química de amostras de Carbonatos 18

3.4. Descrição dos perfis geológicos das estações de Carbonato de Cálcio 19

3.5. Caracterização mineralógica da Formação Tomarao 20

X. DISCUSSÃO 21

4.1. Análises químicas de campo de C. werner 22

4.2. Análises de campo de campo de C. werner 23

4.3. Descrição mineralógica de amostras por difração de raios X 24

4.4. Descrição do material tipo amostra por difração de raios X 25

4.5. Evolução das amostras de C. werner 26

4.6. Análises de C. werner de São Paulo, Paraná 27

4.7. Paleogeografia 28

4.8. Paleoclima 29

XI. CONCLUSÃO 30

XII. PERSPECTIVAS FUTURAS 31

XIII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 32

ANEXO 1: ARTIGOS PUBLICADOS E SUBMETIDOS 33

Anexo 1 - Trabalho de Conclusão de Curso 34

Anexo 2 - Trabalho de Conclusão de Curso 35

Edição do material: Dezembro de 2010

Grande Lapa

Anexo 3 - Trabalho de Conclusão de Curso 36

Anexo 4 - Trabalho de Conclusão de Curso 37

Anexo 5 - Trabalho de Conclusão de Curso 38

Anexo 6 - Trabalho de Conclusão de Curso 39

Anexo 7 - Trabalho de Conclusão de Curso 40

Anexo 8 - Trabalho de Conclusão de Curso 41

“A seleção natural é o maior guindaste de todos os tempos. Ela elevou a vida da simplicidade primava a altitudes estonteantes de complexidade, beleza e aparente desígnio que hoje nos deslumbram.” Richard Dawkins

SUMÁRIO

I. LISTAS DE FIGURAS E TABELA	i
II. AGRADECIMENTOS	iii
III. RESUMO	viii
IV. ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. O limite Neoproterozoico/Fanerozoico: breves considerações	4
1.2. A biota Ediacarana	18
1.3. Problemática envolvida	43
2. OBJETIVOS	47
3. MATERIAL E MÉTODOS	48
3.1. Coleções examinadas	48
3.2. Atividades de laboratório	49
3.3. Atividades de escritório	55
4. CONTEXTO GEOLÓGICO	56
5. RESULTADOS	60
5.1. Análise tafonômica básica	60
5.2. Estabelecimento dos atributos e revisão dos termos morfológicos empregados no estudo de <i>Corumbella weneri</i>	66
5.3. Ultraestrutura e composição química da carapaça de <i>Corumbella weneri</i>	74
5.4. Descrição dos atributos morfológicos dos espécimes de <i>Corumbella</i> do Grupo Itapucumi (Paraguai) e da Formação Wood Canyon (EUA)	81
5.5. Composição taxonômica da Formação Tamengo	84
6. DISCUSSÕES	87
6.1. Análise tafonômica básica de <i>C. weneri</i>	87
6.2. Análise de detalhe da carapaça de <i>C. weneri</i>	96
6.3. Reexame do material tipo estudado por Hahn <i>et al.</i> (1982)	105
6.4. Reexame do material tipo estudado por Hagadorn e Waggoner (2000).....	107
6.5. Evidências das relações entre <i>C. weneri</i> , Metazoa e Vendobionta	108
6.6. Afinidades de <i>C. weneri</i> com os Scyphozoa (Cnidaria)	111
6.7. Paleontologia Sistemática	115
6.8. Paleoecologia	120
7. CONCLUSÕES	136
8. PERSPECTIVAS FUTURAS	139
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	141
ANEXO 1. ARTIGOS PUBLICADOS E SUBMETIDOS	168
Artigo 1 – “Evolution of Precambrian Life in the Brazilian Geological Record”	
Artigo 2 – “Taphonomic analysis and geometric modelling for the reconstitution of the Ediacaran metazoan <i>Corumbella weneri</i> Hahn <i>et al.</i> 1982 (Tamengo Formation, Corumbá Basin, Brazil)”	
Artigo 3 – “The Dawn of animal skeletogenesis: ultrastructural analysis of Ediacaran metazoan <i>Corumbella weneri</i> ”	
Artigo 4 – “Revision of morphological terminology and taxonomic affinities of the Ediacaran fossil <i>Corumbella weneri</i> Hahn <i>et al.</i> (1982) (Corumbá Group, Brazil)”	
ANEXO 2. QUADRO DE AMOSTRAS ANALISADAS	169
ANEXO 3. CRONOGRAMA	196

I. LISTA DE FIGURAS E TABELA

Figura 1. Distribuição temporal e ocorrências estratigráficas dos gêneros representantes da biota de Ediacara	6
Figura 2. Seleção e relação de alguns eventos que podem ter resultado nas maiores mudanças biogeoquímicas durante o Proterozoico	17
Figura 3. Organização estrutural e modos de vida dos vendobiontes	22
Figura 4. Planos corporais e morfologias da biota de Ediacara	23
Figura 5. Os mais antigos indícios de vida animal na Terra	29
Figura 6. "Revolução Agronômica"	35
Figura 7. Modos de vida e relações ecológicas antes e depois da "Revolução Agronômica"	35
Figura 8. Duas das formas mais antigas polipoides Scyphozoa	37
Figura 9. Reconstituição original de <i>Corumbella weneri</i>	44
Figura 10. Tubo de <i>Stephanoscyphistoma</i> (Scyphozoa, Coronatae)	44
Figura 11. Esquema de pólipio primário com quarto esclerosseptos internos, e periderme de <i>Stephanoscyphus</i> Allman, 1974	44
Figura 12. Reconstituição de <i>Corumbella weneri</i> como organismos bentônicos coloniais, fixados em uma "massa orgânica"	47
Esquema 1. Esquema de funcionamento e partes de um microtomógrafo	52
Figura 13. Mapa geológico simplificado da Faixa Paraguai, com detalhe para as formações geológicas do Grupo Corumbá	58
Figura 14. Seção estratigráfica da Formação Tamengo (Neoproterozoico), Pedreira Saladeiro	59
Figura 15. <i>Corumbella weneri</i> . Estrutura	61
Figura 16. <i>Corumbella weneri</i> : classes tafonômicas.	63
Figura 17. <i>Corumbella weneri</i> : classes tafonômicas. Espécimes tridimensionais	64
Figura 18. <i>Corumbella weneri</i> . Estruturas observadas em radiografia e McT	65
Figura 19. <i>Corumbella weneri</i> : Estrutura e disposição do tubo	65
Tabela 1. Reexame de atributos morfológicos e taxonomia de <i>Corumbella weneri</i>	67
Figura 20. <i>Corumbella weneri</i> : morfologia geral	69
Figura 21. <i>Corumbella weneri</i> : estrutura e modo de fixação, e região oral	70
Figura 22. <i>Corumbella weneri</i> : reprodução e modos de vida. Ramificação apical	71
Figura 23. <i>Corumbella weneri</i> : reprodução e modos de vida. Ramificação lateral	72
Figura 24. <i>Corumbella weneri</i> : reprodução e modos de vida. Disposição gregária de alguns espécimes	72
Figura 25. Ovoides (Metazoa?). Modos de reprodução	73
Figura 26. <i>C. weneri</i> , Grupo Itapucumi (Paraguai). Ultraestrutura	75
Figura 27. <i>Corumbella weneri</i> . MEV e EDS da carapaça	76
Figura 28. <i>Corumbella weneri</i> . MEV e EDS da carapaça	76
Figura 29. <i>Corumbella weneri</i> . MEV e EDS da carapaça	77
Figura 30. Espectroscopia Raman em carapaça de <i>Corumbella</i>	79
Figura 31. Espectroscopia Raman em carapaça de <i>Corumbella</i>	79
Figura 32. Espectroscopia Raman em carapaça de <i>Corumbella</i>	80

Figura 33. Espectroscopia Raman em ovóides	80
Figura 34. Espectroscopia Raman em carapaça de <i>Corumbella</i>	81
Figura 35. Análise de FRX comparando razões de elementos químicos entre carapaça de <i>C. weneri</i> e matriz da rocha	81
Figura 36. <i>Corumbella weneri</i> , Grupo Itapucumi (Paraguai). Morfologia	83
Figura 37. <i>Corumbella weneri</i> , Formação Wood Canyon (EUA). Morfologia	84
Figura 38. Exemplos de outros componentes da biota da Formação Tamengo	86
Figura 39. Espécime de <i>Conularia</i> sp. constatado na Formação Tamengo	86
Figura 40. <i>Corumbella weneri</i> . Classes tafonômicas	92
Figura 41. <i>Corumbella weneri</i> . Estruturas morfológicas alteradas por processos tafonômicos	93
Figura 42. Reconstituição de estruturas morfológicas em <i>Corumbella weneri</i>	94
Figura 43. Modelagem geométrica para reconstituição de <i>Corumbella weneri</i>	95
Figura 44. <i>Corumbella weneri</i> . Estrutura da carapaça	96
Figura 45. <i>Corumbella weneri</i> . Morfologia da carapaça e estrutura interna	97
Figura 46. <i>Corumbella weneri</i> . Disposição dos anéis na carapaça	98
Figura 47. <i>Corumbella weneri</i> . Ultraestrutura comparada	101
Figura 48. <i>Corumbella weneri</i> . Estrutura, ultraestrutura e esqueletogênese	102
Figura 49. <i>Corumbella weneri</i> , Coleção tipo utilizada na descrição original do táxon (Hahn <i>et al.</i> , 1982)	106
Figura 50. <i>Corumbella weneri</i> . Comparação com conulários e coronados	115
Figura 51. <i>Corumbella weneri</i> . Modos de reprodução	125
Figure 52. <i>Corumbella weneri</i> . Reprodução e modos de vida	129
Figura 53. <i>Corumbella weneri</i> . Hipótese para ontogenia e crescimento do tubo	130

II. AGRADECIMENTOS

Manifesto meus sinceros agradecimentos as pessoas, instituições e órgão de fomento que impulsionaram o início e o desenvolvimento deste trabalho. Agradeço:

À Prof^a. Dr^a. Juliana de Moraes Leme Basso, pela orientação, pela incansável disponibilidade, pelo incentivo às minhas ideias, pelo respeito, pela confiança, pelas oportunidades profissionais e pela humildade de saber ensinar. Peço licença à Adélia Prado nesta paráfrase: Somos mulheres! Nós cumprimos, inauguramos e fundamos (linhagens), porque somos desdobráveis. Não digo que foi uma honra trabalhar contigo, porque continuará sendo.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro concedido durante a execução deste projeto de doutorado (Processo 2009/02312-4).

Ao Instituto de Geociências e ao Laboratório de Paleobiologia (USP), pela oportunidade de realizar este trabalho, por meio de sua estrutura.

Ao Prof. Dr. Thomas Rich Fairchild, pelo modo atencioso como me recebeu desde a primeira vez em que manifestei meu interesse em trabalhar com Paleontologia, no doutorado; por ter me apresentado à Prof^a Juliana; por ter de fato viabilizado a introdução aos meus estudos na Paleobiologia do Ediacarano e pela inspiração de suas ideias. Ele me abriu as portas dessa nova área de atuação e sem seu apoio, nenhuma das conquistas subsequentes teria sido concretizada.

Ao Prof. Dr. Paulo César Boggiani, pelo entusiasmo e incentivo demonstrado para com meu projeto e pelo auxílio fundamental e sempre incansável nesta pesquisa.

Ao Prof. Setembrino Petri, pela honra que me concedeu em conviver e aprender com um Paleontólogo incansável e apaixonado: um cientista em diversas dimensões. Com ele reforcei ainda mais, em meus valores, a importância do trabalho e do mérito advindo deste esforço.

À Prof^a. Dr^a. Dalva Lúcia Araújo de Faria (IQ/USP) por ter me viabilizado o aprendizado e o uso da técnica de espectroscopia Raman na análise dos fósseis deste projeto.

Aos Profs. Drs. Fabio Lang da Silveira e André Carrara Morandini (IB/USP), pela gentileza com que sempre receberam às minhas dúvidas, pelo auxílio valioso e pelas discussões durante as pesquisas sobre a biologia dos cnidários.

Ao Prof. Dr. Detlef Walde (UnB) por toda hospitalidade com que me recebeu e pelas ricas discussões sobre o Grupo Corumbá.

Aos amigos Prof. Dr. Antônio Paranhos ("Tony") (UFMS), Edilce Albrez e Bruno Becker pela preciosa ajuda, na última etapa de campo deste trabalho. Ao Tony e à Edilce eu sempre serei grata pelo espírito inovador de pesquisa, pelo aprendizado e parceria.

Ao Prof. Dr. Gilson Rodolfo Martins (LPA/MUARQ/UFMS), por tudo o que me ensinou sobre ética, pesquisa, trabalho, credibilidade, rigor e perseverança. Agradeço pela etapa de campo por você viabilizada no início deste doutorado. Agora, ao final desta jornada, ainda uma referência.

Ao Prof. Dr. Fábio Ramos Dias de Andrade (IGc/USP), pela tradução do artigo, original em alemão, que descreveu o táxon *Corumbella weneri* (Hahn *et al.*, 1982). A tradução deste artigo alicerçou os cernes desta pesquisa.

A Rodrigo da Rocha Machado (Setor de Paleontologia, Museu de Ciências da Terra, DNPM, RJ), por viabilizar a consulta dos holótipos descritos por Hahn *et al.* (1982), fundamentais para os estudos comparativos.

Ao Prof. Dr. Franz Pfeiffer (Universidade Técnica de Munique) e sua equipe, especialmente Julia Herzen, Marco Stockmar e Pidassa Bidola, pela oportunidade de me permitirem fazer uso de novas técnicas avançadas de microtomografia que já repercutiram em ótimos resultados nesta tese; e por toda gentileza e suporte na ocasião de minha estada em Munique.

Ao Dr. Whitey Hagadorn (Denver Museum of Nature and Science) por ter viabilizado e permitido a análise dos espécimes de *Corumbella* da Formação Wood Canyon (EUA). Também agradeço à Mary Stecheson, curadora da Coleção de Paleontologia de Invertebrados do Natural History Museum de Los Angeles, pelo empréstimo do material para análise.

Ao Prof. Dr. Martin Brasier (Oxford) pela discussão de ideias que vieram a agregar o escopo teórico deste estudo. Também agradeço ao Prof. Dr. Airton A. Martin (UNIVAP) por me proporcionar o contato com novas

técnicas de análise da carapaça de *Corumbella*, no Laboratório de Espectroscopia Vibracional Biomédica).

Ao Observatório Abrahão de Moraes (USP, Vinhedo), onde utilizei a técnica de espectroscopia Raman. Ao Laboratório Nacional de Luz Síncrotron (LNLS), onde analisei aspectos químicos e morfológicos do fóssil escopo desta tese. Ao Serviço de Imagenologia do Hospital Universitário (USP), representado pela figura do Prof. Dr. Claudio Campi, por meio do qual utilizei as primeiras técnicas radiografia e tomografia para estudo dos fósseis.

Ao Engenheiro metalúrgico e amigo Dr. Isaac Jamil Sayeg (IGc/USP), por aprimorar todas as análises de *Corumbella* por meio de MEV/EDS. Dele são os créditos de todas as micrografias. Obrigada pela disponibilidade, pelas conversas e ensinamentos e pelo trabalho impecável!

Ao paleoartista, Wilson Soares Jr., por reproduzir cada uma das interpretações propostas neste estudo. Ao amigo Anderson F. Machado, pela boa vontade que demonstrou durante as reconstituições e modelagem geométrica de *Corumbella*. A Felipe van Enck Meira, pela paciência e gentileza com que me tratou logo que entrei no programa de pós-graduação. Aprendi muito com ele durante minha iniciação na Paleontologia e nos estágios de monitoria. A Artur Chahud, por me convidar a fazer parte de seus trabalhos, me proporcionando um maior contato com as outras áreas da Paleontologia.

Ao Dr. Lucas V. Warren (IGc/USP) pelo empréstimo dos espécimes de *Corumbella* do Grupo Itapucumi (Paraguai), indispensáveis para o cumprimento de um dos objetivos deste projeto. Obrigada pelas discussões, sempre tão profícuas e pela energia contagiante para o trabalho.

À Andreia Teodoro e à Prof^a. Dr^a. Wânia Duleba (Laboratório de Micropaleontologia, IGc/USP), pela amizade tão importante que desenvolvemos durante meu doutorado, além das ricas discussões sobre estatística.

À Ivone (Coleção Científica/IGc/USP), pelo carinho, paciência e amizade com que me recebeu na coleção, sempre. À Zefinha (Coleção Didática/IGc/USP), por toda paciência e gentileza para comigo durante meu estágio de monitoria.

Às queridas Juliana David e Paula Sucerquia, com as quais apenas comecei a conviver, mas para quem já devo tanto. Muito obrigada por toda ajuda!

Não tenho palavras para expressar minha gratidão a essas pessoas, então roubo a fala de Sócrates: “Para conseguir a amizade de uma pessoa digna é preciso desenvolvermos em nós mesmos as qualidades que naquela admiramos”. Douglas (IAG/USP) e Fabio (IQ/USP), mais do que agradecer a ambos por todas e cada uma das oportunidades profissionais que vocês me trouxeram (Universidade Técnica de Munique, SPASA/SP, ESRF, LNLS e Observatório Abrahão de Moraes), tenho que dizer que a amizade de vocês é a cada dia uma imensa satisfação. Vocês são modelos de cientistas para mim: sempre agregando, auxiliando, inovando e apostando em pesquisadores de diversas áreas e, o mais importante, nos que estão iniciando. A cada dia quero e preciso aprender muito com vocês.

Luana, Evelyn e Guilherme: genuínos! Essa é a palavra para vocês. Em tantos momentos difíceis, ao longo dessa jornada, vocês estiveram genuinamente ao meu lado, pelo que eu sou e não pelo que posso oferecer. Obrigada por compartilharem comigo seus sonhos e suas lutas. Obrigada pelo sorriso (ou gargalhadas) ao final de cada dia. Obrigada pela disposição, pela confiança e pela cumplicidade!

Como cientista do passado, tenho que reconhecer que, acima de todas as coisas, assim como o tempo, vocês me acompanham, como velhos amigos, como velhos irmãos, no trabalho ou para que ele possa ser feito, Ximena Villagran, Camila Constantino Alves, Patrícia Fernanda Fischer, Marcelo Fagundes, Arkley Marques Bandeira, Camila Aoki, Regiane Saturnino Ferreira: amigos presentes, leais, incondicionais, generosos...

Obrigada aos meus sogros, pessoas tão retas e tão dignas que sempre me apoiaram e torceram por mim.

À minha irmã Anita, capaz de ouvir todos os meus olhares.

Ao meu esposo, Elbio Leiguez Junior, companheiro de vida, neste longo caminho que escolhemos trilhar, pelas noites em claro afora. Não apenas caminhamos juntos, mas caminhamos na mesma direção. Obrigada pela companhia!

Aos meus pais, Ilza Alves Pacheco e Manuel Pacheco Junior, que me ensinaram o valor da garra, do trabalho e da determinação. Trabalharam para que eu pudesse realizar os meus sonhos. Obrigada pelo financiamento paralelo às pesquisas, pelas expectativas, pela confiança e por terem me ensinado a querer, ir atrás e nunca desistir.

III. RESUMO

Perante a escassez dos estudos sobre *Corumbella weneri* e a relevância destes organismos para a compreensão de eventos biológicos e geológicos que ocorreram na transição Ediacarano/Cambriano, uma reconstituição morfológica, seguida de análise sistemática deste fóssil, bem como as implicações paleoecológicas e tafonômicas das ocorrências de *C. weneri*, na Formação Tamengo (Grupo Corumbá), Ediacarano, Mato Grosso do Sul, foram aqui desenvolvidas. Isto posto, os objetivos desta tese foram: **a)** revisar os espécimes de *C. weneri*, da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, a partir de amostras provenientes das pedreiras Saladeiro, Laginha, e do Ecoparque Cacimba da Saúde, na região de Corumbá, MS; **b)** reexaminar dos atributos e dos termos morfológicos, utilizados na literatura, para o estudo sistemático de *C. weneri*; **c)** realizar uma análise tafonômica básica, para a determinação dos atributos morfológicos que pudessem alterar as interpretações taxonômicas; **d)** verificar a existência de variação na composição taxonômica de *C. weneri*, da Formação Tamengo; **e)** estabelecer características paleoecológicas em *C. weneri*; **f)** investigar evidências morfológicas e paleoecológicas utilizadas na discussão das relações filogenéticas de *C. weneri*, entre os metazoários (Cnidaria) e os vendobiontes (Vendobionta); e, **g)** comparar as ocorrências de *Corumbella* da Formação Tamengo com outras correlatas, como por exemplo, as da Formação Wood Canyon, Great Basin, EUA, e do Grupo Itapucumi, Paraguai, para estabelecimento e discussão de características taxonômicas e paleobiológicas, bem como suas implicações tafonômicas. Os dados apresentados e discutidos neste trabalho referem-se a análises morfológicas realizadas em 596 amostras de mão. O reexame dos atributos morfológicos por meio de análise tafonômica básica revelou incongruências com as interpretações taxonômicas originais. Além disso, por meio de modelagem geométrica foi possível reconstituir diversos aspectos da morfologia e da estrutura deste fóssil. Não foi verificada a divisão bipartite do corpo descrita por Hahn e outros. Todavia, foram confirmadas a septação interna e a simetria tetrarradial da descrição inicial. Adicionalmente, o exame de espécimes preservados tridimensionalmente sugeriu que os organismos eram piramidais e não cilíndricos, conforme originalmente descrito. Com base

nas análises morfológicas, até então realizadas, foi possível, seguramente, atribuir este táxon ao Reino Metazoa, filo Cnidaria, e não ao reino Vendobionta. Inserido na Classe Scyphozoa, Família Corumbellidae, *C. weneri* compartilha características tanto com coronados quanto com conulários, sendo maior o número de características compartilhadas com este último grupo. As comparações com os exemplares da Formação Wood Canyon, Great Basin, EUA, e do Grupo Itapucumi, Paraguai revelaram que estes se tratam da mesma espécie, *C. weneri*. Contudo, apenas nos espécimes do Grupo Corumbá foram constatados importantes aspectos paleoecológicos, tais como brotamentos. Adicionalmente, foram obtidos dados a respeito da composição química da carapaça, sendo esta considerada orgânica ou fracamente mineralizada. Os resultados obtidos neste estudo vieram somar evidências e dados fundamentais ao conhecimento e às interpretações sobre a origem e evolução dos animais no limite Ediacarano/Cambriano.

Palavras-chave: *Corumbella weneri*; Ediacarano; Grupo Corumbá; Scyphozoa Ediacaranos

IV. ABSTRACT

Given the scarcity of studies on *Corumbella weneri* and the relevance of these organisms for the understanding of biological and geological events that occurred in the Ediacaran/Cambrian limit, a morphological reconstitution, followed by systematic analysis of this fossil, as well as the taphonomic and paleoecological implications of the occurrence of *C. weneri* in Tamengo Formation (Corumbá Group), Ediacaran, Mato Grosso do Sul, were developed here. In this thesis we aim to answer the following objectives: **a)** review of the specimens of *C. weneri*, Tamengo Formation, Corumbá Group, from samples collected at Laginha and Saladeiro quarries, and also at the Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá region, MS; **b)** review of the attributes and morphological terms used in the literature for the systematic study of *C. weneri*; **c)** basic taphonomic analysis for determination of the morphological attributes which can change taxonomic interpretations; **d)** investigation of existence of the variation in taxonomic composition in specimens of *C. weneri*, Tamengo Formation; **e)** establishment of paleoecological features in *C. weneri*; **f)** observation of morphological and paleoecological evidence used in the discussion of the phylogenetic relationships between *C. weneri*, metazoan (Cnidaria) and vendobiontes (Vendobionta) and; **g)** comparing the occurrences of *Corumbella* in Tamengo Formation with other related, e.g. the Wood Canyon Formation, Great Basin, USA, and Itapucumi Group, Paraguay, to discuss and to establish taxonomic characteristics, as well as their paleobiological and taphonomical implications. The data presented and discussed in this study refer to the morphological analysis performed on 596 hand samples. The review of the morphological attributes through basic taphonomic analysis revealed inconsistencies with the original taxonomic interpretations. Furthermore, by the means of geometric modelling it was possible to reconstitute various aspects of the morphology and structure of this fossil. There was no bipartite division of the body, as described by Hahn and others. However, we confirmed the internal septation and tetrarradial symmetry of the initial description. Additionally, examination of three-dimensionally preserved specimens suggested that the organisms were pyramidal and non-cylindrical, as originally described. Based on morphological analysis, hitherto carried out, we could certainly assign this

taxon to Kingdom Metazoa, Phylum Cnidaria, and not to the Kingdom Vendobionta. Housed in the Class Scyphozoa, Family Corumbellidae, *C. weneri* shares features both with coronates and conulariids, with higher number of characteristics shared with the latter group. Comparisons with specimens of the Wood Canyon Formation, Great Basin, USA, and the Itapucumi Group, Paraguay showed that they are from the same species, *Corumbella weneri*. However, only in specimens from Corumbá Group were found important paleoecological aspects, such as budding and suggestive gregarious way of life. In addition, we still obtained some data with respect to chemical composition of carapace. It was considered organic or weakly mineralized. The results of this study were added to the evidence and fundamental data to the knowledge and interpretations on the origin and evolution of animals on the Ediacaran/Cambrian edge.

Key words: *Corumbella weneri*; Ediacaran; Corumbá Group; Ediacaran Scyphozoa

1. Introdução

O Grupo Corumbá é caracterizado por apresentar a maior assembleia de formas de vida neoproterozoicas, registradas na América do Sul (e.g. Hahn *et al.*, 1982; Glaessner, 1984; O'Connor e Walde, 1986; Zaine e Fairchild, 1987; Zaine, 1991; Gaucher *et al.*, 2003; Babcock *et al.*, 2005). Nas últimas décadas, pesquisas paleontológicas, realizadas nesta unidade litoestratigráfica, revelaram a existência de organismos que atestaram à importância da transição Neoproterozoico/Fanerozoico, no Brasil (para revisão *vide* Fairchild *et al.*, *in press*; anexo 1, artigo 1). Tal conteúdo fóssil, presente na Formação Tamengo, na região de Corumbá, MS, é representado por microfósseis (*Chuarina*, *Sphaerocongrerus variabilis*), metáfitas (*Tyrasotaenia* sp.) e metazoários (*Corumbella weneri* e *Cloudina lucianoi*). Estes últimos constituem as mais antigas evidências dos Metazoa na América do Sul (e.g. Hahn *et al.*, 1982; Glaessner, 1984; Hahn e Pflug., 1985; O'Connor e Walde, 1986; Zaine e Fairchild, 1987; Zaine, 1991; Gaucher *et al.*, 2003; Boggiani e Gaucher, 2004; Babcock *et al.*, 2005; Meira, 2011; Pacheco *et al.*, 2010a,b, 2011a,b; Warren *et al.*, 2011, *in press*).

Além disso, uma vez que neste contexto temporal jaz a ocorrência de potenciais depósitos glaciais associados às formações bandadas de ferro (BIFs) do tipo Raptiano, evidenciadas na Formação Puga (e também no Grupo Jacadigo) (Alvarenga *et al.*, 2009; Freitas *et al.*, 2011), e espessos carbonatos e fosforitos constatados na Formação Bocaina (Boggiani, 1998; Fontaneta, 2012), com microfósseis abundantes (e.g. Fairchild *et al.*, 1978; Hidalgo, 2002), a contextualização temporal destas formações com dados paleontológicos e geológicos da subsequente Formação Tamengo fornecem importantes informações a respeito da evolução geológica e ecológica da Terra.

A origem e a evolução dos metazoários, constatados na Formação Tamengo pela abundância dos fósseis de *Cloudina* e *Corumbella*, por exemplo, podem ser explicadas por meio das correlações do registro fóssil com as variações dos isótopos de carbono e enxofre, uma vez que mudanças extremas no clima e/ou na biogeoquímica do planeta (Boggiani *et al.*, 2010; Fontaneta, 2012) podem estar diretamente relacionadas a um efeito gargalo na evolução e explosão adaptativa destes organismos, apresentando registros em várias partes do mundo (Grotzinger *et al.*, 1995; Amthor *et al.*, 2003; Narbonne,

2005; Zhou e Xiao, 2007; Papineau, 2010). De fato, a ocorrência de *Corumbella weneri*, juntamente com as conchas cônicas de *Cloudina lucianoi*, tem sido usada para correlacionar os fósseis da Formação Tamengo com a biota de Ediacara (e.g. Babcock *et al.*, 2005; Pacheco *et al.*, 2010a,b, 2011a,b; Warren *et al.*, *in press*).

O gênero *Cloudina* foi cunhado por Germs (1972), em referência ao geólogo americano Preston Cloud, para fósseis em calcários do Grupo Nama, na Namíbia. Trata-se de um pequeno metazoário constituído por concha calcária, de formato cônico-tubular (variando entre 0,3 a 6,5 mm de diâmetro e até 3,5 cm de comprimento) (Germs, 1972; Grant, 1990), com espessura extremamente fina e uniforme (de 3 a 50 µm) ao longo do seu comprimento (Hua *et al.*, 2003, 2005), disposta de modo curvo ou sinuoso, aberta em uma extremidade e ocluída na porção basal, compreendendo sucessivos segmentos truncados em forma de cone (Germs, 1972; Zaine e Fairchild 1987; Grant 1990; Chen *et al.*, 2008; Meira, 2011). Espécimes deste fóssil Ediacarano foram descritas nas pedreiras Laginha, Corcal e Saladeiro, em Corumbá, MS (Zaine e Fairchild 1987; Zaine, 1991; Meira, 2011) e em várias partes do mundo, incluindo Namíbia (Germs, 1972), Omã (Conway Morris *et al.*, 1990), China (Conway Morris *et al.*, 1990; Bengtson e Zhao, 1992), Canadá (Hofmann e Mountjoy, 2001), Nevada (Hagadorn e Waggoner, 2000), Espanha (Palacios, 1989), Rússia (Kontorovich *et al.*, 2008), Uruguai e Argentina (Gaucher *et al.*, 2003, 2005) e Paraguai (Boggiani e Gaucher, 2004; Warren *et al.*, 2011).

Corumbella weneri, objeto deste estudo, foi, inicialmente, documentada na pedreira calcária Saladeiro, da Companhia de Cimento Itaú, situada nos limites dos municípios de Corumbá e Ladário, em Mato Grosso do Sul. Posteriormente, outros espécimes foram evidenciados na pedreira Laginha e no Ecoparque Cacimba da Saúde, também na região de Corumbá. Outros registros atribuídos, respectivamente, a mesmo gênero e espécie, também foram observados nos arenitos de Great Basin (Membro Inferior da Formação Wood Canyon, EUA, Hagadorn e Waggoner, 2000) e nos *grainstones* e *mudstones* do Grupo Itapucumi (Paraguai, Warren *et al.*, 2011; *in press*).

As primeiras descrições e interpretações sistemáticas e paleoecológicas, deste táxon, foram realizadas por Hahn *et al.* (1982), que fundamentados em

análises morfológicas, elegeram uma nova subclasse para *C. weneri* (Corumbellata), inserida na classe Scyphozoa (Cnidaria).

Posteriores aos estudos de Hahn *et al.* (1982), seguem os trabalhos de Zaine e Fairchild (1987), Zaine (1991), Hagadorn e Waggoner (2000), Babcock *et al.* (2005), Pacheco *et al.*, 2011b e Warren *et al.*, *in press* que revelaram algumas incongruências com a descrição taxonômica original deste fóssil e levantaram novas hipóteses sobre as implicações do estudo de *C. weneri* no delineamento do contexto paleoambiental, paleoecológico e paleogeográfico no Neoproterozoico.

Antes de adentrar no escopo e nas questões que permeiam este estudo, faz-se necessária a contextualização temporal, ambiental, evolutiva e ecológica deste fóssil, no âmbito das transformações que tiveram lugar no limite Pré-Cambriano/Fanerozoico, na ocasião do seu estabelecimento, no alvorecer da vida animal no planeta. Os itens 1.1 e 1.2 compilam, de modo sumarizado, algumas informações básicas a respeito deste tema.

1.1. O limite Neoproterozoico/Fanerozoico: breves considerações

O limite Neoproterozoico/Fanerozoico foi marcado por profundas e correlacionadas mudanças tectônicas (Powell *et al.*, 1993; Weil *et al.*, 1998), climáticas (Och e Shields-Zhou, 2011), atmosféricas (Campbell e Squire, 2010) e biogeoquímicas (Brasier, 1992; Cook, 1992), de consideráveis repercussões geológicas e biológicas.

Os eventos globais relacionados a este intervalo de tempo podem ter desencadeado transformações sem precedentes na biota, não apenas com implicações ecológicas no aumento da biomassa e na origem e diversificação de novos táxons (*e.g.* organismos megascópicos) como também nas inovações adaptativas (*e.g.* surgimento da biomineralização entre os animais) (Valentine e Moores, 1970; McMenamin e McMenamin, 1990; Brasier, 1992; Cook, 1992; Papineau, 2010).

A começar pela caracterização do período que foi palco destes eventos, serão abordadas, de forma sucinta, algumas questões fundamentais ligadas aos acontecimentos que estiveram, provavelmente, relacionados a origem e evolução das formas mais complexas de vida, ainda no Ediacarano.

O período Ediacarano

Ediacarano foi o nome proposto pela *International Commission of Stratigraphy* (ICS), seguida de sua retificação pela *Union of Geological Sciences* (UGS), em março de 2004 (Knoll *et al.*, 2006), para o então período Vendiano (*cf.* Sokolov, 1952). Este período é abarcado pela Era Neoproterozoica, do Éon Proterozoico, compreendido entre ca. 630 e 542 Ma. Trata-se do último, entre os três períodos de sua era, sucedendo o Toniano (1000-850 Ma) e o Criogeniano (850-635 Ma), e precedendo o período Cambriano, do éon subsequente, o Fanerozoico, marcado pela irradiação de animais bilaterais e capazes de sintetizar esqueletos biomineralizados (Seilacher *et al.*, 2003; Dzik, 2007; Xiao e Laflamme, 2008).

O início e o final deste período, especialmente atribuídos a glaciações de grande magnitude, são marcados por pronunciadas excursões negativas de isótopos de carbono (maiores, inclusive, que os registros já documentados em rochas do Fanerozoico) (Grotzinger *et al.*, 1995), tanto em rochas carbonáticas quanto em matéria orgânica sedimentar, indicando atípicos eventos

biogeoquímicos de registro mundial (Knoll *et al.* 2004; 2006). Embora o número e a correlação dos intervalos glaciais neoproterozoicos sejam temas de intensos debates (*e.g.* Kaufman *et al.*, 1997; Kennedy *et al.*, 1998), dados recentes sobre datação (urânio-chumbo em zircões) e quimioestratigrafia sugerem ao menos duas glaciações de extensão global: a Sturtiana (Brasier *et al.*, 2000; Lund *et al.*, 2003; Fanning e Link, 2003) e a Marinoana (Xiao *et al.*, 2003; Hoffmann *et al.*, 2004).

No intervalo entre essas anomalias, são documentadas as evidências biológicas que inspiraram o nome deste período: os fósseis megascópicos de Ediacara (Figura 1), de ampla distribuição mundial, nas rochas do final do Neoproterozoico. Salvo as pequenas estruturas discoides de origem incerta no noroeste do Canadá (Hofmann *et al.*, 1990), os megafósseis de corpo mole da biota de Ediacara nunca foram documentados em sucessões pré-Marinoanas. Poucos táxons característicos desta biota foram registrados no Cambriano. Neste sentido há um consenso que os fósseis da biota de Ediacara constituem um marco adequado para a caracterização do intervalo que compreende o Proterozoico terminal. Fósseis diversos e estruturalmente complexos desta biota foram descobertos ao longo de todo mundo (*vide* item 1.2), indicando justamente o final do Proterozoico (Fedonkin. 1990; Narbonne. 1998; Narbonne, 2004; Xiao e Laflamme, 2008).

Os mais antigos registros desta biota são representados pelos prováveis embriões e ovos fosfatizados da Formação Doushantuo (Xiao e Knoll, 2000; Xiao *et al.*, 2000), e pela assembleia fóssil de Lantian (Yuan *et al.*, 2011), ambas na China. A Formação Doushantuo jaz estratigraficamente acima dos diamictitos de Nantuo. A camada fossilífera onde foram evidenciados os embriões fosfatizados já foi datada em ca. 600 Ma, por meio de chumbo-chumbo (Barfod *et al.*, 2002) e ca. 560/580 Ma, por meio de urânio-chumbo e combinações com isótopos de carbono, para sua camada de cinzas vulcânicas (Knoll *et al.*, 2006). Associados aos recentes dados sobre a assembleia fóssil de Lantian (>579 Ma), e aos já conhecidos organismos megascópicos de Mistaken Point (\leq 575 Ma, Canada) (Narbonne, 2005; Shen *et al.* 2008; Yuan *et al.* 2011), tudo indica que a origem da biota de Ediacara tenha seu marco logo após a glaciação Marinoana (Xiao e Laflamme, 2008; Yuan *et al.*, 2011).

muitos milhões de anos na correlação dos primeiros registros dos diversos táxons ediacaranos, em diferentes bacias. Neste sentido, o intervalo de tempo do período Ediacarano foi delimitado por dois grandes eventos: o final da glaciação Marinoana e o início da radiação dos metazoários cambrianos (Knoll *et al.*, 2006), sendo o limite Neoproterozoico/Cambriano definido pelo aparecimento do icnofóssil *Treptichnus pedum*, ca. 542 Ma (Brasier *et al.*, 1994; Landing, 1994; Droser *et al.*, 1999; Valentine, 2002),

Configuração dos continentes

Embora a reconstituição da configuração dos continentes no Pré-Cambriano seja alvo de intensos debates e divergências (*e.g.* Scotese, 2004; Meert e Lieberman, 2008), os dados mais recentes indicam que a formação do supercontinente Rodínia se deu entre ca. 1,1 e 0,9 Ga (Meert e Torsvik, 2003; Li *et al.*, 2008b; Och e Shields-Zhou, 2011), sendo que entre ca. 825 e 800 Ma teve início sua ruptura, com subsequente rifteamento continental (*e.g.* Li *et al.*, 2008a, b; Ernst *et al.*, 2008) e movimentação das elevadas latitudes para posições de mais baixas latitudes (Evans, 2003b; Li *et al.*, 2004; Maloof *et al.*, 2006).

Rupturas subsequentes datadas entre 750 e 720 Ma, culminaram na separação do Kalahari e da Sibéria, da então Laurêntia. De fato, este intervalo de tempo coincide com a primeira glaciação Neoproterozoica de grande extensão, Sturtiana (Macdonald *et al.*, 2010), quando grande parte dos continentes encontrava-se inserida entre baixas a médias latitudes (*e.g.* Hoffman *et al.*, 1998a, b). O alinhamento dos continentes no paleo-equador há ca. 650 – 630 Ma, e o posterior arranjo destes em baixas latitudes ao final do Neoproterozoico, coincidem com o final da glaciação Marinoana (Kirschvink, 1992; Hoffman e Schrag, 2002; Li *et al.*, 2008a, b).

Entre o final do Criogeniano e o início do Cambriano, diversos terrenos sofreram movimentação, amalgamação e deformação, resultando na formação do supercontinente Gondwana (Hofmann *et al.*, 2004; Veevers, 2004). Há ca. 600 Ma, a porção oeste de Gondwana estava completamente unida. Amazônia, oeste da África e Congo-São Francisco teriam convergido, enquanto Amazônia e Rio de La Plata ainda encontravam-se anexados à Laurêntia. Báltica, Sibéria e o norte da China permaneceram isolados (*e.g.* Trompette, 1997; Pease *et al.*,

2006; Cawood *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2006). Ainda não há dados suficientes que corroborem a localização da Laurêntia em elevadas ou baixas latitudes, neste intervalo de tempo, mas é provável que a primeira suposição seja a mais coerente para explicar a glaciação Gaskiers há ca. 580 Ma (Cawood *et al.*, 2006; Meert e Van der Voo, 1994), também contemporânea à abertura do oceano Iapetus.

Finalmente, no Eocambriano (entre 540 e 530 Ma), o supercontinente Gondwana teria amalgamado pelo fechamento do oceano Moçambique, envolvendo a ligação definitiva da Índia à Austrália e Antártida Oriental (Boger e Miller, 2004, Veevers, 2004; Collins e Pisarevsky, 2005).

Clima

Durante os eventos de reorganização tectônica, e predominantemente no alinhamento das massas continentais em baixas latitudes (*e.g.* Hoffman e Schrag, 2002, Li *et al.*, 2008a, b), ou mais especificamente na região equatorial (Kirschvink, 1992), o desmembramento do Rodínia e a formação do Gondwana poderiam ter sido causas adicionais que culminaram em grandes glaciações, enquanto o planeta tinha suas características químicas e físicas alteradas (Och e Shields-Zhou, 2011).

Segundo alguns autores, as glaciações se tornaram mais comuns a partir de 720 Ma (*e.g.* Evans, 2003a, b), sugerindo uma queda generalizada de temperatura na Terra, a longo prazo, condicionada por *feedbacks* reguladores, no contexto da complexificação da biosfera. Antes da transição Pré-Cambriano/Cambriano, o fundo do mar, pervasivamente anóxico e pobre em sulfato, deve ter apresentado taxas mais elevadas de metanogênese. A subsequente oxidação do metano pelo aumento do conteúdo de oxigênio na atmosfera neoproterozoica está entre as causas que poderiam ter favorecido o início das glaciações (Schrag *et al.*, 2002), enquanto que a desestabilização de clatratos de metano durante o degelo pode ter se revelado um *feedback* positivo para um (super) efeito estufa de proporções mundiais (Ridgwell *et al.*, 2003).

As recentes posições favoráveis à ocorrência de glaciações globais neoproterozoicas (*Snowball Earth* - Kirschvink, 1992) revelaram a existência de, no mínimo, três episódios de glaciação no Neoproterozoico (*e.g.* Kennedy *et*

al., 1998; Hurtgen *et al.*, 2005; Halverson, 2006). Dois eventos glaciais de maior magnitude provavelmente tiveram extensão global e foram datados, respectivamente, na metade e no final do Criogeniano: (1) glaciação Sturtiana (ca. 720 – ca. 660 Ma) e (2) glaciação Marinoana (ca. 650 – 635 Ma). Em ambos os casos, foram documentadas evidências de geleiras em baixas latitudes, sucedidas por episódios de intenso efeito estufa (Kirschvink 1992; Hoffman *et al.*, 1998; Hoffman e Schrag 2002).

Vale ressaltar que, um modelo alternativo de glaciações globais, o *Slushball Earth* (Hyde *et al.*, 2000; Kaufman, 2007), assume que, mesmo diante da evidência de glaciações em baixas latitudes (*e.g.* Trindade e Macouin, 2007; Sohl *et al.*, 1999), uma faixa equatorial do planeta não estaria recoberta por gelo.

Outra possível glaciação a ca. 750 Ma e glaciações datadas da metade do Ediacarano tiveram apenas, muito provavelmente, significado regional (Fairchild e Kennedy, 2007). De fato, a falta de depósitos glaciais globais correlatos demonstra a curta extensão temporal e geográfica da glaciação Gaskiers (Ediacarano, ca. 580 Ma), por exemplo, sem a deposição de capa carbonática subsequente (Bowring *et al.*, 2003; Evans, 2003; Halverson, 2006). Além disso, posteriormente, nenhuma evidência indiscutível indica condições glaciais no início do Cambriano (Hambrey e Harland, 1981; Evans, 2003).

O registro das glaciações de ampla magnitude, que ocorreram entre 750 e 580 Ma, encontram-se preservados em diamictitos, depositados em margens passivas (Kirschvink, 1992; Hoffman *et al.*, 1998; Eyles, 2008), no oeste da América do Norte (Young, 1995), China (Wang e Li, 2003), Austrália (Young e Gostin, 1991), América do Sul (Pecoits *et al.*, 2007), e Oman (Allen, 2007).

Em escala global, apenas sobre os depósitos glaciais do final do Criogeniano (Marinoanos), foram registradas capas carbonáticas (Shields, 2005). Contudo, as causas da distribuição generalizada dos carbonatos pós-glaciais permanecem como alvo de vultosos debates. Ao que tudo indica, estas deposições podem ser atribuídas a um intenso intemperismo químico, impulsionado pelo efeito estufa, ao término de glaciações de considerável amplitude. Estas mudanças são reveladas por meio do registro físico das perturbações do ciclo global do carbono, verificadas por assinaturas negativas de isótopos de ^{13}C (Kennedy, 1996; Hoffman *et al.*, 1998).

Atmosfera e química dos oceanos

As inovações biológicas e processos tectônicos despontam como as causas mais plausíveis para as mudanças atmosféricas. Ao que tudo indica, durante o Pré-Cambriano, a configuração dos continentes e a formação dos oceanos podem ter desencadeado uma série de processos que favoreceram as grandes glaciações neoproterozoicas (Kirschvink, 1992; Hoffman *et al.*, 1998a, b; Hoffman e Schrag, 2002; Goddérís *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2008a, b) e culminaram em mudanças biogeoquímicas globais (Cook e McElhinny, 1979; Cook, 1992; Shields *et al.*, 2000; Papineau, 2010).

Durante seu desmembramento, Rodínia alcançou máxima dispersão entre ca. 750 e 700 Ma (Stern *et al.*, 2008), também contemporânea a uma maior abundância de margens passivas (Bradley, 2008), já aventadas como locais de enterramento de elevadas quantidades de matéria orgânica, favorecendo o acúmulo de oxigênio na atmosfera (Knoll, 1986).

De fato, a dinâmica dos supercontinentes *per se* poderia explicar o desencadeamento na elevação dos níveis de oxigênio atmosférico (Squire *et al.*, 2006; Campbell e Allen, 2008; Campbell e Squire, 2010), por meio das grandes erosões decorrentes dos eventos de orogenia, uma vez que essas viabilizariam acentuada liberação de nutrientes para o oceano, levando a um aumento generalizado na produção fotossintética primária e consequente liberação oxigênio.

O fornecimento de maiores quantidades de nutrientes para os oceanos pode também ter sido resultante do degelo das grandes glaciações (Canfield *et al.*, 2007) e, provavelmente, das mudanças nos padrões de circulação nos oceanos profundos, devido à redistribuição das massas continentais e abertura ou fechamento de oceanos (*e.g.* Moçambique e Iapetus, 650-530 Ma) (Meert e Lieberman, 2008). Neste sentido, o intervalo glacial compreendido entre ca. 750 e 580 Ma. foi dominado por baixos níveis de $p\text{CO}_2$ atmosférico, intimamente relacionados aos ciclos geoquímicos globais de oxigênio e carbono. Embora elevadas condições de $p\text{CO}_2$ provavelmente tenham persistido por muitos milhões de anos após as glaciações globais do final do Criogeniano (Le Hir *et al.*, 2009), a recuperação das condições de efeito estufa na Terra também poderia ter sido impulsionada por elevadas taxas de intemperismo do silicato na crosta continental, levando a um aumento da oferta

de nutrientes nos oceanos e, assim, a um elevado enterramento de carbono orgânico e ao estabelecido de anóxia no fundo dos oceanos (Elie *et al.*, 2007). Deste modo, houve perturbação do ciclo carbono-silicato e diminuição no CO₂ atmosférico (Eyles, 2008), bem como perturbação no ciclo do enxofre, pelas elevadas taxas de oxidação (Papineau, 2010).

A elevada disponibilidade de nutrientes oriunda desse intemperismo de grandes proporções tem sido relacionada com os episódios das excursões de isótopos de carbono, contemporâneos ao enterramento de seus hidrocarbonetos, e deposição de evaporitos (Brasier, 1991). As evidências de elevadas taxas de produtividade primária nas interglaciações e pós-glaciações neoproterozoicas encontram-se preservadas como assinaturas geoquímicas e geológicas, coincidindo com as elevadas taxas de ¹³C em muitas sequências desta idade (Halverson *et al.*, 2005). Nesta fase, houve proliferação e diversificação sem precedentes de estromatólitos (Grotzinger e Knoll, 1999).

Fosfogênese

Atualmente, o fósforo entra nos oceanos, predominantemente, por meio dos rios (Baturin, 2003). Nos oceanos, a zona de fosfogênese tende a estar localizada entre o limite da plataforma e o talude superior, logo abaixo da zona fótica (300 a 400 m) (Brasier e Callow, 2007). Neste sentido, os depósitos de fosforitos modernos podem ser formados em áreas de ressurgência, em que o fosfato é trazido das partes mais profundas, em função da reciclagem de matéria orgânica, para as áreas mais rasas, sendo associado ao aumento das taxas de produtividade primária (*e.g.* costa da Namíbia, Bremner e Rogers, 1990). Além disso, alguns trabalhos também corroboraram evidências de fosfatos autigênicos tanto em profundidade (Ruttenberg e Berner, 1993) quanto na costa (Slomp *et al.*, 1996), em regimes de não ressurgência.

Contudo, a origem pregressa dos depósitos de fosforitos é um fenômeno ainda não completamente compreendido, tendo sido relacionada a controles químicos, biológicos, tectônicos, climáticos e vulcano-sedimentares (Bushinskii, 1966; Cook e McElhinny, 1979; Cook e Shergold, 1986,1990; Follmi, 1995; Brasier e Callow, 2007). A exemplo destas relações causais, os maiores momentos de fosfogênese global (*e.g.* Pré-Cambriano/Cambriano e Cretáceo)

foram caracterizados por intenso rifteamento e soerguimento de cadeias montanhosas (Shields *et al.*, 2000; Papineau, 2010).

Os grandes episódios de deposição de fosfato que ocorreram no limite Ediacarano/Cambriano foram muito maiores, em termos quantitativos, que os do início do Proterozoico e do Fanerozoico (Brasier e Callow, 2007). Durante as mudanças na química e na circulação dos oceanos, no Neoproterozoico, foram formadas grandes extensões geográficas de depósitos de fosforito, refletindo um evento de proporções mundiais (Cook e Shergold, 1986), sendo atestado pela distribuição de depósitos por todos os continentes, contudo, predominantemente na margem da proto-Gondwana, durante períodos pós-glaciais (Cook, 1992; Papineau, 2010). Atualmente, grande parte dos fosforitos do mundo está concentrada nas Américas do Norte e do Sul (no Brasil, exemplificam-se os fosforitos pós-glaciais do Grupo Bambuí), África, Europa, Ásia e Austrália (Cook e Shergold, 1986; Notholt e Sheldon, 1986; Dardenne *et al.*, 1986; Misi *et al.*, 2007), e a maioria destes depósitos encontra-se, de fato, estratigraficamente sobreposta às rochas sedimentares glacialmente derivadas (Cook e Shergold, 1984).

A fosfogênese atribuída aos períodos pós-glaciais é revelada por meio das maiores perturbações no ciclo do carbono. Neste contexto, a estagnação dos oceanos durante as grandes glaciações teria levado ao estabelecimento de condições de anoxia, associadas à concentração de fosfato em um profundo reservatório oceânico (Cook, 1992; Cook e Shergold, 1984). Esta estagnação teria sido seguida por períodos de vigorosa circulação, que, possivelmente, resultaram na formação dos fosforitos (Donnelly *et al.*, 1990) por meio da circulação de águas profundas (ricas em fósforo) para as zonas fóticas mais rasas e pela elevação no nível do mar. Nos mares rasos, o influxo dos excedentes de fosfato resultou em um considerável aumento na biomassa (Cook, 1992), e no estímulo da produção de oxigênio pela maior atividade de fotossíntese (Cook, 1992; Cook e Shergold, 1986; Lenton e Watson, 2004).

Segundo alguns autores, as grandes mudanças na química dos oceanos Pré-Cambrianos também podem ter sido resultantes dos maiores influxos de fosfato dos rios para o oceano, em períodos de aumento de intemperismo continental (*e.g.* Papineau, 2010).

Vale ressaltar que os processos inerentes às mudanças fundamentais nas configurações das placas, no limite Proterozoico/Cambriano, provavelmente também incluíram abundante extrusão de basaltos (Hoffman,1991). Ao norte da Mongólia, por exemplo, durante a fase inicial do rifteamento, no final do Neoproterozoico, houve derramamento de basaltos ricos em fósforo (Yanshin,1986), que devem ter fornecido uma considerável quantidade de fosfato excedente aos sedimentos. Também é provável que a elevada concentração de fosfato nesses basaltos seja oriunda da extrusão dos basaltos em águas previamente ricas em fosfato, justamente resultantes da mudança nos padrões de circulação dos oceanos.

Contudo, o conteúdo de fósforo nos basaltos é muito menor se comparado ao das sucessões sedimentares do limite Proterozoico/Cambriano. Assim, embora seja possível que o desenvolvimento de um novo fundo oceânico tenha tido impacto na química dos oceanos, naquele intervalo de tempo, a mudança nos padrões de circulação dos oceanos e o intenso intemperismo continental já foram apontados como os processo mais prováveis de formação dos depósitos de fósforo nos sedimentos marinhos (Cook, 1992; Papineau, 2010).

Vale ressaltar que, entre 800 e 600 Ma também ocorreu uma deposição global de folhelho escuro (Condie *et al.*, 2001). Alguns dos contemporâneos (ou quase contemporâneos) folhelhos escuros depositados neste intervalo de tempo também apresentam uma anômala e elevada concentração de metais (e.g. Stone Coal, Eocambriano, China). Estes registros também podem ser interpretados como influência de atividades de vulcanismo (Cook, 1992) ou circulação hidrotermal (Shields *et al.*, 2000) no sistema. Contudo, também podem constituir apenas meros folhelhos escuros com conteúdos de metais maiores que a média, de origem marinha e/ou biogênica usual (Papineau, 2010).

Outras explicações para os grandes eventos de fosfogênese também envolvem as implicações da bioturbação na concentração do fósforo nos sedimentos, além da oxigenação nos estágios iniciais da diagênese e da oxidação do carbono orgânico, resultando em concentrações de fósforos dissolvidos em águas intersticiais (Glenn, 1990; Shields *et al.*, 2000).

É fato que em todo o mundo (e.g. depósitos Ediacaranos de fosforito na China e em Oman), períodos de intensa fosfogênese frequentemente precedem momentos cruciais na história biológica da Terra, por exemplo, pouco antes do aparecimento dos eucariontes ca. 1,9 Ga (Papineau, 2010), a abrupta evolução orgânica no limite Proterozoico/Cambriano (Cook e Shergold, 1984) e o rápido aparecimento dos animais capazes de realizar esqueletogênese no registro Cambriano (Brasier, 1979). Uma vez que o abundante registro de fosfato em seções estratigráficas Pré-Cambrianas/Cambrianas tem potencialmente importantes implicações ecológicas e evolutivas, foram definidos dois momentos distintos especificamente para as formações dos depósitos de fosfato deste limite de tempo. O primeiro (ca. 590-555 Ma), pode estar relacionado ao surgimento dos primeiros organismos megascópicos, acúmulo de metabólitos (e.g. *pellets*) e bioturbação. O segundo e mais importante momento (ca. 545-525 Ma) corresponde às atividades de bioturbação penetrativa (ou vertical), já característica do Fanerozoico, e à irradiação das macrofaunas na explosão Cambriana.

A relação entre intensos episódios de fosfogênese e repentinos eventos de diversificação, ou até mesmo, complexificação da vida se justifica pela importância crucial do fósforo como nutriente essencial utilizado por todos os organismos nas reações metabólicas que envolvem energia (e.g. respiração e fotossíntese), transporte, crescimento e para síntese de moléculas fundamentais indispensáveis à vida (DNA, ATP) (Benitez-Nelson, 2000; Lehninger *et al.*, 2008), constituindo ainda elemento limitante na produtividade primária (Holland, 1984; Smith, 1984; Tyrrell, 1999), e um importante composto hidrofílico das membranas celulares, capaz de viabilizar e mediar reações químicas em soluções aquosas (Junqueira e Carneiro, 2000).

Corroborando a relação entre a evolução da vida na Terra e a formação dos depósitos de fosforito, do mesmo modo que no limite Neoproterozoico/Fanerozoico, este evento foi registrado em outras transições geológicas, tais como Cretáceo/Paleógeno, Ordoviciano, final do Permiano e Jurássico (Cook e McElhinny, 1979; Lee, 1980; Cook e Shergold, 1986; Notholt *et al.*, 1989; Burnett e Riggs, 1990). Neste contexto, a relação entre as

mudanças na biota e a deposição de fosfato já foram muito discutidas em trabalhos anteriores (e.g. Cook e Shergol, 1984; Brasier, 1990).

Tomados em conjuntos, os eventos do limite Neoproterozoico/Cambriano sugerem intrincadas conexões entre anomalias de isótopos de carbono e enxofre, rifteamento, aquecimento global, aumento nas razões de intemperismo químico e maior disponibilidade de fosfato nas águas dos oceanos, as subseqüentes propagações de cianobactérias, responsáveis pelo acúmulo de oxigênio atmosférico e, finalmente, a proliferação de complexos organismos eucariontes metabolizadores de oxigênio (Figura 2).

Em suma, de acordo com o modelos propostos para a fosfogênese no Pré-Cambriano (e.g. Papineau, 2010; Cook e Shergold, 1986), é possível inclusive, que as causas da oxigenação na atmosfera tenham sido similares ou, até mesmo, dependentes do aumento da disponibilidade de nutrientes nos oceanos. Neste sentido, as elevadas taxas de intemperismo químico podem ter ocasionado um maior influxo de fósforo dos rios para os oceanos e elevado as taxas de produtividade primária que resultaram na considerável elevação dos teores de oxigênio atmosférico (ver também Lenton e Watson, 2004). Conseqüentemente, é provável que o acúmulo de oxigênio atmosférico tenha impulsionado um salto significativo na evolução biológica atestada pelo surgimento e irradiação dos organismos megascópicos do Ediacarano. O modelo do influxo de fósforo sugere que este elemento foi um ingrediente imprescindível ao aumento gradual do oxigênio atmosférico e, finalmente, para a evolução da vida na Terra.

Estas interpretações corroboram e até mesmo são complementares à explicação proposta por para os grandes eventos de fosfogênese no Neoproterozoico e suas relações com a evolução e complexificação da vida. De acordo com esses autores, antes do surgimento dos metazoários, a fosfogênese ocorreria na zona fótica, em partes mais elevadas da coluna d'água, viabilizando a fosfatização *in situ* dos organismos que habitavam a zona fótica, como as algas bentônicas. A evolução dos metazoários poderia ter influenciado de modo significativo a posição da zona de fosfatização na coluna d'água, por meio de suas atividades pelágicas, o acúmulo de detritos fecais e a conseqüente proliferação do zooplâncton, que teria resultado na expansão da oxigenação através da coluna d'água. Este processo de mudança

ecossistêmica e ambiental causada por determinado táxon é englobado no conceito de engenharia de ecossistemas (Erwin e Twedt, 2012- para maiores detalhes, *vide* subtitem 1.2.)

Especificamente no caso dos fosforitos do Neoproterozoico/Cambriano, vários tipos de estruturas sedimentológicas podem ter suas formações atribuídas a microrganismos (*e.g.* estromatólitos fosfatizados). Ainda, muitas destas formações fosfatizadas preservaram excepcionais restos de organismos multicelulares, tais como os embriões de metazoários da China (Xiao *et al.*, 2007) e vários outros fósseis de organismos eucariontes (Brasier, 2009). A alta fidelidade do registro Neoproterozoico (*e.g.* preservação de estruturas celulares) poderia ser atribuída às baixas taxas de decomposição orgânica (pré “Revolução Agronômica”) e baixos níveis de oxigenação, aliados à rápida fosfatização do fundo oceânico. Todos esses padrões de preservação celular foram decrescendo ao longo do Fanerozoico (Brasier e Callow, 2007).

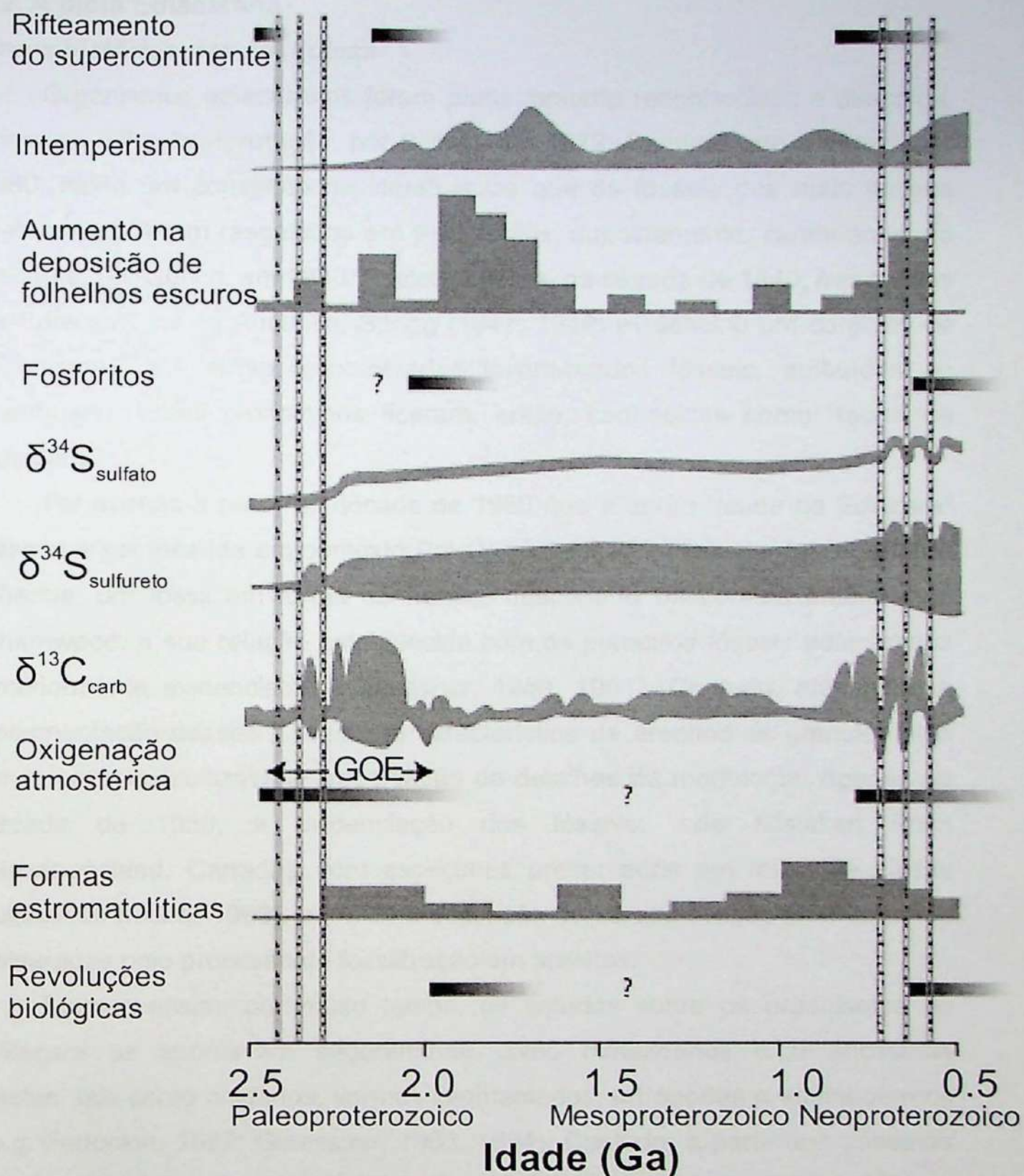


Figura 2. Seleção e relação de alguns eventos que podem ter resultado nas maiores mudanças biogeoquímicas durante o Proterozoico. As barras verticais representam o tempo estimado para formação dos maiores diamictitos glaciais. GOE: *Great Oxygenation Event* (Grande Evento de Oxigenação). Modificado de Papineau (2010).

1.2. A biota Ediacarana

Breve histórico das pesquisas

Organismos ediacaranos foram primeiramente reconhecidos e descritos, como de difícil interpretação, por Billings em 1872. Contudo, até a década de 1980, havia um consenso na literatura de que os fósseis dos mais antigos metazoários foram resgatados em sedimentos, supostamente, cambrianos, na Namíbia, por Gürich, em 1930. Posteriormente, na década de 1940, nas colinas de Ediacara, sul da Austrália, Sprigg (1947, 1949) evidenciou um conjunto de organismos, até então, considerados invertebrados fósseis, atribuídos ao Cambriano. Estes organismos ficaram, então, conhecidas como “fauna de Ediacara”.

Foi apenas a partir da década de 1950 que a então “fauna de Ediacara” passou a ser inserida em contexto Pré-Cambriano, por meio da descoberta de *Charnia*, um fóssil em forma de fronde, descoberto na floresta britânica de Charnwood, e sua relação estabelecida com os primeiros fósseis ediacaranos anteriormente evidenciados (Glaessner, 1959, 1961). Contudo, até então, a documentação desses fósseis era característica de arenitos de granulometria grossa que inviabilizava a preservação de detalhes da morfologia. Apenas na década de 1960, a evidenciação dos fósseis de Mistaken Point (Newfoundland, Canadá), com espécimes preservados em leitos de cinzas vulcânicas (Misra, 1969), permitiu a descrição de características anteriormente obliteradas pelo processo de fossilização em arenitos.

Mesmo assim, por muito tempo, os estudos sobre os organismos de Ediacara os apontavam seguramente como metazoários e/ou ancestrais destes, tais como cnidários, vermes segmentados, artrópodes e equinodermos (e.g. Fedonkin, 1987; Glaessner, 1983, 1984). Contudo, a partir dos trabalhos de Buss e Seilacher (1994), Seilacher (1983, 1984, 1989, 1992, 2007), e Seilacher *et al.* (2003) estes fósseis foram caracterizados como impressões de corpos moles, discos e frondes megascópicas, não mineralizados, excepcionalmente, bem preservados, possivelmente, por rápido soterramento, freqüentemente, evidenciadas em arenitos ou em seqüências de arenito/folhelho, provavelmente, de animais extintos (cf. Fedonkin *et al.*, 2007) e também, até mesmo, de outros grupos não relacionados aos metazoários (cf.

Seilacher, 2007), sem representantes modernos, no final do Neoproterozoico (Crimes, 1987, 1989; Jenkins, 1984).

“Biota de Ediacara” foi o termo mais recentemente cunhado e aceito para abarcar a composição taxonômica dos organismos megascópicos de corpo mole do Ediacarano (Seilacher, 1989, 1992). Contudo, em uma síntese sobre abordagens conceituais em Ecologia de Comunidades, Fauth *et al.* (1996) definiram “comunidade biológica” como um conjunto de espécies que ocorrem no mesmo local e ao mesmo tempo (limitação geográfica e temporal). Neste sentido, a literatura especializada, não raro, sobrepõe as definições dos termos “biota” e “comunidade”, em sinonímia, levando-se em consideração as limitações espaciais e temporais (Begon *et al.*, 2007), espaço-temporais e interações biológicas (Ricklefs, 1990; Tudge, 1991), e espaço-temporais, interações ecológicas e filogenia (Krebs, 1985; Freedman, 1989; Smith, 1992). Mas em muitos casos, “biota” apresenta definições mais amplas que “comunidade”, significando apenas conjunto de organismos (*e.g.* fauna e flora, Ricklefs, 2010). Abarcado pelos conceitos de “comunidade” e/ou “biota”, o termo “assembleia” (Fauth *et al.*, 1996) passou a ser atribuído a grupos filogeneticamente relacionados em uma comunidade biológica (limitação geográfica, temporal e taxonômica).

Em alguns de seus momentos ecológicos (*vide* subitem a seguir), os fósseis ediacaranos não constituem apenas impressões de organismos de corpo mole, mas também restos de animais capazes de sintetizar esqueletos orgânicos ou biomineralizados (*e.g.* *Cloudina*, Grupo Nama) (Xiao e Laflamme, 2008), algas multicelulares (Xiao *et al.*, 2002), dentre outros. Deste modo, observando-se as definições biológicas dos termos, na maioria dos casos, esses organismos podem ter representado *comunidades* ou *biotas* (*e.g.* Nama e White Sea) e não apenas, ou até mesmo raramente, *assembleias* definidas apenas por organismos de corpo mole (*e.g.* vendobiontes) (Seilacher, 2007).

Por outro lado, o termo “assembleia”, que, em Ecologia é utilizado para definir um tipo específico de comunidade biológica, em paleontologia é amplamente atribuído ao acúmulo de fósseis de dado local. Neste sentido, o termo “biota de Ediacara” será utilizado nesse trabalho para se referir a todos os organismos megascópicos do período Ediacarano, de um modo geral. Considerando-se a contemporaneidade desta biota em diferentes momentos

evolutivos e relações ecológicas, variações taxonômicas e/ou espaciais, será aqui aplicado o termo *assembleia fóssil*, estabelecendo-se, assim, a distinção do jargão ecológico *assembleia*.

Composição taxonômica

Grande parte dos organismos ediacaranos de corpo mole foi atribuída a um reino monofilético: os Vendobionta (Seilacher, 1992). Outras interpretações sugeriram que os vendobiontes poderiam constituir um grupo irmão dos Metazoa bilaterais (e deveriam ser reconhecidos como um filo dos metazoários) ou seriam um grupo irmão dos Cnidaria (atribuídos a uma classe deste filo) (Buss e Seilacher, 1994). Mas estudos mais recentes consideram os vendobiontes um grupo (ordem ou subclasse) extinto de rizópodes gigantes que, juntamente aos Xenophyophora, dominaram as comunidades bentônicas ao final do Proterozoico (Seilacher *et al.*, 2003; Seilacher, 2007).

Rizópodes fósseis com afinidades com grupos modernos, tais como os *vase shaped microfossils* (VSMs), já haviam sido documentados em contextos Pré-Cambrianos, ao redor do mundo (*e.g.* Grupos Chuar - Porter e Knoll, 2000; Porter *et al.*, 2003), com estruturas muito sugestivas também em contextos neoproterozoicos brasileiros (*e.g.* grupos Corumbá e Jacadigo - Fairchild *et al.*, 1978; Zaine *et al.*, 1989). O registro destes protistas, anterior à diversidade da documentação de fósseis de metazoários, viabilizou o estabelecimento das afinidades taxonômicas deste grupo com vendobiontes e com a maioria dos grandes organismos de corpo mole da biota de Ediacara (Seilacher *et al.*, 2003).

Para tanto, Seilacher *et al.* (2003) partiu de pressupostos ecológicos e fisiológicos já estabelecidos para o grupo dos protistas, especialmente diversos clados de foraminíferos, no estudo do gigantismo unicelular e na proposta desta fisiologia para grande parte desta biota. Neste contexto, foram detectadas três estratégias fisiológicas de gigantismo, entre os foraminíferos, passíveis de serem utilizadas, e até mesmo documentadas, entre os vendobiontes e outros possíveis protistas gigantes do ediacarano:

A) *Multinuclearidade*: relacionada ao equilíbrio da razão núcleo-citoplasmática em uma célula gigante;

B) *Forma celular*: a célula não pode exceder determinado volume e, simultaneamente, permanecer com formato globular, uma vez que as atividades de difusão limitam as distâncias entre a parede celular (ou membrana) e qualquer ponto a partir do protoplasma. Este limite tende a ser ajustado em uma célula mais achatada ou mais alongada que globular;

C) *Compartimentação*: a segmentação do protoplasma é outra maneira de aumentar o volume celular sem exceder o diâmetro crítico. Isso se dá pelo crescimento rítmico de câmaras. Em formas gigantes a segmentação tende à alometria. A exemplo dos foraminíferos, as câmaras podem se subdividir em sub câmaras e serem preenchidas por partículas do meio.

E) *Endosimbiose*: assim como relatado para formas modernas dos maiores foraminíferos que habitam águas rasas de mares tropicais, é provável que as formas extintas também tenham realizado simbiose com organismos fotossintetizantes, como alternativa de complementação de nutrientes.

A então descoberta dos rizópodes marinhos gigantes, *Xenophyophora*, em regiões abissais (Tendal, 1972) corroborou todas as características acima descritas para o gigantismo celular (Levin *et al.*, 1986) e trouxe nova luz às controversas interpretações sobre a natureza e a estrutura dos vendobiontes (Seilacher *et al.*, 2003; Seilacher, 2007).

Os vendobiontes, também definidos como “organismos acolchoados”, passaram então a ser caracterizados por corpos ocos, recobertos por cutícula orgânica flexível, suscetíveis à pressão hidrostática e tubulares. Sua morfologia encontrava-se organizada em estruturas fractais, como os rangeomorfos, ou seriais, como os ernietomorfos. Os rangeomorfos, grupo de organismos provavelmente osmotrófico e epibentônico, apresentavam frondes dispostas de modo repetitivo e com padrão auto-similar (Narbonne, 2004; Seilacher, 2007; Laflamme *et al.*, 2009). *Rangea* e *Charnia* são exemplos que ilustram a morfologia dos rangeomorfos (Figuras 3 e 4D, B). Já os ernietomorfos organizavam-se de forma serial, com seriações alternadamente dispostas em torno de uma linha mediana, de conformação bilateralmente simétrica (Seilacher, 2007; Xiao e Laflamme, 2008). Exemplos desse grupo incluem *Ernietta* e *Pteridinium* (vide Figura 3 para caracterização morfológica e modos de vida dos vendobiontes).

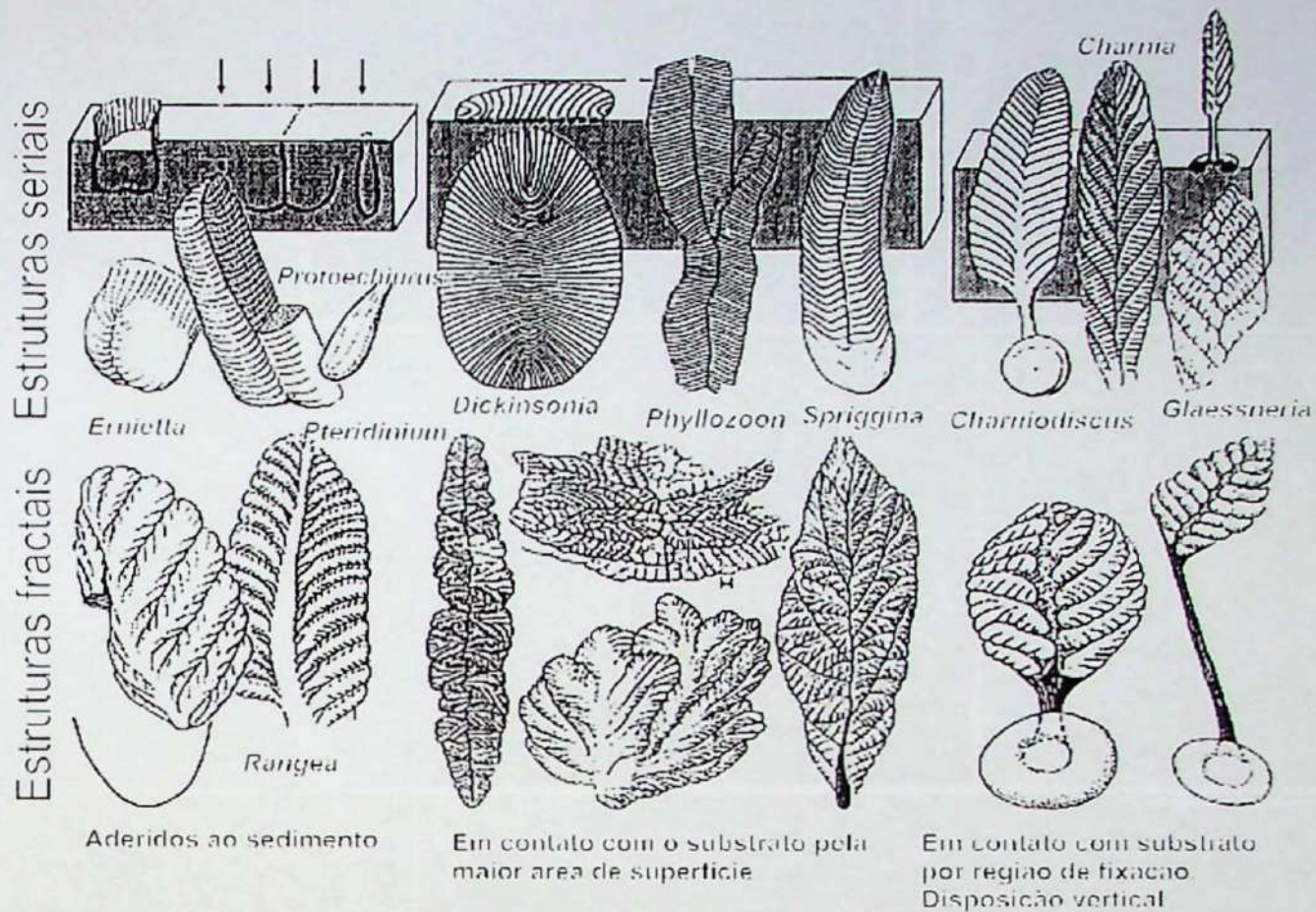


Figura 3. Organização estrutural e modos de vida dos vendobiontes. Modificado de Seilacher (1992) e Seilacher *et al.* (2003).

Outras morfologias da biota de Ediacara incluem as formas triradiais (e.g. *Tribrachidium*), tetraradiais (e.g. *Conomedusites*, relacionados aos Scyphozoa do Cambriano), pentaradiais (e.g. *Arkarua*, interpretado como um grupo ancestral dos equinodermos) e octoradiais (e.g. interpretados como afins aos octocorais) (Glaessner, 1984; Gehling, 1987; Tang *et al.*, 2008; Xiao e Laflamme, 2008) Não raro, também foram evidenciados metazoários caracterizados pela diferenciação ântero-posterior do corpo e bilateridade (e.g. *Spriggina*) ou com polarização de crescimento oral-aboral, capazes de sintetizar esqueleto (e.g. *Cloudina*) (Figura 4) (Grotzinger *et al.*, 2000; Fedonkin *et al.*, 2007).

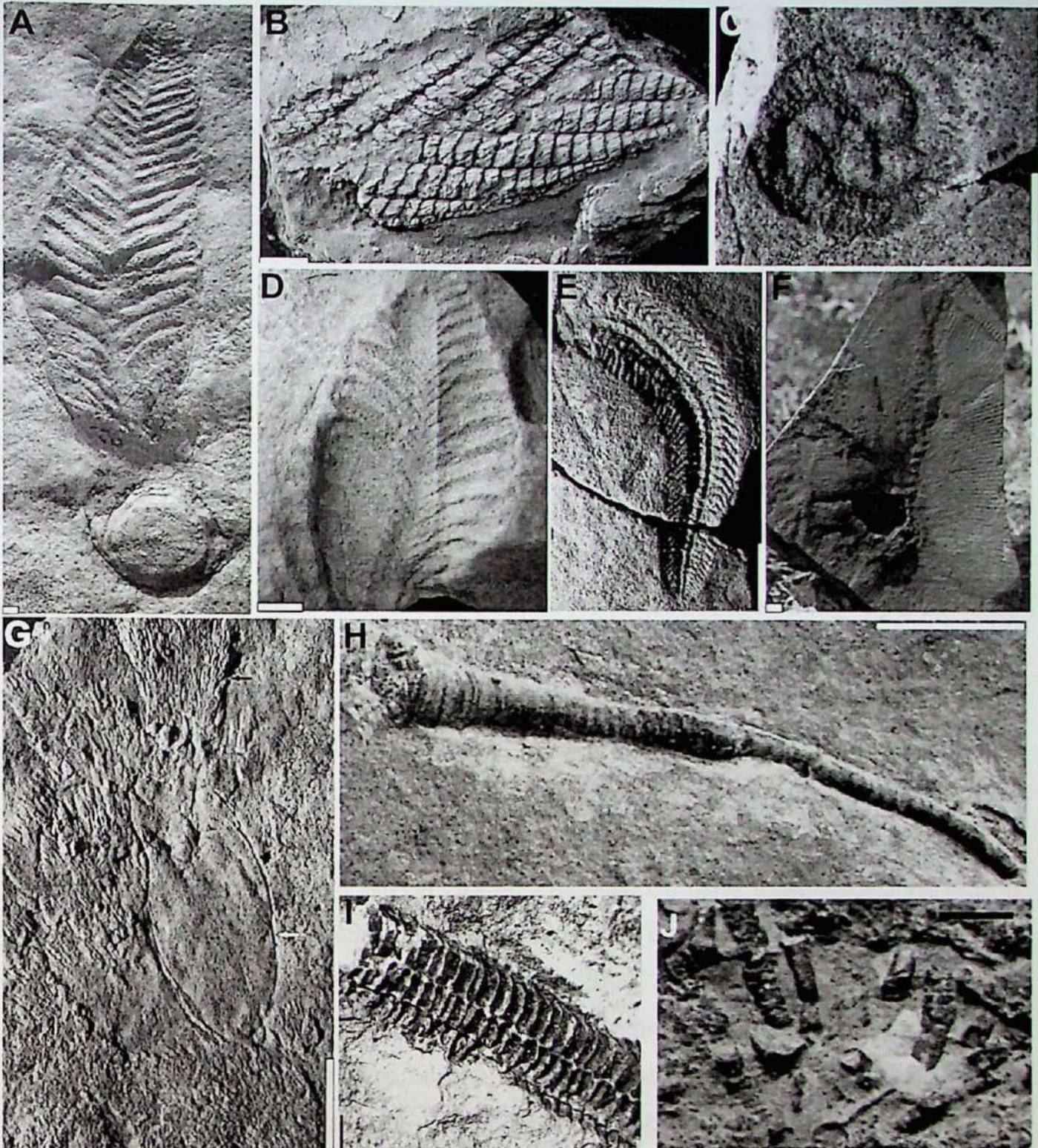


Figura 4. Planos corporais e morfologias da biota de Ediacara. (A) *Charniodiscus* frondoso; (B) e (D) *Charnia* e *Rangea* fractais; (C) *Tribrachidium*, de simetria triradial; (E) *Spriggina*, bilateral, com diferenciação ântero-posterior; (F) *Swartpuntia* frondoso; (G) *Kimberella* (seta branca), com traços de atividade (seta preta); (H) *Conotubus*; (I) *Corumbella*; e (J) *Cloudina*. Modificado de Xiao e Laflamme (2008) (A-G, escala 1 cm); Cai *et al.* (2011) (H, escala 1 cm); Pacheco *et al.* 2011b (I, escala 1 mm); Meira (2011) (J, escala 1 cm).

Também foram observadas morfologias de afinidades desconhecidas. As formas discoides são consideradas polifiléticas e já foram atribuídas desde a cnidários (Sprigg, 1947) e discos de fixação de formas frondosas eretas (Laflamme e Narbonne, 2008), até a colônias microbianas (Grazhdankin e Gerdes, 2007), rizoides de algas e protistas (McMenamin, 1986).

Estágios evolutivos e associações ecológicas

Conforme acima descrito, ao menos nos últimos estágios evolutivos, a biota de Ediacara não seria composta apenas por assembleias de organismos de corpo mole sem representantes taxonômicos atuais, mas também seria formada por metazoários (Shen *et al.*, 2008; Yuan *et al.*, 2011) que, por meio de associações ecológicas ainda pouco conhecidas, compuseram a primeira biosfera diferenciada de organismos macroscópicos e morfologicamente distintos, em termos de composição taxonômica, disparidade morfológica e complexidade de ecossistemas, em relação à subsequente biota do Fanerozoico (Xiao e Laflamme, 2008).

A última compilação de dados demonstrou que a biota de Ediacara apresenta registro em, pelo menos, 40 localidades, no mundo (Narbonne, 1998; Fedonkin *et al.*, 2007; Xiao e Laflamme, 2008), sendo temporalmente dividida em quatro assembleias fósseis bem definidas: Lantian, Avalon, White Sea e Nama (Waggoner, 2003; Xiao e Laflamme, 2008; Yuan *et al.*, 2011).

A assembleia fóssil Lantian compõem a mais recente descoberta de representantes da biota de Ediacara no mundo, tendo sido evidenciados nos folhelhos escuros do Membro II (<580 Ma) desta unidade, correlata à Formação Doushantuo, ao sul da China. Trata-se de uma associação variada e morfologicamente diferenciada de macrofósseis bentônicos, preservados em compressões carbonáceas (Yuan *et al.*, 2011), tais quais os fósseis de depósitos cambrianos. Estes fósseis são dominados em abundância por macroalgas, seguidos de organismos relacionados a cnidários (Van Iten *et al.*, *in press*) e vermes bilaterais, oriundos de regiões eufóticas. Lantian foi considerada mais antiga e taxonomicamente distinta da biota de Avalon, até então considerada a mais antiga das assembleias fósseis ediacaranas (Narbonne, 2011; Yuan *et al.*, 2011).

As impressões nos depósitos de arenito e leitos de cinzas vulcânicas de Newfoundland, Canadá (Clapham *et al.*, 2003) e rochas correlatas na Inglaterra, compõem a assembleia fóssil de águas profundas de Avalon (579 – 565 Ma) (Narbonne, 2005), estabelecida após a glaciação Gaskiers (580 Ma) (Narbonne e Gehling, 2003), em maior parte constituída por rangeomorfos modulares, mas também representada por formas cosmopolitas como *Charniodiscus*. Os fósseis foram preservados como comunidades *in situ*,

soterradas, em eventos episódicos, por cinzas vulcânicas (Narbonne, 2005; Xiao e Laflamme, 2008).

Fósseis evidenciados em White Sea, Rússia e na localidade correlata de Flinders Ranges, ao Sul da Austrália, compõem a assembleia fóssil de White Sea (560-550 Ma). Em especial, na Rússia, foi encontrada a associação considerada a de maior diversidade taxonômica, com prováveis animais bilaterais (*e.g. Kimberella*) (Fedonkin *et al.*, 2007) e icnofósseis horizontais (Martin *et al.*, 2000; Jensen *et al.*, 2006), datados entre 555 e 542 Ma. Os organismos mais diversos e melhor preservados, em ambas as localidades, foram depositados em ambiente marinho de águas rasas. A preservação excepcional destes fósseis pode ter sido impulsionada pelas vastas extensões de esteiras microbianas que recobriam o fundo oceânico e favoreceram a fossilização por moldagem desses organismos por meio de precipitação microbiana de minerais, formando máscaras mortuárias (Gehling, 1999).

A assembleia fóssil de Nama (550-541 Ma), na Namíbia, inclui vários rangeomorfos e ernietomorfos (Grazhdankin e Seilacher, 2002; 2005) além das carapaças mineralizadas de *Cloudina* e *Namacalathus*, evidenciados nos subgrupos Kuibis e Schwarzrand (ca. 549 a 542 Ma) (Grotzinger *et al.*, 1995, 2000). Estes fósseis foram preservados de modo tridimensional, preenchidos por sedimentos finos oriundos de tempestades ou fluxos de massa depositados em ambientes rasos dominados por ondas ou tempestades (Narbonne *et al.*, 1997).

Com exceção dos metazoários (Fedonkin *et al.*, 2007), a variedade de frondes bentônicas não mostra nenhuma evidência de região oral ou sistema digestório (Seilacher, 2007). A princípio, a ecologia ediacarana apresentava estrutura relativamente simples, dominada por seres osmotróficos epibentônicos, filtradores de carbono orgânico dissolvido na água dos oceanos (Laflamme *et al.*, 2009) e de partículas em suspensão, e herbívoros pastadores, que provavelmente digeriram esteiras microbianas abundantes em fundos de mar raso, antes da "Revolução Agronômica" (Seilacher e Pfluger, 1994 – *vide* item a seguir para maiores detalhes) e dos animais habitantes da endofauna (Dzik, 2007; Erwin e Tweedt, 2012). Ao contrário do que é descrito para as assembleias fósseis fanerozoicas, os organismos epibentônicos da biota de Ediacara foram predominantemente sésseis, afixados ao substrato por

uma estrutura de fixação (e.g. *Charnia*) (Laflamme *et al.*, 2007) ou jaziam livremente no assoalho oceânico (e.g. *Fractofusus*) (Gehling e Narbonne, 2007). Foram evidenciados alguns organismos endobentônicos de águas rasas (e.g. *Pteridinium*) e alguns semi-endobentônicos (e.g. *Ernietta*) (vide Figuras 3 e 4) (Dzik, 1999; Grazhdankin e Seilacher, 2002).

Apenas *Kimberella* parece ter se movimentado ativamente no sedimento (Figura 4G), pastando nas esteiras microbianas, como um dos forrageadores mais ativos (Fedonkin *et al.*, 2007). Dada a motilidade intermitente de *Dickinsonia* e *Yorgia*, é muito improvável que estes táxons tenham constituído pastadores ou forrageadores de depósitos. É possível que estes organismos tenham sido osmotróficos, alimentando-se por meio do contato íntimo de suas superfícies com os substratos microbianos (Gehling *et al.*, 2005). Os animais que desenvolveram motilidade desempenharam um papel secundário no Ediacarano, tendo em vista a menor diversidade e abundância de icnofósseis nas rochas, se comparadas ao registro Fanerozoico. Quase nenhum predador foi constatado nas primeiras assembleias fósseis ediacaranas (Jensen *et al.*, 2006; Xiao e Laflamme, 2008).

Em comparação aos ecossistemas modernos, a diversidade ecológica das diferentes assembleias fósseis ediacaranas é, pelo menos, uma ordem de magnitude menor. Estes organismos expandiram seu morfoespaço, e só então se diversificaram taxonomicamente, de modo circunscrito ao morfoespaço (Xiao e Laflamme, 2008).

As comunidades ediacaranas encontravam-se estruturadas em algas e cianobactérias como produtores primários (Xiao *et al.*, 2002). Mesmo diante da escassez de predadores e parasitas nas cadeias alimentares, até mesmo as comunidades ediacaranas mais antigas (ca. 575 Ma, Newfoundland) apresentavam subdivisão (estratificação) vertical e lateral de nichos de modo muito similar ao já documentado para as comunidades biológicas do Fanerozoico. As mais pronunciadas relações ecológicas interpretadas para essas comunidades são as de competição, inferidas justamente pela estratificação ecológica da biota de Newfoundland (Narbonne e Gehling, 2003; Laflamme e Narbonne, 2008). Entre os táxons evidenciados nesta assembleia fóssil, a ausência de região oral e trato digestório em ernietomorfos e rangeomorfos sugerem que estes grupos também tenham sido osmotróficos.

De fato, a estrutura fractal e o aumento da área de superfície dos rgeomorfos, por exemplo, poderia ter constituído uma adaptação à osmotrofia. As diferentes adaptações à osmotrofia refletiram um contexto de competição entre os táxons evidenciados em Newfoundland. *Rangea* e *Charnia*, por exemplo, ocupavam estratos ecológicos distintos no ambiente (Laflamme e Narbonne, 2008).

Em suma, a distinção na composição taxonômica e temporal de cada uma das assembleias fósseis supra descritas remete a diferentes associações ecológicas e a diferentes estágios evolutivos na biota de Ediacara. De fato, a mais recente e parcimoniosa explicação para a composição taxonômica da biota de Ediacara considera que alguns destes organismos eram metazoários verdadeiros – incluindo aqueles com simetria bilateral (Dzik, 2003; Fendokin *et al.*, 2007) – enquanto outros táxons permanecem filogeneticamente mal resolvidos, mesmo até a categoria de reino (Seilacher *et al.*, 2003).

White Sea e Newfoundland já contavam com metazoários bilaterais e indícios de mobilidade (>555 Ma, Martin *et al.*, 2000; Droser *et al.*, 2002; Liu *et al.*, 2010), mas Nama é o exemplo mais emblemático do momento evolutivo em que os táxons da biota de Ediacara apresentaram inovações ecológicas subseqüentes à competição e à mobilidade: biomineralização por calcificação (550 Ma, Grotzinger *et al.*, 2000; Brennan *et al.*, 2004), e predação (<549, Bengtson e Zhao, 1992; Hua *et al.*, 2003). Como citado anteriormente, não apenas em Nama, mas em registros de outras partes do mundo (e.g. Grupo Miette, Colúmbia Britânica, Canadá), *Cloudina* e outros dos mais antigos metazoários com carapaça, como *Namacalathus* (Grotzinger *et al.*, 2000; Hofmann e Mountjoy, 2001) são encontrados na mesma formação que os organismos ediacaranos de corpo mole, de modo intercalado, mas nunca de modo contextualizado no mesmo plano de acamamento, indicando que eles provavelmente ocuparam diferentes micro-habitats (Germs, 1972, 1983), como parte de um robusto e diverso ecossistema ediacarano.

Neste sentido, a interpretação mais recente sobre a ecologia do Ediacarano (Xiao e Laflamme, 2008) considera que seus organismos (metazoários e não metazoários) teriam realmente estabelecido uma bioesfera distinta em composição taxonômica, disparidade morfológica e complexidade de ecossistemas, em relação à subseqüente biota fanerozoica. A interpretação mais coerente das afinidades filogenéticas dessa biota é a de que ela foi

representada por uma variedade de clados de metazoários, alguns afins aos grupos atuais (e.g. Cnidaria) e outros tendo surgido após os poríferos e anteriormente aos protostômios e deuterostômios (Davidson e Erwin, 2010; Erwin, 2009; Sperling e Vinther, 2010; Xiao e Laflamme, 2008).

Poucos organismos Cambrianos foram interpretados como componentes da biota de Ediacara ou como seus descendentes (Jensen *et al.*, 1998). Os membros mais emblemáticos desta biota, tais como rangeomorfos e ernietomorfos, por exemplo, nunca foram registrados em contextos Cambrianos. Já foi aventado que o desaparecimento destes organismos “acolchoados” no registro não tenha ocorrido de fato, ao final do Ediacarano, mas constitua o fechamento de uma janela tafonômica, sem precedentes, até então mediada por atividade microbiana (Gehling, 1999). Esta biota teria, portanto, adentrado ao Cambriano, sem contudo ter encontrado condições favoráveis à sua preservação, talvez em função das atividades de bioturbação. Por outro lado, a escassez de fósseis da biota de Ediacara em excepcionalmente bem preservadas biotas Cambrianas, como o *Burgess Shale* marca um cenário, mais provável, de extinção ou, ao menos, restrição ecológica (Narbonne, 2005). Assumindo-se o último pressuposto, a despeito da trajetória evolutiva destes organismos, houve extinção de muitos táxons no limite Ediacarano/Cambriano (Xiao e Laflamme, 2008). Mesmo assim, são nas biotas que atestam o último momento evolutivo da biota de Ediacara que jazem as questões mais importantes e ainda não completamente respondidas da explosão de diversidade de formas de vida animal no Cambriano.

Do alvorecer ao estabelecimento dos ecossistemas dominados por metazoários

Sem dúvida, um dos mais profundos eventos na evolução da biosfera terrestre foi a emergência das formas de vida animal. Os metazoários apareceram muito antes da quase instantânea explosão da vida no Cambriano (Fedonkin, 2003), provavelmente antes dos registros mais antigos da biota de Ediacara (Shen *et al.*, 2008; Yuan *et al.*, 2011), e mesmo antes das mais extremas mudanças climáticas ou elevação nos níveis de oxigênio, no período Ediacarano (Yuan *et al.*, 2011; Brain *et al.*, 2012). Essas suposições são corroboradas por relógio molecular (e.g. grupos derivados de demo esponjas e

cnidários datados de ca. 700 Ma) (Conway Morris, 2000; Erwin *et al.*, 2011), biomarcadores de poríferos (ca. 635Ma) (Love *et al.*, 2009), espículas de ancestrais de possíveis Parazoa (grupos Otavi e Nama, 550 a 760 Ma) (Liu *et al.*, 2008; Brain *et al.*, 2012), fósseis de possíveis cnidários (Xiao *et al.*, 2000; Liu *et al.*, 2008; Van Iten *et al.*, *in press*) e potenciais embriões de metazoários, corroborando a existência mais recuada no tempo do modo de reprodução sexuada entre os Metazoa (Xiao *et al.* 1998; Xiao *et al.* 2000; Chen *et al.* 2002; Liu *et al.*, 2008) (para uma revisão mais detalhada *vide* Fairchild *et al.*, *in press*) (Figura 5).

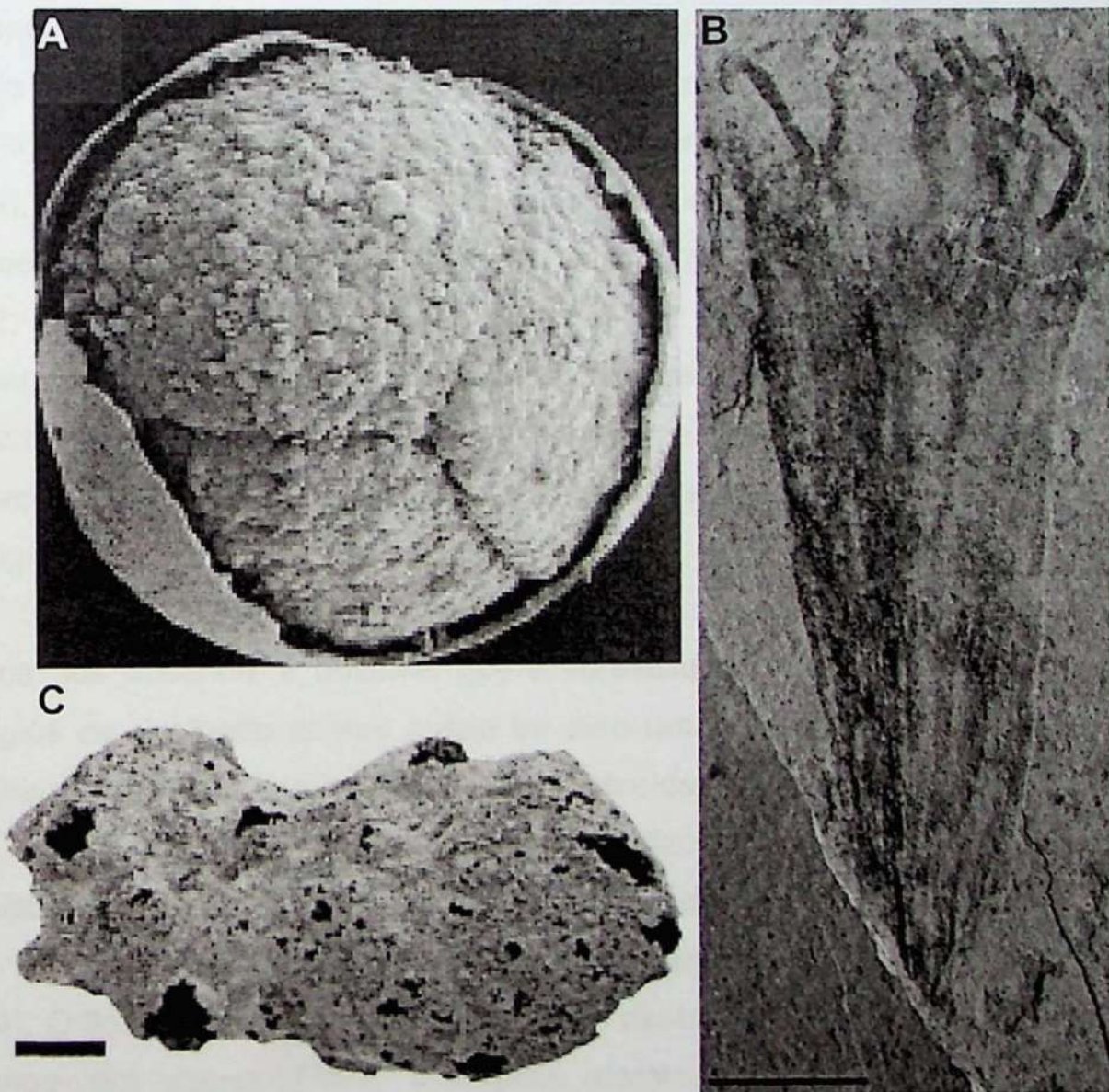


Figura 5. Os mais antigos indícios de vida animal na Terra. (A) Embrião fosfatizado atribuído a metazoário, datado em ca. 600 Ma (Formação Doushantuo, China), com cerca de 400 μm (Xiao e Knoll, 2000); (B) Possível Cnidária observado na Formação Lantian, China (ca. 580 Ma), escala de 2 mm (Yuan *et al.*, 2011; Van Iten *et al.*, *in press*); (C) Parazoa *Otavia* (grupos Otavi e Nama, 550 a 760 Ma), escala de 100 μm (Brain *et al.*, 2012).

É provável que, em seu alvorecer, os animais existissem à sombra de outras formas de vida (e.g. vendobiontes) e tiveram seus índices de abundância e riqueza elevados devido à reestruturação de ecossistemas apenas a partir do limite Ediacarano/Cambriano. Neste item serão discutidos os fatores que desencadearam não apenas a origem dos animais, mas o estabelecimento dos ecossistemas dominados por esse grupo de organismos.

Mesmo com evidência de vida animal antes de 600 Ma, dados geoquímicos demonstraram que os oceanos eram anóxicos e provavelmente ricos em ferro e enxofre (Halverson *et al.*, 2009) e, portanto, não adequados para proliferação das formas de vida animal (Catling *et al.*, 2005). A anoxia dos oceanos que ocorreu antes do Grande Evento de Oxigenação (GEO), há ca. 2.4Ga (Holland, 2002) também tem registros no Neoproterozoico, antes do Evento de Oxigenação do Neoproterozoico (EON) (Canfield, 1998; Holland, 2009), quando os isótopos de carbono e enxofre indicaram outro aumento no estado de oxidação da superfície da Terra (Knoll, 1986; Des Marais *et al.*, 1992; Canfield e Teske, 1996; Kaufman *et al.*, 1997), corroborado por formações de ferro bandadas (os BIFs) (Anbar e Knoll, 2002), que ocorrem tipicamente em águas profundas, anóxicas, com grandes quantidades de ferro solúvel e depositadas onde a água anóxica rica em ferro entra em contato com o oxigênio (Pierrehumbert *et al.*, 2011).

Durante o Neoproterozoico, mesmo em um contexto generalizado de anoxia nos oceanos, é possível que a versatilidade metabólica dos primeiros estágios de evolução animal possa ter sido um fator chave na emergência e estabelecimento do grupo (Budd, 2008; Schields-Zhou e Och, 2011), enquanto que o posterior evento de oxigenação viabilizou proliferação, complexidade, mobilidade e aumento do tamanho dos metazoários (Catling *et al.*, 2005).

Os primeiros protistas tecados surgiram a ca. 750 Ma (Butterfield, 2004). O florescimento e a complexificação destes organismos, no Ediacarano, resultou em comunidades biológicas dominadas por protistas gigantes (vendobiontes e xenofióforos). Provavelmente devido à ausência de macro predação, os metazoários surgiram e permanceceram à sombra destes organismos até que uma revolução ecológica causou inovações nas populações e mudanças nos valores adaptativos, podendo ter levado à extinção dos grandes protistas e ao estabelecimento dos ecossistemas

dominados por metazoários no limite Ediacarano/Cambriano (Seilacher, 2007; Erwin e Tweedt, 2012). Uma vez estabelecidas essas relações ecológicas (*e.g.* predação e parasitismo), revelou-se o equilíbrio dos ecossistemas (Seilacher, 2007).

Deste modo, é mais provável que, no intervalo glacial entre ca. 720 Ma e 635 Ma, as primeiras linhagens de animais tivessem divergido de seus ancestrais unicelulares eucariontes (Peterson *et al.*, 2008), provavelmente em íntima proximidade com ambientes marinhos congelados, anóxicos e ferruginosos (Canfield *et al.*, 2008). De fato, quase que concomitantes ou pouco posteriores ao registro dos primeiros protozoários rizópodes (ca. 720 a 700 Ma) (*e.g.* Fairchild *et al.*, 1978; Zaine *et al.*, 1989; Conway Morris, 2000), os poríferos passaram a constituir uma forma complexa de organização de protozoários em colônias, mesmo que ainda sem o estabelecimento de um nível de organização que envolvesse uma forma padronizada reconhecível, tecidos verdadeiros e sistema nervoso, assim como atestado nos metazoários (Boero *et al.*, 2005).

A Formação Lantian, no sul da China revelou a mais antiga associação Ediacarana já documentada (ca. 635-542 Ma), sugerindo que a diversificação morfológica e macroscópica dos eucariontes aconteceu, a exemplo dos Metazoa, já no início do Ediacarano, logo após a glaciação Marinoana (Yuan *et al.*, 2011), provavelmente sob condições anóxicas (Narbonne, 2011).

Assim, é muito provável que não apenas a origem, mas os episódios biológicos, entre os Metazoa, tais como o estabelecimento da biomineralização e da bilateridade tenha ocorrido por meio de gargalos evolutivos, evolução aos saltos ou exaptação. Qualquer que seja o modo como a evolução operou na origem e diversificação de organismos com estas características, esta pode ter sido impulsionada por grandes mudanças nas condições ambientais, tais como (1) a ruptura dos supercontinentes (McKerrow *et al.*, 1992), que resultou na formação de diferentes ambientes (rasos, plataformas ricas em nutrientes e áreas costeiras) e no aumento da abundância de margens passivas que também podem estar diretamente relacionados à proliferação biológica (Valentine e Moores, 1970; McMenamim e McMenamim, 1990); (2) a elevação do nível dos oceanos (Hallam, 1984); (3) a crise nos nutrientes; (4) as flutuações nos teores de oxigênio (Schields-Zhou e Och, 2011) e nos níveis de

dióxido de carbono da atmosfera (Brasier, 1992); (5) a mudanças na química dos oceanos (Lowenstein *et al.*, 2001); e (6) a grandes eventos de glaciação (Hoffman *et al.*, 1998a; Hoffman e Schrag, 2002).

As mudanças na química dos oceanos podem ter desencadeado importantes transformações na biota, incluindo o aumento da biomassa animal e a síntese de esqueletos biomineralizados (Brasier, 1992; Cook, 1992). A esqueletogênese foi, sem dúvida, determinante na evolução do grupo e de suas relações ecológicas, no Cambriano, seja como adaptação ou como exaptação à predação (*e.g.* Knoll, 2003). Neste sentido, a extraordinária expansão e diversificação dos metazoários implicaram no surgimento de organismos com os mais variados fenótipos, revelados na co-evolução predador-presa. Uma biosfera ediacarana pode ter impulsionado o aparecimento de muitos grupos de organismos biomineralizados (*e.g.* *Cloudina*) e sem esqueleto mineralizado (*e.g.* *Pikaia*); estes últimos, representados sob a forma de icnofósseis e/ou somatofósseis, no registro fóssil do Cambriano. Neste sentido, predadores e presas poderiam apresentar os mais diversos aparatos adaptados ao contexto de predação (*e.g.* biomineralização e liberação de substâncias tóxicas).

A extinção dos organismos ediacaranos de corpo mole e a irradiação dos metazoários capazes de realizar esqueletogênese, no planeta, pode ser atribuída à engenharia de ecossistemas *i.e.* modificações no ambiente abiótico pela atividade de grupos de organismos (neste caso, metazoários) capazes de alterar fluxo de energia, disponibilidade de nutrientes e outros recursos. Essas modificações geram uma reestruturação de ecossistemas que pode influenciar na evolução e na ecologia de outros seres vivos (*e.g.* vendobiontes) (Jones *et al.*, 1994, 1997; Seilacher, 2007; Wright e Jones, 2006; Erwin, 2008), uma vez que podem criar, modificar ou destruir os nichos de outras espécies, e, até mesmo, interferir na diversidade das espécies (Erwin e Twedt, 2012).

A engenharia de ecossistemas pode ser exemplificada em dois momentos na história evolutiva dos organismos multicelulares. Primeiro, durante as atividades dos poríferos, no limite Criogeniano/Ediacarano e, mais tarde, pela evolução e então atividade dos organismos bilaterais da endofauna. Esses momentos evolutivos resultaram na formação de novas relações ecológicas, que incluíram a evolução do zooplâncton, principal conector entre

os sistemas pelágicos e bentônicos; e o advento da predação entre os Metazoa (Butterfield, 1997; Erwin *et al.*, 2011), estabelecendo ecossistemas dominados por animais (*vide* subitem 1.1., Fosfogênese, para uma interpretação sobre a influência dos metazoários na fosfogênese no Neoproterozoico, Brasier e Callow, 2007).

De acordo com Sperling *et al.* (2011), as atividades de engenharia com maiores implicações evolutivas são as que afetam a disponibilidade de recursos. As esponjas, por exemplo, removem matéria orgânica dissolvida e bactérias da coluna d'água e, quando abundantes, ainda podem transferir grande quantidade de carbono para o sedimento, transformando a geoquímica do ambiente.

No Ediacarano, a interface sedimento/água estaria efetivamente ocupada por esteiras microbianas. Neste contexto, é possível que a água e o oxigênio não circulassem livremente no substrato, circunscrevendo a biota à superfície recoberta por esteiras microbianas, nos níveis mais rasos. O substrato anóxico, por sua vez, era habitado por bactérias redutoras de sulfato que, em função das emissões de sulfeto de hidrogênio, tornaram o substrato tóxico a maioria dos outros organismos (Gehling, 1999; Seilacher, 1999). Deste modo, apenas icnitos horizontais foram registrados em rochas siliciclásticas, neste intervalo de tempo (há ca. 560 Ma) (Martin *et al.*, 2000; Narbonne, 2005).

O limite Ediacarano/Cambriano foi marcado por pronunciadas excursões negativas de isótopos de carbono, em carbonatos, refletindo um intenso evento de anoxia nos mares rasos (Narbonne, 2005; Kimura e Watanabe, 2001). Em seguida, o registro fóssil do Eocambriano apresenta maior diversidade de icnofósseis e, pela primeira vez, verticais (Crimes, 1987). Esses icnofósseis mostram que os organismos começaram a utilizar o substrato para proteção e/ou forrageamento e refletem um período de reestruturação ecológica que se estabeleceu no Eocambriano e foi denominado "Revolução Agronômica" (Seilacher e Pflüger, 1994) ou "Revolução do Substrato Cambriano" (Bottjer *et al.*, 2000). Antes desta revolução ecológica, os organismos osmotróficos viviam fixos ao substrato e os poucos táxons providos de motilidade (*e.g.* *Kimberella*) apenas pastavam sobre as esteiras microbianas (Figura 6) (Bottjer *et al.*, 2000).

O comportamento fossorial dos animais no Eocambriano foi primeiramente viabilizado pelos pequenos seres da meiofauna que habitavam

os espaços entre os grãos de areia e as esteiras microbianas, revolvendo grãos e desestabilizando as esteiras. Os metazoários irromperam a barreira de habitat das esteiras microbianas, promovendo uma engenharia de ecossistemas, uma vez que viabilizaram a penetração de água e oxigênio em uma considerável profundidade abaixo da superfície. Deste modo, as bactérias redutoras de sulfato ficaram restritas a camadas mais profundas, permitindo o estabelecimento de novos habitats e nichos para diversos organismos que não apenas evoluíram e proliferaram táxons na infauna (Bottjer *et al.*, 2000; Seilacher *et al.*, 2005), como também disponibilizaram recursos alimentares para os metazoários bentônicos (Lohrer *et al.*, 2004). Tanto os animais que exploraram os recursos do substrato, quanto os pequenos seres da meiofauna funcionaram como engenheiros de ecossistema, construindo oportunidades ecológicas e evolutivas, tanto para seu próprio clado quanto para os outros que eles afetaram (Erwin e Twedt, 2012).

Considerando que a esqueletogênese e as atividades na infauna sejam estratégias também atribuídas à pressão de predação e, uma vez que os animais capazes de sintetizar esqueletos e os exploradores de substrato surgiram quase que ao mesmo tempo no registro, há um forte argumento de que a predação também tenha se revelado um fator ativo na reestruturação dos ecossistemas (Dzik, 2007).

Assim, a complexidade das teias tróficas não aumentou significativamente apenas devido ao aparecimento das primeiras formas de vida animal, mas também devido às intrínsecas mudanças que eles causaram no ambiente e à co-evolução predador/presa, refletida na aquisição independente de esqueletos de animais e exploração de novos habitats, culminando na explosão cambriana (Stanley, 1973; Conway Morris e Robison, 1986; Bengtson, 1994; Wood, 2011).

Diante do estabelecimento de ecossistemas ecologicamente mais favoráveis aos metazoários, no contexto das mudanças provocadas pela "Revolução Agronômica", é muito provável que os vendobiontes e os demais protistas gigantes do Ediacarano tenham sido extintos *a priori* por condições ambientais desfavoráveis e, também, por predação e/ou competição (Figura 7). Também é bem possível que, a partir de um contexto ecológico estruturado por metazoários, os protistas gigantes tenham evoluído no sistema de intraguiladas

dominados pelos metazoários, para clados de tamanho reduzido e em habitats mais improváveis de ocorrer sobreposições de nicho.

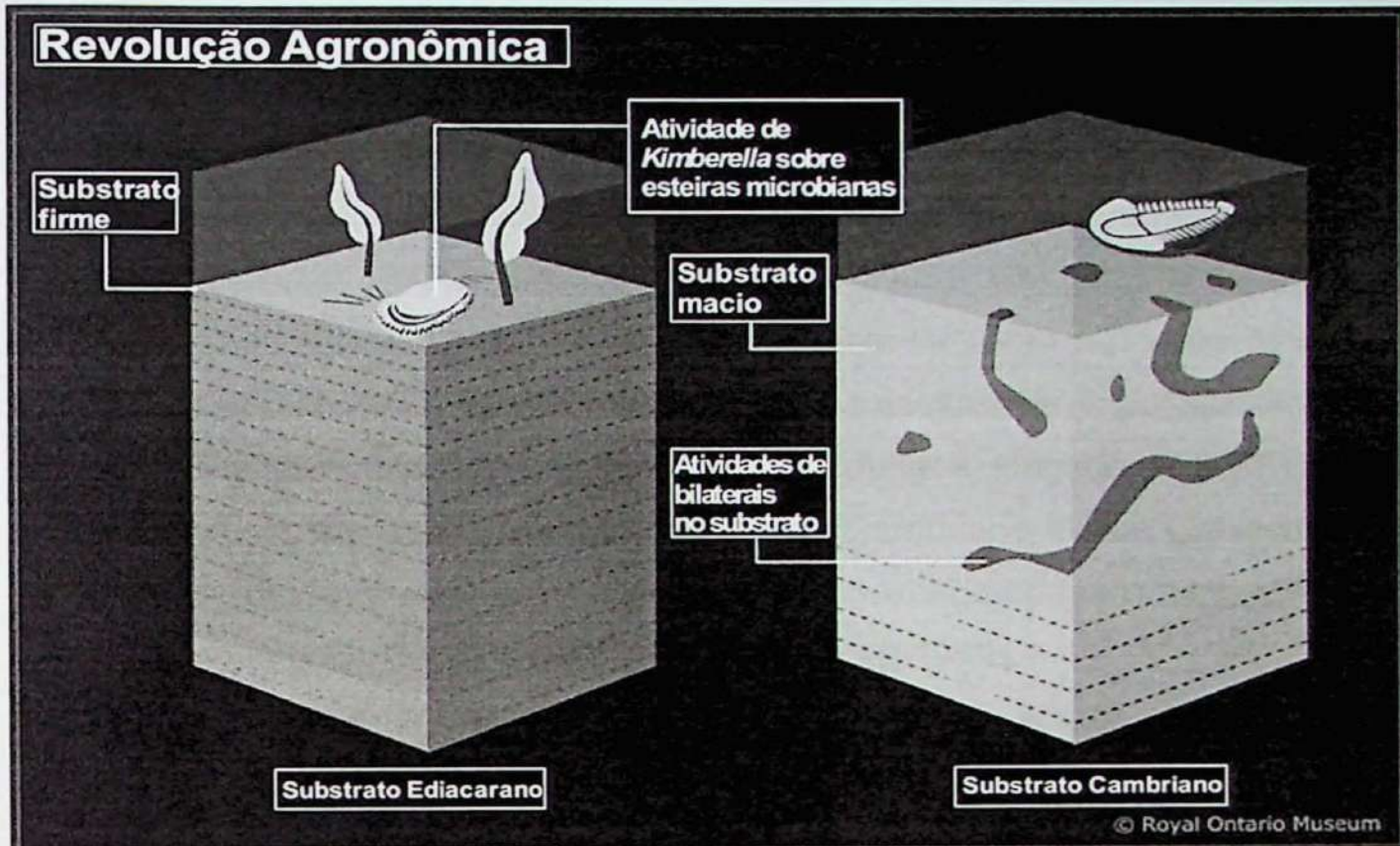


Figura 6. "Revolução Agronômica". Notar as diferenças entre os substratos Ediacarano e Cambriano. Modificado de <http://www.burgess-shale.rom.on.ca>



Revolução Agronômica

Figura 7. Modos de vida e relações ecológicas antes e depois da "Revolução Agronômica". (A) Biota de Ediacara, dominada por organismos osmeotróficos; (B) Biota Cambriana, dominada por metazoários dos mais variados modos de vida, locomoção e relações ecológicas. Imagens de Peter Trusler e John Sibbick (<http://museumvictoria.com.au>).

O registro dos cnidários Medusozoa no Ediacarano

Desde sua descoberta original (Sprigg, 1947), muitos fósseis ediacaranos têm sido atribuídos a cnidários Medusozoa, em função da forma discoidal, pliability e antiguidade, atribuída à proximidade aos nós basais na evolução dos Metazoa.

Os cnidários são os primeiros animais com tecidos verdadeiros, músculos e órgãos sensoriais. Esse grupo jaz na base da evolução dos metazoários, uma vez que são diblásticos, têm simetria radial e não possuem sistema nervoso central. Todos os medusoides Pré-cambrianos são Neoproterozoicos, em sua maioria, Ediacaranos, e viveram em um contexto em que todos os animais similares aos modernos estavam ausentes. Os cnidários pré-cambrianos, aparentemente, carregaram em seu grupo, as fundações para a organização dos metazoários (Boero *et al.*, 2005). Contudo, a falta de estruturas diagnósticas da morfologia dos cnidários, tal como o padrão básico dos canais radiais, em fósseis de medusas ediacaranas impossibilitaram interpretações taxonômicas mais detalhadas (Young e Hagadorn, 2010). O registro de medusas de Scyphozoa remonta ao Cambriano Médio (Devereux, 2001), mas as formas mais derivadas de Scyphomedusae não foram constatadas até o Carbonífero (Ossian, 1973; Foster, 1979).

Os tubos de *Protoconites minor* e *Calyptrina striata*, fósseis de compressão carbonácea constatados nos folhelhos da Formação Doushantuo, sul da China, já foram aventados como cifopolipoides neoproterozoicos (Xiao *et al.*, 2002). Todavia, devido à insuficiência de características diagnósticas semelhantes a outros cnidários, possíveis cifozoários, tais como *Cambrohytium major*, do Mesocambriano (Conway Morris e Robison, 1988), as afinidades de *P. minor* permanecem incertas; e este já foi, também, relacionado a algas eucariontes (Xiao *et al.*, 2002). Do mesmo modo, *C. striata* já foi considerada um possível verme ou pogonóforo (Sokolov, 1967, 1997; Chen *et al.*, 1994).

Até o momento, as formas polipoides de cifozoários mais antigas podem ser atribuídas aos possíveis conularídeos da biota de Lantian (Van Iten *et al.*, *in press*), à *Vendoconularia* do Neoproterozoico (Ivantsov e Fedonkin, 2002; Van Iten *et al.*, 2005; Leme, 2006; Leme *et al.*, 2008a, b), a outras formas polipoides do Neocambriano (Hughes *et al.*, 2000) e ao gênero *Olivoooides*, do Eocambriano (Figura 8) (Zhao e Bengston, 1999).

Inseridos em contexto ediacarano, os fósseis de *Corumbella weneri*, assim como seus correlatos da biota de Ediacara, podem ser atribuídos aos Vendobionta ou aos Metazoa. Não raro, quando interpretados como Metazoa, os espécimes de *Corumbella* foram inseridos no filo Cnidaria, classe Scyphozoa, e associados, em muitos aspectos, aos coronados viventes (Hahn

et al., 1982; Leslie et al., 2001; Babcock et al., 2005) e aos fósseis de Conulatae (Collins et al., 2000; Hagadorn e Waggoner, 2000; Babcock et al., 2005) (vide item 6 Discussões). Neste sentido, se a hipótese de que os fósseis *C. weneri* reúnem características comuns tanto aos cifistomas de coronados quanto às tecas de conulários for verdadeira, esta grupo pode constituir o primeiro representante já documentado entre os Scyphozoa, no Neoproterozoico (Waggoner e Collins, 2004).

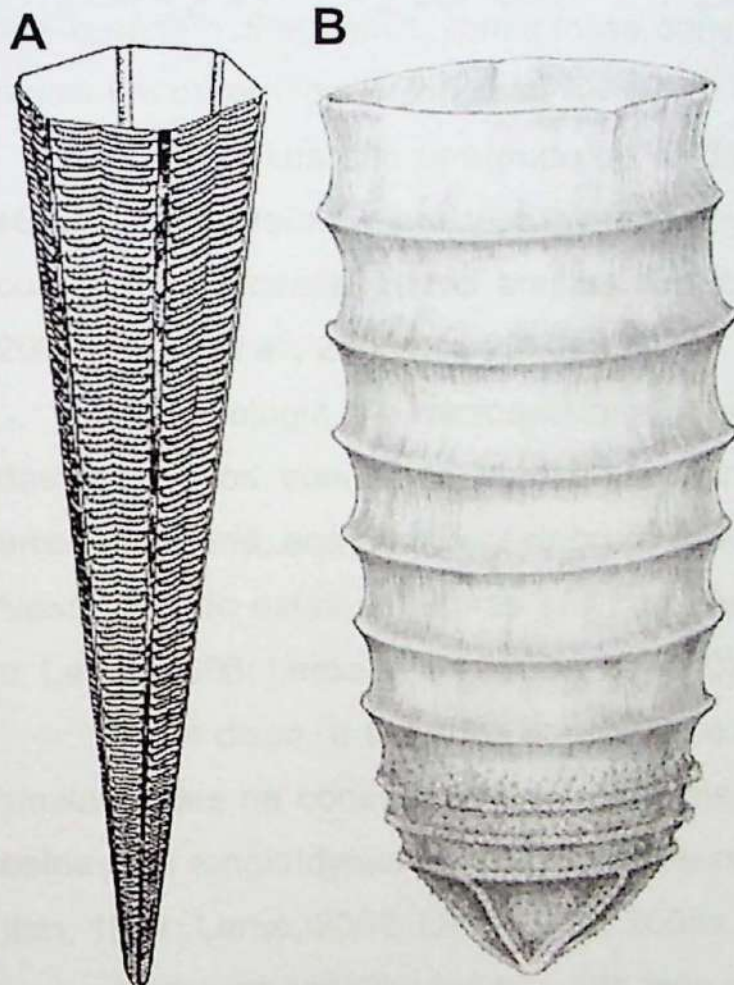


Figura 8. Duas das formas mais antigas polipoides Scyphozoa. (A) *Vendoconularia* (Neoproterozoico, Rússia) (Ivantsov e Fedonkin, 2002); (B) *Olivoooides* (Eocambriano, China) (Zhao e Bengston, 1999)

Descrição dos pólipos de coronados e conulários (Scyphozoa)

Até algumas décadas, aceitava-se o nome genérico *Stephanoscyphus* para a designação dos pólipos que produziam medusas de até três diferentes gêneros modernos: *Atorella*, *Linuche*, e *Nausithoe* (Werner, 1967; 1971; 1973; 1979). Posteriormente, foi proposto o nome genérico *Stephanoscyphistoma* – ou estafanocifístoma – para abarcar as espécies de coronados (Scyphozoa) cuja designação de família ou gênero é incerta, tanto para pólipos preservados, como para descrições antigas e/ou inadequadas (Jarms, 1991).

Neste contexto, a Ordem Coronatae Haeckel, 1880 passou a ser representada por seus cifistomas que apresentam um envoltório duplo de periderme (cone peridérmico), cuja morfologia externa é compatível com as cúspides internas (Chapman e Werner, 1972), e, no qual todas as partes moles do animal estão contidas (Wurmbach e Siewing, 1985). Este é um caráter distintivo em relação às outras ordens atuais de Scyphozoa, que aproxima os coronados da ordem fóssil Conulata (Werner, 1973). De fato, Werner (1973) sugeriu que Coronatae fosse ponderada como a ordem basal de Scyphozoa e que o gênero *Stephanoscyphus* fosse considerado o “elo” entre os Scyphozoa atuais e a ordem fóssil Conulata.

Os Conulata são um grupo de cnidários marinhos extintos, bentônicos, sésseis da epifauna, com teca piramidal, alongada e, na maioria das vezes, com quatro faces e quatro arestas (Babcock, 1991; Van Iten, 1991; Leme, 2006; Leme *et al.*, 2008a, b, 2010).

A morfologia e a microestrutura internas das arestas e linhas medianas das tecas dos conulários apresentam similaridades, em número, tamanho, arranjo e forma, aos septos gástricos e estruturas da periderme dos coronados. Neste sentido estas estruturas são consideradas homólogas (Van Iten, 1992a, b; Leme, 2006; Leme *et al.*, 2008a, b, 2010).

Além disso, a teca dos conulários e a periderme dos coronados exibem similaridades na construção e no crescimento, na ornamentação externa, com estriações longitudinais e transversais, e no modo de reparo das injúrias (Van Iten, 1991; Leme, 2006; Leme *et al.*, 2008a, b, 2010).

Uma vez constituídos por uma teca piramidal, de quatro faces, em seção transversal, os conulários tendem a apresentar forma geométrica da teca quadrada. Também já foram descritos conulários com três, cinco ou seis faces (Babcock *et al.*, 1987b; Leme, 2002; Leme *et al.*, 2004; Van Iten *et al.*, 2005), ou, até mesmo, de teca cônica, refletida em corte transversal circular (Bischoff, 1978).

Por apresentar uma forma geométrica cônica, os pólipos dos coronados são caracterizados por uma seção transversal circular. Enquanto os demais cifistomas, entre os Scyphozoa, apresentam a periderme nua, os espécimes de *Stephanoscyphus* possuem periderme quitinosa não mineralizada (Dunn, 1982). Tanto a periderme dos coronados, quanto a teca dos conulários recobre

a maior parte do pólipo. Contudo, a teca dos conulários pode ser mineralizada, de constituição quitino-fosfática (Marques e Collins, 2004; Leme, 2006; Leme *et al.*, 2008a, b, 2010).

Recentemente, a recodificação de alguns caracteres dos conulários foi refletida em um reposicionamento sistemático em relação aos Medusozoa (Marques e Collins, 2004; Van Iten *et al.*, 2006) e em uma nova hipótese de relacionamento para o táxon: os conulários seriam grupo-irmão dos coronados (Van Iten *et al.*, 2006; Leme, 2006; Leme *et al.*, 2008a, b, 2010).

Estruturação da biota Ediacarana no Grupo Corumbá

Conforme o que foi exposto no subitem 1.1., alguns importantes eventos globais que ocorreram no Pré-Cambriano, de fato, precedem momentos de complexificação da vida (e.g. fosfogênese e origem da vida megascópica). Contudo, até recentemente, alguns desses eventos ainda não foram completamente estudados e/ou registrados no Brasil. A exemplo dos registros mundiais de fosfogênese, por exemplo, os únicos depósitos de fosforito significativos reconhecidos no Brasil foram encontrados no Grupo Bambuí (MG, TO e BA) (Dardenne *et al.*, 1986).

Estudos mais recentes trouxeram nova luz sobre outra ocorrência importante de rochas fosfatadas no Grupo Corumbá: o topo da Formação Bocaina (Boggiani, 1998; Fontaneta, 2012). Esta é caracterizada por dolomitos com estromatólitos abundantes, oncólitos e oólitos, e rochas fosfatadas recentemente interpretadas como formada em laguna de água rasa, durante a fase de margem continental passiva da Bacia Corumbá (Fontaneta, 2012). Esta unidade é mais antiga que a formação sobrejacente Tamengo, datada em 543 Ma (U / Pb) (Babinski *et al.*, 2006, 2008; Simon, 2007), e localmente apresenta *tubestones* como aqueles identificados nas capas carbonáticas pós-Marinoanas, acima da Formação Puga (glaciogênica), 400 km ao norte (Nogueira *et al.*, 2003). Isso insere os fosfatos do Bocaina perfeitamente dentro do contexto temporal de críticos eventos tectônicos, climáticos e biogeoquímicos, incluindo a fosfogênese, no final do Proterozoico.

Estudos em rochas fosfatadas da Formação Bocaina (Fontaneta, 2012; Moraes, submetido) e na subjacente Formação Urucum (Grupo Jacadigo) (Fairchild *et al.*, 1978) revelaram a presença de *Vase Shaped Microfossils*

(VSMs) semelhantes aos já observados em rochas neoproterozoicas em outros lugares, tais como EUA, China, Mongólia e Namíbia (Bloeser *et al.* 1977; Bosak *et al.*, 2011). Estes microfósseis compreendem a mais antiga evidência de protistas heterotróficos eucariontes (Porter e Knoll, 2000, Poter *et al.*, 2003). Os VSMs tendem a ser maiores no topo fosfatizado da Formação Bocaina que na Formação Urucum, indicando uma possível maior oferta de nutrientes neste período (Morais *et al.*, submetido).

Deste modo, mesmo necessitando de melhor detalhamento do escopo temporal, as relações entre as formações Bocaina e Tamengo (Grupo Corumbá), revestem-se de importância, uma vez que encerram, em seus registros, dois momentos evolutivos que podem compreender evidências adicionais da associação de importantes inovações biológicas, posteriores a grandes eventos fosfogenéticos, no Pré-Cambriano: (1) o subjacente, composto por microrganismos, dentre eles, eucariontes, em estromatólitos fosfatizados, no topo da Formação Bocaina; e (2) o subsequente, dominado por organismos macroscópicos, como os metazoários *Cloudina* e *Corumbella*, na Formação Tamengo (Hahn *et al.*, 1982; Zaine e Fairchild, 1987; Zaine, 1991; Fairchild *et al.*, *in press*).

De acordo com um modelo não uniformitarista proposto por Boggiani (2010) e conforme estudos realizados por Freitas *et al.* (2011), a porção sul da Faixa Paraguai não apresentaria evidências contundentes de sedimentação glacial durante o Neoproterozoico. Neste contexto, vigorosos processos de surgências marinhas, característicos da evolução de bacias do tipo *rift*, teriam resultado no aporte de nutrientes, intensificado pela restrição da faixa oceânica ao Equador, em condições mais características de *Slushball Earth* (Hyde *et al.*, 2000; Kaufman, 2007) que de *Snowball Earth* (Kirschvink, 1992).

Em uma recente análise dos fosforitos do topo da Formação Bocaina (Fontaneta, 2012), foi proposta uma nova interpretação para a gênese destes depósitos. Em um contexto de sedimentos ricos em matéria orgânica, o fósforo seria disponibilizado para as águas intersticiais, resultando na formação de fosforitos, na eodiagênese.

A despeito das explicações para a disponibilidade de nutrientes nos oceanos do Neoproterozoico, somando-se às evidências constatadas após os eventos mundiais de oxigenação (Canfield, 1998; Holland, 2009), o surgimento

dos primeiros organismos megascópicos, evidenciados na Formação Tamengo, bem como em outras partes do mundo (e.g. Lantian, Newfoundland, White Sea e Grupo Nama, Grotzinger *et al.*, 1995, 2000; Narbonne, 2005; Fedonkin *et al.*, 2007; Yuan *et al.*, 2011) também, muito provavelmente, poderia estar relacionado aos grandes eventos de fosfogênese (*vide* item 1.1.), deste limite de tempo (Papineau, 2010).

Em outro recente trabalho sobre a quimioestratigrafia da Formação Tamengo, Boggiani *et al.* (2010) reuniram dados que vieram agregar mais conhecimentos para o estabelecimento de relações desta formação com outras unidades ediacaranas no mundo. As incursões negativas de $\delta^{13}\text{C}$ foram detectadas na base da Formação Tamengo (ca. 543 Ma), limitada sob a primeira ocorrência de conchas de *Cloudina*. Estas incursões coincidem com o topo da Formação Doushantuo, China (ca. 551 Ma) (Zhou e Xiao, 2007; Sawaki *et al.*, 2010), a base do Subgrupo Kuibis (Grupo Nama, Namíbia) (Grotzinger *et al.*, 2000) e a anomalia negativa de Shuram (Grupo Nafun, Oman) (Brasier *et al.*, 2000; Le Guerroué e Cozzi, 2010). Todas as incursões negativas, contudo, ocorrem bem posteriormente à glaciação Gaskiers, ca. 583 Ma, não podendo, portanto, ser relacionadas a esse evento.

O topo da Formação Tamengo apresenta um *plateau* ubíquo de $\delta^{13}\text{C}$ com valores positivos entre +3 e +5‰, que está associado às ocorrências de *Cloudina* e *Corumbella* (Boggiani *et al.*, 2010). Esses patamares de valores positivos também foram registrados nas formações Blueflower e Risky, Montanhas Mackenzie (Canadá) (Walter *et al.* 2000) e na Namíbia (Subgrupo Schwartrand). Nesta última unidade, o *plateau* positivo também é de +5‰ (ca. 549 Ma) (Grotzinger *et al.*, 1995; Saylor *et al.*, 1998).

Uma vez que o soterramento da matéria orgânica permite a liberação de oxigênio pela fotossíntese na atmosfera, elevados níveis de $\delta^{13}\text{C}$ resultam em uma queda nos níveis de CO_2 atmosférico, implicando no aumento da produção de oxigênio (Schiels-Zhou e Och, 2011). Neste sentido, a variação global de isótopos de carbono pode ser atribuída à oxidação de um vasto e profundo oceano, com carbono orgânico dissolvido (Rothman *et al.*, 2003).

Assim, a despeito dos modelos para grandes mudanças climáticas, tectônicas e/ou biogeoquímicas, para o Grupo Corumbá (Boggiani, 2010, Freitas *et al.*, 2011), e do mesmo modo que observado em outros registros no

mundo, os fosforitos evidenciados no topo da Formação Bocaina (Boggiani *et al.*, 1993, 1998; Fontaneta, 2012) e o *plateau* de isótopos positivos de carbono no topo da Formação Tamengo (Boggiani *et al.*, 2010) somam evidências que podem refletir condições favoráveis a origem e/ou estabelecimento e proliferação dos animais, neste período.

Considerando que a esqueletogênese e as atividades na infauna apresentem registros contemporâneos no mundo, a fixação dessas inovações morfológicas e ecológicas já foram aventadas como respostas à predação, em estratégia de co-evolução (Dzik, 2007), viabilizada pela engenharia de ecossistemas (Erwin e Twedt, 2012), no contexto da “Revolução Agrônômica” (Seilacher e Plufger, 1994), no limite Ediacarano/Cambriano (*vide* item 2). Neste contexto, no Brasil, *Corumbella* está entre os primeiros metazoários capazes de realizar esqueletogênese orgânica ou, ao menos, fracamente mineralizada (Warren *et al.*, *in press*) e as conchas de *Cloudina* representam o mais antigo animal com esqueleto biomineralizado, com potenciais marcas de predação, já constatadas em outros registros, no mundo (Bengtson e Zhao, 1992; Hua *et al.*, 2003).

De fato, a biota que se estabeleceu na Formação Tamengo, e suas correlatas dos grupos Itapucumi, Paraguai e Arroyo del Soldado, Uruguai (sul americanas) (Gaucher *et al.*, 2003; Boggiani e Gaucher, 2004; Warren *et al.*, 2011) e, possivelmente, Formação Wood Canyon (norte americana) (Hagadorn e Waggoner, 2000), podem ser comparadas às associações fósseis do tipo Nama. Ambos os tipos de assembleia fóssil, americana e africana, compartilham momentos evolutivos e ecológicos ímpares na história dos metazoários (*e.g.* primeiros indícios de esqueletogênese) (Germs, 1972; Hua *et al.*, 2003; Warren *et al.*, *in press*).

Ainda, a Formação Wood Canyon também apresenta fósseis frondosos (*e.g.* *Swartpuntia*) associados à *Corumbella*. Entre as assembleias fósseis americanas e Nama, também há similaridades quanto às datações para os contextos onde foram evidenciados os metazoários esqueletonizados *Cloudina* e *Namacalathus* (ca. 549 a 542 Ma) (Grotzinger *et al.*, 1995, 2000) e *Corumbella* e *Cloudina* (ca. 543 Ma) (Babinski *et al.*, 2006, 2008). A Formação Tamengo e Grupo Nama também apresentam similaridades quimioestratigráficas (Boggiani *et al.*, 2010), como por exemplo, valores

semelhantes para as variações positivas e negativas dos isótopos de carbono. Adicionalmente, nenhuma das biotas destas unidades geológicas adentra ao Cambriano, de fato representando o último momento evolutivo e ecológico da biota de Ediacara. Neste sentido, os metazoários Neoediacaranos do Grupo Corumbá refletem grande importância no estabelecimento das relações ecológicas entre os animais e suas consequências nas inovações morfológicas e diversidade biológica que adentraram e se estabeleceram no Fanerozoico.

1.3. Problemática envolvida

Em sua descrição original, Hahn *et al.*, 1982 reconheceram duas partes principais no corpo de *Corumbella weneri*: (1) uma região proximal, constituída de um tubo peridérmico, espesso curvo e alongado, não ramificado, denominado pólipo primário¹, composto de anéis quitinosos isolados, espessados externa e internamente nos seus bordos, com quatro pequenas e curtas saliências internas - os esclerosseptos; e (2) uma região distal, estruturada por um arranjo bisseriado de pólipos secundários, relativamente curtos, de campo axial estreito², ordenados em seqüência empilhada, cada qual com um tubo peridérmico quitinoso pequeno e distinto, sem nítida formação de anéis e sem esclerosseptos visíveis (Figura 9).

Os polipários encontram-se muito próximos e se tocam na porção adaxial. Tomados em conjunto, os pólipos secundários apresentam construção semelhante, variando apenas o diâmetro. A porção bisseriada não é muito mais larga, nem muito mais longa (8 a 10 cm) que a unisseriada. Uma região de base para a ancoragem do pólipo primário não foi reconhecida (Figura 9).

Na ocasião, não foram observadas estruturas externas (e.g. arestas ou bordas laterais) que refletissem tetrameria. Uma vez que a tetrameria só foi evidenciada internamente, em secção transversal dos pólipos primários por meio dos esclerosseptos, esta foi interpretada como semelhante à do gênero recente *Stephanoscyphus* Allman, 1874, dos cifozoários (subclasse Scyphomedusae) (Figuras 10 e 11). Diante disso, o gênero *Corumbella* foi

¹ = pedúnculo, = parte basal, = região proximal, = porção peduncular (Hahn *et al.*, 1982; Walde *et al.*, 1982).

² = polipários: neologismo advindo do termo técnico alemão "polypar", que se refere ao esqueleto individual de um pólipos em colônia (Hahn *et al.*, 1982).

inserido na classe Scyphozoa (filo Cnidaria). Entretanto, a passagem de uma porção proximal unisseriada, de pólipos primários, para uma porção distal bisseriada, de pólipos secundários³, observada exclusivamente em *Corumbella weneri* (Figura 9), foi considerada suficiente para incluir este táxon como o único membro da nova subclasse Corumbellata, que compreende a ordem Corumbellida e a família Corumbellidae (Hahn *et al.*, 1982; Walde *et al.* 1982).

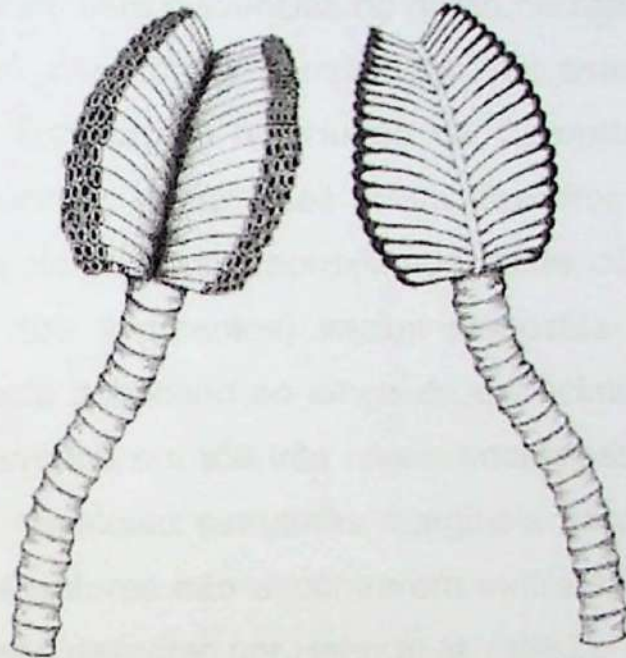


Figura 9. Reconstituição original de *Corumbella weneri*, modificada de Hahn *et al.* (1982), mostrando a passagem de uma porção proximal unisseriada, pólipo primário, para uma porção distal bisseriada de pólipos secundários, ou polipário. Ilustrações de Wilson Soares Jr.

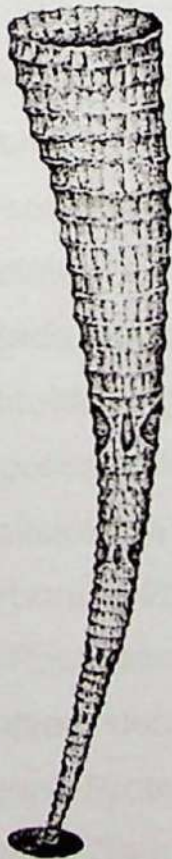


Figura 10. Tubo de *Stephanoscyphistoma* (Scyphozoa, Coronatae). Adaptado de Jarms (1991).

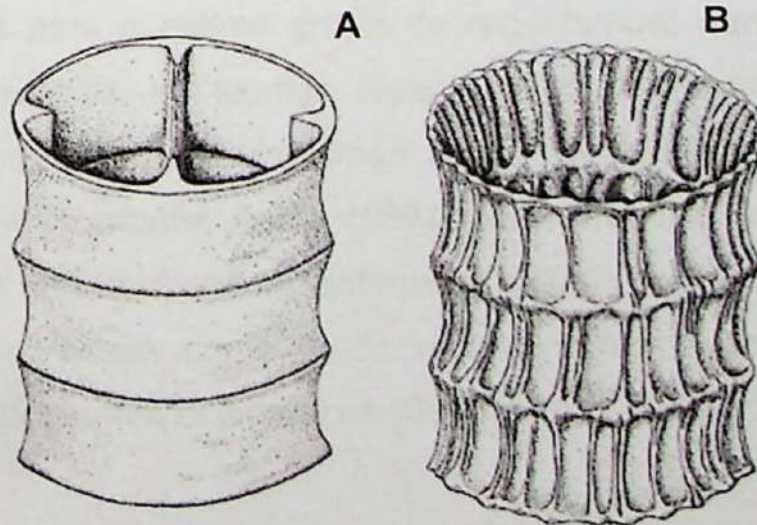


Figura 11. (A) Esquema de pólipo primário com quarto esclerosseptos internos, e (B) Periderme de *Stephanoscyphus* Allman, 1974. Modificado de Hahn *et al.* (1982), com base em Morandini & Jarms (2010). Ilustrações de Wilson Soares Jr.

³ Também arredondados em secção (Hahn *et al.*, 1982).

Estudos subseqüentes de Zaine e Fairchild (1987) e Zaine (1991), fundamentados em fósseis coletados na Formação Tamengo, na pedreira Itaú (Ladário, MS) e na nova localidade da pedreira Laginha (Corumbá, MS), levantaram novas questões sobre a sistemática e a reconstituição deste táxon. Segundo estes pesquisadores, os espécimes de *Corumbella weneri* não mostraram indícios de polaridade de crescimento (e.g. organização ântero-posterior ou oral-aboral), nem evidências do modo de reprodução ou estruturas de fixação. Também não foram constatadas as estruturas chamadas de esclerosseptos, que justificariam a inclusão de *Corumbella weneri* entre os Scyphozoa. Os espécimes deste fóssil foram descritos como portadores de uma a quatro séries longitudinais, aproximadamente cilíndricas, subdivididas em compartimentos (ou segmentos) vazios dispostos de forma oposta ou alternada, com aspecto imbricado ao longo do espécime. Os compartimentos ocos estariam preservados em até três níveis sobrepostos, sem evidência de conexão entre si ou quaisquer estruturas marginais para comunicação com o meio. Além disso, os autores não encontraram indícios de conexões entre as partes uni e bisseriadas descritas por Hahn *et al.* (1982).

Neste sentido, apesar de examinar dezenas de exemplares, Zaine (1991) não encontrou evidências que corroborassem a reconstituição feita por Hahn *et al.* (1982). Zaine (1991) associou, então, *Corumbella weneri* aos vendozoa, posteriormente batizados como vendobiontes, designação sugerida por Seilacher (1989, 1992) para o extinto grupo de organismos, que ainda não representaria os metazoários, no sentido atual. Assim, a interpretação dos espécimes achatados de *Corumbella weneri* como vendobiontes deve ser aventada, uma vez que, conforme Zaine (1991), estes fósseis poderiam ter constituído organismos suficientemente achatados para realizar as funções metabólicas de difusão, assim como ainda recentemente descrito para a morfologia dos vendobiontes ediacaranos (Seilacher *et al.*, 2003; Laflamme e Narbonne, 2008).

Posteriormente, Hagadorn e Waggoner (2000), baseados em um único exemplar, descreveram *Corumbella* n. sp., proveniente da Formação Wood Canyon, Proterozoico, EUA, e constataram a afinidade de *Corumbella* aos Cnidaria. Os autores enfatizaram que a simetria e a ornamentação externa de *Corumbella* são similares as dos conulários, que também são considerados

Scyphozoa, Cnidaria (e.g. Van Iten, 1991, 1992 a, b; Van Iten *et al.*, 1996, 2006; Leme *et al.*, 2004, 2008 a, b; Marques e Collins, 2004). Adicionalmente, Hagadorn e Waggoner (2000), constataram um único sulco longitudinal, ao longo da linha mediana e interpretaram este espécime como helicoidalmente torcido. Ao contrário da descrição feita por Hahn *et al.* (1982), nesta não foi encontrada nenhuma evidência de pólipos secundários.

Babcock *et al.* (2005) apresentaram uma nova interpretação morfológica e revisaram as afinidades filogenéticas de *Corumbella weneri*. Segundo estes autores *Corumbella weneri* secretava um tubo alongado, estreito, às vezes helicoidalmente torcidos, com simetria tetrarradial, a partir de uma região apical de fixação. A reinterpretção da morfologia do tubo e as novas evidências da reprodução por brotamento em *Corumbella weneri* indicariam semelhanças com os *Stephanoscyphus* (moderno), e, possivelmente, com os conulários (fósseis). Adicionalmente, os pesquisadores afirmaram que *Corumbella weneri* contemplaria uma espécie de organismos predadores, bentônicos coloniais que se fixariam em uma “massa orgânica” (Babcock *et al.*, 2005, p. 15) (Figura 12). No entanto, Babcock *et al.* (2005) não ilustraram as feições morfológicas nas quais estas interpretações foram baseadas, tais como, o espessamento na linha mediana, a estrutura de fixação (ápice), e a seção quadrangular, que indicaria simetria tetrarradial, essenciais para a elucidação das afinidades com os Scyphozoa e para as interpretações paleoecológicas. Na ocasião desta publicação, a clara ausência de evidências, tornou precária a base de sustentação das interpretações filogenéticas e paleoecológicas sugeridas por Babcock *et al.* (2005).

Deste modo, muitas questões que até então permaneciam em aberto foram, portanto, contempladas neste trabalho: (1) os termos morfológicos utilizados, até o momento, para caracterizar *C. weneri*; (2) os processos tafonômicos e as condições ambientais de preservação do fóssil, que alteraram seus atributos morfológicos; (3) modos de vida, reprodução e habitat; (4) relações tróficas; e, especialmente, (5) suas afinidades taxonômicas (e.g. Cnidaria versus Vendobionta).

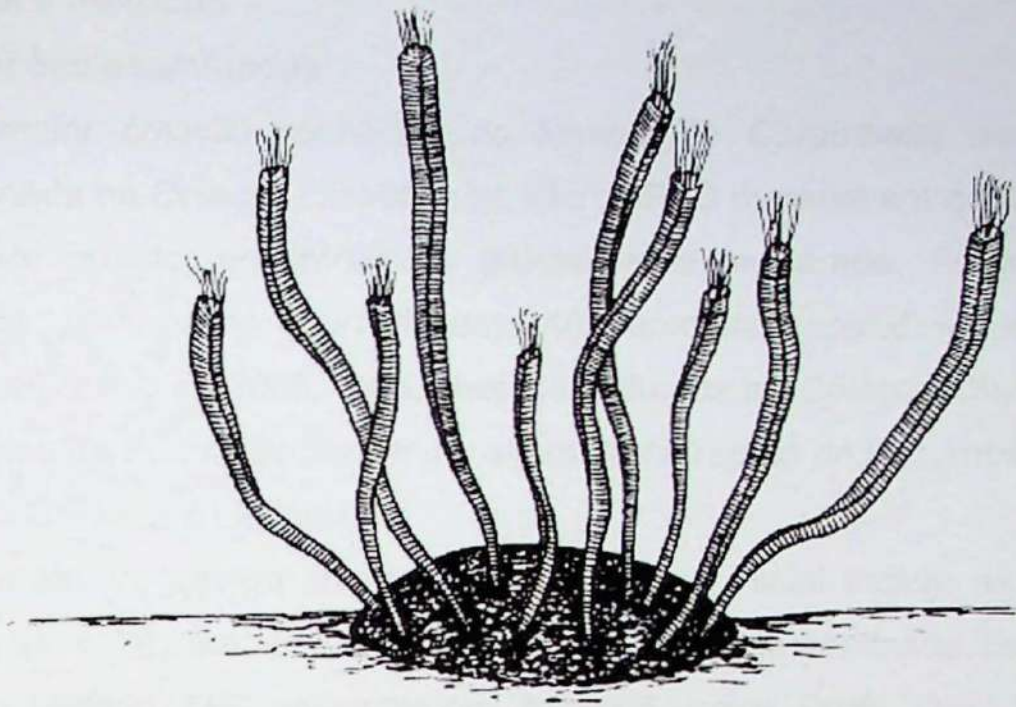


Figura 12. Reconstituição de *Corumbella weneri* como organismos bentônicos coloniais, fixados em uma "massa orgânica", conforme sugerido por Babcock *et al.* (2005).

2. Objetivos

Diante do exposto, e fundamentado nos estudos recentes sobre anatomia, sistemática e paleobiologia de *Corumbella weneri*, este trabalho teve por objetivos: **a)** revisar os espécimes de *Corumbella weneri*, da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, a partir de amostras provenientes das pedreiras Itaú e Laginha, e do Ecoparque Cacimba da Saúde, na região de Corumbá, MS; **b)** reexaminar os atributos e os termos morfológicos, utilizados na literatura, para o estudo sistemático de *Corumbella weneri*; **c)** realizar uma análise tafonômica básica, para a determinação dos atributos morfológicos que podem alterar as interpretações taxonômicas; **d)** verificar a existência de variação na composição taxonômica de *Corumbella weneri*, da Formação Tamengo; **e)** estabelecer características paleoecológicas de *Corumbella weneri*; **f)** constatar as evidências morfológicas e paleoecológicas utilizadas na discussão das relações filogenéticas de *Corumbella weneri*, entre os metazoários (Cnidaria) e os vendobiontes (Vendobionta); e, **g)** comparar as ocorrências de *Corumbella* da Formação Tamengo com outras correlatas, como por exemplo, as da Formação Wood Canyon, Great Basin, EUA, e Grupo Itapucumy, Paraguai, para estabelecimento e discussão de características taxonômicas e paleobiológicas, bem como suas implicações tafonômicas.

3. Material e métodos

3.1. Coleções examinadas

A maior coleção conhecida de fósseis de *Corumbella weneri* está acondicionada na Coleção Científica do IGc/USP. O material em questão, até o início deste projeto, encontrava-se parcialmente preparado. Foram triadas, preparadas, compiladas e, analisadas, 402 amostras acondicionados nesta coleção, até o ano de 2005. Os fósseis depositados na Coleção Científica são provenientes da Formação Tamengo, aflorante na região de Corumbá, MS, nas pedreiras Saladeiro e Laginha.

A etapa de campo prevista no cronograma inicial incluiu as amostras coletadas (n = 78) em uma campanha paleontológica realizada na Pedreira Saladeiro, Ladário, MS, em setembro de 2005, pelos Profs. Drs. Juliana de Moraes Leme Basso e Thomas Rich Fairchild (GSA/IGc/USP). Estas amostras também foram analisadas, preparadas e incorporadas na Coleção Científica do IGc/USP, compilando o âmbito geral das 402 amostras desta coleção.

Outra etapa de campo foi realizada em dezembro de 2010, com vistas ao aumento de esforço amostral para esclarecimento de questões relacionadas à ontogenia e paleoecologia de *Corumbella weneri*. Estes exemplares compõem um total de 109 amostras. Em janeiro de 2012, uma nova campanha foi realizada para coleta de amostras no Ecoparque Cacimba da Saúde, região de Corumbá, MS. Foram resgatadas 63 amostras nesta nova localidade. Os espécimes destas campanhas já foram analisados, numerados e incorporados na Coleção Científica (IGc/USP).

Em janeiro de 2011 foi analisado todo o material tipo estudado por Hahn *et al.* (1982), de mesma procedência geológica, disponível na Coleção de Paleontologia, do DNPM, RJ. Adicionalmente, em outubro do mesmo ano, foram analisadas as amostras de *Corumbella* do Grupo Itapucumi (Paraguai). Em abril de 2012, as amostras de *Corumbella* n. s.p., escopo do artigo de Hagadorn e Waggoner (2000) (Membro Inferior, Formação Wood Canyon, EUA), foram enviadas como empréstimo para estudo, pelo *Natural History Museum of Los Angeles County*, e também já foram analisadas.

Para o efeito deste estudo, foram analisadas 402 amostras da Coleção Científica e 2 da Didática do IGc/USP; e 12 amostras da Coleção de Paleontologia, do DNPM, RJ, 4 amostras do Grupo Itapucumi e 4, da Formação

Wood Canyon, e 172 amostras das últimas campanhas paleontológicas realizadas no Grupo Corumbá, encerrando um total de 596 amostras de mão (*vide* anexo 2).

3.2. Atividades de laboratório

Tendo em vista que a observação da maior parte das feições morfológicas, utilizadas na descrição e classificação de *Corumbella*, necessita de auxílio de equipamentos ópticos (*e.g.*, estereomicroscópio, microscópio eletrônico de varredura), grande atenção foi dispensada à preparação física das amostras.

Assim, foram analisadas sob lupa 12 amostras (coleção tipo descrita por Hahn *et al.*, 1982), acondicionadas na Coleção de Paleontologia do DNPM. Também foram triadas, preparadas e analisadas 574 amostras⁴ de exemplares de *Corumbella weneri*, oriundas das Coleções Científica e Didática do IGc/USP (anexo 2). Desse total, e somando-se os espécimes do Paraguai, todas foram utilizadas para o exame de características morfológicas, 7 foram moldadas, 8 foram submetidas a tomografia e raio X (Serviço de Imagenologia, Hospital Universitário, USP), 7 foram submetidas a microtomografia de raios X (Laboratório de Física Biomédica, Universidade Técnica de Munique), 3 foram utilizadas em testes preliminares para desenvolvimento da técnica de microtomografia de raios X, no Laboratório Nacional de Luz Síncrotron (LNLS, Campinas), 4 foram discriminadas para MEV, EDS, 8 para espectroscopia Raman (IAG/IQ/USP) e 1 para FRX (fluorescência de raio X) (LNLS, Campinas). A preparação de todos os espécimes até agora estudados englobou fotografia e imagens digitais. As etapas de preparo das amostras seguem descritas nos itens a seguir.

a) Descrição morfológica e análise sistemática dos espécimes

Foram examinadas 596 amostras de mão para verificação e descrição das feições morfológicas e análise sistemática dos espécimes.

As feições morfológicas foram descritas com base em Hahn *et al.* (1982); Zaine e Fairchild (1987); Zaine (1991); Hagadorn e Waggoner (2000) e

⁴ Cada amostra contém um ou mais exemplares de *Corumbella weneri*.

Babcock *et al.* (2005). Além disso, esta etapa considerou, na medida do possível, as recomendações sugeridas por Waggoner (1998) e Lucas (2001); Rodrigues *et al.* (2003); Simões *et al.* (2003); Leme *et al.* (2004) e Soares *et al.* (2008), elencadas a seguir:

a) O estudo taxonômico de invertebrados fósseis foi fundamentado em coleções com o maior número amostral possível, para que o maior espectro de variações tafonômicas e morfológicas decorrentes fosse identificado;

b) O estudo priorizou o exame de espécimes com diferentes tipos de preservação;

c) A determinação de características taxonômica não foi contemplada com base em exemplares fragmentados ou incompletos, uma vez que muitas das características externas podem variar ao longo do exoesqueleto do animal e;

d) Comparações baseadas em caracteres biométricos apenas foram realizadas em espécimes com o mesmo tipo de preservação.

A reconstituição dos fósseis de *Corumbella* foi realizada por meio de uma modelagem geométrica, desenvolvida em conjunto com o Msc. Anderson Fraiha Machado (IME-USP), observando-se as implicações do viés tafonômico na determinação dos atributos morfológicos deste organismo.

b) Preparação física

Consistiu na extração dos espécimes da matriz sedimentar, por meio da utilização de brocas de dentista (de vários tamanhos), além de estiletes. Este procedimento teve início com a extração da matriz, até o limite com o fóssil.

Uma vez extraído da matriz, o fóssil teve a sua superfície externa atentamente examinada, sob estereomicroscópio, para a retirada de grãos de sedimentos que podem estar presentes junto à ornamentação da carapaça do fóssil. Este procedimento tornou-se imprescindível para a análise das carapaças de *Corumbella weneri* sob MEV e para aplicação da técnica de FRX.

c) Moldagem em látex

Nesta fase, foram separadas 55 amostras. Destas, 7 amostras de mão foram moldadas (GP/1E 3856b, GP/1E 3847, GP/1E 3113, GP/1E 3858, GP/1E

3095a e GP/1E 3103). No processo de preparo dos moldes, uma camada de solução de látex e Nanquim foi cuidadosamente pincelada sobre a amostra para evitar a formação de bolhas. Após secagem da solução, foi depositado um pedaço de gaze cirúrgico sobre a amostra. Camadas de gaze e solução de látex foram sucessivamente depositados, até o momento em que a solução de látex e Nanquim sobrepusesse completamente a visualização das camadas de gaze. Após completamente seco, o molde era cuidadosamente retirado da amostra. A moldagem revelou-se destrutiva para os fósseis de *C. weneri*. Para evitar que estruturas, tais como carapaças, fossem perdidas durante a moldagem, intentou-se impermeabilizar as amostras com solução de verniz 1:1 e 1:2, antes da deposição de látex e Nanquim. Este procedimento também se revelou falho. Em virtude da falibilidade desta técnica e do suficiente universo amostral disponível para análise, a moldagem foi abandonada.

d) Imagens digitais

Todos os espécimes analisados sob estereomicroscópio foram fotografados com câmera digital, JVC, microcomputador PC e software, Zeiss©. Estas técnicas foram utilizadas em função do alto poder de resolução e da ampliação das imagens oferecidos pelo estereomicroscópio, e pelo fato do aplicativo (software) viabilizar a obtenção dos principais parâmetros biométricos de *Corumbella*, diretamente na tela do computador.

e) Tomografia computadorizada (TC), microtomografia de raio X (McT) e técnicas radiográficas

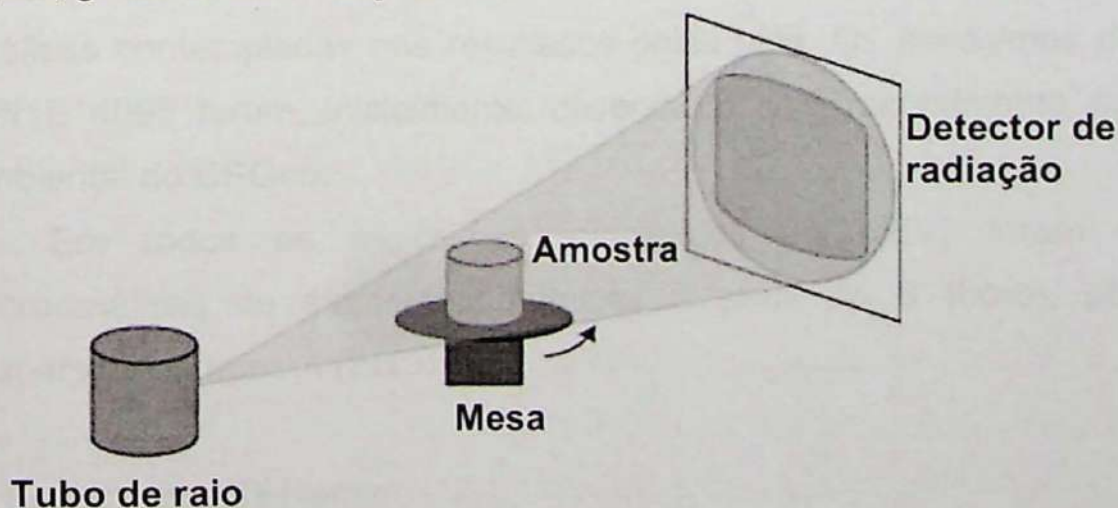
A TC e as técnicas radiográficas, às quais 8 amostras foram submetidas (GP/1E 4218a, GP/1E 4196b, GP/1E 3093, GP/1E 4231, GP/1E 4050, GP/1E 4226, GP/1E 5820b, GP/1E 4104), foram realizadas no Serviço de Imagenologia, do Hospital Universitário da USP, pela equipe técnica chefiada pelo Dr. Cláudio Campi de Castro.

A TC tem sido utilizada para a detecção de fósseis não evidentes na superfície das amostras de mão, bem como a constatação de estruturas encobertas pela matriz e a disposição dos fósseis. Esta técnica possibilitou a varredura em espessuras de corte de 0,6 em 0,6 mm em cada uma das amostras submetidas a esta técnica.

Por possibilitar um direcionamento angular adequado aos diversos tipos de incidência de raios X, a técnica radiográfica utilizada neste estudo foi a de anodos de Molibidênio (Mo) e Ródio (Rd), com doses de radiação elevadas, relevadas por baixa KV e alta MA, em sistema de detecção tela-filme.

As imagens de TC não se mostraram muito eficientes para a análise de detalhes das estruturas de *Corumbella* e apenas algumas imagens radiográficas se revelaram um pouco melhores, não para análise de estruturas do fóssil, mas, ao menos, para detecção destes no interior das amostras de mão.

Diante disso, recentemente, foi estabelecida uma colaboração científica com o Prof. Dr. Franz Pfeiffer e equipe (Laboratório de Física Biomédica, Universidade Técnica de Munique – TUM, Alemanha), para utilização da avançada técnica não destrutiva de McT, com maior resolução para investigação de detalhes na morfologia de fósseis tão frágeis e pequenos quanto *Corumbella*. Assim como a TC, a McT faz obtenções de projeções de estruturas internas de um objeto, neste caso específico, microestruturas internas. Grosso modo, um microtomógrafo consta das seguintes partes: (1) um tubo de raio-x com foco de dimensão micrométrica e campo de emissão cônico; (2) uma mesa, em que é depositada a amostra a ser analisada, capaz de realizar movimentos de precisão rotacional e translacional; e (3) um detector de radiação (cf. Esquema 1). Por meio de softwares avançados (e.g. OsiriX), o processamento e a segmentação das várias imagens 2D, das seções do objeto, geram reconstituições 3D.



Esquema 1. Esquema de funcionamento e partes de um microtomógrafo.

Assim, em julho de 2011, 7 amostras de rochas contendo fósseis *Corumbella* (GP/1E 3093, GP/1E 4196, GP/1E 4208, GP/1E 4210, GP/1E 4214b, GP/1E 4224, GP/1E 4231) foram levadas à TUM submetidas, durante dez dias, à McT. As imagens ainda se encontram em estágio de processamento pela Dra. Julia Herzen, pelo Msc. Marco Stockmar e pelo mestrando Pidassa Bido (todos da equipe do Prof. Franz Pfeiffer) (*vide* item 8, Perspectivas Futuras).

Para o efeito de melhorar a resolução das características internas observadas nas amostras de *Corumbella*, as mesmas encontram-se em estágio de análise por técnicas mais avançadas de McT, no DESY- Deutsches Elektronen-Synchrotron (Alemanha) e serão analisadas no ESRF - European Synchrotron Radiation Facility (França), em julho de 2012.

f) Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) e microanálises por Energia Dispersiva de Raio X (EDS)

Os espécimes também foram fotomicrografados em MEV, em conjunto com o Eng. Dr. Isaac Jamil Sayeg (GSA/IGc/USP). A alta resolução do MEV permitiu a ampliação das imagens e possibilitou a observação das principais feições morfológicas.

Para o efeito das observações sob MEV, foram extraídos espécimes de 4 amostras: GP/1E 3094d (cód. 1), GP/IT 98 (cód. 2) e GP/1E 5765 (cód. 3) e GP/1E 4095.

Os espécimes 1 a 3 foram recobertos por carbono e constituíram as análises contempladas nos resultados desta tese. Os espécimes da amostra GP/1E 4095 foram, inicialmente, observados sem recobrimento sob o MEV Ambiental do CPGeo.

Em todos os espécimes submetidos ao MEV, foram realizadas micro-análises de elementos químicos, a partir do B (boro), por Energia Dispersiva de raios X (EDS).

g) Espectroscopia Raman

A espectroscopia Raman é uma técnica fotônica de alta resolução, acurada para a identificação de compostos moleculares específicos, que permite esclarecer informações sobre estruturas moleculares orgânicas e

inorgânicas. Uma vez que se trata de um procedimento não destrutivo de análise, a espectroscopia Raman é ideal para o estudo de fósseis raros (cf. Schweitzer *et al.*, 2008).

A técnica de espectroscopia Raman consiste na incidência de um feixe monocromático de fótons em determinado objeto. O feixe interage com a amostra, sendo espalhado em um processo inelástico de energia, diferente da incidente, relacionada com alguma frequência de vibração da molécula que interagiu com o fóton (*e.g.* efeito Raman vibracional) (cf. Sala, 2009). A radiação espalhada é captada por um monocromador, sendo medida em sua intensidade por um detector, resultando em um espectro que relaciona a diferença nas frequências do fóton espalhado e do incidente (em cm^{-1}) com número de eventos em cada frequência (*i.e.* intensidade Raman).

No âmbito deste projeto, esta técnica foi desenvolvida em conjunto com a Prof^a. Dr^a. Dalva Faria (Instituto de Química/USP) e tem sido utilizada para a elucidação da composição química da carapaça de *C. weneri* (*e.g.* quitinosa ou quitino-fosfática).

Até o momento, foram obtidos espectros de carapaças de *C. weneri* oriundas de 8 amostras de mão (GP/1E 3093, GP/1E 4095, GP/1E 5769g, GP/1E 5805b, GP/1E 5820b, GP/1E 6456, GP/IT 98, VLM85A), e da teca de uma conulária e um lingulídeo utilizados como parâmetro de comparação. Os espectros Raman foram excitados por meio de comprimentos visíveis de onda infravermelha, em 633nm, 785 nm (*Renishaw inVia Reflex*) e 1064nm (*FT-Raman, Bruker RFS100*).

h) Fluorescência de raios X

A fluorescência de raios X é uma técnica de micro análise que pode ser usada para detectar e quantificar as concentrações químicas dos elementos presentes na amostra analisada. Os elementos químicos são identificados pela radiação de fluorescência emitida pelos átomos, característica de cada espécie química. A fluorescência de raios X também pode fornecer informações sobre a localização e a quantidade do elemento dentro da amostra. Esta técnica tem sido utilizada como um método de certificação no campo das micro análises em fósseis (*e.g.* Souto e Schwanke, 2010) e foi aplicada à análise de uma amostra

neste trabalho (carapaça de *Corumbella* e sua respectiva matriz) (GP/1E 5803b). As análises foram realizadas no LNLS, em Campinas.

3.3. Atividades de escritório

Delineamento para revisão dos termos morfológicos para o estudo sistemático de *Corumbella weneri*

No âmbito do reexame dos atributos morfológicos deste táxon, foi realizada uma descrição de caracteres, estruturada em uma análise tafonômica básica e em modelagem geométrica, para a verificação e reconstituição de caracteres que pudessem influenciar em interpretações taxonômicas. Assim, foi possível determinar alguns atributos (*e.g.* geometria, simetria e polarização do corpo dos espécimes), bem como reinterpretá-los, com base no confronto dos dados compilados com os descritos pela literatura, e na análise e comparação de *C. weneri* com conularídeos fósseis e cifístomas de coronados atuais. Deste modo, os termos empregados pela literatura foram esclarecidos, complementados, atualizados e padronizados.

4. Contexto geológico

A Faixa Paraguai, estrutura geotectônica deformada ao final do Proterozoico e início do Paleozoico, no evento orogênico Pan-Africano-Brasiliano, na porção oeste do Gondwana (Alvarenga *et al.*, 2009; Boggiani *et al.*, 2010), se estende como um arco côncavo, no sentido Norte-Sul, ao longo da borda sudoeste do Brasil, através de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, e nordeste do Paraguai.

No Brasil, a Faixa Paraguai é definida por suas porções norte e sul (Figura 13A), ambas tendo em sua base os diamictitos da Formação Puga, já interpretados como glaciogênicos (Alvarenga e Trompette, 1992), especialmente em sua porção norte (Nogueira *et al.*, 2003), e, mais recentemente, em sua porção sul, como resultantes de fluxos gravitacionais (Freitas, 2012).

As porções norte e sul da faixa foram atribuídas, respectivamente: (1) aos carbonatos do Grupo Araras e às rochas siliciclásticas do Grupo Alto Paraguai (Nogueira *et al.*, 2003); e (2) aos dolomitos, carbonatos, pelitos e margas do Grupo Corumbá (Boggiani, 1998). Até o momento, o registro de metazoários foi evidenciado apenas na parte meridional da faixa, circunscrita ao Grupo Corumbá (*e.g.* Hahn *et al.*, 1982; Zaine, 1991; Meira, 2011).

O Grupo Corumbá desenvolveu-se, inicialmente, em uma bacia do tipo *rift* e evoluiu para uma margem continental estável (Almeida, 1968, 1984; Boggiani *et al.*, 1993; Boggiani, 1998; Alvarenga *et al.*, 2009). Com espessura de cerca de 600 m, inicia-se, da base para o topo, com conglomerados, arenitos e pelitos da Formação Cadiueus, gradando para arenitos, pelitos e carbonatos da Formação Cerradinho, ambas as formações representando a fase *rift* da bacia. Estas, por sua vez, passam para dolomitos e fosforitos subordinados da Formação Bocaina, onde teve início a fase *drift*, que é recoberta pelos calcários, folhelhos carbonosos e margas da Formação Tamengo, que contém, entre outros fósseis, os de *Corumbella weneri*. O Grupo Corumbá termina com espesso pacote pelítico, com cerca de 150 m: a Formação Guaicurus (Almeida, 1968; Boggiani, 1998; Gaucher *et al.*, 2003)

Inicialmente, a idade estimada para os sedimentos do Grupo Corumbá era de aproximadamente, 600 Ma, baseada em técnicas isotópicas de Rb-Sr (Cordani *in* Hahn *et al.*, 1982). Uma outra idade estimada de cerca de 480 Ma,

para a Formação Tamengo, também baseada em Rb-Sr, registrou, mais provavelmente, um tempo mais recente de metamorfismo (Cordani *et al.*, 1985). No entanto, análises de zircões detríticos, em tufos vulcânicos, nas pedreiras Laginha e Corcal, Corumbá, MS, forneceram uma idade média U-Pb de 543 ± 3 Ma para a Formação Tamengo, indicando o limite Pré-Cambriano/Cambriano (Babinski *et al.*, 2006, 2008; Simon, 2007).

A Formação Tamengo (Figura 14) apresenta cerca de 200 m de espessura, com extensão de aproximadamente 90 km², sendo caracterizada por calcários calcíticos carbonosos de coloração preta, com alternância de folhelhos carbonosos. Em sua base, estão posicionados arenitos e expressiva brecha sedimentar com clastos de litologia diversificada (calcário, dolomito, silexito e fosforito), e sua parte superior apresenta calcários e folhelhos (Almeida, 1968; Boggiani, 1998; Gaucher *et al.*, 2003; Oliveira, 2010; Boggiani *et al.*, 2010). Em um recente modelo proposto por meio do levantamento de duas associações de fácies, na Formação Tamengo, Oliveira (2010) reconheceu dois ambientes: (1) *shoreface*, caracterizado por barras oolíticas e (2) *offshore*, influenciado por tempestade.

Corumbella weneri e *Cloudina lucianoi* ocorrem na porção superior da formação, em calcários e folhelhos, respectivamente (Boggiani, 1998; Oliveira, 2010). Os espécimes compilados nesta tese são provenientes da Formação Tamengo, aflorante na região de Corumbá, MS, nas pedreiras Saladeiro (de onde foram coletados a quase que a totalidade dos fósseis analisados neste estudo (Figura 14), Laginha e Ecoparque da Cacimba.

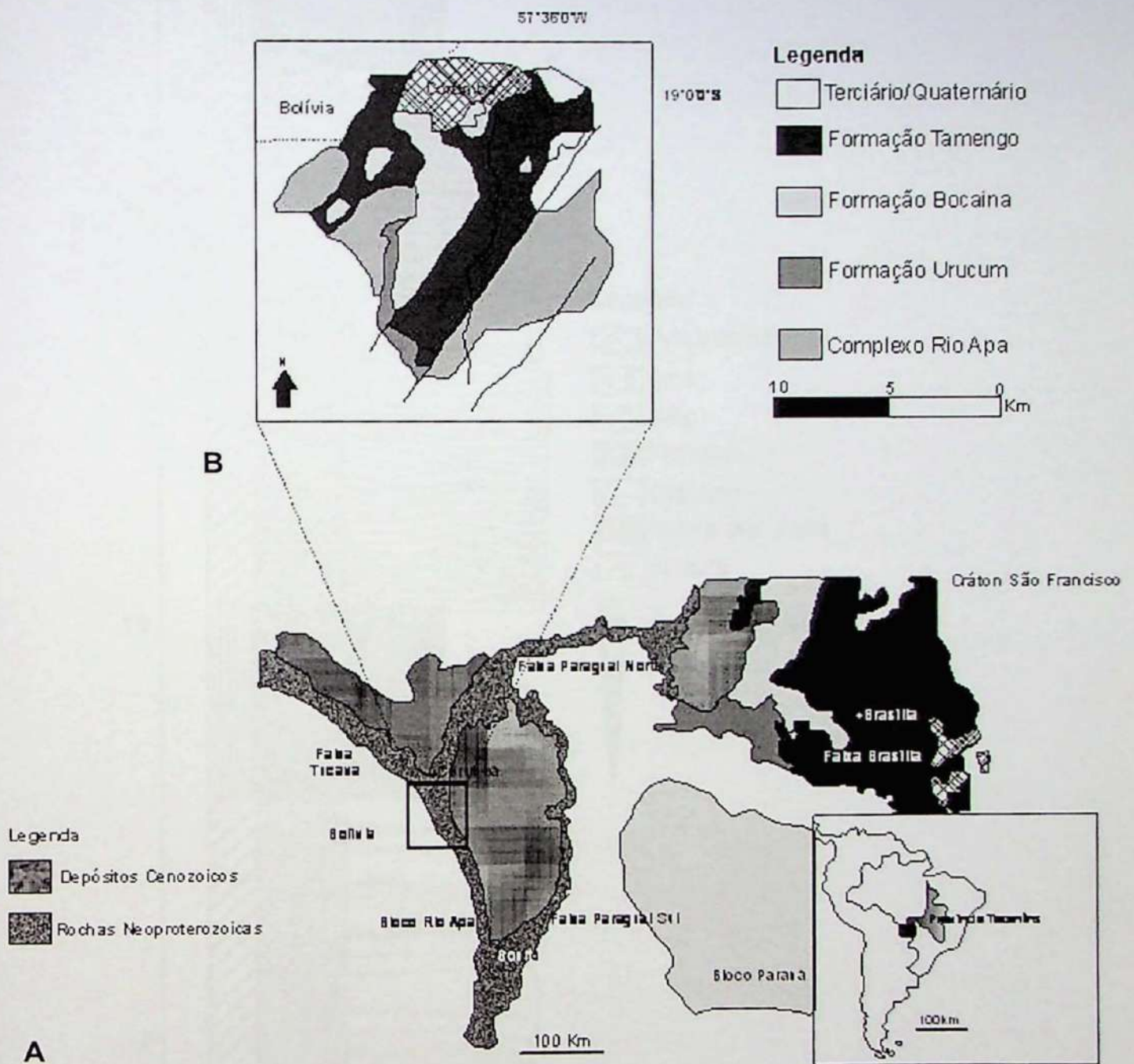


Figura 13. Mapa geológico simplificado da Faixa Paraguai (A), com detalhe para as formações geológicas do Grupo Corumbá (B) (Modificado de Oliveira, 2010).

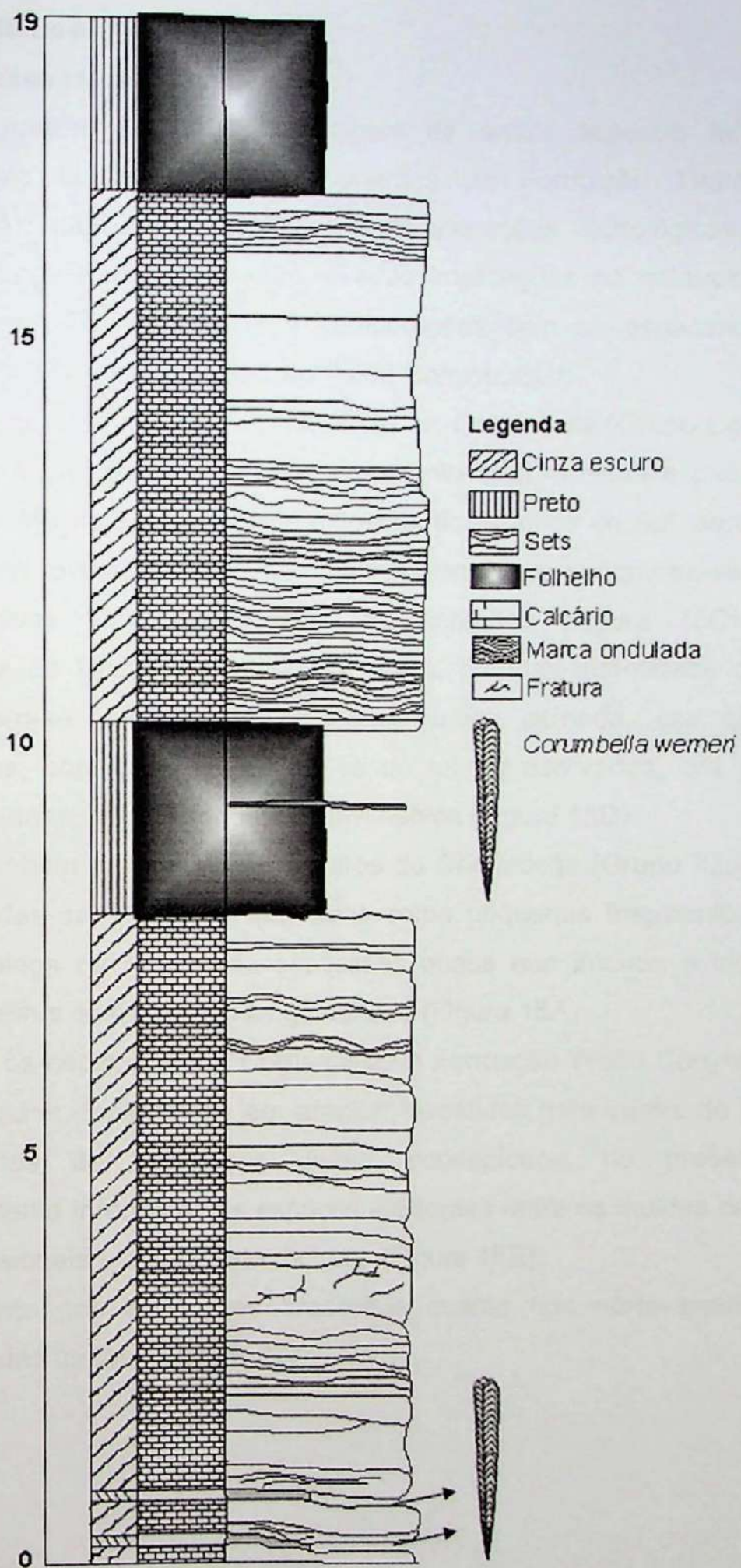


Figura 14. Seção estratigráfica da Formação Tamengo (Neoproterozoico), Pedreira Saladeiro, detalhe para as posições onde *Corumbella wernerii* foi evidenciada (Modificado de Oliveira, 2010).

5. Resultados

5.1. Análise tafonômica básica

A análise de uma amostragem de amplo espectro tafonômico, de espécimes coletadas em afloramentos da Formação Tamengo (Grupo Corumbá), viabilizou a investigação de alterações morfológicas, decorrentes dos processos de fossilização, e suas implicações no estabelecimento das afinidades para este táxon e comparações com os espécimes do Grupo Itapucumi, Paraguai e Formação Wood Canyon, EUA.

Ao que tudo indica, as carapaças de *Corumbella* (Grupo Corumbá) eram flexíveis à compressão, contudo, enquanto relativamente espessas, também eram suscetíveis à quebra. Nas amostras da América do Sul, as carapaças de *C. weneri* revestem espécimes tridimensionais, ou encontram-se preservadas comprimidas e/ou intensamente fragmentadas (Figura 15C). Ainda em amostras do Grupo Corumbá, por vezes, grandes quantidade de carapaças encontram-se concentradas em uma única camada, ora abundantes e intrincadas, com grandes extensões do tubo preservadas, ora intensamente fragmentadas, constituindo finos pavimentos (Figura 15D).

Também em alguns exemplares de *Corumbella* (Grupo Itapucumi) foram observadas carapaças, preservadas como pequenos fragmentos esparsos e comprimidos ou recobrimdo espécimes quase que inteiros e tridimensionais, com quebras evidentes ao longo do tubo (Figura 15A).

Já os espécimes de *Corumbella* da Formação Wood Canyon encontram-se esticados, fossilizados em arenito, revestidos pelo verniz do deserto, com fragmentos de carapaças quase inconspícuos, de presença anterior praticamente inferida pelos espaços existentes entre os moldes dos espécimes tridimensionais e o substrato rochoso (Figura 15B).

Tanto nos espécimes brasileiros quanto nos norte-americanos foram observadas torções (Figura 37).

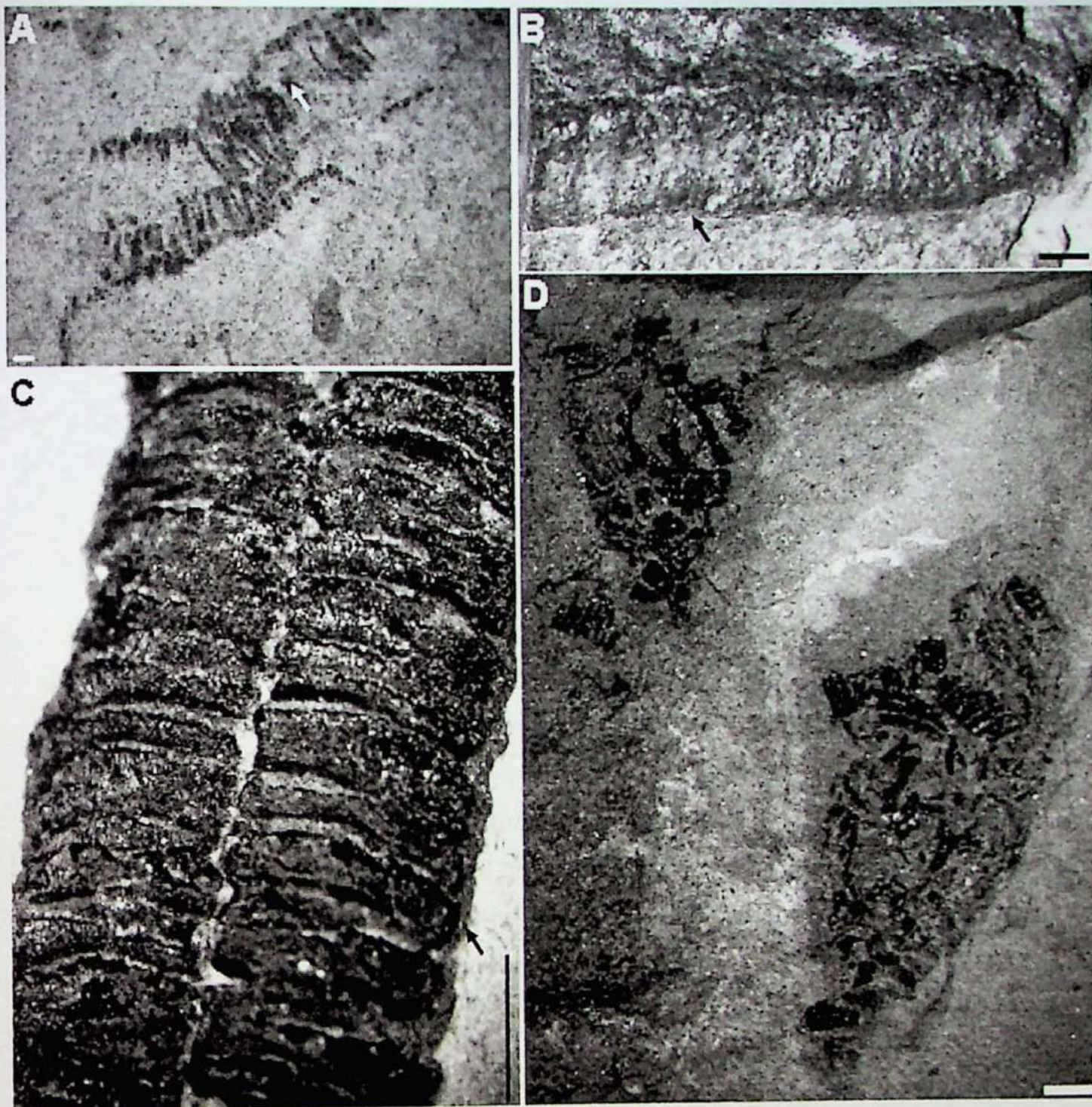


Figura 15. *Corumbella wernerii*. Estrutura.

(A) Espécime coletado no Grupo Itapucumy (Paraguai). Resto incarbonizado e comprimido, com quebras na carapaça;

(B) Espécime proveniente da Formação Wood Canyon (EUA). Molde preservado em arenito, recoberto por verniz do deserto. Carapaça não preservada completamente em sua integridade, com presença anterior atestada pelo espaço entre o molde e a rocha.

(C) Espécime evidenciado na Formação Tamengo (Brasil). Fragmento espesso de carapaça. Visão da parte interna.

(D) Aglomerado de fragmentos de carapaças em amostra da Formação Tamengo (Brasil).

Explicação: seta branca, quebra; seta preta, parede da carapaça (ou espaço entre molde e rocha). Escala: 1 mm.

Diante da análise dos espécimes, foram reconhecidas, verificadas e comparadas as classes tafonômicas a seguir:

a) Espécimes bidimensionais. Os espécimes bidimensionais apresentaram-se de modo uni, bi, tri e tetrasseriado, sem a conservação da carapaça ou com a fossilização desta por incarbonização e/ou impregnações de óxido de ferro (Figura 16A-D).

b) Espécimes tridimensionais. Nesta classe tafonômica foram evidenciados exemplares de geometria poliédrica (Figura 17A e B) e cilíndrica (Figura 17C), conservados como moldes internos e externos (Figura 17B), com ou sem preservação da carapaça por incarbonização e/ou impregnações de óxido de ferro.

Radiografias e microtomografias de raio X também foram imprescindíveis na evidenciação de alguns aspectos da tafonomia básica de *C. weneri*, tais como fragmentação e disposição de espécimes não evidenciados na superfície da rocha, além da compartimentação interna do fóssil (Figura 18A-D).

Observações e comparações entre espécimes com diferentes tipos de preservação indicaram que *C. weneri* não apresenta diferenciação bipartite do corpo, caracterizada por pólipo primário e polipário, muito menos, geometria cilíndrica e seção circular, conforme proposto por Hahn *et al* (1982).

Ao que tudo indica, *Corumbella* é um poliedro piramidal ou tronco piramidal, aproximadamente quadrangular em seção, às vezes, disposto de modo recurvado. A expansão sistemática do diâmetro ao longo do comprimento do organismo é quase imperceptível (Figura 19A e B).

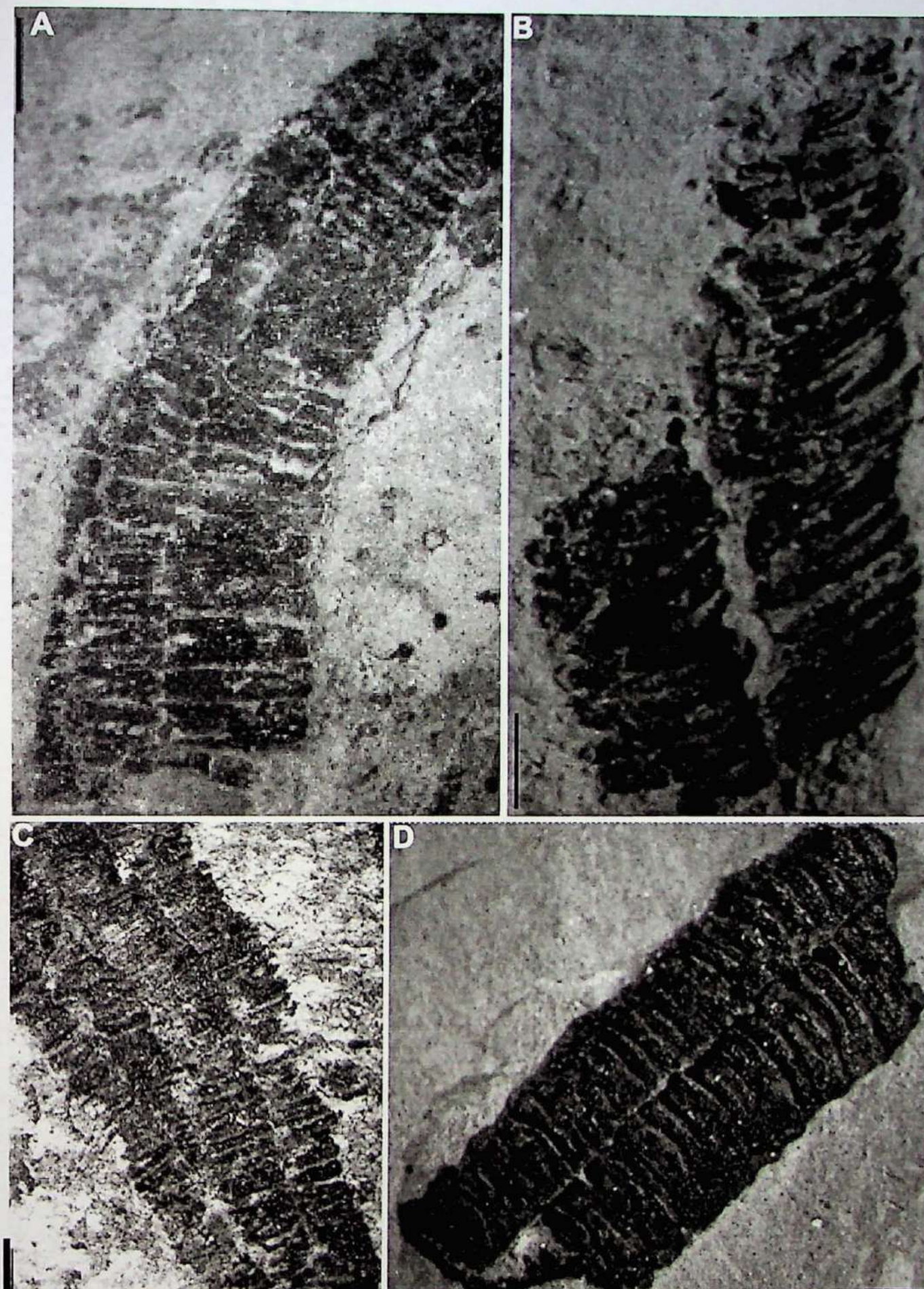


Figura 16. *Corumbella wernerii*: classes tafonômicas.

(A) GP/1E 5820b. Espécime bidimensional bisseriado com resto de carapaça preservado.

(B) DGM-5611-I. Espécime bidimensional bisseriado com resto de carapaça preservado.

(C) C11. Espécime bidimensional tetraseriado com resto de carapaça preservado.

(D) GP/1E 3093. Visão interna de fragmento de carapaça.

Escala gráfica: 1mm.

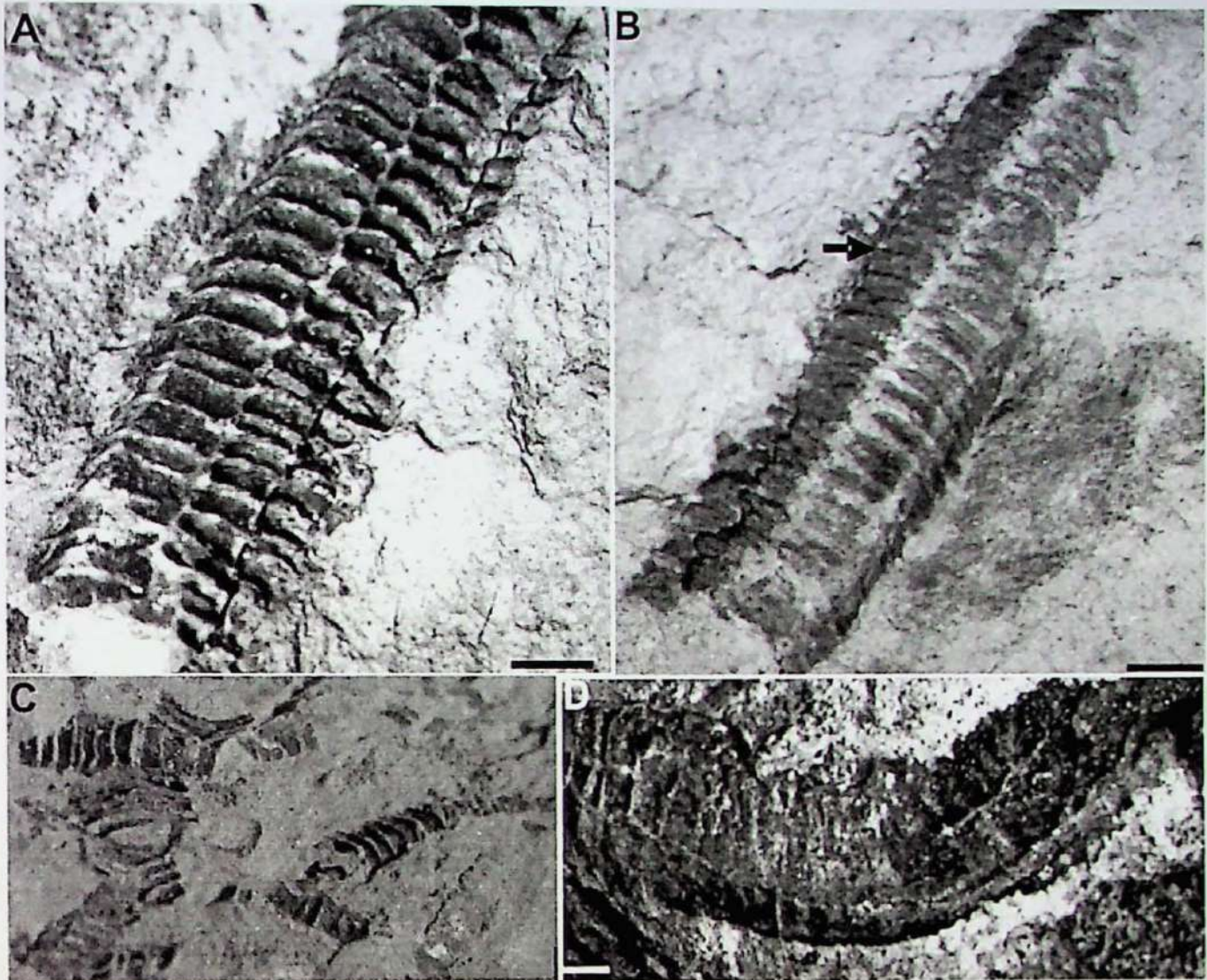


Figura 17. *Corumbella weneri*: classes tafonômicas. Espécimes tridimensionais.

(A) GP/1E 4210a. Molde interno e externo de geometria poliédrica.

(B) GP/1E 4210b. Molde externo de geometria poliédrica, com preservação de carapaça.

(C) DGM-5613-I Moldes internos de geometria cilíndrica.

(D) GP/1E 4114. Molde interno com quebra longitudinal.

Explicação: seta = carapaça. Escala gráfica: 1mm.

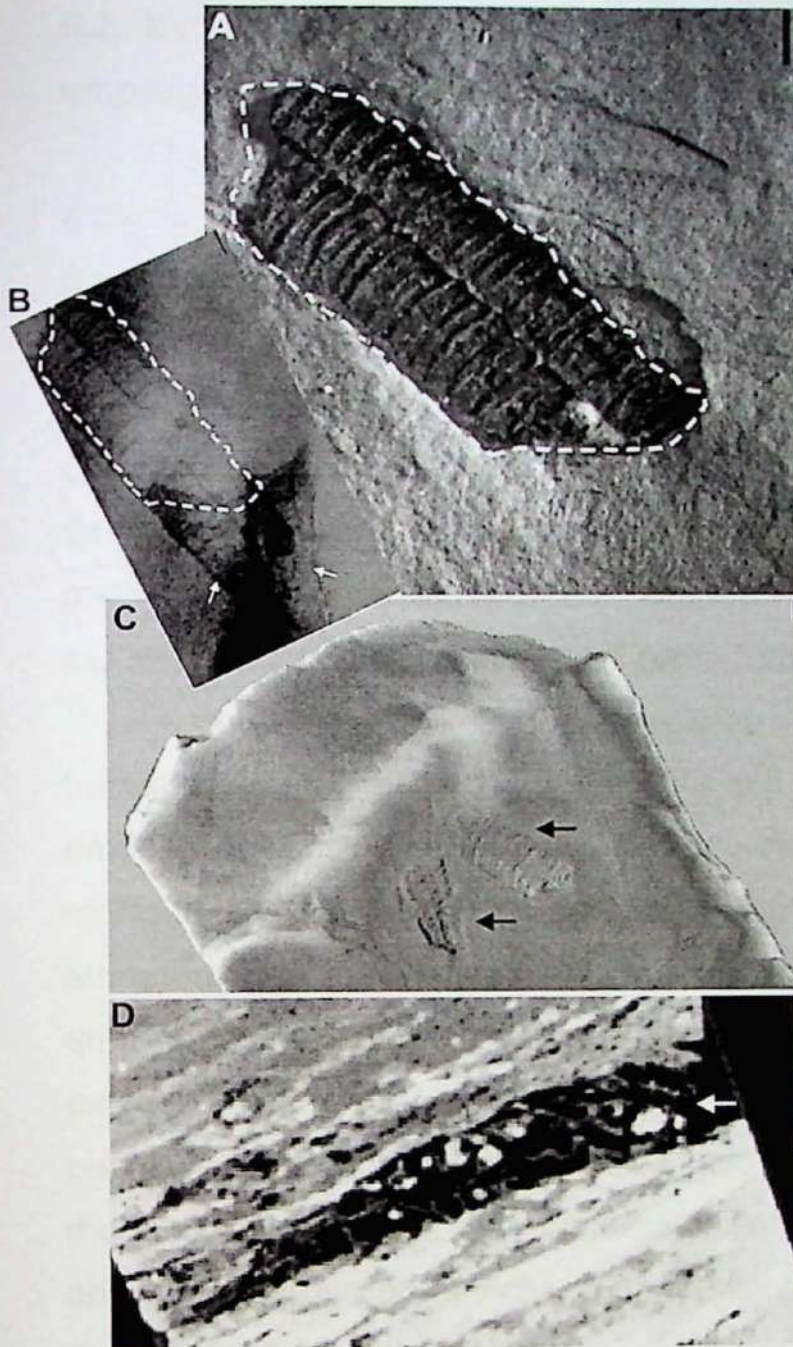
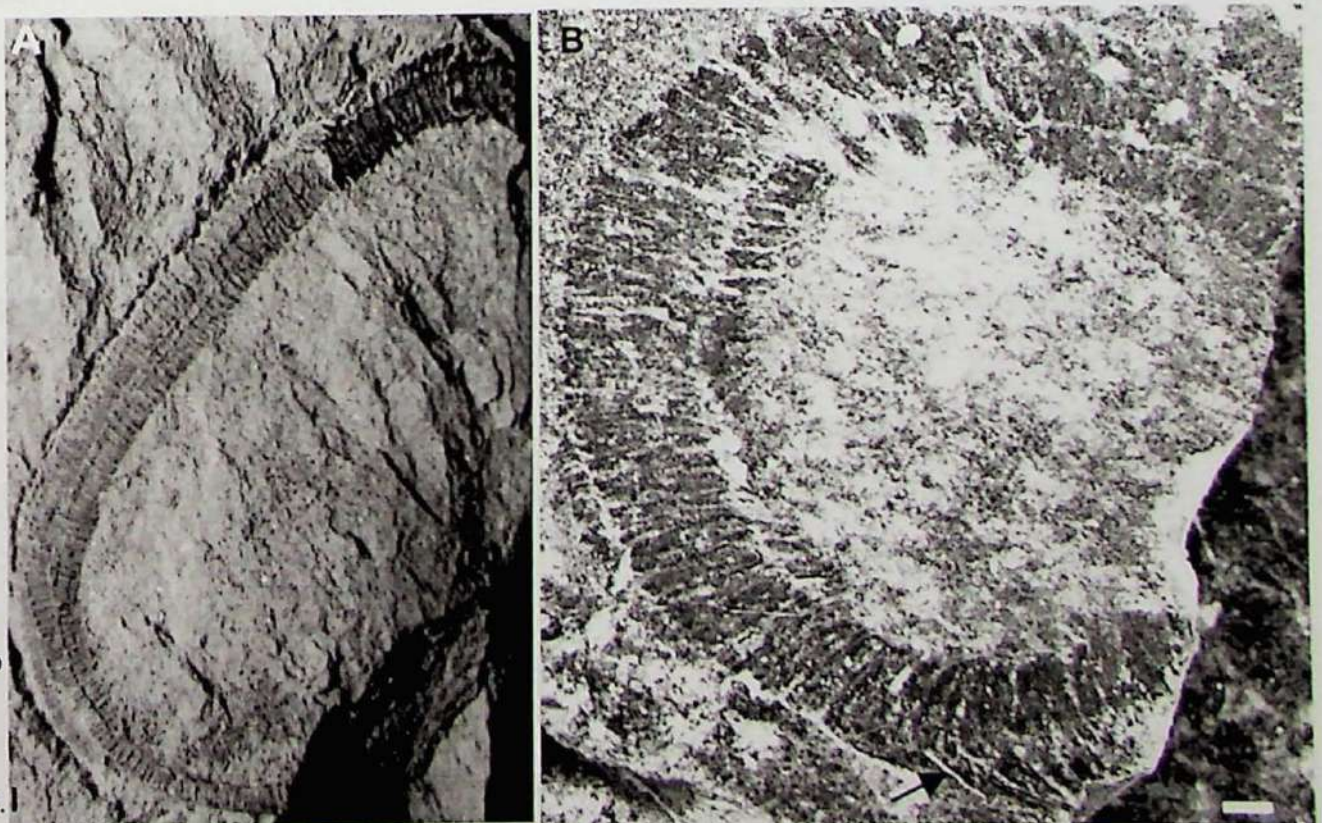


Figura 18. *Corumbella weneri*. Estruturas observadas em radiografia e McT. (A) Amostra GP/1E 3093. Visão interna de uma carapaça de *C. weneri*. (B) Raio X da amostra (A). (C) Microtomografia da amostra (A). (D) Slice de um dos espécimes fósseis da amostra GP/1E 4196. Corte longitudinal e detalhe para disposição helicoidal e imbricação dos anéis na parte interna da carapaça. Explicação: linhas pontilhadas indicam estruturas visíveis na superfície da rocha e observadas sob estereomicroscópio. As setas indicam estruturas observadas apenas por meio da técnica de raio X.

Figura 19. *Corumbella weneri*: Estrutura e disposição do tubo. (A) Espécime DGM-5601-I. Molde interno, recurvado. (B) Amostra C6 (IGc/USP). Seta em preto: detalhe para o grau inclinação dos segmentos. Molde interno recurvado. Escala gráfica: 1mm.



5.2. Estabelecimento dos atributos e revisão dos termos morfológicos empregados no estudo de *Corumbella weneri*

O emprego de termos morfológicos no estudo de *C. weneri* era impreciso e permeado por múltiplos significados. Isto se justifica, uma vez que, tomados em conjunto, até o momento poucos são os estudos sobre *Corumbella weneri* (Hahn *et al.*, 1982; Zaine e Fairchild, 1987; Zaine, 1991; Hagadorn e Waggoner, 2000; Babcock *et al.*, 2005; Pacheco *et al.*, 2011b; Warren *et al.*, *in press*). Esta prática tornou complicado o estabelecimento de relações entre este e outros táxons, bem como comparações entre espécimes brasileiros, paraguaios e norte-americanos, gerando, conseqüentemente, incongruências em relação à posição sistemática deste grupo.

A partir das análises dos espécimes coletados no Grupo Corumbá, neste trabalho, foram revisados e esclarecidos os diversos termos morfológicos empregados na literatura para o estudo de *C. weneri*. A revisão dos termos morfológicos utilizados nos estudos deste táxon foi baseada no reexame de atributos e na análise da morfologia de detalhe desses fósseis, empregada a uma amostragem de amplo espectro tafonômico, e estruturada em uma extensa revisão da literatura, referente aos estudos sobre este táxon e suas possíveis afinidades. A esta etapa, seguiu-se a proposição não apenas de modelos tafonômicos, mas também de reconstituições morfológicas baseadas em modelagens geométricas, e de terminologia para os atributos morfológicos destes fósseis.

Com base nas análises morfológicas e para o efeito comparativo entre as descrições já realizadas e compiladas no âmbito deste trabalho, os atributos e termos morfológicos, originais e reexaminados, nos fósseis de *Corumbella*, bem como suas possíveis relações taxonômicas, encontram-se na tabela 1.

A designação dos atributos morfológicos de *C. weneri* também obedeceu ao critério de similaridades entre características compartilhadas com conulários (*e.g.* linha mediana) e coronados (*e.g.* anéis). Características ainda não definidas, tais como tipo de revestimento, não receberam denominações de nenhum dos grupos (*e.g.* teca de conulário, periderme de coronado e carapaça de *C. weneri*) (*vide* tabela 1).

Tabela 1. Reexame de atributos morfológicos e taxonomia de *Corumbella weneri*.

DESCRIÇÃO	HAHN ET AL. (1982)	ZAINÉ (1991)	BABCOCK ET AL. (2005)	NESTE ESTUDO
Organização do corpo	Há polaridade de crescimento. Organização bipartite: parte proximal unisseriada e distal bisseriada, composta por pólipos secundários.	Não há indícios de polaridade de crescimento. Não há organização bipartite.	Há polaridade de crescimento. Região oral. Região apical (de fixação). Não há pólipos secundários.	Há polaridade de crescimento (Fig. 20A), com região aboral unisseriada, gradando para um poliedro (Fig. 42). Organização oral-aboral (Fig.20A) e observação de região oral e aboral (Fig. 21C). Articulação e continuidade dos anéis entre si (Fig. 20B). Não há pólipos secundários.
Geometria	Partes uni e bisseriadas cônicas e circulares em seção.	Compartimentos ociosos. Uma a quatro séries longitudinais, achatadas, aproximadamente cilíndricas.	Tubo alongado e quadrangular em seção.	Poliedro alongado (pirâmide ou tronco piramidal) e aproximadamente quadrangular em seção (Fig. 20A e C).
Espessamentos internos e simetria	Presença de esclerosseptos na parte proximal (tetrasseptação) e ausência na distal. Tetrameria.	Não observadas.	Carenas (atribuídas à linha mediana) Tetrameria.	Septos presentes (Fig. 20D). Carenas não observadas. Tetrameria (Fig. 20C e D).
Estruturas externas	Ausência de estruturas externas (e.g. linhas medianas e arestas) correspondentes às septações internas.	Ausentes.	Linha mediana e aresta.	Linha mediana (Fig. 20C e D). Borda lateral e faces (Fig. 20C e D).
Revestimento	Presença de anéis isolados na parte proximal. Não há anelações no polipário. Periderme quitinosa.	Anéis isolados de quitina.	Anéis isolados. Periderme possivelmente quitinosa	Anéis confluentes na linha mediana e contínuos nas bordas laterais (Fig. 20B e C). Carapaça relativamente espessa (Fig. 45A, B), algumas vezes, com estriações longitudinais (48A e B). Constituição orgânica (provavelmente quitinosa) ou fracamente mineralizada (Figs. 31-35)
Modo e Estruturas de fixação	Não observados.	Não observados.	Zona apical fixada em uma massa orgânica.	Inferidas, possivelmente afixadas em diversas posições (protocumbentes ou quase verticais) no substrato lamoso (Fig. 53), com base de fixação indeterminada.
Considerações paleoecológicas	Coloniais.	Não há evidências de modos de reprodução	Reprodução por brotamento.	Reprodução (assexuada) por brotamento (Fig. 23). Provável reprodução sexuada inferida pela disposição gregária e/ou colonial de alguns organismos (Fig. 24) e pela presença de ovoides (Fig. 25).
Taxonomia	Subclasse Corumbellata, ordem Corumbellida e família Corumbellidae.	Vendozoa Vendobionta	Cnidaria, Scyphozoa, Conulata.	Filo Cnidária, classe Scyphozoa, ordem Corumbellida, família Corumbellidae.
Relações filogenéticas com grupos atuais	Cnidários: <i>Stephanoscyphus</i> penatúláceos, charniídeos.	Não há.	Cnidários: <i>Stephanoscyphus</i> modernos e conulários fósseis.	Cnidários: <i>Stephanoscyphus</i> modernos e conulários fósseis.

O estudo dos atributos morfológicos de *C. weneri* revelou que esta é um poliedro piramidal ou tronco piramidal alongado, revestido por carapaça composta de anéis poligonais, algumas vezes sobrepostos, e contínuos entre si (Figura 20A-C).

Mais especificamente nos espécimes tridimensionais (com ou sem carapaça), mas também nos bidimensionais e nos fragmentos dispersos de carapaça, foi possível constatar a presença de linha mediana, análoga aos apótemas laterais que separam cada face em uma pirâmide (*vide* subitem 6.1., Discussões, Figuras 42 e 43). Os anéis convergem de modo alternado na linha mediana, e são contínuos nas bordas laterais (Figura 20B e C).

Em alguns fósseis de *C. weneri*, foi verificada a presença de septos (Figura 20D), enquanto outros não mostraram evidências de espessamento interno da linha mediana e, em nenhum dos fósseis analisados foram constatados carenas e sulcos nas bordas laterais.

A assimetria, a disposição e o grau de sobreposição dos anéis revelaram polaridade no crescimento de *C. weneri* (organização oral-aboral) (Figuras 20A e 21B). De fato, em alguns espécimes foi observada região oral (Figura 21C).

O exame da amostra DGM-5601-I revelou uma região aboral, sem estrutura de fixação evidente (*e.g.* disco basal), com anéis circulares que gradam para anéis aproximadamente poligonais, e contínuos nas bordas laterais. Na face da parte aboral não foi constatada linha mediana. Conforme se afastam da região aboral os anéis desta região unisseriada passam a ser mais largos que longos, e então confluem em uma linha mediana bem demarcada na face (Figuras 20A e 21A).

Em alguns exemplares foram constatadas ramificações menores que os eixos principais (Figuras 22 e 23), detentoras das mesmas estruturas (*e.g.* segmentação e linha mediana). Também foram observados espécimes sem ramificação evidente, mas, ao menos, dispostos de modo gregário (Figura 24). Não foram constatados epibiontes. Contudo, foram verificados aglomerados de estruturas ovoides, sempre associados a restos de *Corumbella*, que podem remeter a algum estágio ontogenético de Metazoa (Figura 25A), sugestivos de Cnidaria (ver subitem 6.8., Discussões, Figura 52).

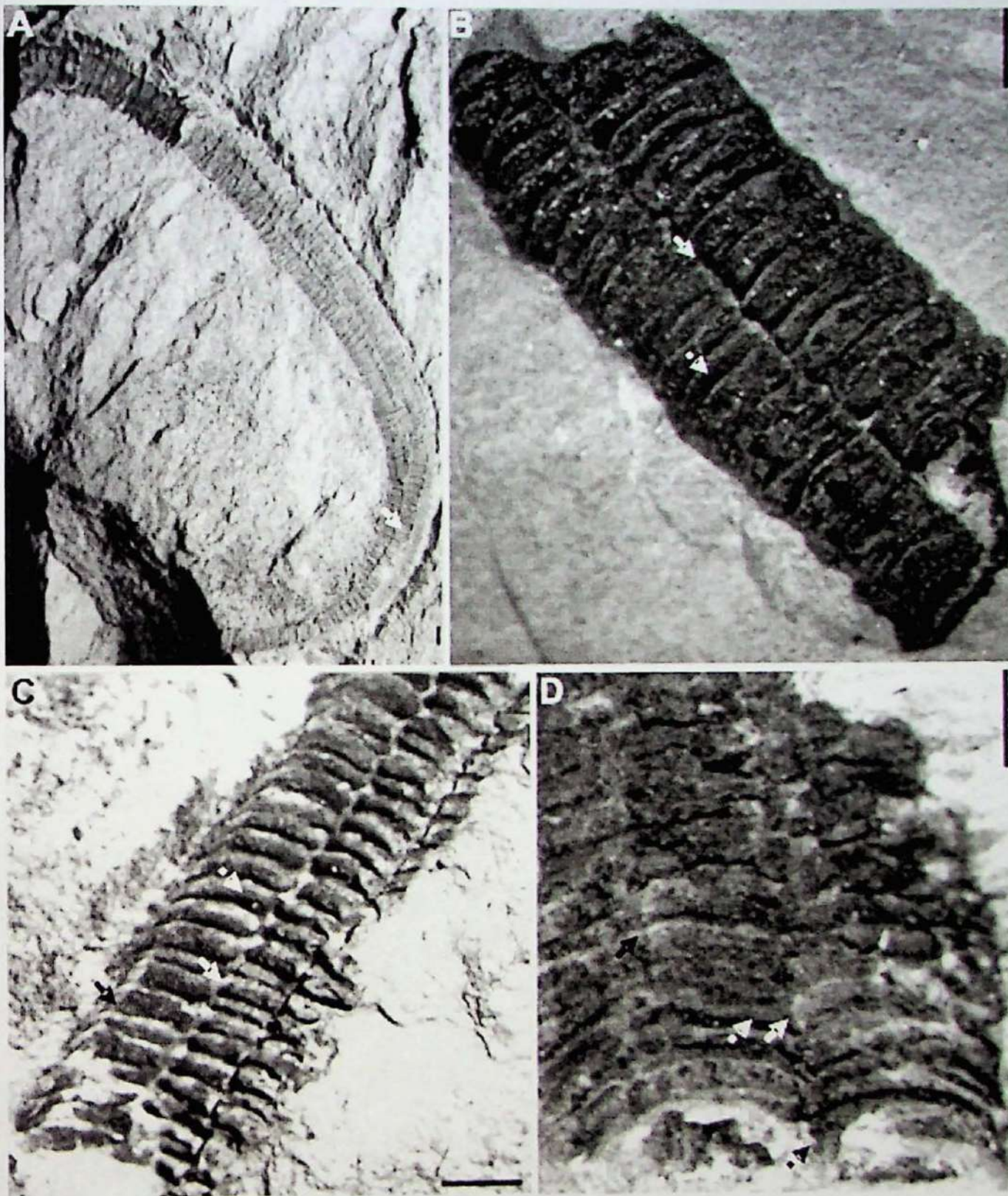


Figura 20. *Corumbella wernerii*: morfologia geral

(A) Espécime DGM-5601-I. Molde interno, recurvado. Evidenciação de polaridade de crescimento (organização oral-aboral). Observa-se região aboral sem linha mediana evidente. Estes segmentos gradam para uma porção aproximadamente poliédrica, com linha mediana (na face) e borda lateral. Notar uma quebra longitudinal na porção meso-distal do fóssil.

(B) GP/1E 3093. Corte longitudinal de carapaça. Observar segmentos em continuidade (anéis contínuos entre si) e detalhe na confluência dos anelações na linha mediana.

(C) GP/1E 4210a. Molde interno de geometria poliédrica (seção quadrangular). Observa-se face e borda lateral.

(D) GP/1E 4077. Molde interno de geometria poliédrica (seção quadrangular). Evidenciação de dois compartimentos dilatados. Observa-se face, borda lateral, linha mediana e septo.

Explicação: seta em preto, borda lateral; seta em branco, linha mediana, seta em preto pontilhada, septo; seta em branco pontilhada, anel na face. Escala: 1mm.

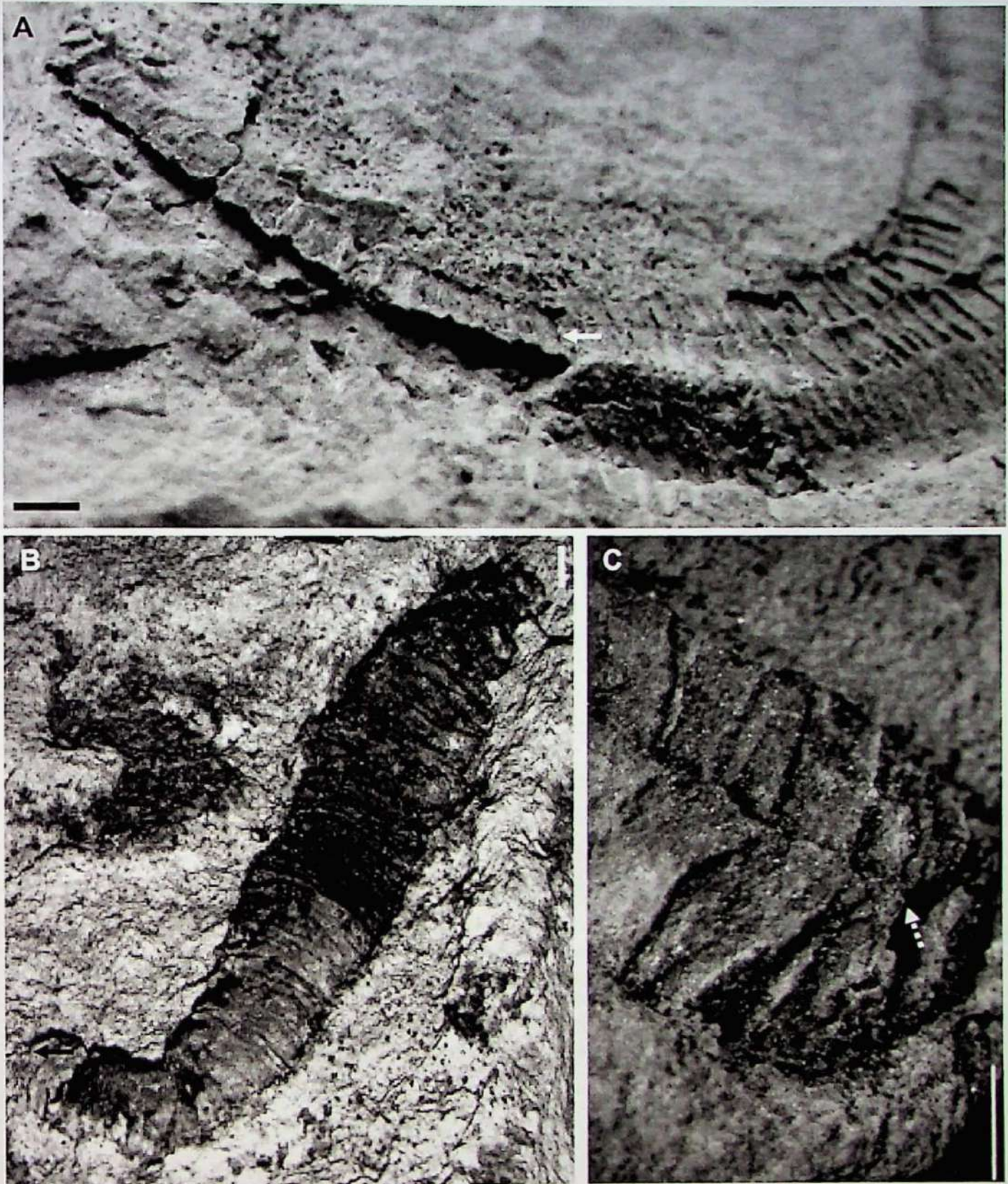


Figura 21. *Corumbella wernerii*: estrutura e modo de fixação, e região oral.

(A) Espécime DGM-5601-I. Detalhe da parte proximal do molde interno. Notar quebra lateral da borda lateral próxima à face distal do fóssil.

(B) GP/1E 4216. Molde de exemplar com articulação na parte distal. Notar que esta região está revestida e apresenta um aspecto arredondado.

(C) Amostra GP/1E 4089. Detalhe da região oral.

Explicação: seta em branco, quebra lateral na borda; seta em preto, inserção da região aboral no sedimento ou revestimento aboral; seta branca pontilhada, região oral. Escala: 1mm.

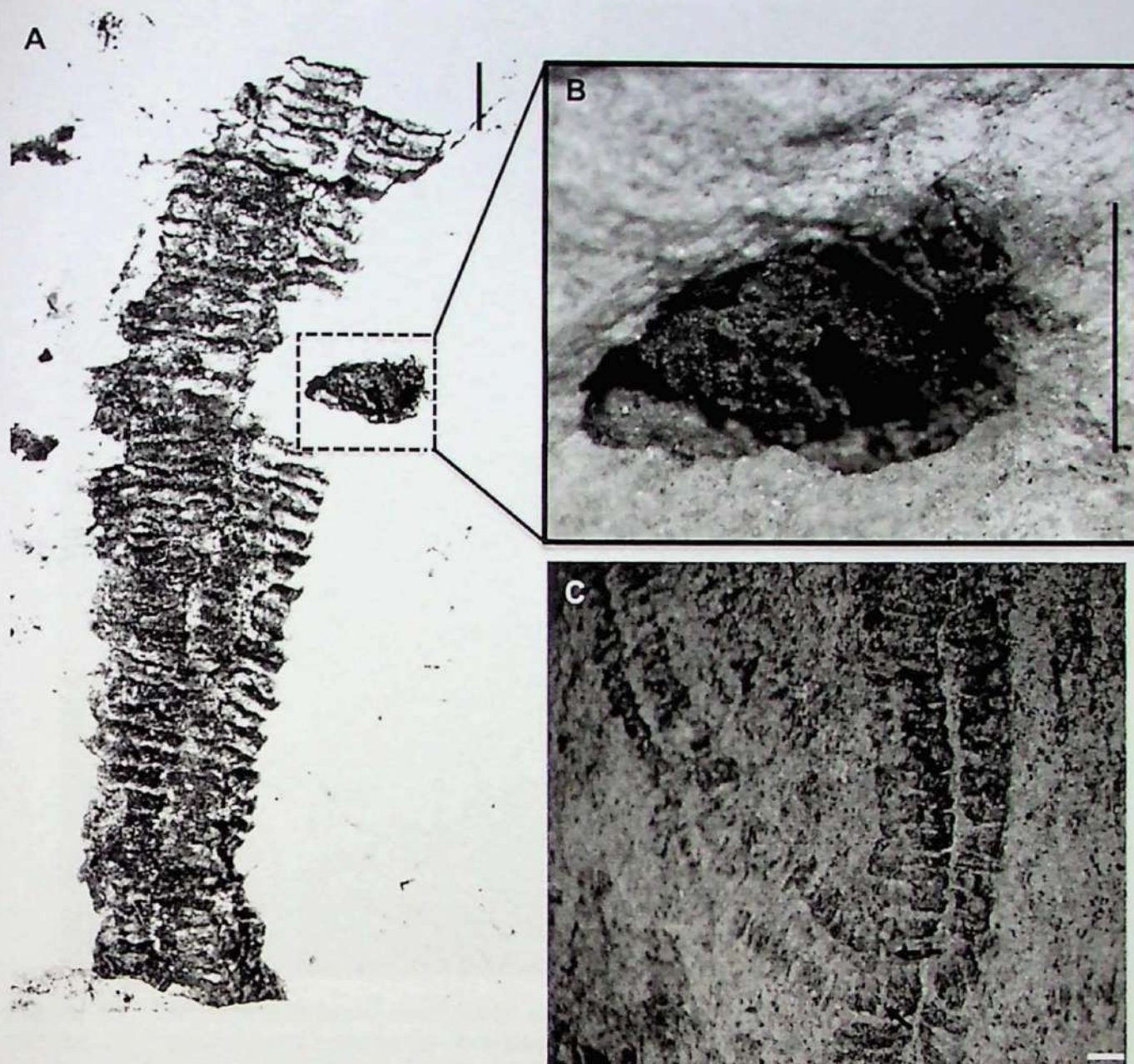


Figura 22. *Corumbella weneri*: reprodução e modos de vida. (A) Espécime GP/1E 4212. Exemplar com sugestiva ramificação lateral. (B) atentar anelações no aumento do ramo destacado em (A) (C) Espécime GP/1E 4225b. Ramificação lateral. Detalhe na continuidade entre borda do anel do espécime eixo principal e a linha mediana da ramificação. Espécime. Explicação: seta em preto: local onde se é visível a ramificação, seta preta pontilhada: continuidade entre borda de um anel do eixo principal e linha mediana do ramo. Escala: 1 mm.

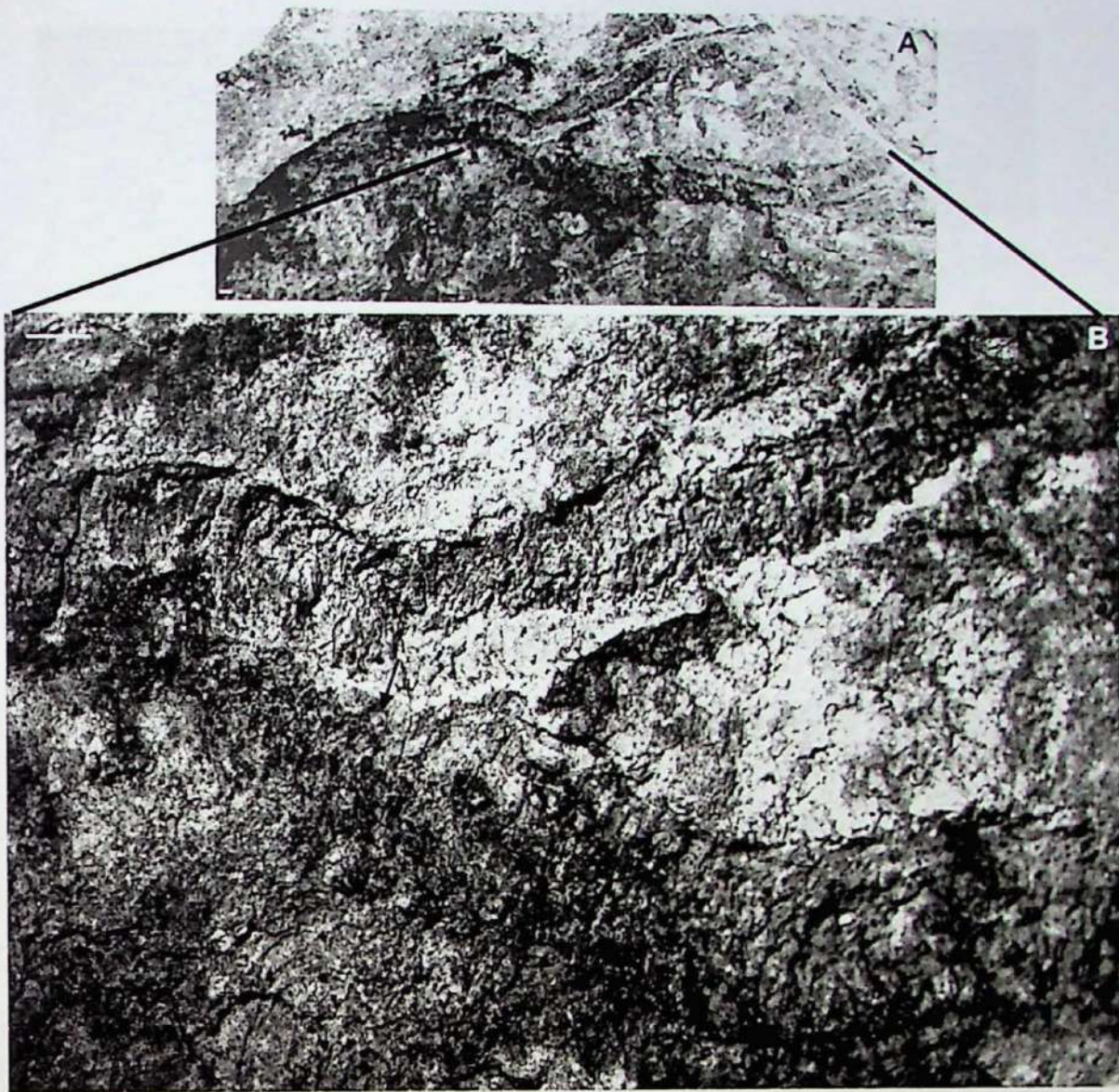


Figura 23. *Corumbella weneri*: reprodução e modos de vida. Ramificação apical. (A) GP/1E 3856a. (B) Detalhe para o início da ramificação. Explicação: seta em preto: local onde teve início a ramificação no espécime. Escala: 1 mm.



Figura 24. *Corumbella weneri*: reprodução e modos de vida. Disposição gregária de alguns espécimes. GP/1E 5808b. Detalhe para torção em um dos espécimes (seta branca). Escala: 1 mm.

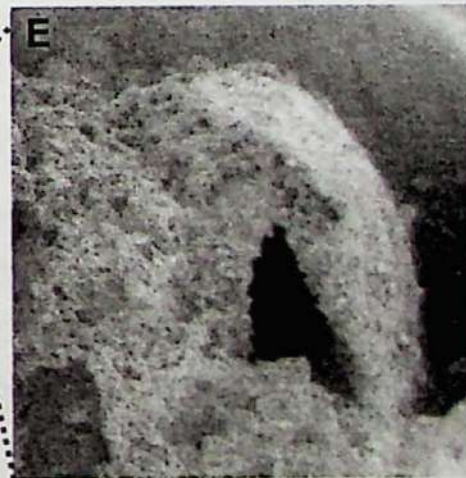
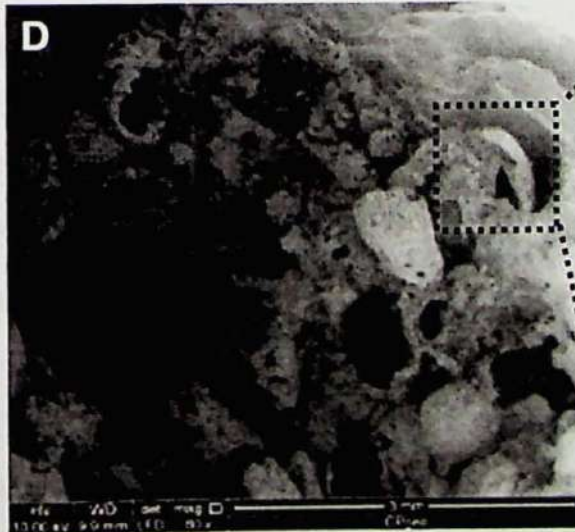
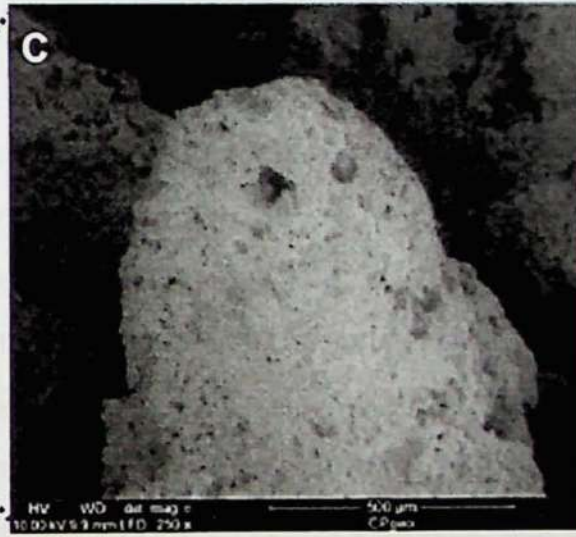
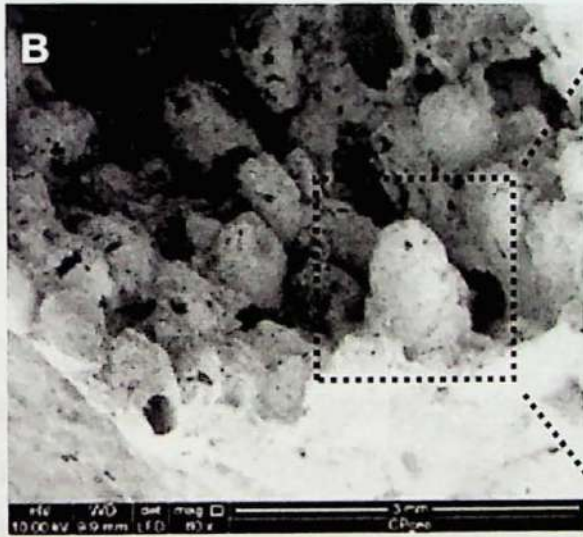
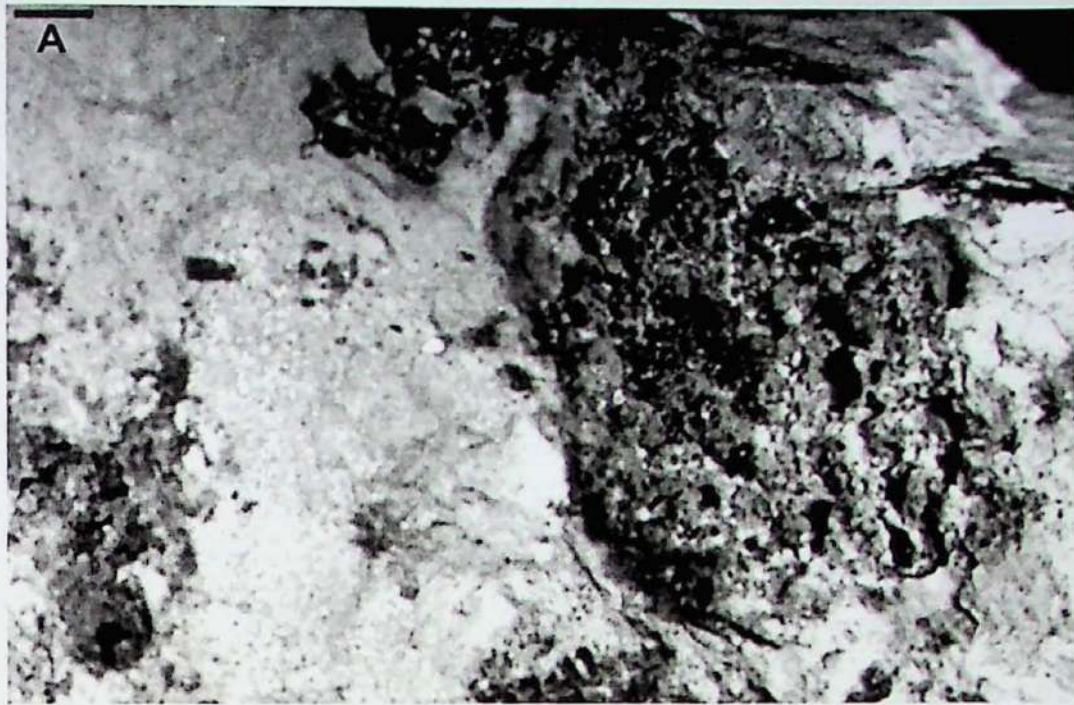


Figura 25. Ovoides (Metazoa?). Modos de reprodução. Amostra GP/1E 4095.

(A) Estruturas ovoides interpretadas como primeiros estágios de desenvolvimento ontogenético de Metazoa. Escala: 1 mm.

(B) Estruturas ovoides observadas sob MEV. Observar abertura distal evidente (seta em preto). Detalhe de uma estrutura ovoide perpendicular ao substrato (quadrado pontilhado), aumentada em (C).

(D) Detalhe de uma estrutura ovoide depositada paralelamente ao substrato (quadrado tracejado) e seu aumento em (E), em que é evidenciada abertura distal.

5.3. Ultraestrutura e composição química da carapaça de *Corumbella weneri*

Amostras de carapaças dos fósseis de *C. weneri*, oriundas do Grupo Corumbá e do Grupo Itapucumi, foram submetidas a MEV (Figuras 26 a 29). Detalhes da ultraestrutura da carapaça de *C. weneri* foram evidenciados em um fragmento comprimido de carapaça do fóssil paraguaio (Figura 26), medindo entre 1,4 a 2,9 mm de largura e 3,0 a 4,6 mm de comprimento (Figura 26B-C). Neste fragmento, foram verificadas anelações compostas de aproximadamente quatro anéis por milímetro de comprimento. Sob MEV, foi possível observar que cada anel consiste de um mosaico irregular de placas poligonais intimamente conectadas, com dimensão máxima de 120 μ m e espessura de 5 μ m (Figura 26E, F e H). O mosaico encontra-se subitamente dividido por uma sutura principal, geralmente paralela às anelações. As placas têm bordas retas e se comunicam entre si de forma abrupta (Figura 26E). A superfície exibe pequenos poros elípticos e superficiais, com cerca de 1 μ m em corte transversal e 2 μ m de profundidade máxima, medida em superfície (Figura 26J). Estes se encontram estreitamente espaçados, apresentando algum grau de organização. Também foram observadas estruturas dômicas, designadas papilas. Estas são cônico-aciculares, variando entre 3-15 μ m de comprimento e 1 μ m de diâmetro, com terminações arredondadas (Figura 26I). Localmente, os grupos de papilas estão dispostos em linhas regularmente espaçadas por cerca de 3 μ m de distância um do outro (Figura 26G).

Também foram realizadas análises químicas pontuais, parciais e totais por EDS em três amostras da carapaça de três espécimes brasileiros, GP/1E 3094d, GP/IT 98 e GP/1E 5765, recobertas por carbono (Figuras 27 a 29), aqui denominados 1b, 2b e 3b. Foram detectados os seguintes elementos: cálcio, ferro, oxigênio, magnésio, alumínio, silício, potássio e enxofre. Exceto pelo enxofre, detectado apenas na amostra 1b (Figura 27C), não foi observada diferença significativa entre os difratogramas (Figuras 27C, 28C e 29C e D). O mesmo procedimento foi realizado um fóssil de *C. weneri*, oriundo do Grupo Itapucumi, Paraguai. O fragmento de carapaça foi, contudo, recoberto por ouro e as análises dos dados de EDS revelaram a presença de carbono, cálcio, sílica, alumínio e oxigênio (Figura 26D).

Embora relevantes para o entendimento dos processos de fossilização deste táxon, os elementos evidenciados por meio de EDS não forneceram indícios consistentes sobre a real constituição química da carapaça de *C. weneri*.

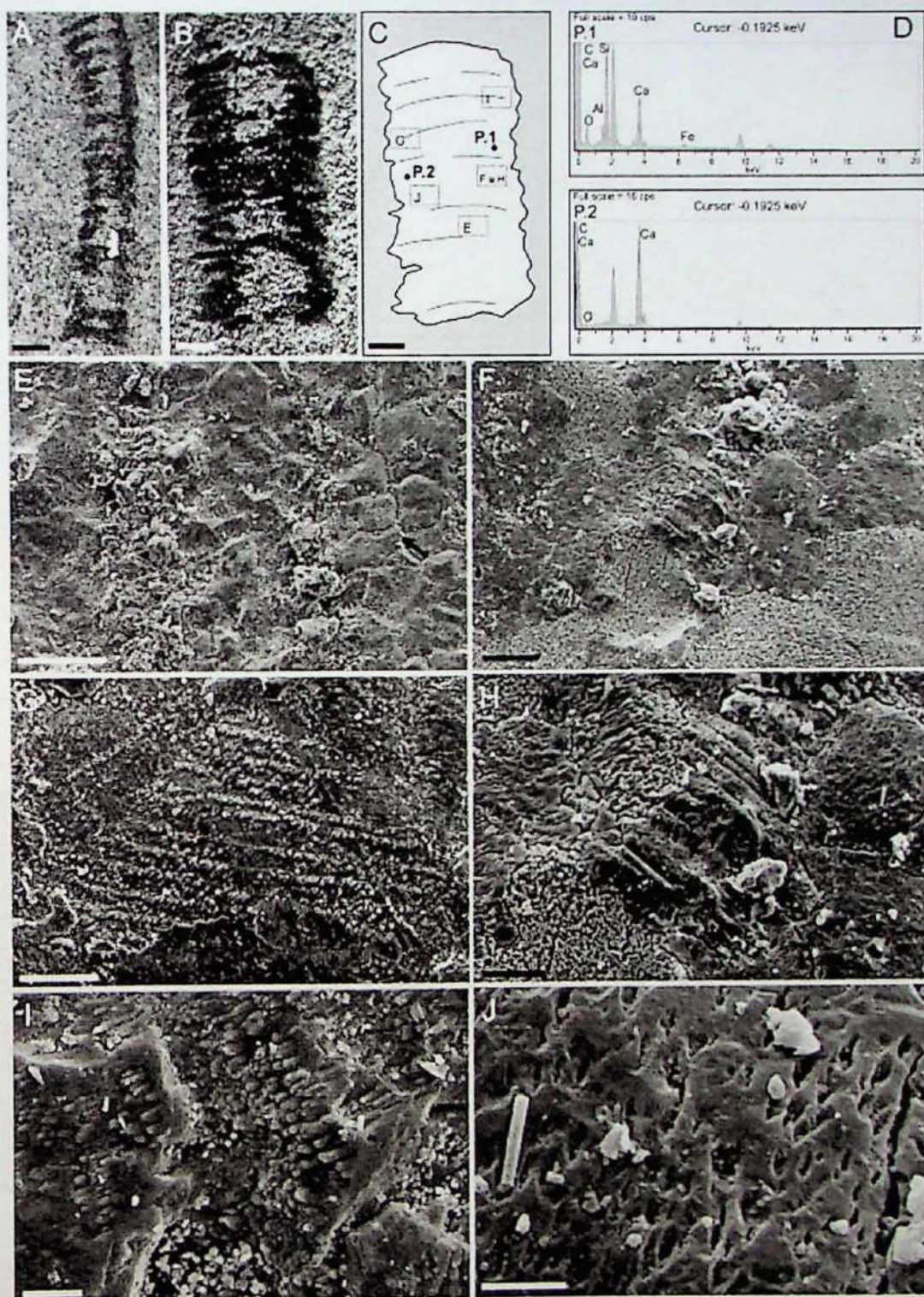
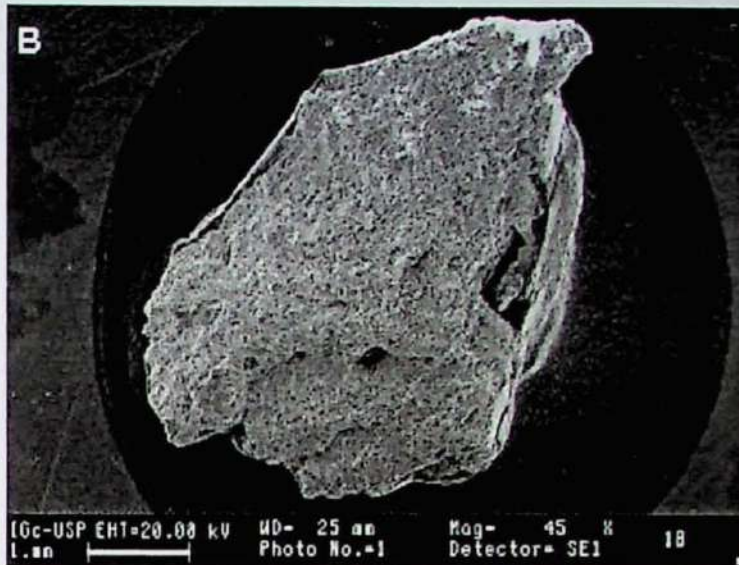
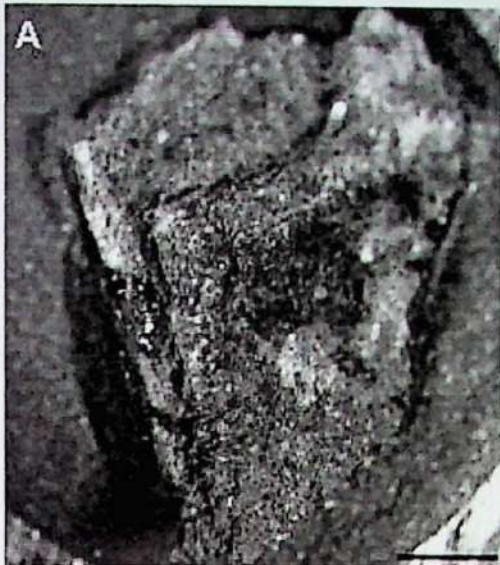


Figura 26. *C. weneri*, Grupo Itapucumi (Paraguai). Ultraestrutura (Warren *et al.*, *in press*). (A) e (B) Restos incarbonizados de carapaças de *C. weneri*. (C) Mapeamento esquemático do espécime (B), com detalhe para os locais onde foram realizados MEV, representados pelas micrografias (E) – (J), com diferentes escalas das placas poligonais nas carapaças de *Corumbella*. (D) Resultados das análises de EDS para a amostra da Figura (C). (E) Seta em preto indicando sutura principal. (F) Mosaico de placas com papilas e poros. (G) Detalhe de placa poligonal com evidência do arranjo linear das papilas. (H) Mosaico de placas poligonais com papilas e poros. (I) e (J). Detalhe de papilas e poros, respectivamente. Escalas: 500 μm em A e B; 100 μm em E; 20 μm em F, G e H; 3 μm em I; 10 μm em J.



Full scale = 16 cps
Mirian L P 1b002-1

Cursor: -0.1925 keV

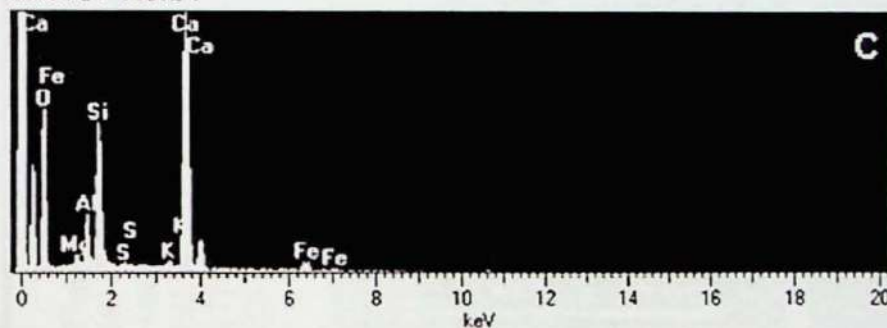


Figura 27. *Corumbella weneri*. MEV e EDS da carapaça.

(A) Micrografia de fragmento de carapaça incarbonizada (1b) sob esteromicroscópio.

(B) MEV de 1b.

(C) Difratograma de EDS de 1b.



Full scale = 16 cps
Mirian L P 3b003-1

Cursor: -0.1925 keV

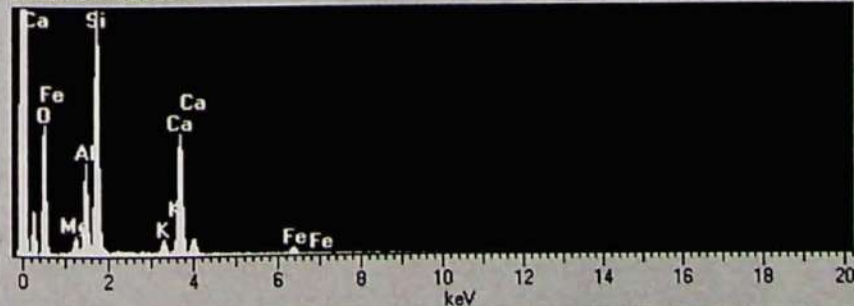


Figura 28. *Corumbella weneri*. MEV e EDS da carapaça.

(A) Micrografia de fragmento de carapaça incarbonizada (3b) sob esteromicroscópio.

(B) MEV de 3b.

(C) Difratograma de EDS de 3b.

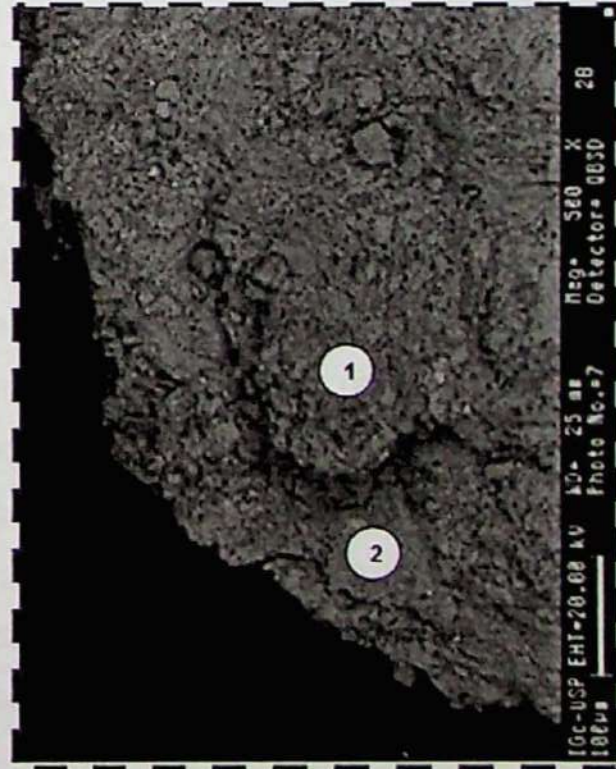
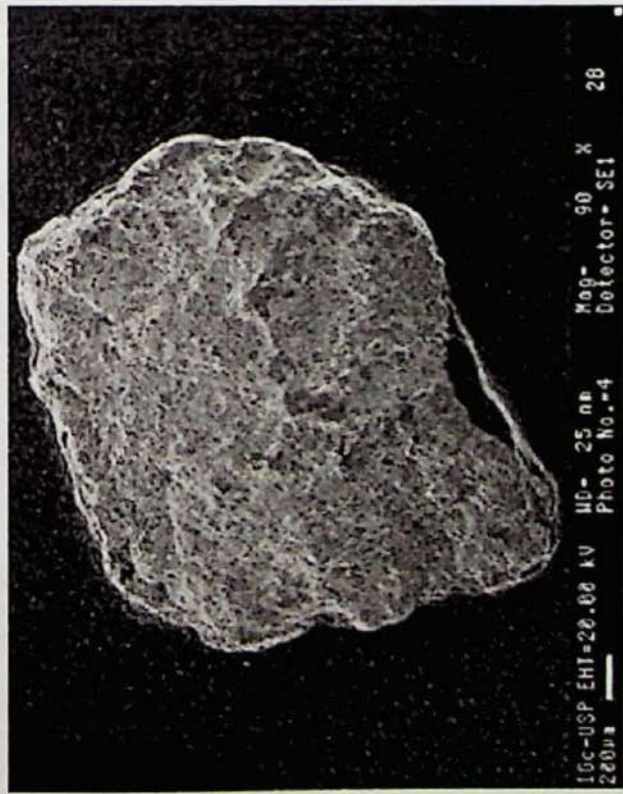
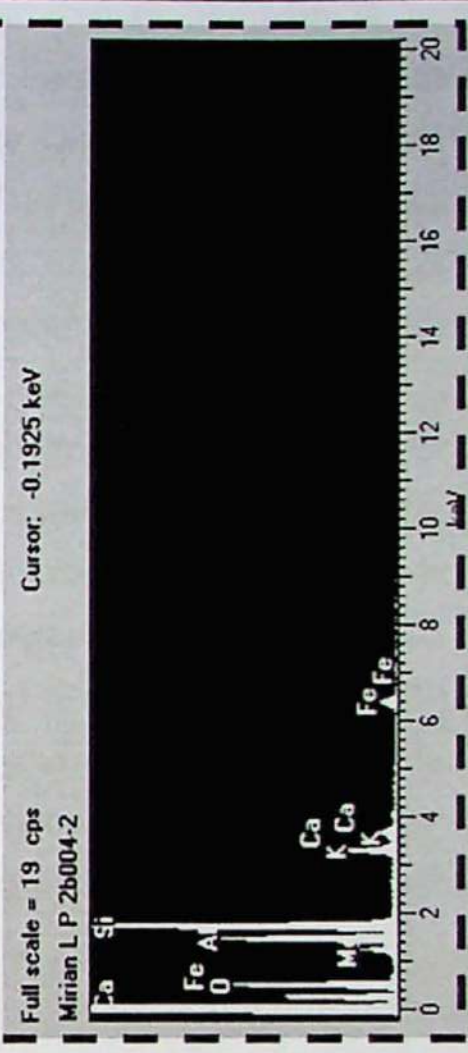


Figura 29. *Corumbella wernerii*. MEV e EDS da carapaça.
 (A) Micrografia de fragmento de carapaça incarbonizada (2b) sob esteromicroscópio.
 (B) MEV de 2b.
 (C) Difratograma de EDS de 2b, ponto 1.
 (D) Difratograma de EDS de 2b, ponto 2.



Resultados preliminares de espectroscopia Raman, também já foram interpretados para as amostras de Corumbá e do Paraguai. Na carapaça de *C. wernerii* da amostra 1 (GP/1E 6456) (Ecoparque Cacimba, Grupo Corumbá) (Figura 30) foram evidenciados calcita (280, 712) e grupos relacionados à quitina, tais como bandas de CH alifático (2960), e carbono (amorfo, 1323 e grafite, 1604), sendo o pico da banda de carbono amorfo menos pronunciado que a de carbono grafite.

Na amostra 2 (GP/1E 3093) (Pedreira Saladeiro, Grupo Corumbá) foram evidenciados os mesmos picos da amostra 1, com exceção das bandas de CH alifático. Nesta mesma amostra, ao contrário da amostra 1, a banda de carbono amorfo apresenta pico mais pronunciado que a de grafite (Figura 31).

Na carapaça da amostra 3 (GP/1E 5769g) (Pedreira Saladeiro, Grupo Corumbá) (Figura 32) também foi comum a presença de óxido de ferro, revelada pela goethita (295, 394, 557). Nos ovoides da amostra 4 (GP/1E 4095) (Pedreira Saladeiro, Grupo Corumbá) foram evidenciados os mesmos picos da amostra 2 (Figura 33).

Já na carapaça da amostra 5 (VLM 85A) (Grupo Itapucumy) (Figura 34), com exceção das bandas de CH alifático, foram evidenciadas bandas de mesmos picos, porém menos intensos, que os das amostras 1 a 4 (Grupo Corumbá), com bandas de carbonos amorfo e grafite de picos praticamente equivalentes e bandas de carbonato mais pronunciadas.

Em todos os casos em que os espectros das carapaças e da matriz rochosa foram comparados, apenas os picos das bandas de carbonato são evidentes, enquanto os picos das bandas dos carbonos (amorfo e grafite) encontram-se sob forte ação de fundo de fluorescência.

Até o momento, em nenhum dos espectros houve irrefutável pico relativo ao grupo fosfato, já constatado em tecas de conularídeos e lingulídeos. Até mesmo os testes químicos para detecção de fosfato não revelaram presença deste elemento em nenhum dos fósseis oriundos de ambas as unidades geológicas sul-americanas.

Já as análises preliminares de FRX, em uma amostra (GP/1E 5803b) do Grupo Corumbá, revelaram diferenças na composição elementar entre carapaça e rocha. Com exceção do Ca, que apresenta quase as mesmas proporções na rocha e na carapaça, todos os outros elementos (Al, Si, K, Ti,

Mn e Fe) parecem estar depletados na carapaça e mais abundantes na rocha (Figura 35).

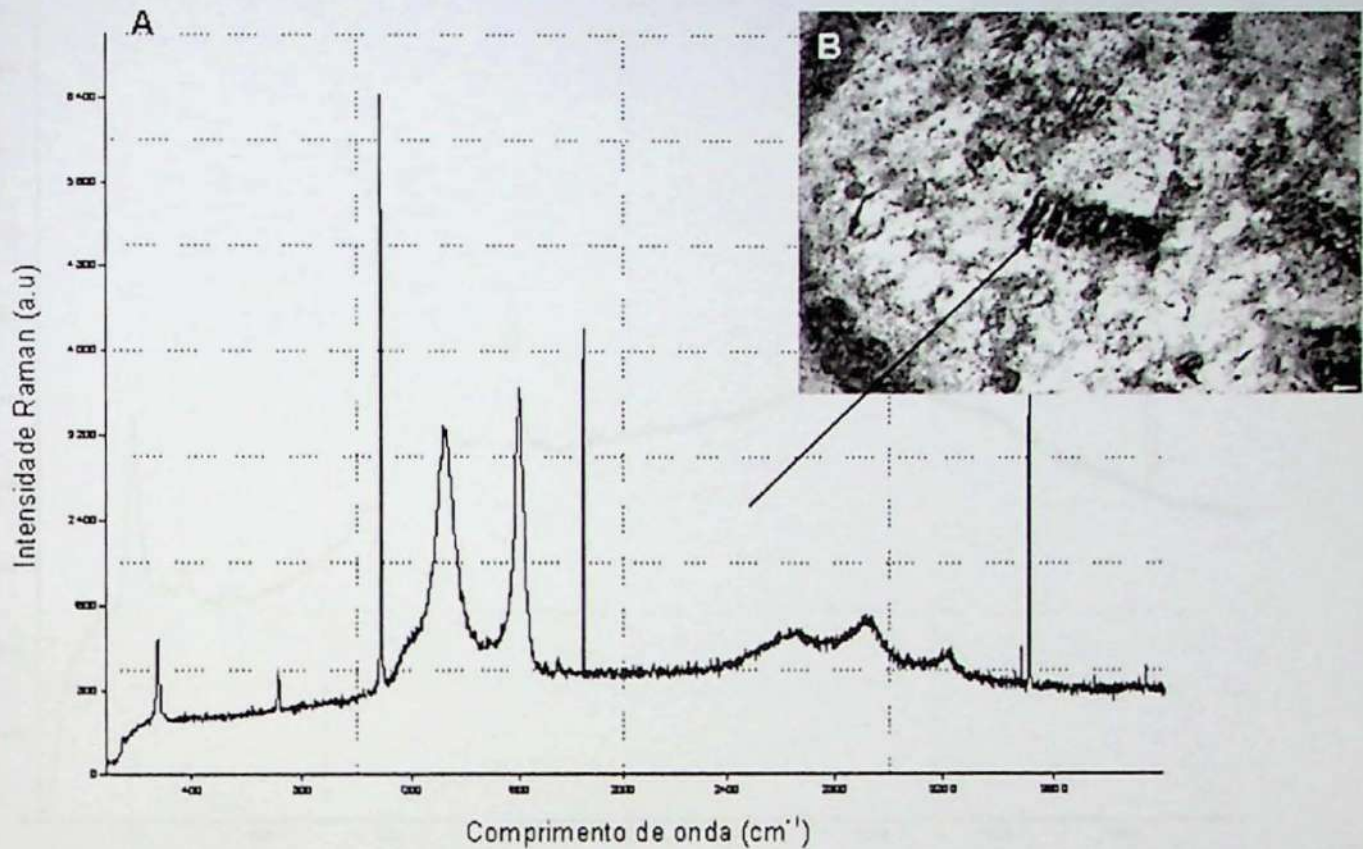


Figura 30. Espectroscopia Raman em carapaça de *Corumbella*. (A) *Corumbella weneri* (Ecoparque da Cacimba, Grupo Corumbá), amostra 1 (GP/1E 6456). (B) Espectro Raman de calcita, carbono amorfo, carbono grafite e CH alifático ($\lambda_0 = 632,8$ nm, potência = 1mW na amostra). Escala: 1mm

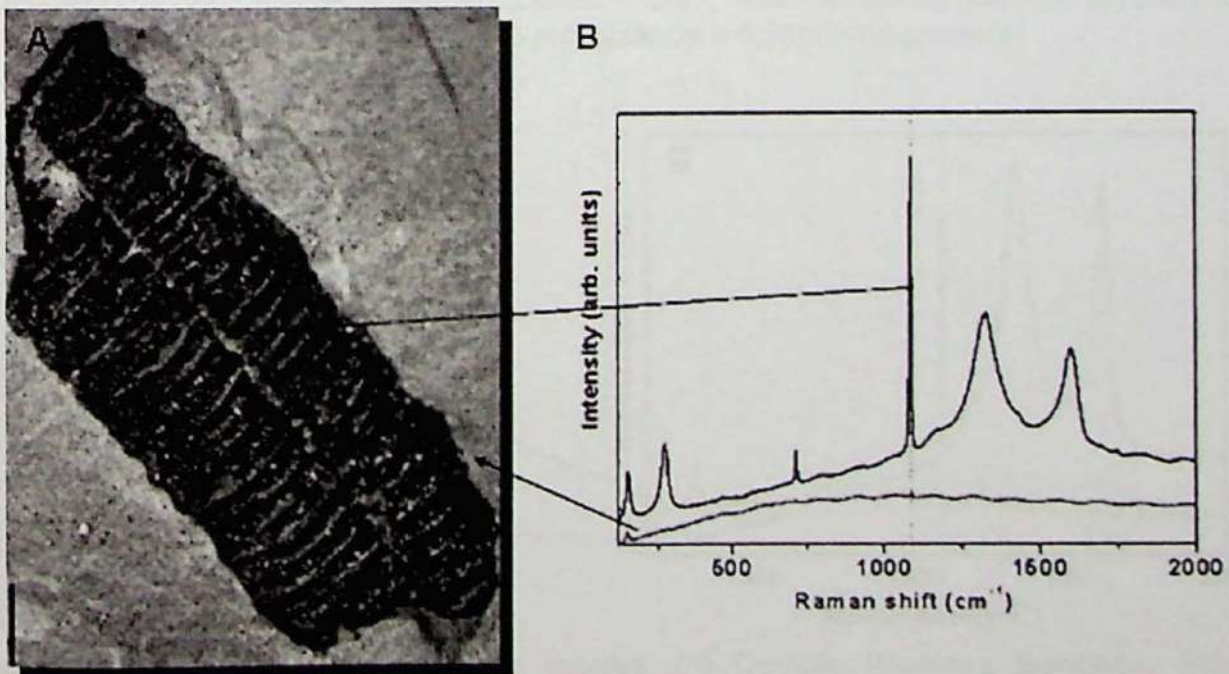


Figura 31. Espectroscopia Raman em carapaça de *Corumbella*. (A) *Corumbella weneri* (Pedreira Saladeiro, Grupo Corumbá), amostra 2 (GP/1E 3093). (B) Espectro Raman de carbonato, carbono amorfo e carbono grafite ($\lambda_0 = 632,8$ nm, potência = 1mW na amostra). Escala: 1mm.

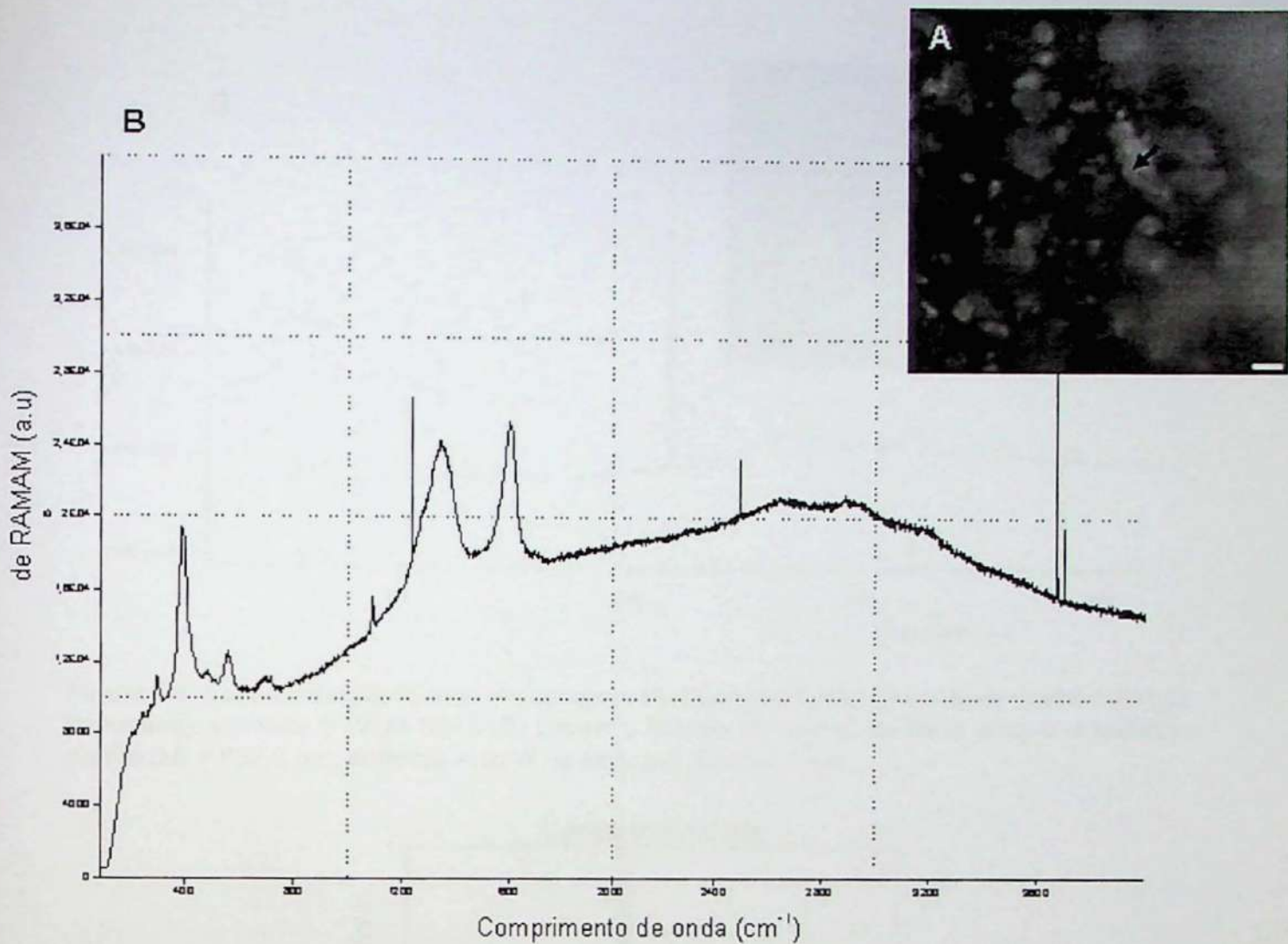


Figura 32. Espectroscopia Raman em carapaça de *Corumbella*. (A) *Corumbella wernerii* (Pedreira Saladeiro, Grupo Corumbá), amostra 3 (GP/1E 5769g). Cristal de goethita evidenciado na carapaça de *C. wernerii*. Escala = 10 μ m. Seta = cristal de goethita. (B) Espectro Raman de goethita e carbono ($\lambda_0 = 632,8$ nm, potência = 0,35mW na amostra).

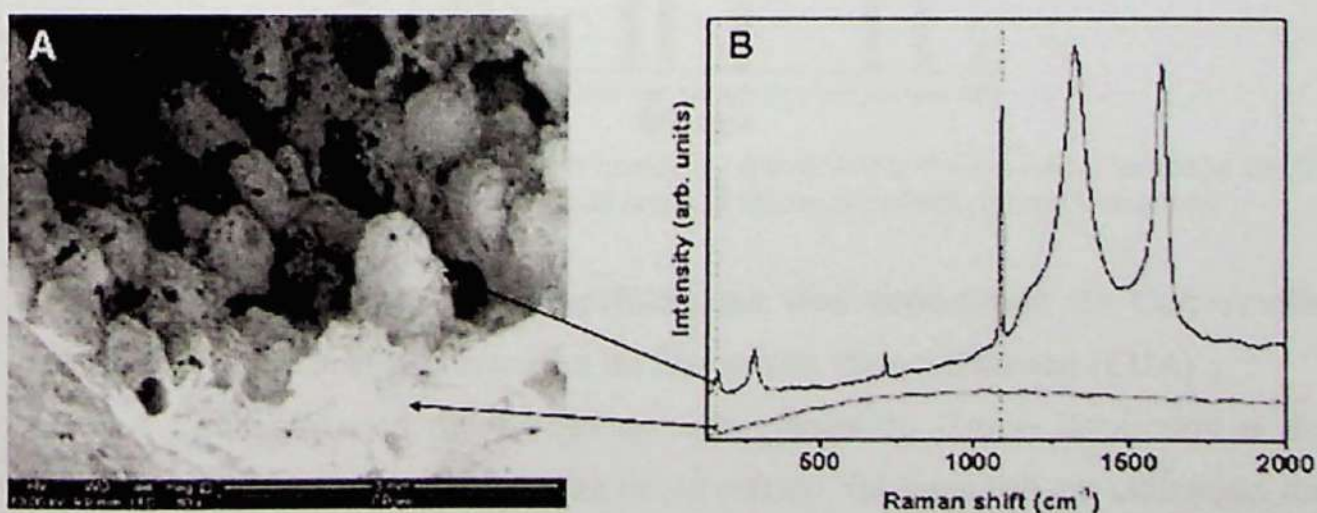


Figura 33. Espectroscopia Raman em ovoides. (A) Ovoides (Pedreira Saladeiro, Grupo Corumbá), amostra 4 (GP/1E 4095). (B) Espectro Raman de carbonato, carbono amorfo e carbono grafite ($\lambda_0 = 632,8$ nm, potência = 1mW na amostra).

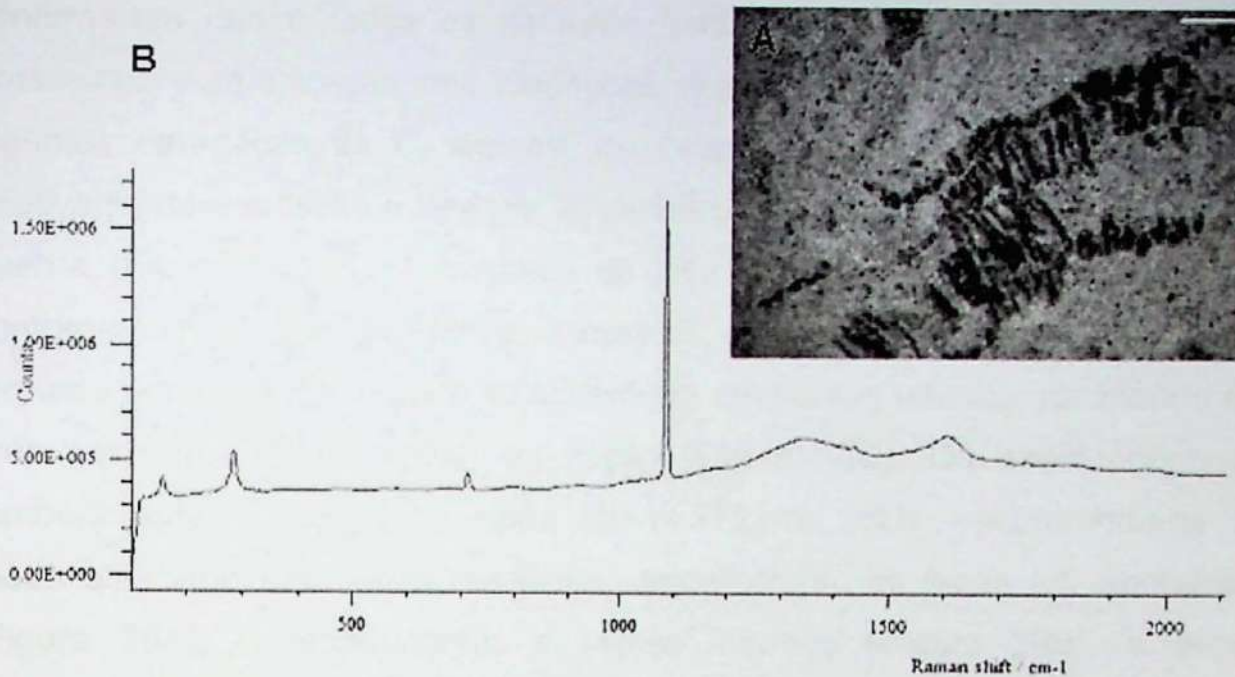


Figura 34. Espectroscopia Raman em carapaça de *Corumbella*. (A) *Corumbella weneri* (Grupo Itapucumi), amostra 5 (VLM 85A). (B) Espectro Raman de calcita, carbono amorfo e carbono grafite ($\lambda_0 = 632,8 \text{ nm}$, potência = 1mW na amostra). Escala: 1mm.

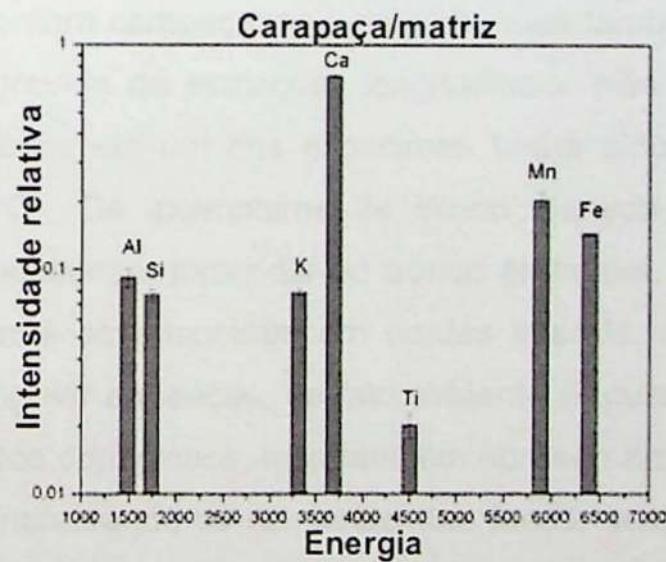


Figura 35. Análise de FRX comparando razões de elementos químicos entre carapaça de *C. weneri* (amostra GP/1E 5803b) e matriz da rocha (Pedreira Saladeiro, Grupo Corumbá).

5.4. Descrição dos atributos morfológicos dos espécimes de *Corumbella* do Grupo Itapucumi (Paraguai) e da Formação Wood Canyon (EUA)

A descrição dos espécimes de *Corumbella* do Grupo Itapucumi e da Formação Wood Canyon, realizada neste estudo, foi baseada na utilização de termos morfológicos compatíveis com as estruturas e a reconstituição já estabelecidas para *C. weneri* (Formação Tamengo, Grupo Corumbá) (cf. Pacheco *et al.*, 2011b).

As análises de quatro fósseis paraguaios (Figuras 26B e 36A-D) confirmaram quase todos os atributos também observados em *C. weneri* brasileiras, com exceção das estriações longitudinais, evidentes apenas em algumas carapaças de *C. weneri*, do Grupo Corumbá. As carapaças são relativamente espessas e flexíveis à compressão, porém também suscetíveis à quebra (Figura 36A-C). Apesar do viés tafonômico, ambos apresentam conformação tubular poliédrica, piramidal ou tronco piramidal, alongada, formada por quatro faces que se encontram em bordas laterais, resultando em uma geometria quadrangular em seção (Figura 36D). Os anéis poligonais também apresentam continuidade lateral (Figura 36D), encontrando-se de modo alternado nas linhas medianas, demarcadas nas faces (cf. apótemas) (Figura 36A), correspondentes a septos internos (Figura 36B), e sendo contínuos nas bordas laterais (Figura 36D). Além disso, foi observada região aboral nos espécimes de ambas as localidades (Figura 36C e D).

Ao contrário dos fósseis paraguaios e brasileiros, os espécimes norte-americanos apresentam carapaça mais delgada, mas também, assim como as do Paraguai, desprovida de estriações longitudinais. Não apresentam região oral evidente, embora em um dos espécimes tenha sido constatada região aboral (Figura 37C). Os exemplares de Wood Canyon também possuem estrutura tubular poliédrica, piramidal ou tronco piramidal, alongada, formada por quatro faces que se encontram em bordas laterais, resultando em uma geometria quadrangular em seção, de fato evidente (Figura 37B, D). Os anéis poligonais são pouco conspícuos, mas também apresentam continuidade entre si (Figura 37C), encontrando-se no centro das faces, sem demarcação clara das linhas medianas, mas com septos internos (Figura 37D), e são contínuos nas bordas laterais (Figura 37A). Assim como observado nos espécimes de *C. weneri* brasileiros (Figura 24), e ao contrário dos paraguaios, um dos exemplares norte-americanos apresenta (Figura 37A).

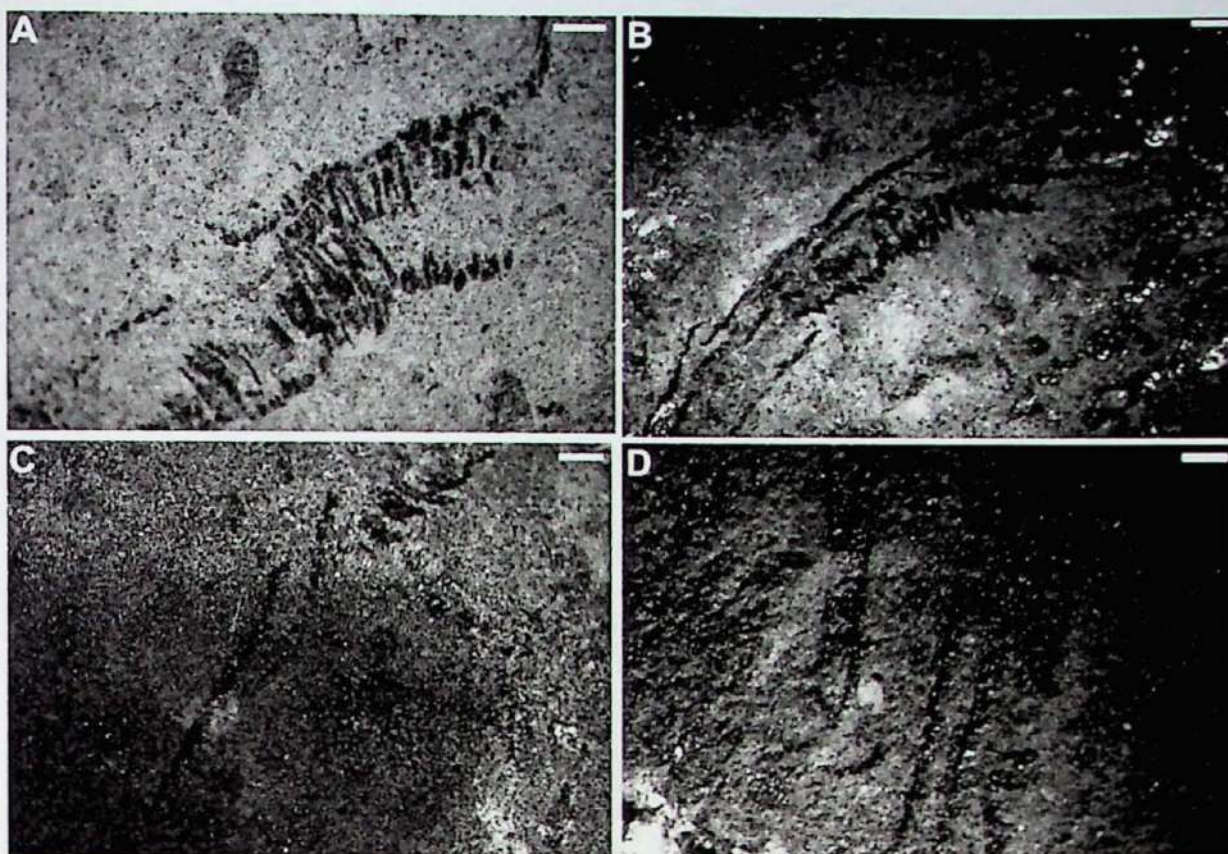


Figura 36. *Corumbella wernerii*, Grupo Itapucumi (Paraguai). Morfologia.

(A) VLM 85A. Resto incarbonizado. Neste espécime comprimido e fragmentado ainda é possível observar linha mediana.

(B) VLM 42B. Resto incarbonizado com evidenciação de septo.

(C) VLM 42B. Região aboral do espécime (B).

(D) VLM 85A. Quebra diagonal da região aboral de um resto incarbonizado. Geometria aproximadamente quadrangular. Detalhe para continuidade lateral dos anéis do espécime à direita.

Explicação: seta branca, linha mediana; seta branca pontilhada, septo; círculo branco pontilhado, região aboral; seta preta, geometria e detalhe da borda na região aboral; seta preta pontilhada, continuidade lateral dos anéis.

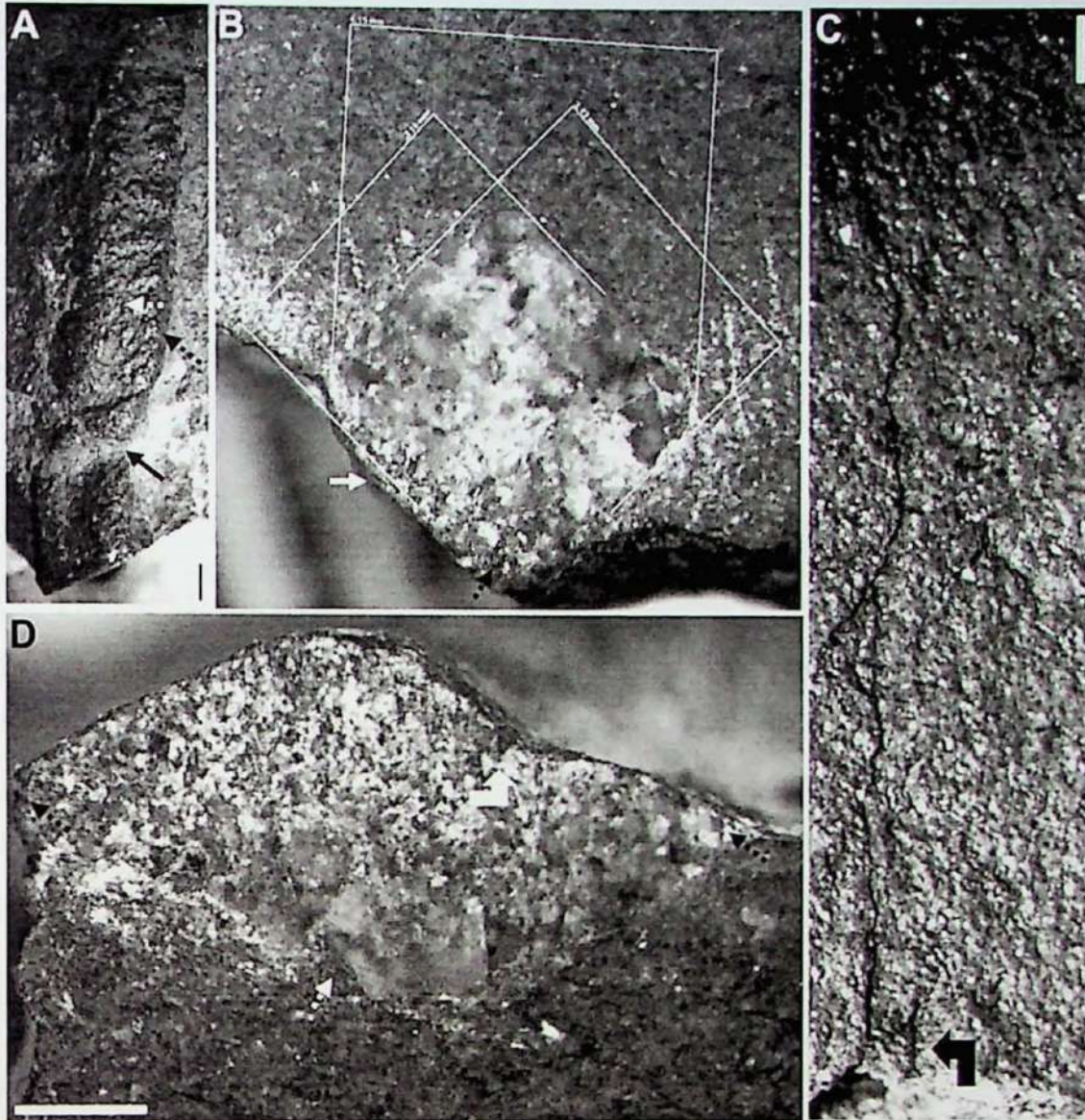


Figura 37. *Corumbella wernerii*, Formação Wood Canyon (EUA). Morfologia.

(A) LACMNH 12802. Espécime poliédrico, recoberto por verniz do deserto. Observar anéis confluindo alternadamente na linha mediana, com continuidade nas bordas laterais. Detalhe para torção helicoidal.

(B) LACMNH 12802. Seção quadrangular da extremidade sem torção em (A).

(C) LACMNH loc. 17130. Região aboral. Detalhe para continuidade lateral dos anéis.

(D) LACMIP loc. 17130. Seção quadrangular comprimida da extremidade com torção em (A). Observar bordas e septos.

Explicação: seta branca pontilhada, linha mediana; seta preta pontilhada, borda lateral; seta preta, torção; seta branca, face; seta branca curva, septo; seta preta curva, região aboral. Escala: 1 mm.

5.5. Composição taxonômica da Formação Tamengo

Por meio de levantamento bibliográfico e análise de amostras adicionais foi possível compilar os táxons da Formação Tamengo. Dentre os organismos que compõem a biota desta unidade geológica foram registrados exemplares de metáfitas *Tyrasotaenia* (vendoatenídeos) (Figura 38B), os microfósseis planctônicos *Sphaerocongregus*, prováveis cianobactérias cocoidais planctônicas *Bavlinella faveolata* e *Eoentophysalis croxfordii*, e filamentosas bentônicas *Siphonophycus robustum*, eucariontes provavelmente planctônicos

Leiosphaeridia crassa, e possíveis algas *Helicothrichoides* sp. (Zaine, 1991; Fairchild, 1984; Zaine e Fairchild, 1987; Zaine, 1991; Hidalgo, 2002 ; Gaucher *et al.*, 2003).

Ainda nesta formação, além dos metazoários *Cloudina* e *Corumbella* (supra mencionados), foi recentemente documentada uma nova ocorrência de *Conularia* sp. (Figura 39). Os espécimes de conulários da Formação Tamengo conservaram-se como moldes, comprimidos na porção de uma das arestas. São evidentes alguns fragmentos da teca, cordões bem preservados e nodos.

Além disso, análises de novas amostras resgatadas nas pedreiras (Corcal, Laginha, Saladeiro e Cacimba), na região de Corumbá, MS, e confecção e observação de lâminas palinológicas (pela Msc. Evelyn A.M. Sacherz, IGc/USP) também revelaram a presença do acritarca planctônico *Chuarina*, em suas formas micro (Figura 38D) e, possivelmente, macroscópicas (Figura 38C), *Valeria* sp. (Figura 38E) e *Bavlinella* (Figura 38A). Um espécime microscópico e duas possíveis formas macroscópicas de *Chuarina* foram encontrados associados aos fósseis de *C. wernerii*, em amostras resgatadas no Ecoparque Cacimba da Saúde

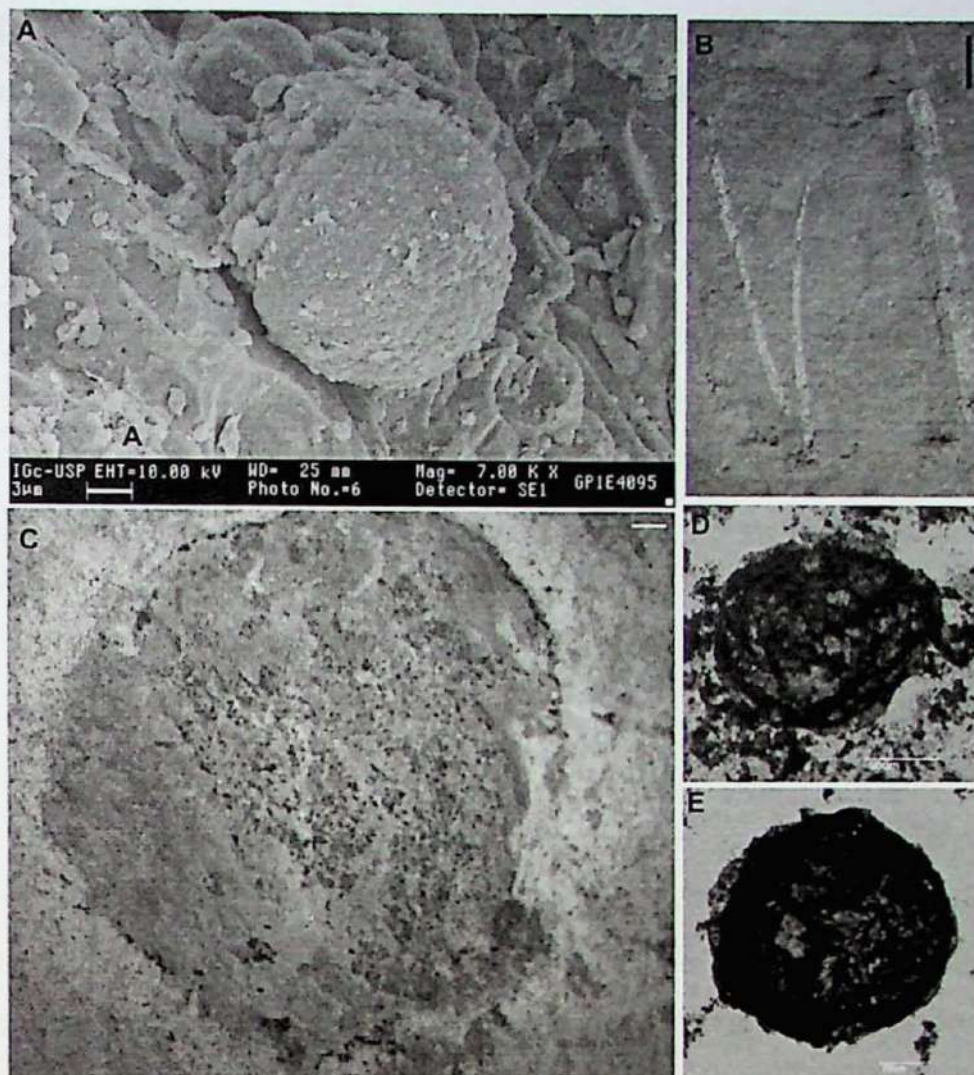


Figura 38. Exemplos de outros componentes da biota da Formação Tamengo. (A) *Bavlinella*. (B) Vendoatenídeo (escala: 1mm). (C) possível fase macroscópica de *Chuaría* (escala: 1mm). (D) *Chuaría circularis*. (E) *Valeria* sp.

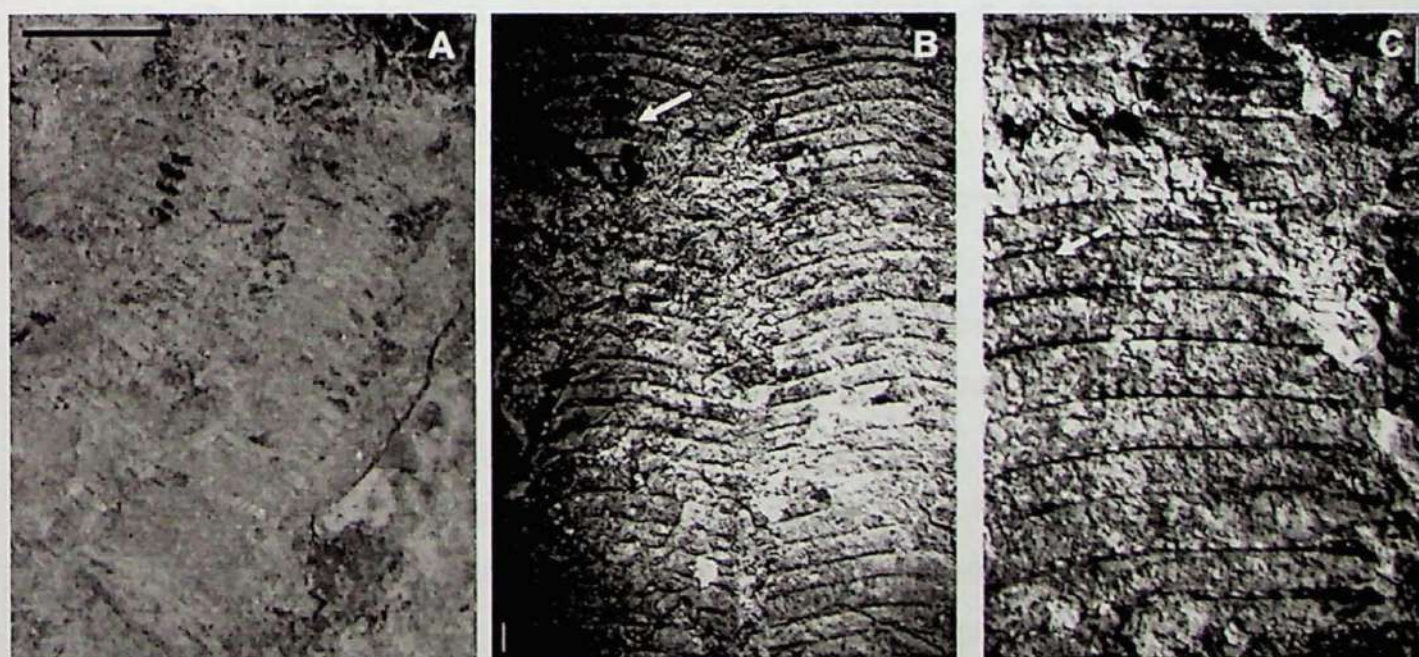


Figura 39. Espécime de *Conularia* sp. constatado na Formação Tamengo. (A) Visão geral do exemplar. (B) Aumento do exemplar (A), atentar para fragmento preservado da teca, aresta e cordões. (C) Detalhe dos cordões. Explicações: seta branca, fragmento da teca; seta branca tracejada, cordões. Escala: 1 mm.

6. Discussões

6.1. Análise tafonômica básica de *C. weneri* (vide anexo 1, artigo 2: Pacheco *et al.* 2011b, *Journal of Taphonomy*)

Assim como qualquer metazoário ediacarano, as descrições e a análise morfológica de *Corumbella* são influenciadas pelos vários modos de soterramento e diagênese, somados ao baixo potencial de fossilização e ao maior tempo de atuação dos processos tafonômicos nesses organismos. Durante esses eventos, animais ediacaranos de esqueleto orgânico ou fracamente mineralizado podem ter tido suas estruturas morfológicas e proporções originais modificadas, e terem sido mais suscetíveis à ação de decompositores, e à destruição mecânica. Neste sentido, artefatos podem se originar, sendo mal interpretados como características morfológicas diagnósticas (Fedonkin, 1985; Waggoner, 1998; Lucas, 2001; Simões *et al.*, 2003; Leme *et al.*, 2004; Soares *et al.*, 2008).

Mesmo apresentando natureza orgânica ou fracamente mineralizada, *Corumbella* possuía uma carapaça relativamente espessa e flexível, suscetível tanto à quebra e à fragmentação quanto à compressão. Portanto, quando raramente conservadas, as estruturas diagnósticas destes metazoários (*e.g.* regiões oral/ aboral e ornamentação) encontram-se quase sempre deformadas. Assim, tanto a descrição original dos espécimes brasileiros (Hahn *et al.*, 1982), como as interpretações alternativas (Zaine, 1991), e outros pressupostos taxômicos específicos para os espécimes do Paraguai (Warren *et al.*, 2011) e da América do Norte (Hagadorn e Waggoner, 2000), podem ter constituído descrições taxonômicas tendenciadas por deformações morfológicas resultantes de processos tafonômicos.

Neste estudo, a fim de ampliar o espectro tafonômico, foi realizado um estudo de morfologia de detalhe, considerando-se a descrição e a comparação dos diferentes modos de preservação, por meio da determinação das diferentes classes tafonômicas observadas em espécimes de *Corumbella weneri* brasileiras e suas implicações na determinação de características morfológicas usadas para estabelecer modelos de reconstituição e afinidades taxonômicas para este fóssil. Estrutura e atributos morfológicos foram reconstituídos por meio de uma modelagem geométrica.

Classes tafonômicas

Espécimes tridimensionais

Os espécimes tridimensionais de *C. weneri* foram caracterizados por exemplares de geometria cilíndrica (Figura 41A) ou poliédrica (Figura 40B), conservados como moldes internos e externos (Figura 17A e B), com ou sem preservação da carapaça. Os itens abaixo descrevem com maiores detalhes a geometria desta classe.

a) Espécimes tridimensionais de geometria cilíndrica

Em algumas amostras foram documentados tubos tridimensionais anelados, unisseriados, preenchidos por sedimento, com fossilização da carapaça por incarbonização, e também sem preservação desta, constituindo moldes internos (Figura 17C e D). Os tubos cilíndricos também foram conservados em moldes externos com ou sem preservação da carapaça. A maioria destes fósseis geralmente encontrava-se muito fragmentada, com tamanho muito reduzido (entre 0,5 a 1,0 mm de diâmetro), mas, quando presentes, apresentavam-se em elevado número em determinadas amostras.

A priori, o exame destes espécimes resultou em uma interpretação de *C. weneri* como cônico-cilíndrica, circular em seção transversal. Esta hipótese encontrou sustentação nas comparações estabelecidas entre *Corumbella* e os fósseis conotubulares da China, tais como *Conotubus* (Ding *et al.*, 1992) e *Gaojiashania* (Zhang e Hua, 2000; Hua *et al.*, 2000a, b). Dentre as similaridades entre estes fósseis estaria a conformação tubular anelada (Bernd-Dietricherdman, 2004).

b) Espécimes tridimensionais de geometria poliédrica

Alguns moldes internos analisados encontravam-se inflados, com geometria aproximadamente piramidal (ou tronco-piramidal como analogia a pirâmides desprovidas de ápice), constituídos por anéis poligonais (Figura 40A e B). Alguns espécimes mostraram pouco (Figura 40C) ou nenhum grau de compressão, com sulcos, característicos de linha mediana (Figura 40A e B), e septos bem definidos (Figuras 40C e 42C e D). Neste espécime foi possível observar anéis inseridos de modo alternado ao longo da linha mediana, em uma das faces (Figura 40A).

Os sulcos poderiam corroborar a descrição de tubos cilíndricos colapsados, acima descritos (Bernd-Dietricherdman, 2004). Contudo, outras

características, como bordas laterais (análogas às arestas dos conularídeos), circunscrevendo faces (Figura 40A), reforça a interpretação de *Corumbella weneri* como poliedro. Os sulcos que formam a linha mediana podem ser definidos como apótemas laterais, que dividem cada face de uma pirâmide (Figura 43). A linha mediana passa a ser delimitada pela confluência dos anéis poligonais em uma área de apótema lateral (Figura 42D e E).

Este tipo de conformação quase constante em espécimes aproximadamente piramidais (Figura 42C e E) corroboram a existência de linhas medianas em espécimes bidimensionais. A compressão de alguns espécimes de *C. weneri* pode ocorrer por sobreposição de duas faces paralelas, onde, muitas vezes, tornam-se evidentes os sulcos característicos da linha mediana, enquanto as outras duas faces paralelas provavelmente constituíram uma área de fraqueza que foi fragmentada ou dobrada no efeito do colapso (Figura 40E e F).

A documentação de moldes internos e externos excepcionalmente bem preservados, com geometria poliédrica, foi de relevante interesse para a reconstituição das características morfológicas e da geometria de *C. weneri* (Figura 42). Nestes espécimes foram encontradas duas bordas laterais bem definidas (veja Figura 43 para definição de estruturas geométricas), circunscrevendo uma região análoga à face dos conularídeos. Também de modo similar ao que foi reportado em conularídeos, na linha mediana do molde externo de um dos espécimes observados há uma quase contínua sequência alternada de moldes em "U", atribuída à confluência de cordões na linha mediana dos conularídeos (Figuras 42D, E e 46).

Assim, a documentação de espécimes tridimensionais tubulares unisseriados, antes interpretados como pólipos primários (ou haste), de uma estrutura bipartite (Figuras 9 e 11A), pode, na verdade, ser designada a uma região aboral unisseriada (ou ápice) que grada para uma forma poliédrica quadrangular alongada, (Figura 42F,G), terminando em uma região oral (Figura 42A, B, veja também modelagem na Figura 43G-I). Estas evidências confirmam a polarização de crescimento deste metazoário e encontram suporte em sua morfometria, uma vez que o diâmetro máximo destas estruturas unisseriadas (cerca de 1mm) é aproximadamente duas vezes menor que o diâmetro mínimo das estruturas poliédricas tridimensionais (cerca de 2mm, sem compressão

significativa e 4mm, com compressão evidente). Embora não evidenciadas de forma associada à parte poliédrica em outras descrições, as conformações unisseriadas também foram interpretadas por Babcock *et al.* (2005) como estruturas de fixação, denominadas “regiões apicais”.

Uma interpretação alternativa para os espécimes unisseriados aproximadamente cilíndricos é a de que estes também podem ser resultados de quebras e cisões na linha mediana (Figura 41C, D), em fósseis poliédricos, ou podem constituir faces de alguns espécimes também poliédricos parcialmente encobertas por sedimento (Figura 41E, F).

Alguns exemplares de maior diâmetro (cerca de 4mm) que os tubos descritos como unisseriados no item “a” preservaram-se com conformação tridimensional cilíndrica (Figura 21B, ver também o exemplo na *Corumbella* norte-americana, Figura 37D, em que as bordas laterais sofreram compressão). Nestes casos, é possível que tenha ocorrido compressão de bordas laterais paralelas (o que também inviabilizaria a observação da linha mediana) ou que os processos tafonômicos tenham desgastado a região de linha mediana.

É importante ressaltar que em alguns espécimes, embora fosse possível a investigação de estruturas internas, como septos, por meio de quebras transversais e/ou longitudinais, estas não foram observadas. Em todos os espécimes analisados não foi documentado nenhum tipo de espeçamento interno de borda lateral, tais como carenas.

Espécimes bidimensionais

Os espécimes bidimensionais, de conformação, geralmente, bisseriada (Figura 40E) apresentaram conservação total ou parcial da carapaça por incarbonização. Não raro, também foram evidenciados espécimes uni, tri e tetrasseriados (figura 16C). As seriações já foram interpretadas como porções do organismo seccionadas ou demarcadas por fendas medianas. Conforme observado no subitem “a” do item anterior, enquanto organismo cilíndrico, a fenda mediana verificada em *C. weneri*, não constituiria uma característica morfológica, mas se justificaria por um colapso dos tubos não preenchidos por sedimentos, submetidos a posterior soterramento rápido (Bernd-Dietricherdtman, 2004).

Contudo, além do incontestável registro de espécimes de *C. weneri* tridimensionais, com geometria poliédrica e presença de linha mediana e bordas laterais evidentes, torna-se necessário salientar que, também ao contrário do que foi verificado em *C. weneri*, os fósseis conotubulares apresentam fendas mediana não obrigatoriamente simétricas em eixo longitudinal e, raramente, contínuas em toda extensão do tubo. Deste modo, os espécimes bidimensionais de *Corumbella* representariam tubos poliédricos compactados, no sentido face/face e, portanto, não apenas com linhas medianas evidentes (Figura 40A-F), como também a conspícua alternância do encontro de anéis na face (Figura 40E, F).

A evidenciação de um espécime com região oral esclareceu também a possibilidade de *C. weneri* apresentar uma geometria aproximadamente quadrangular em seção. Este espécime encontra-se comprimido (Figura 21C) de modo que a região oral apresenta uma conformação semelhante a um losango. Esta geometria estabelecida pela compactação não seria evidenciada em um tubo cilíndrico.

Diante do exposto, por meio de uma ampla amostragem com diferentes classes tafonômicas e pela análise de alguns poucos exemplares excepcionalmente bem preservados foi possível propor, neste trabalho, por meio de uma modelagem geométrica, não apenas uma reconstituição das estruturas morfológicas (Figuras 42 e 43), como a revisão dos termos utilizados para a denominação dos atributos de *C. weneri* (*vide* tabela 1) e também a elaboração de modelos tafonômicos dos modos de preservação deste fóssil (Figuras 40B-F e 41D, F).

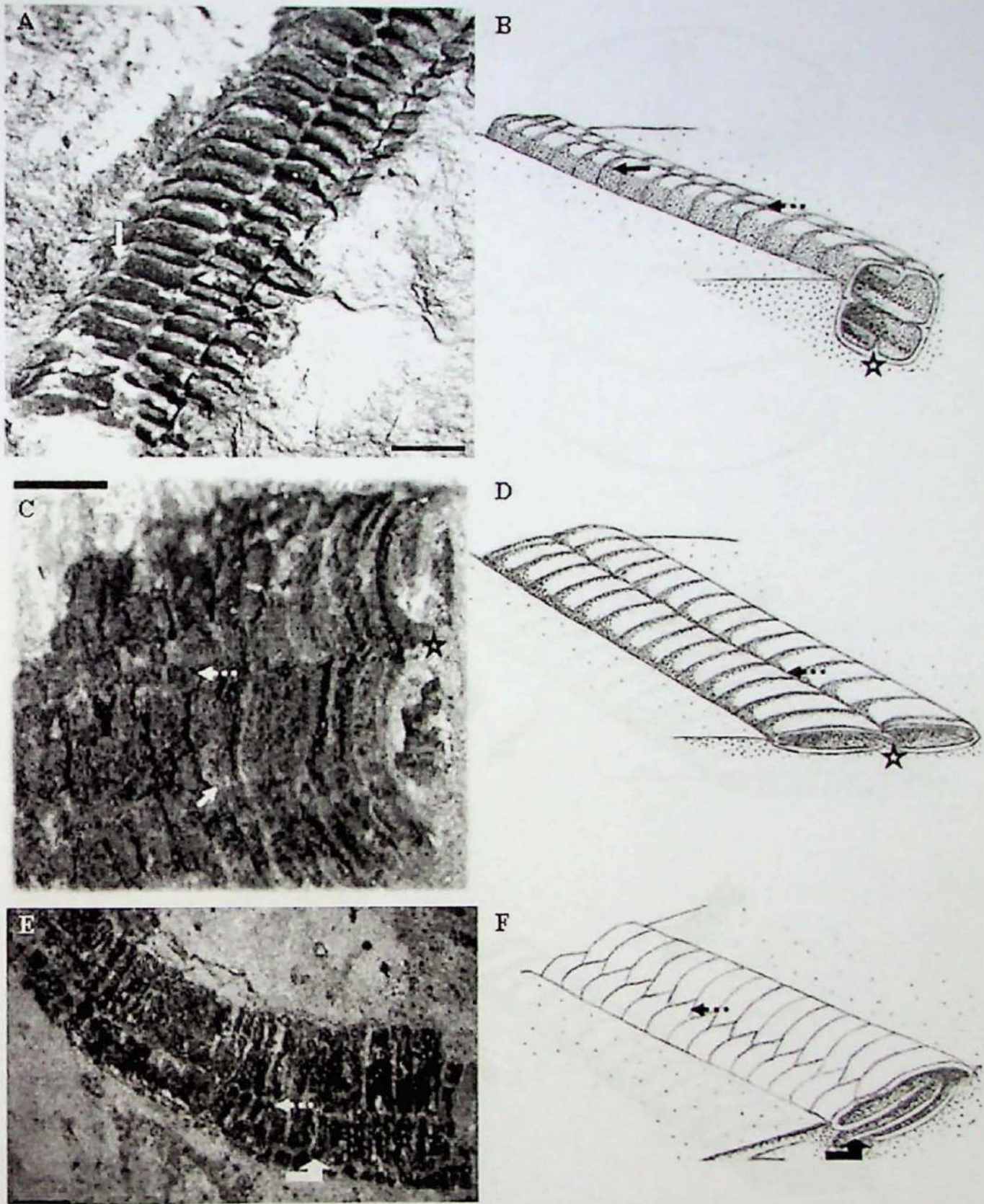


Figura 40. *Corumbella wernerii*. Classes tafonômicas

(A) e (B) Espécime tridimensional. Molde interno de geometria poliédrica, quadrangular em seção. Notar a presença de linha mediana e bordas laterais.

(C) e (D) Espécime tridimensional. Molde interno, inflado e comprimido no sentido face-face. Observar bordas laterais, linha mediana e septo.

(E) e (F) Espécime bidimensional. Visão externa da carapaça comprimidas no sentido face-face. Detalhe para a confluência alternada dos anéis na linha mediana e dobra causada pela compressão face-face.

Explicação: setas cheias, bordas laterais; setas pontilhadas, linha mediana; setas curvas, dobras; estrela, septo. Escala: 1 mm.

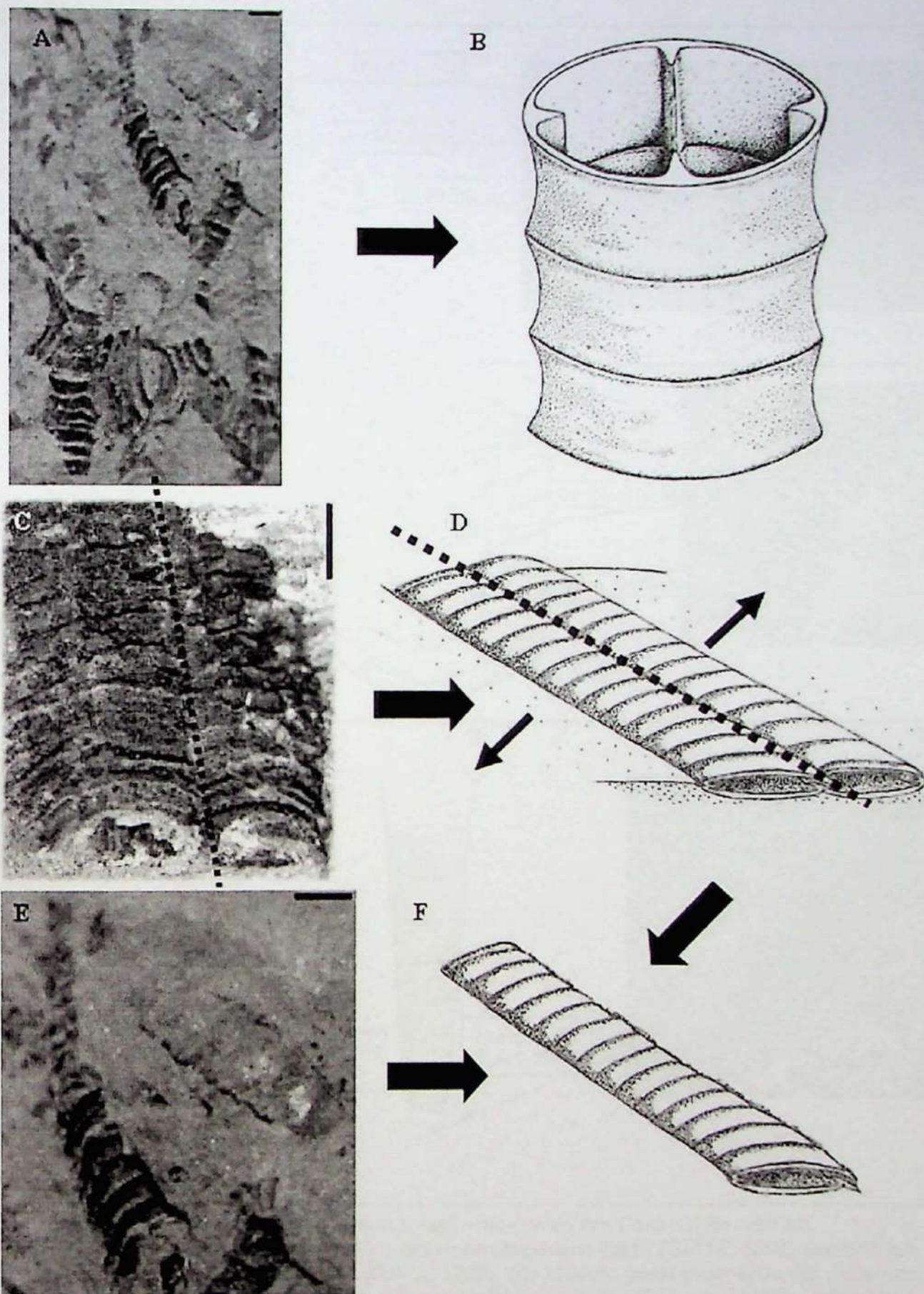


Figura 41. *Corumbella wernerii*. Estruturas morfológicas alteradas por processos tafonômicos (A) Espécimes tridimensionais cilíndricos e (B) interpretação realizada por Hahn *et al.* (1982). (C) Espécime tridimensional inflado e (D) seu modelo de compressão e cisão (linha pontilhada) na linha mediana. (E) Espécimes tridimensionais cilíndricos interpretados como resultantes de fissão na região da linha mediana ou como espécimes poliédricos parcialmente recobertos pelo sedimento. Escala: 1mm.

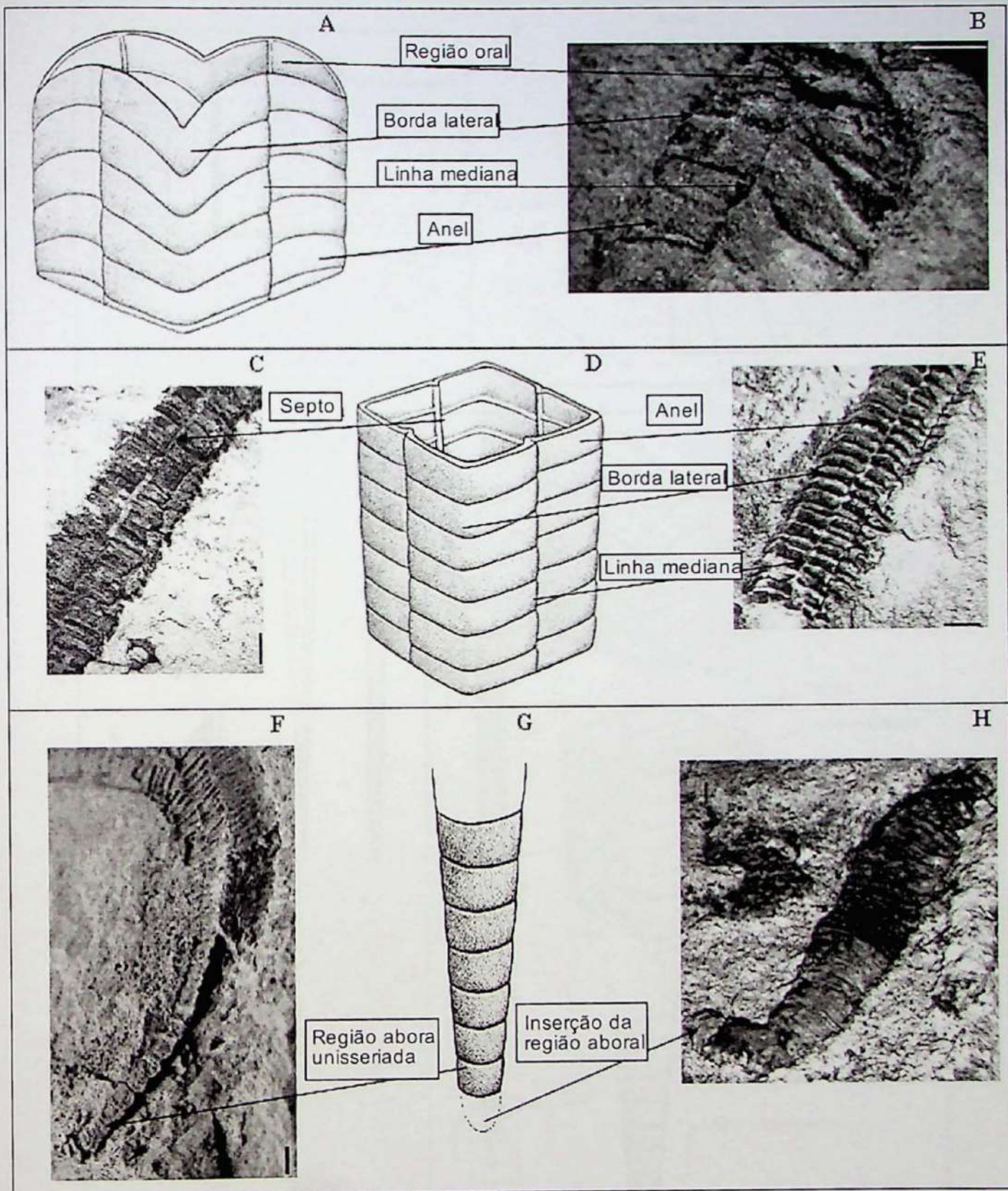


Figura 42. Reconstituição de estruturas morfológicas em *Corumbella weneri*. (A) Reconstituição da região oral e (B) o respectivo espécime fóssil (GP/1E 4089) comprimido. (C) detalhe para septo em um fóssil (GP/1E 4204). (D) Modelo geral tridimensional para uma porção em seção transversal (tronco piramidal) de *C. weneri*, (E) com detalhe para borda lateral e linha mediana (GP/1E 4210a). (F) Região aboral unisseriada (DGM 5601-1), com interpretação em (G). (H) Inserção incerta da região aboral (GP/1E 4216). Escala: 1mm.

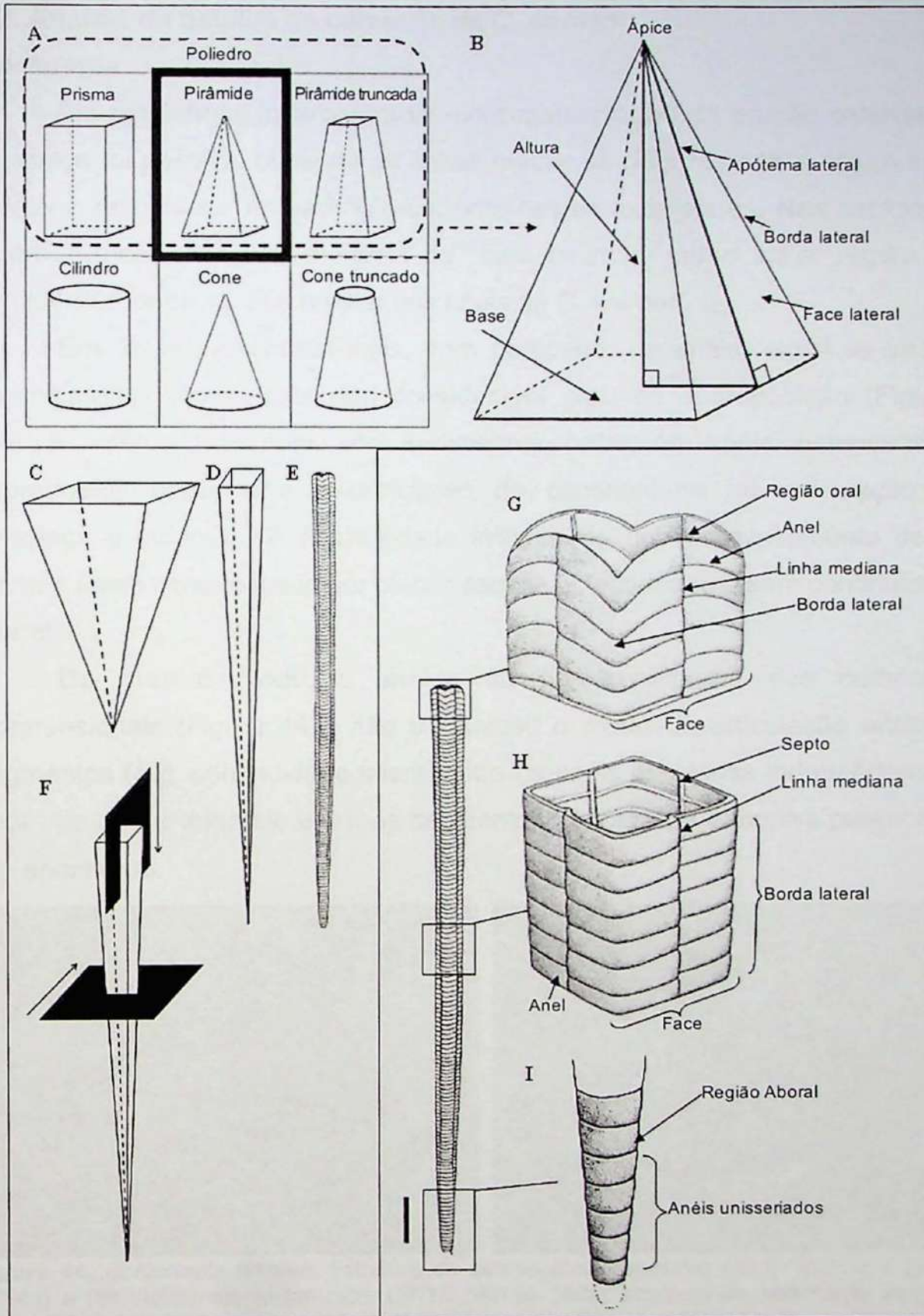


Figura 43. Modelagem geométrica para reconstituição de *Corumbella wernerii*. (A) Poliedro (pirâmide). (B) Detalhes da geometria de uma pirâmide. (C) Pirâmide invertida. (D) Micro-flutuações na geometria de *Corumbella*, mostrando a variação do raio ao longo da altura, de modo não linear, e resultando em (E) uma estrutura aproximadamente piramidal para a reconstituição anatômica proposta para *C. wernerii*. (F) Seções descritas para o fóssil: seção transversal paralela à base e seção longitudinal perpendicular à base. (G-I) Seções anatômicas de (E). (G) Detalhe da região oral. (H) Reconstituição do tronco piramidal (seção quadrangular) com anéis poligonais. (I) Detalhe da região aboral constituída por anéis unisseriados. Escala: 1cm.

6.2. Análise de detalhe da carapaça de *C. weneri*

Morfologia

Em espécimes incarbonizados com conservação da porção externa da carapaça foi possível observar as linhas medianas (Figuras 44b e 46). A linha mediana revelou-se um padrão recorrente nestes exemplares. Nas carapaças incarbonizadas a linha mediana foi caracterizada como uma região de confluência longitudinal e regular dos anéis de *C. weneri*.

Em fósseis tridimensionais, com carapaça, os anéis, algumas vezes, organizam-se lateralmente, em considerável grau de sobreposição (Figuras 44A e 47A). O acúmulo de sedimentos entre os anéis estreitamente sobrepostos obliterou a evidência de continuidade na articulação da carapaça e incorreu na possibilidade errônea de que o revestimento de *C. weneri* fosse caracterizado por placas espessas, imbricadas, sem continuidade lateral.

Do mesmo modo, a análise da porção externa das carapaças bidimensionais (Figura 44B) não esclareceu o modo de articulação entre os segmentos (*e.g.* continuidade lateral entre os anéis ou placas independentes), uma vez que o intervalo entre os segmentos também se encontra preenchido por sedimento.

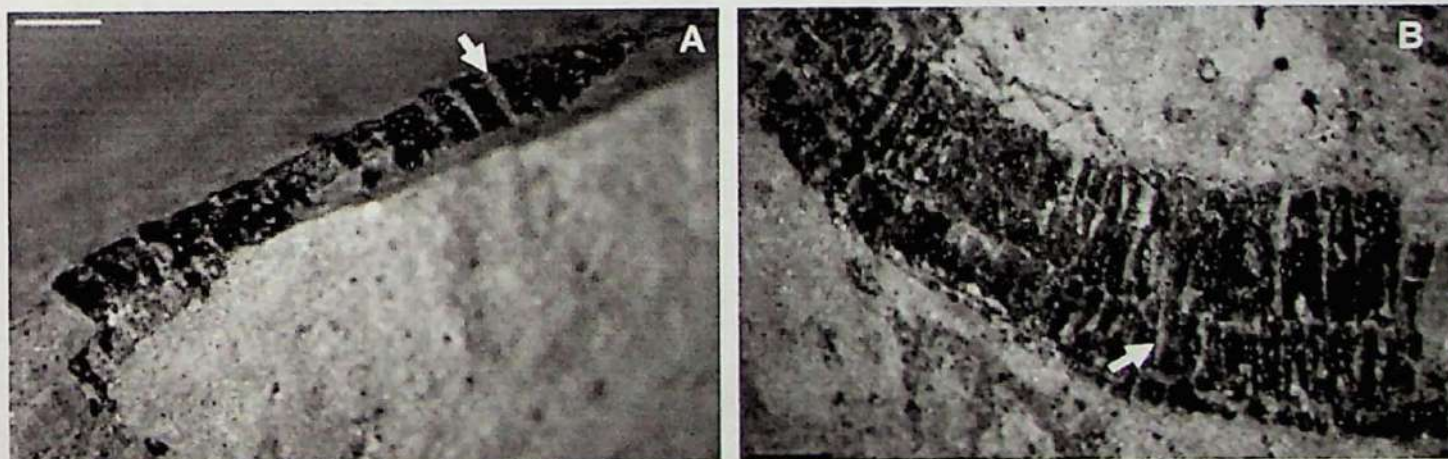


Figura 44. *Corumbella weneri*. Estrutura da carapaça no espécime (A) tri (amostra GP/1E 5794a) e (B) bidimensional (amostra GP/1E 5820b). Notar acúmulo de sedimento entre os anéis. Explicação: seta branca, sedimento entre os anéis. Escala gráfica: 1 mm.

Em cortes longitudinais da carapaça (Figura 45A) e em fragmentos com evidência da parte interna desta estrutura de revestimento (Figura 45B, C), bem como em radiografias e McT, foi possível documentar o padrão de continuidade e disposição interna dos anéis.

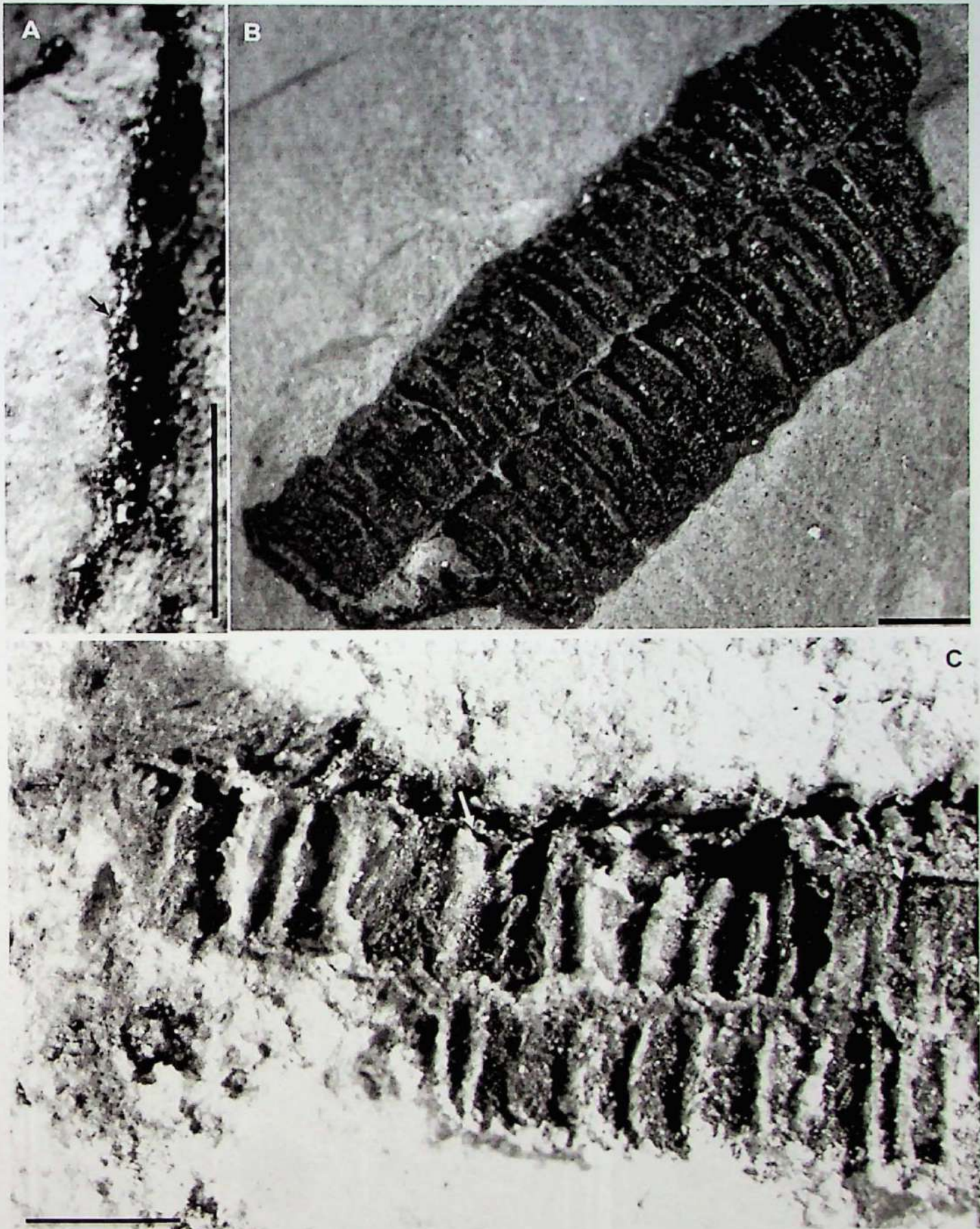


Figura 45. *Corumbella weneri*. Morfologia da carapaça e estrutura interna.

(A) e (B) Amostra GP/1E 3093. (A) Corte longitudinal de carapaça.

(B) Confluência dos anéis na linha mediana. Observar inserção em "u" para os anéis.

(C) Amostra GP/1E 4204. Espécime com quebras na face e nas bordas.

Explicações: seta branca pontilhada, borda lateral, seta branca contínua, septos, seta em preto contínua aponta a continuidade entre os anéis na carapaça.

Escala: 1 mm.

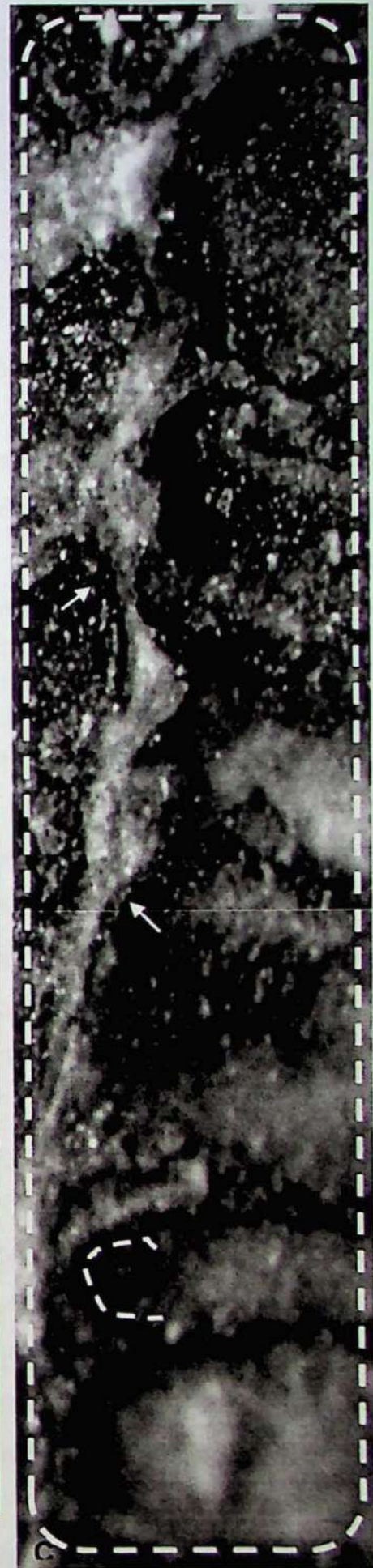
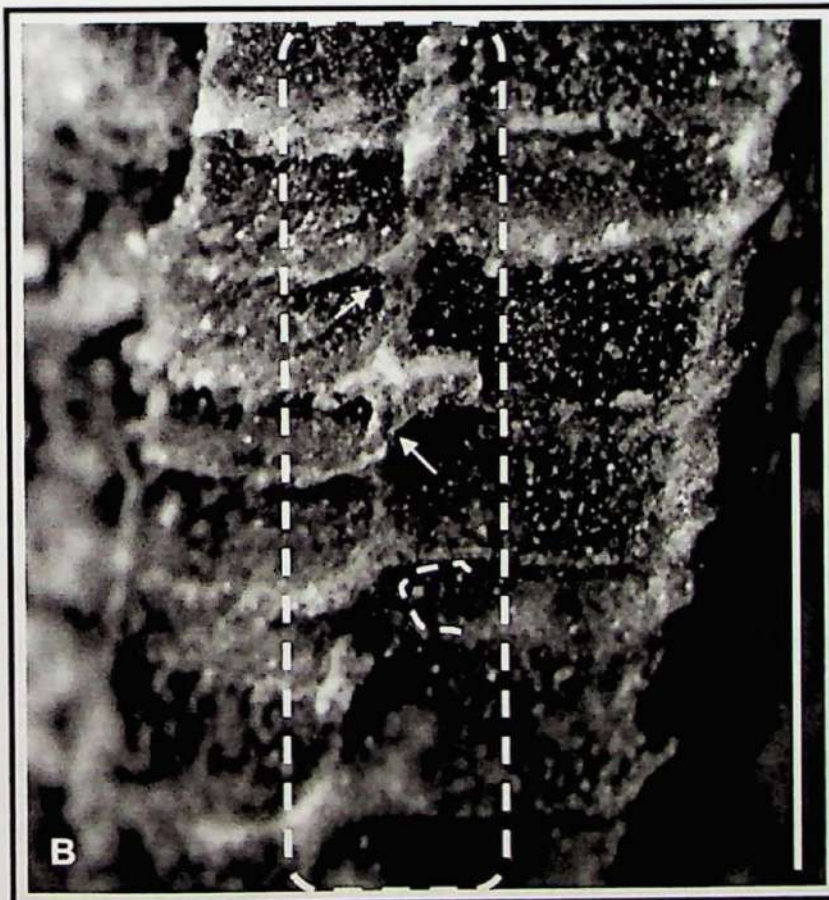
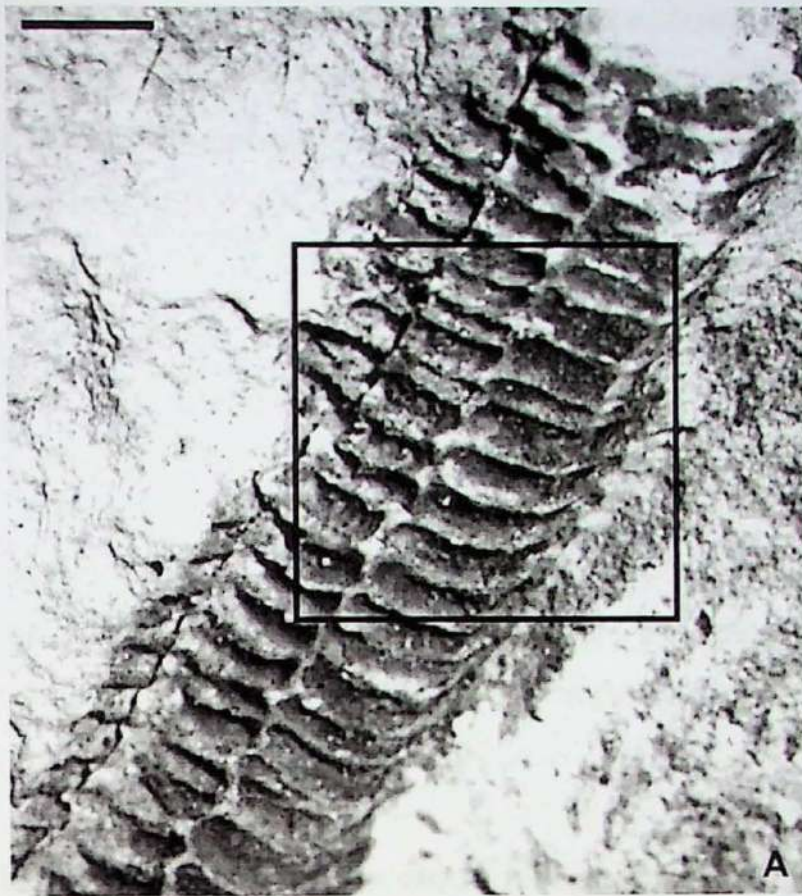


Figura 46. *Corumbella wernerii*. Disposição dos anéis na carapaça. Amostra GP/1E 4210a.

(A) Molde interno de geometria poliédrica (seção quadrangular). Observa-se face, borda lateral e linha mediana.

(B) Espécime (A) aumentado para evidenciação da disposição em "u", dos anéis na região da linha mediana.

(C) Aumento da linha mediana destacada em (B) para a verificação de fragmentos de carapaça, correspondentes às inserções e confluência alternada dos anéis na região da linha mediana.

Explicação: seta branca, encontro dos anéis na linha mediana. Escala: 1mm.

Os anéis são relativamente espessos, se organizam de modo contínuo (e dependente) e confluem na linha mediana da carapaça, comunicando-se e inserindo-se longitudinalmente por meio de terminações alternadas em “U” (Figuras 45B e 46C).

Aliada à observação dos atributos morfológicos de moldes internos (Figura 45C), de *C. weneri*, a análise de detalhe da carapaça, sob estereomicroscópio, e dados preliminares de radiografias e McTs, culminaram em sua mais recente reconstituição (Figuras 42 e 43), proposta por meio de modelagem geométrica neste trabalho (*vide* também anexo 1, artigo 2, Pacheco *et al.*, 2011b). Estas constatações corroboram a alternativa de que a linha mediana constituiria um atributo morfológica dos tubos de *C. weneri* e não um artefato de colapso deposicional do organismo, conforme salientado por Bernd-Dietricherdtman (2004).

Ultraestrutura, esqueletogênese e composição química (vide anexo 1, artigo 3, in press, Geology)

Como observado nos *Stephanoscyphistoma* modernos (Coronate, Scyphozoa, Cnidaria, Jarms, 1990, 1991) e nos *Olivoooides* (Zhao e Bengston 1999) e conulários fósseis (ver Leme *et al.*, 2008 para revisão), a carapaça de *C. weneri* também parece apresentar certa plasticidade para deformação, ao menos em comparação a metazoários fósseis de tegumentos quase que exclusivamente biomineralizados (*e.g.* *Cloudina*). De fato, Meira (2011) verificou que, em amostras oriundas da Pedreira Laginha (Corumbá, MS), onde os fósseis de *C. weneri* co-ocorrem com os de *Cloudina*, os espécimes de *Corumbella* encontram-se não apenas fragmentados, mas também achatados, orientados paralelos ao acamamento e com diferentes graus de degradação, contrastando com o aspecto mais íntegro e rígido dos espécimes de *C. lucianoi*, na mesma amostra. Adicionalmente, durante as análises das amostras da Pedreira Saladeiro (Corumbá MS), também foram constatadas carapaças de *Corumbella* dobradas e comprimidas (Figura 44B). Por outro lado, as carapaças de *C. weneri* (grupos Corumbá e Itapucumi) são relativamente espessas (Figura 45A, B), e, muito provavelmente, constituíam tegumento tão flexível quanto o esqueleto de alguns artrópodes, mas não tão elástico quanto a periderme dos coronados modernos.

De fato, o tegumento quitinoso dos coronados, (Chapman, 1966), constituído por delgadas camadas lamelares, é tão macio que o tubo pode ser comprimido e em seguida retornar sem danos ou injúrias ao seu estado original (Chapman e Werner, 1972). Ao contrário do que se evidencia para os coronados atuais de periderme quitinosa (Chapman, 1966; Chapman e Werner, 1972) e cnidários fósseis como *Byronia* (Mierzejewiska e Mierzejewski, 1979) (Figura 47B, C, J), dependendo das condições de fossilização, as carapaças de *C. weneri* podem não resistir à compressão e se encontrar intensamente fragmentadas. Neste sentido, a espessura da carapaça de *C. weneri* constituiria uma característica intrínseca do organismo, não resultante do processo de fossilização. Isso se justifica, ainda, pela observação de algumas amostras do Grupo Corumbá, em que grandes quantidades de carapaças deste fóssil podem se concentrar em uma única camada, ora abundantes e intrincados, com grandes extensões do tubo preservadas, ora intensamente fragmentadas, constituindo finos pavimentos (Figura 15D). Também em alguns exemplares de *Corumbella* (Grupo Itapucumi) foram observadas carapaças preservadas como pequenos fragmentos esparsos (Warren *et al.*, 2011) ou como espécimes quase que inteiros e tridimensionais, com quebras evidentes ao longo do tubo (Figura 15A).

Da mesma forma que a periderme dos coronados, a carapaça de *C. weneri* apresenta estriações longitudinais (Figura 48A, B), observadas em alguns poucos espécimes. Assim como o cifozoário Ordoviciano *Sphenothallus* (Figura 47H), as carapaças de *Corumbella* (Grupo Itapucumi) são constituídas de placas poligonais (Figura 48C, D). Porém, ao contrário da microtextura lisa da periderme dos coronados (Figura 47C) (Chapman e Werner, 1972; Jarms *et al.*, 2002) e da carapaça de *Sphenothallus*, de modo muito similar a alguns conularídeos de teca quitino-mineralizada (Figura 47I) (Van Iten *et al.*, 2005a, b; Warren *et al.*, *in press*), e lingulídeos quitino-fosfáticos (Figura 47D-F) (Zabini *et al.*, 2012), as placas poligonais da carapaça de *Corumbella* são revestidas por poros e papilas (Figura 47G). Ainda, diferente do que pode ser observado em *Sphenothallus* (Van Iten *et al.*, 2005a, 2005b), a carapaça de *Corumbella* não apresenta, de modo inequívoco, microfábrica lamelar.

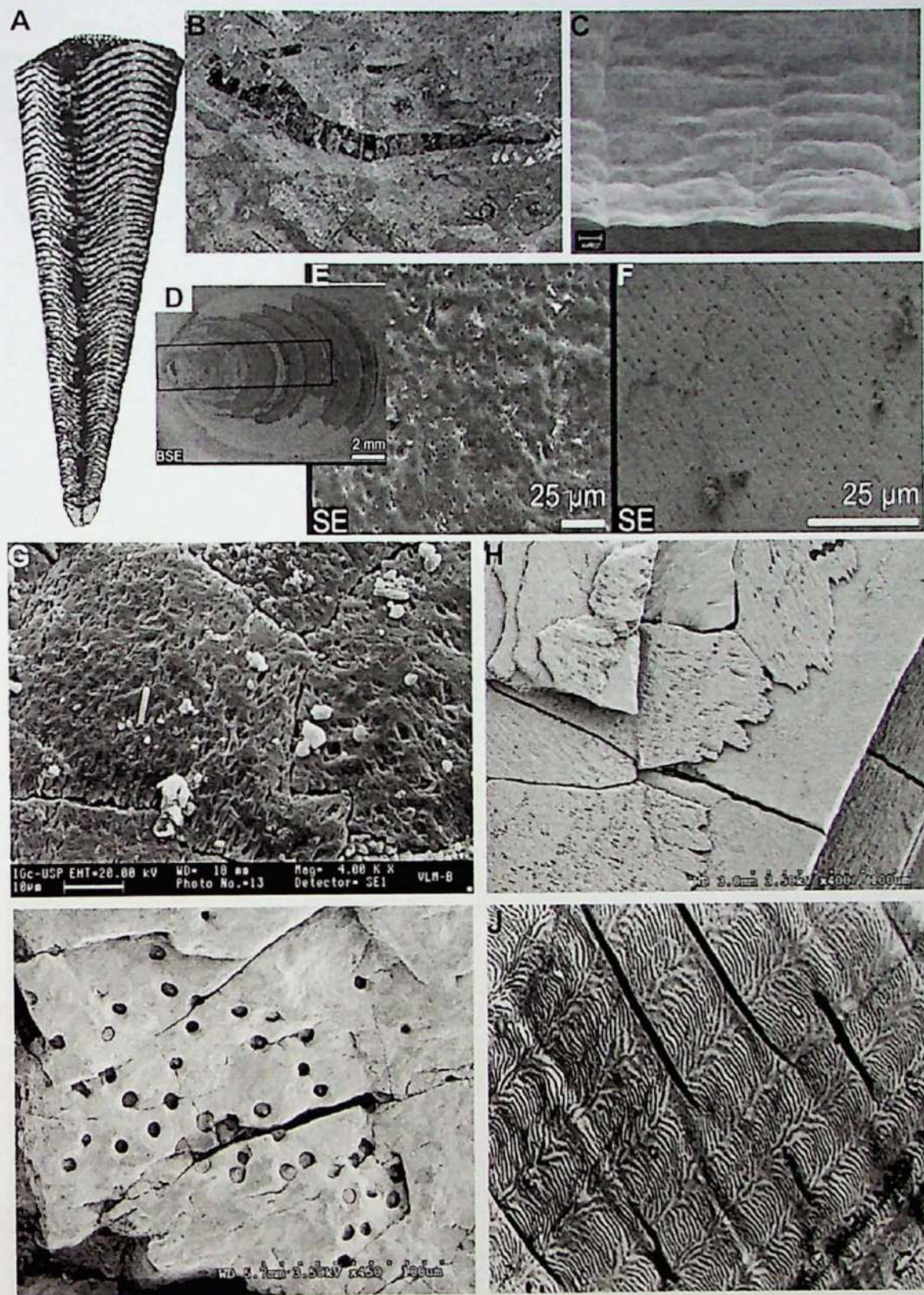


Figura 47. *Corumbella weneri*. Ultraestrutura comparada

(A) Conularidae (Paleozoico) (Leme, 2006); (B) *Byronia* (Cambriano, ca. 1 cm) (Mierzejewiska e Mierzejewski, 1979); (C) Coronatae (Recente) (Jarms *et al.*, 2002); (D) Lingulidae (Devoniano) (Zabini *et al.*, 2012).

(E) e (F) Ultraestrutura com poros em lingulídeo quitino-fosfático fóssil e moderno, respectivamente (Zabini *et al.*, 2012).

(G) Placas poligonais (lamelas?) que compõem a carapaça de *C. weneri* (Grupo Itapucumi).

(H) Microfábrica lamelar descrita para *Sphenothallus* (Van Iten *et al.*, 2005).

(I) Poros em teca de *Metaconularia* sp. (Van Iten *et al.*, 2005).

(J) Estrutura parabólica da quitina verificada em *Byronia* (Mierzejewiska e Mierzejewski, 1979, sem escala).

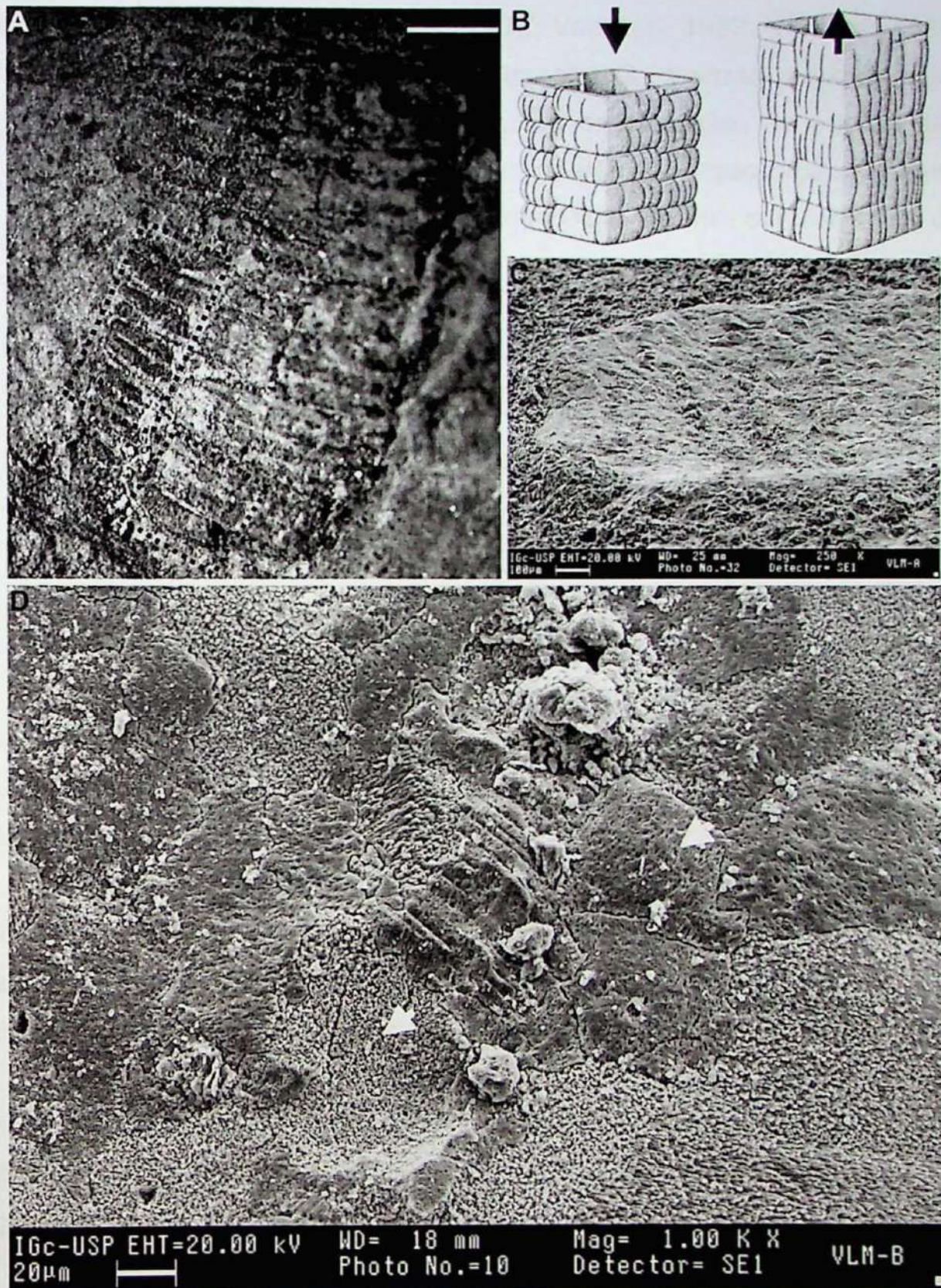


Figura 48. *Corumbella wernerii*. Estrutura, ultraestrutura e esqueletogênese.
 (A) Espécime GP/1E 4218b (Grupo Corumbá). Fóssil tridimensional, inflado, com estriações longitudinais nos anéis da carapaça (escala: 1 mm).
 (B) Interpretação das estriações longitudinais em carapaças contraídas e alongadas.
 (C) Visão geral da ultraestrutura de resto de carapaça comprimida de *C. wernerii* (Grupo Itapucumi).
 (D) Placas poligonais do espécime (C). Notar placas com papilas e poros em mosaicos. Explicações: Retângulos pontilhados limitam anéis com estriação longitudinal evidente. Seta branca, placa poligonal com papilas; seta branca pontilhada, placa poligonal com poros.

Diferente dos poros evidenciados nas tecas dos conularídeos paleozoicos (Kozłowski, 1968; Bischoff, 1978; Van Iten, 1992; Van Iten *et al.*, 2005b, 2006b), os poros das carapaças de *C. weneri* encontram-se espaçadamente alinhados, com certo grau de organização. As papilas são similares em forma (mas diferem quanto ao padrão de organização – Figura 26I) das estruturas observadas nos cordões de alguns conularídeos do Fanerozoico (Van Iten *et al.*, 2006a; John *et al.*, 2010). Os poros, possivelmente, correspondem a papilas, no lado oposto das placas, representando, talvez, além de meras ornamentações, funções estruturais e/ou fisiológicas (Warren *et al.*, *in press*).

Adicionalmente, em sua ultraestrutura *Corumbella* (Grupo Itapucumy) não apresenta o padrão parabólico descrito para o complexo quitino-protéico, comum aos tegumentos exclusivamente quitinosos do extinto cifozoário Cambriano *Byronia robusta* (Figura 47J) (Mierzejewiska e Mierzejewski, 1979; Mierzejewski, 1986). Também ao contrário de *Corumbella*, os fósseis de *Byronia* e de outros cnidários de carapaça mais delgada e exclusivamente orgânica, quase sempre se preservam como filmes carbonosos achatados, mas não fragmentados (Figura 48B) (Yuan *et al.*, 2011; Van Iten *et al.*, *in press*).

Neste sentido, os resultados de espectroscopia Raman sob os espécimes de *Corumbella* (grupos Corumbá e Itapucumi) revelaram que as carapaças apresentam elevadas concentrações de goethita, carbono amorfo e grafite, e calcita. Os restos incarbonizados são sugestivos de uma carapaça orgânica ou, até mesmo, fracamente mineralizada, o que pode ser corroborado pela detecção de carbonato, na forma de calcita nas carapaças (Figuras 30 e 34). A goethita (Figura 32) pode ser diagenética, mas apenas análises de mineralogia magnética poderão revelar sua natureza.

A possibilidade de uma carapaça, ao menos, fracamente mineralizada é reforçada pelos picos de cálcio observados nos resultados de EDS sobre as carapaças (Figuras 26 a 29), e pela constatação da razão similar deste elemento na carapaça e na matriz, quando submetidas a FRX (Figura 35). A calcita evidenciada tanto nas carapaças de *Corumbella* quanto na matriz pode demonstrar uma oferta de cálcio no meio, sugerindo que o tegumento deste cnidário possa ter sido, ao menos, fracamente mineralizado.

A interpretação dos espectros de calcita obtidos por meio do laser Raman, e dos dados de EDS e FRX, integrados aos resultados de ultraestrutura de poros e papilas, da carapaça de *C. weneri*, aproximam a composição e a estrutura deste esqueleto aos tegumentos quitino-mineralizados de ultraestruturas previamente descritas, tais como conulários paleozoicos (Van Iten *et al.*, 2005a, b; Van Iten *et al.*, 2006a; John *et al.*, 2010) e, até mesmo, alguns crustáceos (Fabritius *et al.*, 2009) e lingulídeos (Zabini *et al.*, 2012).

Diante disso, a plasticidade para deformação de *C. weneri* sugere que sua carapaça tenha sido flexível, orgânica ou fracamente mineralizada - tendo em vista sua ultraestrutura porosa e a presença calcita nas carapaças. Por outro lado, a natureza razoavelmente espessa de seu tegumento e sua similar vulnerabilidade à fragmentação demonstram que a carapaça possa ter sido originalmente mais espessa e menos elástica que as peridermes dos coronados atuais e *Byronia*, sendo, originalmente, flexível, mas não elástica.

6.3. Reexame do material tipo estudado por Hahn *et al.* (1982)

Os fósseis utilizados nas primeiras reconstituições de *C. weneri* (Hahn *et al.*, 1982) foram aqueles considerados tridimensionalmente preservados. O exame acurado dos exemplares tipo depositados na Coleção Paleontológica do DNPM, RJ, viabilizou a comparação destes com as classes tafonômicas discutidas anteriormente.

A estrutura bipartite do corpo de *C. weneri* pode ter sido originalmente imputada a fragmentos de tubos tridimensionais ou bidimensionais unisseriados, interpretados como pólipo primário (DGM-5613-I, Figura 41A, E), e as estruturas bisseriadas, atribuídas ao polipário (DGM-5601-I, DGM-5606-I, Figura 49A, C). Estas estruturas, quase sempre, foram verificadas dispostas separadamente nas amostras.

No espécime DGM-5601-I (Figura 49A) foi evidenciada uma região aboral unisseriada, desprovida de linha mediana, sem extremidade de fixação aparente, com anéis aproximadamente circulares. Esta estrutura, não descrita por Hahn *et al.* (1992), foi definida, mas não demonstrada ou detalhadamente descrita, por Babcock *et al.* (2005) como “zona apical”, com função de fixação. No mesmo espécime foi observada uma região poliédrica, com linha mediana. Neste exemplar de *C. weneri* foi conspícua a associação entre a estrutura unisseriada e a estrutura poliédrica e, portanto, neste estudo, a porção unisseriada foi considerada região aboral (ou ápice) de um poliedro que constitui uma pirâmide aproximadamente quadrada (assumindo-se esta forma como uma micro-flutuação geométrica – *vide* Figura 43C, E).

A porção poliédrica deste fóssil (DGM-5601-I, Figura 49A) apresenta-se ligeiramente comprimida, com algumas quebras nas regiões das bordas laterais e da linha mediana, conformando-se em estruturas bisseriadas que podem lembrar, em aspectos morfológicos, a *rhachis* descrita para os penatuláceos ou charnídeos. Neste sentido, os anéis que confluem na linha mediana, foram descritos por Hahn *et al.* (1982) como os pólipos secundários que compõem um polipário (Figura 49B), uma vez que tanto os moldes internos (Figura 49C) quanto as impressões bisseriadas (DGM-5611-I, Figura 16B) dos espécimes descritos não apresentam a carapaça completamente preservada.

É necessária uma observação muito acurada para detectar fragmentos de carapaça que revestem porções da borda lateral ou se inserem na linha

mediana (Figura 49C). Além disso, a compressão observada em alguns dos poliedros de *C. wernerii* torna ainda mais complicada a evidenciação da articulação entre os segmentos e estes podem ser interpretados como pólipos secundários de um polipário.

Somados à ocorrência de unisseriações oriundas de quebras longitudinais e/ou recobrimento de uma das porções da face por sedimentos, segmentos intimamente sobrepostos podem lembrar, em alguns aspectos, uma estrutura bipartite completa (Figura 49C).

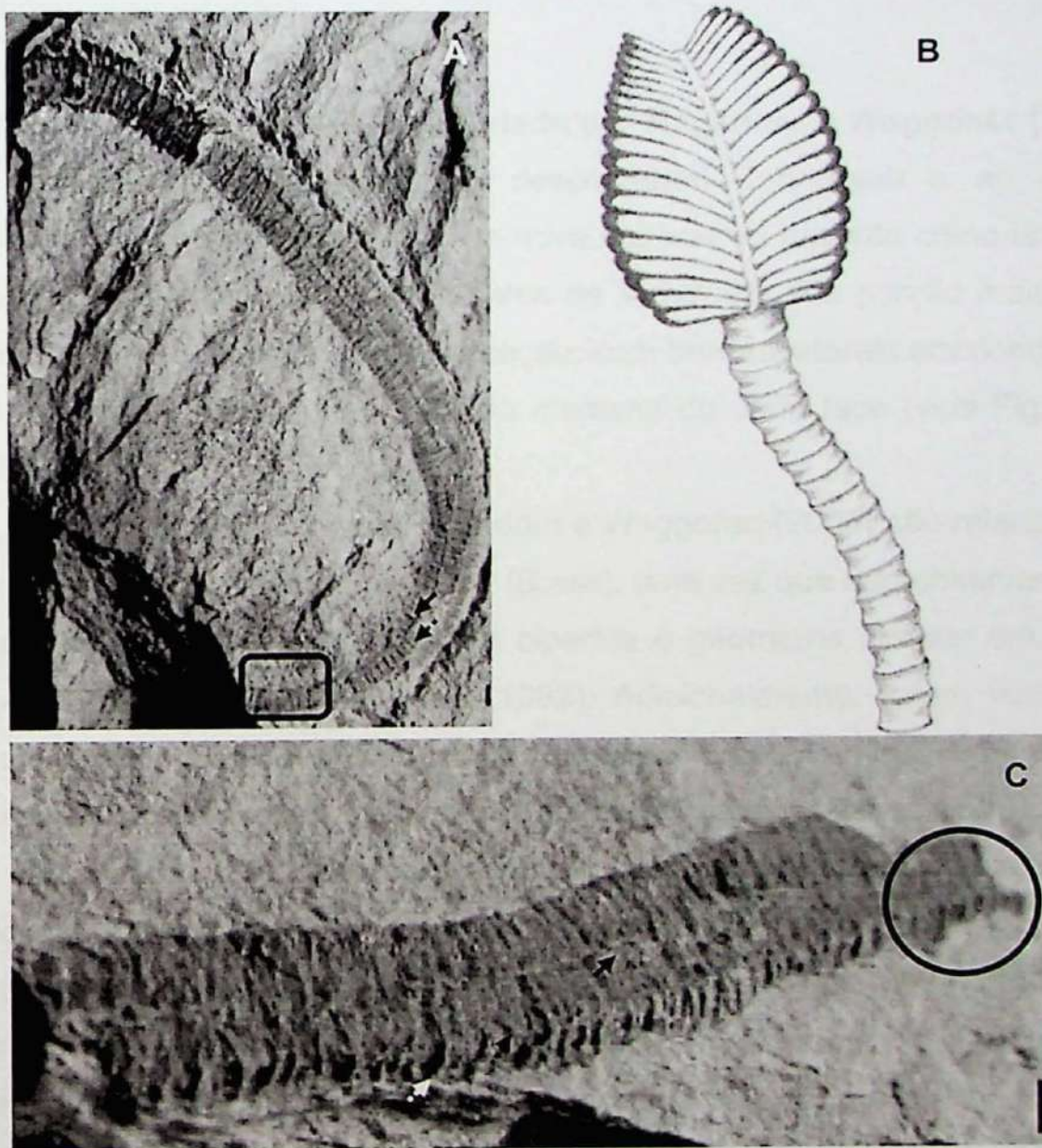


Figura 49. *Corumbella wernerii*, Coleção tipo utilizada na descrição original do táxon (Hahn *et al.*, 1982)
 (A) Espécime DGM-5601-I. Molde interno, recurvado. Observa-se região aboral unisseriada, sem linha mediana evidente. Estes segmentos gradam para uma porção aproximadamente poliédrica, com linha mediana (na face) e borda lateral. Notar uma quebra longitudinal na porção meso-distal do fóssil.
 (B) Modelo proposto por Hahn e colaboradores para *C. wernerii*.
 (C) Espécime DGM-5606-I. Molde interno, tridimensional, com fragmentos de carapaça na borda lateral. Notar que este espécime não apresenta uma parte da face (distal), obliterada em uma porção da linha mediana. Explicação: setas pretas, linha mediana; setas pretas pontilhadas, borda lateral; setas brancas pontilhadas, fragmentos de carapaça; retângulo, região aboral; círculo, fragmento unisseriado da face. Escala gráfica (1 mm).

Diante disso, foi constatado que a descrição proposta por Hahn *et al.* (1982) para *Corumbella* esteve fundamentada na atribuição de estruturas morfológicas alteradas por processos tafonômicos a características taxonômicas. Não foram constatados polipários nem nas amostras da coleção tipo, nem em quaisquer outras. Assim, a taxonomia original proposta por Hahn *et al.* (1982) e Walde *et al.* (1982) para *Corumbella weneri* (subclasse Corumbellata, ordem Corumbellida e família Corumbellidae), baseada em estrutura bipartite de *C. weneri*, foi abandonada neste trabalho (*vide* item 6.7. para nova interpretação)

6.4. Reexame do material tipo estudado por Hagadorn e Waggoner (2000)

Hagadorn e Waggoner (2000) descreveram *Corumbella* n. sp. para a Formação Wood Canyon, EUA. Essa nova espécie foi descrita como um fóssil tubular anelado, com diâmetro de cerca de 4 mm em sua porção mais larga, aproximadamente quadrangular em seção, com bordas laterais arredondadas e sulcos longitudinais ao longo da linha mediana de cada face (*vide* Figura 37, item 5.6).

Em sua descrição original Hagadorn e Waggoner (2000) não relacionaram *Corumbella* n. sp. (EUA) à *C. weneri* (Brasil), uma vez que não observaram, no espécime norte-americano, estrutura bipartite e geometria circular em seção, conforme descrito por Hahn *et al.* (1982). Adicionalmente, foram verificados espécimes helicoidalmente torcidos na Formação Wood Canyon, até então não observados nos fósseis brasileiros. Contudo, estudos realizados por Babcock *et al.* (2005) e os resultados do presente trabalho corroboraram a inexistência de polipários e constataram a geometria aproximadamente quadrangular em seção, para os tubos de *C. weneri* (Formação Tamengo) do mesmo modo que descrito para a então denominada *Corumbella* n. sp. Também de forma similar à descrita para o exemplar norte-americano, *C. weneri* brasileira pode apresentar torção helicoidal. Contudo, as análises até agora realizadas não esclareceram se esta conformação pode ser atribuída apenas processos tafonômicos e não à características intrínsecas do organismo.

Uma vez que Hagadorn e Waggoner (2000) fundamentaram as comparações entre *C. weneri* e *Corumbella* n. sp. nas descrições originais realizadas por Hahn *et al.* (1982), mas não nos estudos mais recentes (*e.g.*

Babcock *et al.*, 2005; Pacheco *et al.*, 2011b; Pacheco *et al.*, submetido), os resultados do presente estudo, subsidiados por comparações entre o exemplar brasileiro e o norte-americano, revelaram que ambos os exemplares estão inseridos na mesma espécie, *Corumbella weneri*, por apresentarem linha mediana externa, formada pelo sulco do encontro dos anéis no apótema das faces, contínua ao longo da parte poliédrica do tubo, e continuidade ininterrupta dos anéis nas bordas laterais. Até mesmo a diferença básica observada entre os fósseis no menor número e distinção entre as anelações da espécie norte-americana, em comparação à brasileira, são justificáveis por viés tafonômico ou por comportamento do organismo, aos quais as carapaças flexíveis podem estar susceptíveis, em processos de moldagem e/ou preenchimento do tegumento por sedimentos, bem como nos mecanismos de distensão que podem ocorrer em tegumentos flexíveis (e.g. Chapman e Werner, 1972).

6.5. Evidências das relações entre *C. weneri*, Metazoa e Vendobionta (vide anexo 1, artigo 4, artigo submetido, Palaeontology)

Apenas por meio de comparações detalhadas entre características morfológicas, de espécimes tridimensionais e bidimensionais, foi constatado que, ao contrário de inferências anteriores (cf. Zaine, 1991), *C. weneri* não apresentava uma feição corporal achatada ou aspecto acolchoado de interior oco, conforme relatado para os vendobiontes (Seilacher, 2007).

De fato, *Corumbella* possuía tecido epitelial revelado em uma carapaça cuticular (de origem orgânica ou mesmo fracamente mineralizada) relativamente espessa, constituída de anéis imbricados, algumas vezes com ornamentação externa, e de compartimentação interna também constatada, pela primeira vez, neste estudo, por meio de técnicas radiográficas e de microtomografia (vide Figura 18). Preservados por meio de incarbonização, na maioria dos casos, de forma bidimensional, os espécimes bi, tri ou tetrasseriados (Figura 16A-D) de *C. weneri* não constituem sua conformação original, mas são oriundos de processos tafonômicos resultantes de compressão ou compactação.

Vale ressaltar que a incarbonização é um processo de fossilização característico dos animais de corpo mole evidenciados em *Lagerstätten* fanerozoicas, tipicamente preservados como filmes bidimensionais

incarbonizados ou mineralizados (Briggs, 2003). A incarbonização, tal qual constatada em *C. weneri*, não é comum nos espécimes vendobiontes típicos da biota de Ediacara, que exibem alto relevo, atribuído a um processo de preservação por atividades metabólicas bacterianas, formando as películas das tais máscaras mortuárias, portanto, não preservados por incarbonização ou mineralização (Narbonne, 2005).

Deste modo, ao contrário do que foi descrito para os vendobiontes, a disposição dos segmentos, muitas vezes fragmentados, ao longo do corpo dos espécimes de *C. weneri* não remete a um revestimento orgânico, delgado e elástico (Seilacher, 1989; Seilacher *et al.*, 2003, Seilacher, 2007). De fato, o corpo de *C. weneri* é poliédrico (Figura 17A, B) e revestido por uma carapaça relativamente espessa, mas flexível (Figura 16A, D), orgânica ou fracamente mineralizada, algumas vezes ornamentada (Pacheco *et al.*, 2011b), e de ultraestrutura caracterizada pelo arranjo organizado de placas poligonais (Warren *et al.*, *in press*). Os movimentos e a flexibilidade do corpo de *C. weneri* podem ser viabilizados pelo grau de sobreposição dos anéis nos segmentos que caracterizam sua carapaça articulável, confirmada pela disposição curva ou recurvada de alguns dos espécimes mais longos de *C. weneri* (Figura 19A e B).

A observação criteriosa dos fósseis de *C. weneri* revelou que a flexibilidade da carapaça também é nítida pelo menor grau de sobreposição entre os anéis em regiões recurvadas do tubo e estreita sobreposição destas em porções mais retraídas (Figura 19B). Neste contexto, é pouco provável que os espécimes recurvados constituam uma conformação resultante de processos tafonômicos.

As articulações e a flexibilidade da carapaça de *C. weneri* remontam à estrutura da periderme dos pólipos de Scyphozoa atuais e podem refletir uma ação contrátil/retrátil mioepitelial encontrada nas partes moles, no interior deste revestimento (Holst e Jarms, 2006). Embora constitua um envoltório quitinoso, a periderme dos cifozoários apresenta uma íntima associação com o epitélio muscular das partes moles por ela revestida, por exemplo, durante a reprodução assexuada. Neste caso, o brotamento tem início com um processo ectodérmico que se projeta e toca a periderme, formando um novo broto. (Chapman e Werner, 1972). As ramificações observadas em *C. weneri*,

compatíveis com estruturas de brotamento (Figuras 22 e 23) podem representar evidências indiretas do desenvolvimento de um epitélio muscular.

De fato, as células mioepiteliais são consideradas características e indicativas da posição ancestral dos Cnidaria. Estas células constituem as camadas ecto e endodérmicas de larvas e pólipos de cnidários atuais, principalmente com filamentos de músculo liso em sua base. Adicionalmente, também foram observadas células musculares epiteliais ou subepiteliais estriadas, nos pólipos dos Cnidaria (Storch e Welsch, 1974; Seipel e Schimid, 2006).

Ainda, experimentos tafonômicos (Norris, 1989) e estudos ecológicos (Holst e Jarms, 2006) demonstraram que cnidários solitários e coloniais modernos, tais como coronados e penatuláceos, apresentam um reflexo de contração frente a eventos abruptos de sedimentação. Este tipo de resposta não é típica (no registro fóssil) dos organismos de corpo mole da biota de Ediacara, já relacionados aos cnidários penatuláceos (e.g. *Charnia* e *Charniodiscus*) (Glaessner e Daily, 1959; Glaessner, 1984).

Assim, a ausência de um reflexo contrátil entre os espécimes de vendobiontes ou a fauna de corpo mole de Ediacara (Seilacher, 1989) sugere que as células epitélio-musculares deveriam estar ausentes ou pouco desenvolvidas nestes seres. Por outro lado, as ramificações (aqui interpretadas como brotamentos) constituem indício indireto de um epitélio muscular, observado tanto entre os cnidários modernos quanto em *C. weneri*, corroborando as afinidades sistemáticas de *C. weneri* aos Cnidaria e não aos Vendobionta.

Salvo a constatação de região oral em alguns fósseis analisados (Figura 21C), a polarização de crescimento (organização oral-aboral) destes espécimes é definida pela sutil expansão sistemática do diâmetro do tubo (cuticular e relativamente espesso) ao longo do seu comprimento (Figura 20A) e pela disposição contínua dos segmentos (Figura 20B). Além disso, conforme já colocado, foram constatadas ramificações, compatíveis com estruturas de brotamento (Figuras 22 e 23), e possíveis espécimes gregários (Figura 24).

Tomadas em conjunto, as características supra descritas, tais como, segmentação, movimentação e flexibilidade, além da presença de uma espessa e, às vezes, ornamentada carapaça, a polarização de crescimento

oral-aboral e brotamentos, são evidências suficientes para a inserção de *C. weneri* no reino Metazoa, filo Cnidaria (Storch e Welsch, 1974; Blair, 2009).

6.6. Afinidades de *C. weneri* com os Scyphozoa (Cnidaria) (vide anexo 1, artigo 4, submetido, Palaeontology)

Além das características discutidas anteriormente, outros atributos, tal como a simetria corporal, aproximam *C. weneri* de grupos mais específicos entre os Cnidaria: os Scyphozoa (Werner, 1973; Buss e Seilacher, 1994). A simetria corporal de *C. weneri* é determinada pela tetrameria (Figura 50G), revelada na geometria poliédrica piramidal, quadrangular em seção, e reforçada pela presença de septos (vide Figura 45C).

Neste sentido, os espécimes de *C. weneri* já foram associados, em muitos aspectos, aos tubos secretados pelos *Stephanoscyphistoma* (Coronatae, Scyphozoa) viventes (Hahn *et al.*, 1982; Leslie *et al.*, 2001) (Figura 50B, D), e aos fósseis de Conulariida (táxon neoproterozoico/paleozoico relacionado aos coronados) (Van Iten, 1991; Collins *et al.*, 2000; Babcock *et al.*, 2005; Van Iten, *et al.*, 2006; Leme *et al.*, 2008, 2010) (Figura 50A, C).

No âmbito das relações sistemáticas deste táxon, *C. weneri* mantém uma particularidade que o aproxima de coronados e conulários. Tanto a periderme dos coronados, quanto a teca dos conulários recobre a maior parte destes organismos. Coronados e conulários também possuem morfologia externa compatível com estruturas internas (Chapman e Werner, 1972), na qual todas as partes moles do animal devem estar contidas (Wurmbach e Siewing, 1985).

Corumbella apresenta algumas características intrínsecas compatíveis com os cifistomas de coronados, tais como corpo constituído por carapaça alongada (cf. micro-flutuações geométricas de uma pirâmide, Figura 43D, E) e flexível, e evidências indiretas de músculos retráteis (Seipel e Schmid, 2006) que podem reforçar a premissa de que *C. weneri* apresentava um epitélio muscular desenvolvido.

Contudo, ao contrário do que foi observado nos tubos de *C. weneri*, os cifistomas dos coronados são cônico-cilíndricos, arredondados em seção, com septação não contínua ao longo do tubo (Figura 50B, D) (Werner, 1967; 1971; 1973; 1979). Estas características não corroboram completamente, portanto, as

semelhanças entre *C. weneri* e *Stephanoscyphus* (Coronatae), estabelecidas por Hahn *et al* (1982).

De modo similar à maioria dos conulários, nos exemplares de *Corumbella* o corpo tem um formato poliédrico piramidal que remete à existência de quatro faces e quatro bordas laterais (Babcock e Feldmann, 1986a; Babcock *et al.*, 1987b; Leme, 2002; Leme *et al.*, 2004; 2008b, 2010). Nas faces, foram observadas estruturas morfológicamente compatíveis com a linha mediana dos conulários (Figura 50A, G). Em *C. weneri* e em alguns conulários esta estrutura consiste em um sulco externo longitudinal que reflete a posição de septo interno contínuo ao longo da carapaça.

Em *C. weneri*, os anéis da carapaça (Figura 50G) se assemelham e, de acordo com Babcock *et al.* (2005), podem ser homólogas aos cordões da teca dos conulários (Figura 50A). Do mesmo modo que em conulários e coronados, os anéis de *C. weneri* são contínuos entre si (Figura 45A, B). Contudo, enquanto em *C. weneri*, assim como nos coronados, os anéis são articuláveis e conferem movimentação ao tubo, nos conulários os cordões são produzidos por espessamentos de camadas quitino-fosfáticas que compõem a teca e são dependentes de um tegumento flexível, porém não articulável (Van Iten, 1992b).

Estruturas internas, como septos, foram observadas em alguns exemplares de *C. weneri* (Figura 45C). Por outro lado, do mesmo modo que em algumas espécies do gênero *Conularia*, por exemplo, *C. weneri* apresenta linha mediana não marcada superficialmente por sulco ou elevação, com anéis imbricados que tendem a ser alternados na linha mediana e, com possibilidade de ausência de espessamentos internos em bordas laterais (cf. arestas em conulários) e linhas medianas (Sinclair, 1940; Moore e Harrington, 1956; Babcock e Feldmann, 1986a, Hagadorn e Waggoner, 2000, Babcock *et al.*, 2005, Leme *et al.*, 2008, 2010). Vale ressaltar que a ausência de septação também foi relatada para pólipos de coronados do gênero *Aurélia* (Berking e Herrmann, 2007). Todavia, em *C. weneri*, a ausência destas estruturas pode ser atribuída ao grau de preservação das amostras.

Corumbella e conulários diferem significativamente em alguns aspectos da forma geral do corpo: *Corumbella* apresenta tubo poliédrico longo, estreito, minimamente expandido, representando a micro-flutuação (alongamento) de

uma pirâmide, enquanto os conulários apresentam uma expansão abrupta da teca.

De acordo com as descrições anteriores, e do mesmo modo que a periderme dos estefanocifistomas (Dunn, 1982), *C. weneri* apresentava uma cutícula orgânica ou, possivelmente, fracamente mineralizada. Neste sentido, tanto os testes químicos quanto os resultados de EDS, espectroscopia Raman e FRX não revelaram indícios de uma teca quitino-fosfática, característica dos conulários (Marques e Collins, 2004; Leme, 2006, 2008a, b, 2010). Conforme demonstrado pelos resultados das técnicas retro citadas, a incarbonização se confirmou como processo de fossilização, pela presença dos remanescentes de carbono. Assim, tomando-se em conjunto as afinidades taxonômicas de *Corumbella*, é muito provável que a natureza orgânica de sua carapaça possa vir a ser atribuída à quitina ou a alguma de suas variações (e.g. quitosana). Por outro lado, a presença de calcita na carapaça de *Corumbella*, atestada pelos espectros Raman, sugerem que o tegumento deste cnidário possa ter sido, ao menos, fracamente mineralizado.

Embora a composição química do material esquelético dos conulários seja quitino-fosfática (mineralizada), os exoesqueletos dos mais antigos conulários são descritos como delgados, pouco mineralizados ou basicamente orgânicos. De fato, algumas carapaças, inclusive, de conulários ordovicianos são extremamente delgadas (2 mm ou menos), escurecidas, com nenhum sinal evidente ou considerável de mineralização, a exemplo dos *Vendoconularia*, fóssil neoproterozoico de exoesqueleto orgânico, relacionado aos conulários (Ivantsov e Fedonkin, 2002; Van Iten *et al.*, 2005).

Vale ressaltar, que entre os Cnidaria atuais não há restrição fisiológica à biomineralização fosfática. Este tipo de composição e suas variações são recorrentes, por exemplo, na bateria de nematocistos de sifonóforos (Mackie e Marx, 1988; Watabe, 1990), em medusas de alguns grupos de hidrozoários (Chapman, 1985) e em estatocônias de cifozoários e cubozoários (Lowenstam e Weiner, 1989).

Neste sentido, a biomineralização em cnidários é uma parte fundamental do fenótipo e esta não deve ter a mais elevada prioridade em considerações taxonômicas, uma vez que: (1) muitos indivíduos depositam diferentes tipos de minerais em seus organismos simultaneamente; (2) alguns grupos podem ter

mudado o tipo de biomineralização, ou perdido e ganhado a capacidade de depositar biominerais, no curso de sua evolução; e (3) o tipo de biomineralização pode ser influenciado pela dieta, ou parâmetros geoquímicos de ambiente e temperatura, e energia do meio (Lowenstam e Weiner, 1989). De fato, estudos estratigráficos e tafonômicos revelaram que conulários com teca mais delgada, raramente providos de estruturas internas, distribuíam-se nos fundos, provavelmente abaixo do nível de ondas de tempestade, sob condições menos energéticas (Simões *et al.*, 2000a; Rodrigues, 2002; Rodrigues *et al.*, 2003, Leme, 2006). Enquanto tecas mais espessas foram documentadas para ambientes mais energéticos (Jerre, 1994). Deste modo, a composição da carapaça de *C. weneri* não constitui característica preponderante para sua discriminação entre possível coronado ou conulário.

De qualquer forma, a tendência evolutiva no sentido do reforço da teca na história dos conulários permite supor que os primeiros conulários possuíam uma teca muito delgada, genuinamente orgânica, sem cordões mineralizados (Ivantsov e Fedonkin, 2002).

Diante das discussões acima, *C. weneri* pode ser seguramente designada ao filo Cnidaria, classe Scyphozoa, com afinidades com conulários e coronados. Enquanto os tubos alongados, estreitos, anelados e articuláveis de *C. weneri* encerram características similares aos cifistomas dos coronados, esse fóssil compartilha maior número de atributos com os conularídeos, tais como geometria piramidal, seção transversal quadrangular, linhas medianas, espessamentos internos, faces, bordas laterais (denominadas arestas em conulários) e disposição dos anéis nas faces de modo similar aos cordões. De fato, embora ainda devam ser realizados estudos mais detalhados, os atributos de *Corumbella* até agora compilados podem remeter as afinidades deste táxon aos grupos dos mais antigos conulários paleozoicos (Yi *et al.*, 1997) e neoproterozoicos afins (Ivantsov e Fedonkin, 2002; Van Iken *et al.*, *in press*).

As características até o momento evidenciadas em *Corumbella*, não foram suficientes para estabelecer, com maior precisão, as relações filogenéticas dentre os Scyphozoa para este táxon. Babcock *et al.* (2005) se apoiaram na ausência de um estágio medusoide para o maior detalhamento na taxonomia deste fóssil. Adicionalmente, para o efeito de um estudo taxonômico mais acurado, será necessário compilar uma série de atributos ainda não

evidenciados por estudos de morfologia de detalhe ou não completamente interpretados e comparados a outros táxons, a respeito da ultraestrutura (e.g. microfábrica de lamelas) e das estruturas internas (e.g. compartimentação tridimensional) de *Corumbella*, bem como aplicar a metodologia cladística.

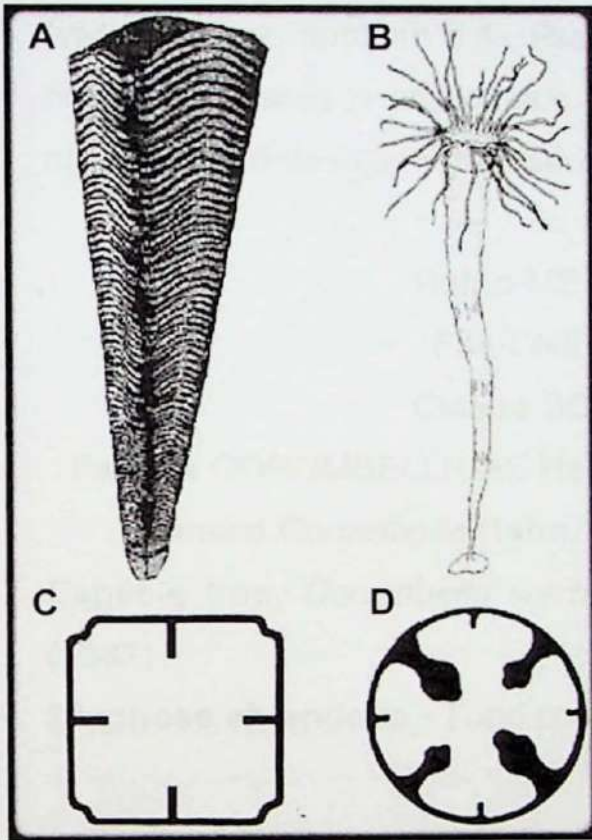
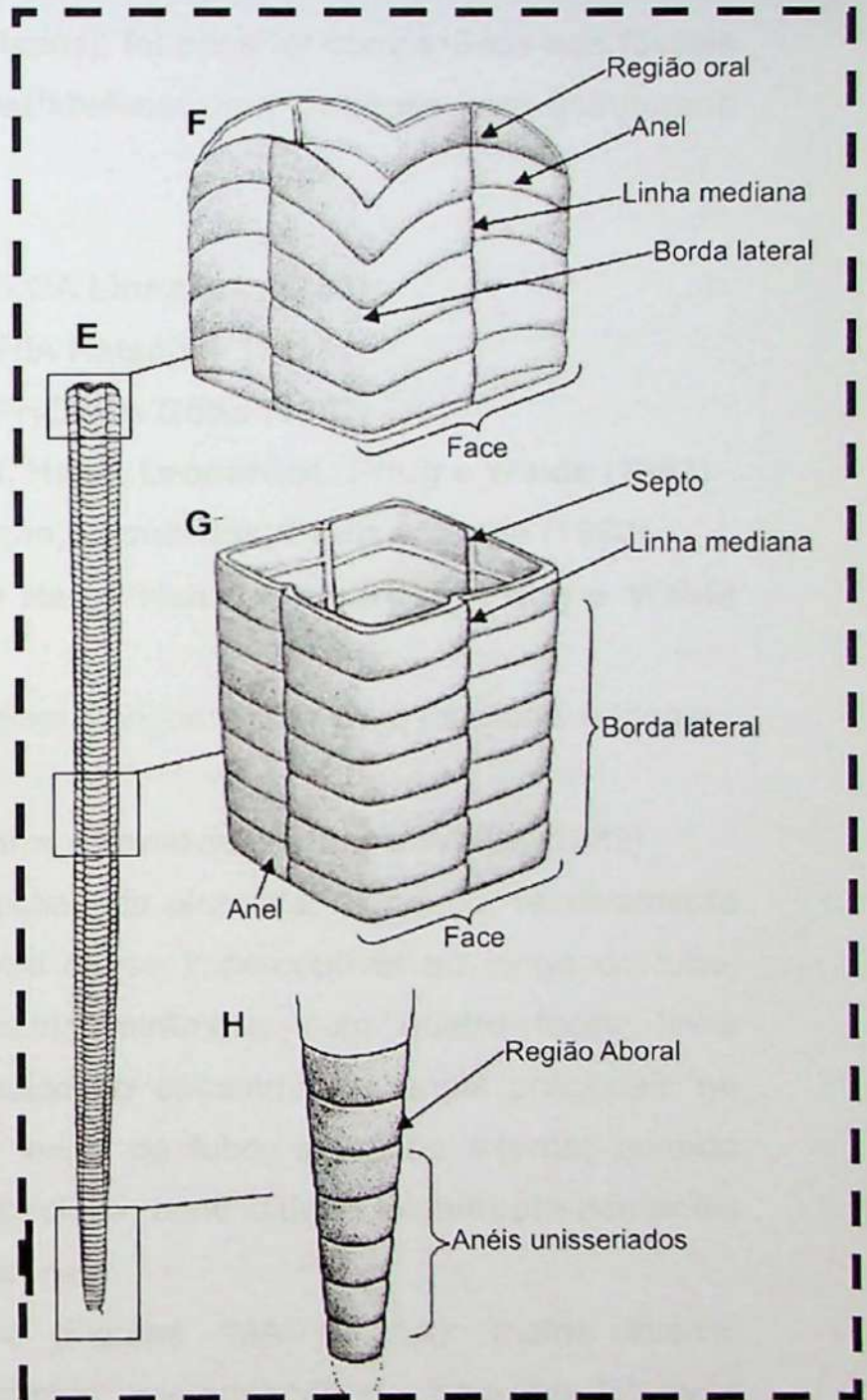


Figura 50. *Corumbella weneri*. Comparação com conulários e coronados. (A) e (C) Conulário. Notar geometria piramidal da teca (A), composta por cordões transversais contínuos, e sua respectiva seção quadrangular (C) (retirado de Leme *et al.*, 2008). (B) Esquema de cistoma cilíndrico de coronado, e sua respectiva seção transversal circular (D) (retirado de Leme *et al.*, 2008). (G) Modelo proposto neste trabalho para geometria e estruturas (internas e externas) para o tubo de *C. weneri*. Escala gráfica: 1 cm.



6.7. Paleontologia Sistemática (vide anexo 1, artigo 4, submetido, Palaeontology)

A revisão sistemática aqui proposta considerou tanto a revisão e a discussão dos atributos morfológicos e taxonomia previamente estabelecidos para os espécimes brasileiros de *Corumbella weneri* (Hahn *et al.*, 1982; Zaine,

1991; Babcock *et al.*, 2005), quanto as implicações do viés da descrição original dos fósseis da Formação Tamengo (Hahn *et al.*, 1982), no estabelecimento das afinidades sistemáticas para os espécimes da Formação Lower Wood Canyon (Hagadorn e Waggoner, 2000). Neste sentido, uma vez reconstituídos e revisados os atributos morfológicos dos espécimes brasileiros (*vide* tabela 1, subitem 5.4., Resultados), foi possível compará-los aos fósseis norte-americanos e paraguaios e estabelecer uma diagnose bem estruturada na morfologia destes metazoários.

Reino METAZOA Linnaeus (1758)

Filo CNIDARIA Hatschek (1888)

Classe SCYPHOZOA Götte (1887)

Família CORUMBELLIDAE Hahn, Hahn, Leonardos, Pflug e Walde (1982)

Gênero *Corumbella* Hahn, Hahn, Leonardos, Pflug e Walde (1982)

Espécie tipo. *Corumbella weneri* Hahn, Hahn, Leonardos, Pflug e Walde (1982)

Diagnose emendada. Tubo poliédrico alongado, com linha mediana evidente.

Corumbella weneri Hahn, Hahn, Leonardos, Pflug e Walde (1982)

Diagnose emendada. Caparaça poliédrica piramidal alongada, relativamente espessa, com variação do diâmetro quase imperceptível ao longo do tubo, quadrangular em seção, de simetria tetrâmera, com quatro faces; linha mediana externa, formada pelo sulco do encontro dos anéis poligonais no apótema das faces, contínua ao longo do tubo, septação interna, quando presente, correspondente à linha mediana; continuidade ininterrupta dos anéis nas bordas laterais; ausência de carenas.

Descrição. Amostra DGM-5601-I (Figuras 19A e 21A): molde interno tridimensional, ligeiramente comprimido; conformação do tubo em “J”; com região aboral e tubo poliédrico alongado preservados; presença de linha mediana e bordas laterais; comprimento máximo da região aboral de 9 mm; comprimento máximo do tubo de 34 mm. Amostra GP/1E 4210a (Figuras 17A e 46): molde interno de parte do tubo poliédrico tridimensional; geometria quadrangular; bordas laterais evidentes; anéis contínuos nas bordas; linha mediana demarcada pelo encontro dos anéis poligonais, em “U”, com

fragmentos da carapaça, de forma alternada no apótema da face; comprimento máximo de 9 mm; largura máxima de 2 mm; largura máxima do anel de 1 mm; comprimento máximo do anel de 0,3 mm. Amostra DGM-5606-I (Figura 49C): molde interno de parte do tubo poliédrico tridimensional comprimido; bordas laterais evidentes; anéis contínuos nas bordas; linha mediana demarcada pelo encontro dos anéis de forma alternada, no apótema da face; comprimento máximo de 19 mm; largura máxima de 2,4 mm. Amostra GP/1E 3093 (Figura 45A, B): visão interna de fragmento de carapaça comprimida; carapaça relativamente espessa; continuidade dos anéis entre si; septos formados pelo encontro dos anéis na parte interna; espessura variando de 0,05 a 0,2 mm; comprimento máximo de 9 mm. Amostra GP/1E 4089 (Figura 21C): região oral comprimida na borda lateral; presença de anéis e borda lateral; abertura oral caracterizada por um orifício bem demarcado em forma aproximada de losango. Amostra GP/1E 4077 (Figura 20D): parte de tubo tridimensional inflado com anéis; presença de linha mediana e septo; bordas laterais evidentes e relativamente comprimidas. Amostra GP/1E 4204 (Figuras 42 e 45C): parte de tubo tridimensional poliédrico com quebras na face e nas bordas laterais; presença de anéis poligonais; borda lateral, linha mediana e septos evidentes em algumas extensões do tubo; ausência de carenas. Amostra GP/1E 4218b (Figura 48A): exemplar tridimensional inflado com preservação da carapaça; presença de linha mediana; anéis alternados na linha mediana; presença de estriações longitudinais nos anéis da carapaça. Amostra VLM 42B (Figura 36B, C): espécime comprimido com carapaça fragmentada; preservação de alguns anéis ao longo da carapaça; algumas quebras ao longo da carapaça evidenciam a continuidade dos anéis entre si e a presença de septos; região aboral preservada. Amostra VLM 85A (Figura 36A, D): espécime comprimido e fragmentado; preservação de algumas partes da carapaça; presença de linha mediana e borda lateral; geometria aproximadamente quadrangular. Amostra LACMNH 12802 (Figura 37A, B e D): tubo poliédrico tridimensional; presença de bordas laterais e linha mediana; anéis confluindo de modo alternado na linha mediana, no apótema da face; torção evidente; espécime quadrangular em seção transversal; septos presentes; carenas ausentes.

Ocorrências: Grupo Corumbá (Brasil), Grupo Itapucumi (Paraguai) e Formação Wood Canyon (EUA).

Material tipo. Holótipos: DGM-5601I, DGM-5604I, DGM-5605I, DGM-5606I, DGM-5608I, DGM-5609I, DGM-5610I, DGM-5611I, DGM-5612I, DGM-5613I, VLM 85A, VLM 42B, LACMNH 12802, LACMNH loc. 17130, LACMIP loc. 17130.

Material Examinado. Coleção de Paleontologia do DNPM-RJ (DGM), Coleção Científica GSA/IGc-USP (GP/1E, GP/1T), Coleção Didática GSA/IGc-USP (C), Laboratório de Paleoinvertebrados IGc/USP (VLM), Coleção de Paleontologia de Invertebrados do Natural History Museum of Los Angeles County (EUA) (LACMNH, LACMIP).

Discussão. Todos os fósseis da Formação Tamengo, Brasil (Hahn *et al.*, 1982), os de Wood Canyon, EUA (Hagadorn e Waggoner, 2000) e os do Grupo Itapucumi, Paraguai (Warren *et al.*, 2011, *in press*), compartilham as características estabelecidas para reino Metazoa, filo Cnidaria, tais como polarização de crescimento, epitélio cuticular e segmentação (*vide* subitem 6.5.).

A presença inferida do polipário bisseriado, considerada uma característica ausente em cifozoários, foi suficiente para que Hahn *et al.* (1982) inserisse *Corumbella* na família monogenérica Corumbellidae, ordem Corumbellida e subclasse Corumbellata. Diferente da descrição original, em que as estruturas do corpo bipartite de *Corumbella* (pólipo primário e secundário) foram ambas reconstituídas em seção transversal circular, as mesmas estruturas foram aqui observadas em um tubo não bisseriado, poliédrico, quadrangular em seção.

Assim, do mesmo modo que proposto por Hahn *et al.* (1982), mas observando-se outros parâmetros, neste estudo, a simetria radial, tetrâmera e a presença de septos no tubo justificaram a inserção do gênero *Corumbella* na classe Scyphozoa (filo Cnidaria). Adicionalmente, ainda respeitando a nomenclatura proposta por Hahn *et al.* (1982), este gênero foi mantido na família Corumbellidae. Ressalta-se que a definição de uma família monogenérica para este táxon, jaz aqui em outros atributos (que não a estrutura bipartite primeiramente delineada para o tubo), tais como os compartilhados tanto com coronados (e.g. tubo alongado, com anéis) quanto

com conulários (e.g. tubo poliédrico, com linha mediana nas faces) (vide item 6.6 para maiores detalhes).

Todos os espécimes analisados neste estudo (Formação Tamengo, Grupo Itapucumi e Formação Wood Canyon) (Pacheco *et al.*, 2011b; Warren *et al.*, 2011, *in press*; Hagadorn e Waggoner, 2000) apresentam as mesmas características aqui estabelecidas para o gênero *Corumbella*, como a linha mediana evidente e tubo poliédrico alongado.

Espécimes de *Corumbella* do Grupo Itapucumi foram originalmente descritas como tubos achatados e incarbonizados, cujos tamanhos, organização e modos de fossilização foram considerados suficientes para considerá-los mais similares a *C. weneri* Hahn *et al.* (1982) (Formação Tamengo, Brasil) (Warren *et al.*, 2011) que ao fóssil então denominado *Corumbella* n. sp. (Formação Wood Canyon, EUA) (Hagadorn e Waggoner, 2000). Contudo, parâmetros como tamanho e modos de fossilização estão sob constante viés tafonômico e estudos mais detalhados acerca das características morfológicas deste fóssil fizeram-se necessários para interpretações sobre suas afinidades taxonômicas.

Análises de fósseis coletados recentemente no Grupo Itapucumi revelaram que os espécimes de *Corumbella* desta unidade geológica apresentam todas as características diagnósticas aqui estabelecidas para inserção na espécie *Corumbella weneri*, tais como linha mediana, formada pelo sulco do encontro alternado dos anéis no apótema das faces, contínua ao longo do tubo e continuidade ininterrupta dos anéis nas bordas.

Nos espécimes norte-americanos (até então atribuídos a *Corumbella* n. sp.), a linha mediana é caracterizada por sulcos longitudinais e pelo encontro alternado dos anéis poligonais no centro das faces. A linha mediana é atestata em um fóssil norte-americano pela presença de seus espessamentos internos (septos) visíveis em corte transversal. A septação nem sempre está presente em todos os espécimes das Américas. A ausência destas pode constituir viés tafonômico.

A despeito dos viés da descrição *Corumbella* n. sp. (Hagadorn e Waggoner, 2000) por meio de comparações fundamentadas no trabalho original de Hahn *et al.* (1982), comparações entre os exemplares norte-americanos e os brasileiros revelaram que estes encontram-se inseridos na

mesma espécie, por apresentarem linha mediana externa, formada pelo sulco do encontro alternado dos anéis no apótema das faces, contínua ao longo de todo o tubo, e continuidade ininterrupta dos anéis nas bordas laterais. Até mesmo a diferença básica observada entre os fósseis no menor número e distinção entre as anelações da espécie norte-americana, em comparação à brasileira, são justificáveis pelo viés tafonômico ou distenção do tubo, aos quais os organismos de carapaça flexível podem estar susceptíveis em processos de moldagem e/ou preenchimento do tegumento por sedimentos, ou movimentação do tubo como característica intríneca de seu comportamento. Ainda, a análise dos moldes tridimensionais destes fósseis sob estereomicroscópio revelou espaços entre os moldes e a matriz rochosa, que demonstraram a existência pretérita de carapaça relativamente espessa. Além disso, sua seção quadrangular e geometria piramidal reforçam a possibilidade de uma estrutura mais resistente.

6.8. Paleoecologia

Para o efeito das interpretações paleoecológicas, realizadas neste estudo, as análises dos fósseis de *C. weneri* estão fundamentadas em aspectos da morfologia funcional e/ou inferências filogenéticas. Esta abordagem analítica permitiu realizar algumas interpretações, preliminares, sobre as características paleoecológicas deste táxon, tais como evidências de relações tróficas e reprodução, que ocorreram durante o intervalo de tempo atribuído ao Neoproterozoico. Contudo, fez-se necessário discutir algumas implicações paleoambientais e paleoecológicas relacionadas ao estabelecimento de *Corumbella weneri*, sua biota associada na Formação Tamengo e a contextualização desta com outras biotas onde *Corumbella* se insere (Grupo Itapucumy e Formação Wood Canyon) ou se correlaciona (e.g. assembleia fóssil Nama), para compreensão mais ampla das possíveis relações tróficas que, subsequentemente, estruturaram suas adaptações, no ecossistema ediacarano.

Esqueletogênese

Conforme já discutido (*vide* subitem 1.2), o final do Neoproterozoico foi marcado por eventos climáticos, tectônicos e biogeoquímicos de relevância

mundial (Grotzinger *et al.* 1995, Hoffman *et al.* 1998, Knoll 2000, Hoffman e Schrag 2002), que culminaram na origem dos primeiros organismos megascópicos da biota de Ediacara, ca 579 Ma (Narbonne e Gehling 2003, Yuan *et al.* 2011), seguida, há ca. 550 Ma pelo advento dos organismos macroscópicos capazes de realizar esqueletogênese biomineralizada.

Conforme supra descrito, essas inovações morfológicas, provavelmente, ocorreram em um contexto de engenharia de ecossistemas (Erwin e Twidt, 2012) (*vide* item 2), como respostas a variações na química dos oceanos e às adaptações ou exaptações à predação (Germs, 1972; Lowenstam e Weiner 1989; Grant, 1990; Hofmann e Mountjoy, 2001; Bengtson, 2002; Knoll, 2003; Hua *et al.*, 2007), e evoluíram quase que simultaneamente com o advento ecológico da infauna (Dzik, 2007), culminando na radiação de animais com esqueleto, no início do Cambriano em um contexto mais complexo de dinâmicas ecológicas nas comunidades marinhas bentônicas (*e.g.* cadeias tróficas e intraguilidas).

Embora alguns autores concordem que os esqueletos fosfáticos, calcários, quitinosos e aglutinantes tenham todos aparecido quase que simultaneamente, pressupõe-se que os fosfáticos (Cook, 1992) e/ou os quitinosos tenham surgido antes dos demais, com mudanças em proporções de composição ao longo do tempo. Contudo, trabalhos recentes argumentam que não exista indicação de biomineralização ativa em invertebrados pré-cambrianos, mas sim fortes evidências de que a esqueletogênese orgânica precedeu o aparecimento dos esqueletos biomineralizados na maior parte dos filos animais (Hua *et al.*, 2007; Wood, 2011). Como exemplo, é possível citar os primeiros momentos evolutivos da biota de Ediacara, composta, dentre outros organismos, de animais de corpo mole (Xiao e Laflamme, 2009; Yuan *et al.*, 2011).

Entre os mais antigos fósseis de cnidários de esqueletos não mineralizados (ou fracamente mineralizados), estão os tubos orgânicos com tegumentos muito delgados, tais como os prováveis cnidários Scyphozoa, preservados em compressões carbonáceas na China (Yuan *et al.*, 2011; Van Iten *et al.*, *in press*), o conulário Ediacarano *Vendoconularia* (Ivantsov e Fedonkin, 2002), *Conotubus* (Hua *et al.*, 2007) e o cifozoário escopo deste estudo *Corumbella weneri* (Hahn *et al.* 1982).

Os primeiros indícios fósseis da co-evolução predador-presa, no Ediacarano, não foram verificados, contudo, entre os Cnidaria. A constatação dos eventos de predação, no registro fóssil, e suas conseqüentes pressões seletivas entre os animais, ainda permanecem pouco expressivas, em pesquisas inerentes ao Neoproterozoico (e.g. Bengston e Zhao, 1992). As potencialmente mais antigas marcas de predação (Hua *et al.*, 2003) constituem possíveis injúrias em fósseis do gênero *Cloudina*, metazoário de concha parcialmente orgânica, impregnada por calcita, também encontrado na Formação Tamengo (Conway Morris *et al.*, 1990; Zaine, 1991).

Mesmo assim, e no contexto da “Revolução Agronômica”, ainda no Pré-Cambriano, cnidários como *C. weneri*, já eram capazes de produzir esqueleto orgânico ou fracamente mineralizado. Assim, a análise da tafonomia e da morfologia de detalhe das carapaças de *C. weneri*, do Grupo Corumbá (Pacheco *et al.*, 2011b) e ultraestrutura de espécimes incarbonizados de *Corumbella*, coletadas nos calcários do Grupo Itapucumi (Paraguay) (Warren *et al.*, *in press*), integradas a alguns dados já compilados sobre a composição química das carapaças dos fósseis de ambas as localidades, supra mencionados, já forneceram alguns dados imprescindíveis não apenas sobre a esqueletogênese e a possibilidade de biomineralização a partir do cálcio, mas também sobre as implicações evolutivas e paleoecológicas desta inovação morfológica.

A constatação das mesmas razões de cálcio nas carapaças de *Corumbella* e nas margas da Formação Tamengo, onde foram preservadas, implicam em oferta de cálcio no ambiente. Além disso, a coexistência das conchas *in situ* de *Cloudina* e dos espécimes parautoctones/aloctones de *Corumbella* em contextos sedimentares similares, nos calcários do Grupo Itapucumy, sugerem paleoambientes minimamente análogos (Warren *et al.*, 2011), quanto à temperatura da água, salinidade, batimetria e condições hidrodinâmicas. De fato, ao final do Ediacarano os oceanos se tornaram mais enriquecidos em seus teores de NaCl, com pH neutro e composições iônicas mais similares às dos mares do Fanerozoico. Deste modo, houve um aumento relativo nas taxas dos íons Ca^{2+} para cerca de 36 meq/L (Hardie, 2003). O advento da biomineralização, há aproximadamente 550 Ma, esteve muito provavelmente relacionada tanto a mudanças na geoquímica global quanto à

própria reestruturação dos ecossistemas, também atribuída a essas mudanças, e ao aparecimento de novas pressões ecológicas (e.g. predação) (Papineau, 2010; Dzik, 2007; Erwin e Twedt, 2012).

Contudo, o fortalecimento do exoesqueleto por meio de biomineralização, entre os Cnidaria, Scyphozoa, a exemplo dos conularídeos, tornou-se mais conspícua, apenas, entre as formas do Meso e do Neopaleozoico. Contudo, além de mudanças biogeoquímicas, a aquisição de esqueletos mineralizados, também nos Cnidaria (Scyphozoa), pode estar relacionada ao advento do aumento da pressão de predação (Babcock *et al.*, 1987b). Até então, muito provavelmente, os cifozoários contavam apenas com seu sistema de liberação de toxinas por meio de células urticantes para captura de presas e proteção contra predadores (Arai, 1997).

Fissuras e lesões em tecas de conulários são encontradas apenas em fósseis pós-silurianos. Isto pode indicar o surgimento de vários tipos de predadores durófagos, deste táxon, no Mesopaleozoico. Talvez em resposta à pressão de predação, houve aumento de espécies de conularídeos capazes de secretar exoesqueletos mais espessos (Ivantsov e Fedonkin, 2002).

O surgimento de exoesqueletos biomineralizados em cifozoários, tais como os conulários, apenas no Paleozoico, e sua ausência ou escassez em contextos ediacaranos corrobora o pressuposto evolutivo de que os benefícios fenotípicos, revelados em um contexto coevo predador/presa, devem superar os custos metabólicos. Assim, uma vez que a razão custo/benefício não é estática, e mudará, ao longo do tempo, em função das circunstâncias ambientais, se os esqueletos, por exemplo, conferem proteção contra predadores, a energia expendida na síntese deve variar, através do tempo, em função da pressão de predação e das condições físico-químicas do ambiente (Knoll, 2003).

Reprodução e modos de vida

Entre os Cnidaria, sabe-se que a reprodução assexuada pode ocorrer em qualquer um dos estágios do ciclo de vida e é dependente das células somáticas do organismo, ocorrendo por meio de brotamentos (Werner, 1979). Já a reprodução sexuada depende de células de linhagem germinativa. Tanto a

reprodução sexuada quanto a assexuada estão sujeitas a diferentes circunstâncias (Shostak, 1993).

O conhecimento sobre detalhes do ciclo de vida e biologia reprodutiva de espécies modernas de cifozoários têm ajudado na elucidação de problemas sistemáticos deste grupo. Neste sentido, alguns trabalhos de grande relevância têm sido desenvolvidos em vários grupos deste táxon, incluindo a ordem moderna também relacionada à *Corumbella*: os Coronatae (e.g. Werner, 1973; Silveira e Morandini, 1997; Morandini, 1999). Estas pesquisas culminaram na interpretação de Coronatae como ordem basal entre o Scyphozoa, e do gênero *Stephanoscyphus* como elo de ligação entre os cifozoários atuais e a extinta ordem fóssil Conulata (Chapman, 1966; Werner, 1973), com a qual *Corumbella weneri* compartilha maior número de características.

Observações sobre os hábitos de vida de *Stephanoscyphus*, por exemplo, revelaram que as formas coloniais derivam evolutivamente das solitárias, em função do estabelecimento do modo de vida sésil. Neste contexto, as formas sexuadas, sésseis, solitárias e de simetria tetrâmera, os Scyphozoa, na verdade, representariam as formas ancestrais de todos os Cnidaria recentes. Além disso, comparando-se as modificações que tiveram lugar entre os ancestrais comuns e as classes recentes de Cnidaria, foi na geração sésil (pólipo) que de fato a macro-evolução se tornou efetiva. Além de todos os atributos citados, o princípio morfológico básico da tetrameria e o tubo peridérmico dos cifozoários, também compartilhados pela carapaça de *C. weneri*, são características fundamentais que os relacionam aos extinto Conulata (Werner, 1973).

Contudo, ao contrário do que é estabelecido para as formas mais ancestrais (Werner, 1973), em *C. weneri* foram verificadas formas possivelmente gregárias (Figura 51A) e espécimes com ramificações interpretadas como brotamentos (Figura 51C, E). Neste contexto, as ramificações em alguns exemplares de *Corumbella* se justificariam como brotamentos em casos em que é conspícua a continuidade morfo-anatômica entre o eixo principal e o ramo. Na Figura 51C-D, por exemplo, a linha mediana do eixo principal é evidentemente contínua. Já na Figura 51E-F, há continuidade entre a borda de um dos anéis do tubo primário e a linha mediana do ramo.

Do mesmo modo que observado em *C. weneri* (Figura 51E e C), coronados (e.g. *Stephanoscyphus racemosus* e *Nausithoe weneri*) (Werner, 1979) tiveram colônias descritas, em que pequenos pólipos crescem tanto em regiões distais (Figura 51C) quanto em regiões laterais (Figura 51E) do organismo.

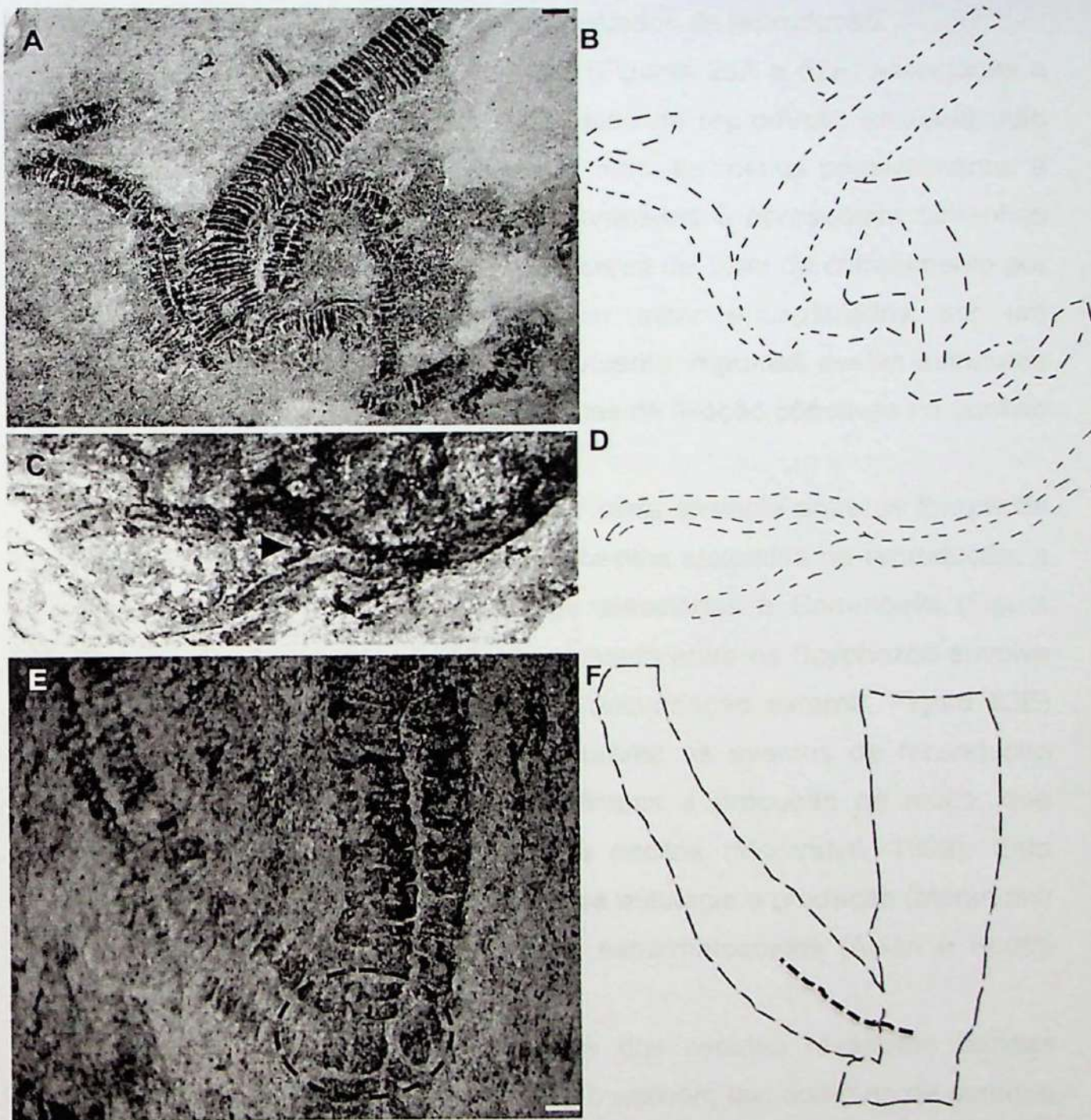


Figura 51. *Corumbella weneri*. Modos de reprodução.

(A) e (B) Possíveis espécimes gregários. Notar torção em um dos tubos.

(C) e (D) Brotamento. Observar que a linha mediana acompanha a ramificação, ao menos em um dos ramos.

(E) e (F) Brotamento. Verificar a nítida continuação entre um anel do tubo primário e a linha mediana do ramo.

Explicações: seta preta, torção; seta preta pontilhada, ponto de ramificação; círculo preto pontilhado, detalhe da continuidade anel/linha mediana. Espécimes provenientes da última campanha, ainda não tombados.

A capacidade de reprodução assexuada em *Corumbella* reflete maior potencial de regeneração, se comparado ao que é relatado para as formas solitárias de cifozoários recentes (Werner, 1973) e similar ao que também é relatado para os conularídeos (Leme, 2006; Rodrigues *et al.*, 2006). Já a possibilidade de hábito gregário em alguns espécimes, indica maior complexidade ecológica, ligada a eventos sexuais de reprodução.

A constatação de estruturas ovoides (Figuras 25A e 52F) associadas a fósseis de *Corumbella* remeteu à possibilidade de reprodução sexuada, não necessariamente relacionada a este táxon, mas, ao menos possivelmente, a Metazoa. Estas estruturas encontram-se agrupadas e apresentam tamanhos individuais pouco variáveis, em média com cerca de 1mm de comprimento por 0,4mm de largura. Os ovoides parecem estar encapsulados por um revestimento sem ornamentação externa evidente. Algumas destas estruturas apresentam aberturas em seus ápices e zonas de fixação côncavas no contato com o substrato.

Por enquanto, é possível estabelecer certa analogia entre as formas de liberação de gametas por cifozoários, em eventos sexuais de reprodução, e as aglomerações de ovoides encontradas associadas a *Corumbella* (Figura 52A-C). Uma das formas de reprodução sexuada entre os Scyphozoa envolve a liberação de gametas na água do mar (fecundação externa, Figura 52E) (Widersten, 1965). Entre os coronados, durante os eventos de fecundação externa, é característica geral entre as fêmeas a produção de muco, que envolve e agrupa um grande número de oócitos (Morandini, 1999). Esta característica pode configurar proteção contra autofagia e predação (Morandini, 1999) ou favorecer a quimioatração pelos espermatozoides (Avian e Rottini Sandrini, 1991).

Os espectros Raman das amostras dos ovoides revelaram bandas similares às obtidas para as carapaças de *C. weneri*, tais como as de carbono amorfo, grafite e calcita. Estudos comparativos e análises mais detalhadas a respeito do interior dos ovoides, bem como das regiões aborais inseridas nos substratos rochosos, começaram a ser realizados por meio de técnicas de microtomografia de raio X (na Universidade Técnica de Munique - TUM, sob coordenação do Prof. Dr. Franz Pfeiffer).

Algumas imagens preliminares bidimensionais de McT revelaram estruturas compatíveis à diferenciação celular no interior dos ovoides (Figura 52G), de um modo similar ao que foi observado para o desenvolvimento embrionário de alguns cifozoários (Morandini, 1999). As imagens dessas microtomografias encontram-se em processo de aperfeiçoamento e reprocessamento (segmentação 3D), no DESY- Deutsches Elektronen-Synchrotron e no ESRF - European Synchrotron Radiation Facility, também sob coordenação do Prof. Dr. Franz Pfeiffer (TUM) (*vide* item 8, Perspectivas para o futuro).

A respeito dos modos de vida, conforme relatado para *Conotubus hemiannulatus*, de forma comparativa à *Corumbella*, por Cai *et al.* (2011), a lama pode ter constituído substrato macio para formas solitárias, coloniais e gregárias. Como em grande parte dos ambientes Ediacaranos, na ausência de atividades pervasivas de pastadores e bioturbadores, este substrato pode ter sido dominado por microrganismos fototróficos e heterotróficos (Seilacher, 1999; Bottjer *et al.*, 2000), mesmo que a presença de sistemas de esteiras microbianas ou abundância de microrganismos não tenham sido diretamente verificados na sequência onde são evidenciados os espécimes de *Corumbella*.

Da mesma forma como descrito para as possibilidades dos modos de vida de *C. hemiannulatus* (Cai *et al.*, 2011), no caso de *Corumbella*, o substrato lamoso poderia ter sido revestido por substâncias exopoliméricas secretadas por microrganismos bentônicos. Estas substâncias proporcionariam uma superfície aderente para a fixação de formas de vida sésil tal como aventado para *C. hemiannulatus*, e também para *Corumbella* e outros organismos com modos de vida semelhantes. Contudo, não foi possível identificar, com precisão, o modo como cnidário ediacarano se fixava no substrato.

Vale ressaltar que, entre os coronados recentes, por exemplo, não são relatadas espécies que se fixam diretamente em substrato lodoso ou areia. Ao contrário, estes são capazes de se fixar em diversos tipos de substrato duro (*e.g.* conchas e corais). Por outro lado, em espécies de outras classes de Cnidaria, tais como Anthozoa (*e.g.* *Anemonactis mazeli* e *Cerianthus membranaceus*), os organismos podem se enterrar no substrato lamoso (Hofrichter, 2005).

A disposição, a organização e a geometria poliédrica do tubo de *Corumbella*, bem como a morfologia de sua região aboral, reforçam um modo de vida sésil e epibentônico, similar a maioria dos organismos Ediacaranos de seu contexto ecológico coevo, tais como os espécimes mundialmente conhecidos de *Cloudina* (Cortijo *et al.*, 2010), *Namacalathus* (Grotzinger *et al.*, 2000; Hofmann e Mountjoy, 2001; Amthor *et al.*, 2003), e *Conotubus* (Cai *et al.*, 2011).

Na ausência de espécimes que atestem de forma inequívoca os estágios ontogenéticos de *Corumbella*, e com base na observação de espécimes de diferentes tamanhos e morfologias, apresenta-se aqui uma hipótese para o desenvolvimento deste organismo. É possível que durante o crescimento da carapaça, ao se tornar mais larga e mais alongada, o tubo poliédrico tenha atingido o limite de seu crescimento vertical em determinada relação comprimento-largura (Figura 53A) ou possa ter continuado a crescer, atingido um limite máximo para sua orientação vertical e, desta forma, de modo similar ao que foi proposto para *C. hemiannulatus* (Cai *et al.*, 2011), se tornado relativamente procumbentes (Figura 53B, C). Ambas as estratégias teriam aumentado a estabilidade de sua forma poliédrica, mantendo, de qualquer forma, uma posição ereta da seção mais jovem, talvez para fins de forrageamento.

A flexibilidade de *Corumbella* é uma característica mais conspícua nos espécimes de maior comprimento (ca. 5 a 8 cm), verificados nas amostras da Formação Tamengo. Os exemplares do Paraguai não compuseram amostragem suficiente para constatação destas disposições. Contudo, todos os espécimes da Formação Wood Canyon encontram-se extremamente esticados e tridimensionais, paralelos ao plano de acamamento. Estes tubos foram preenchidos por sedimento siliciclático (ca. 100 a 500 μm) de granulometria muito maior que a observada na matriz (ca. 10 a 60 μm). Esta conformação pode ter explicações ecológicas intrínsecas a morfologia funcional destes cnidários. A exemplo do que foi relatado para a espécie de coronado *T. zibrowii* (Holst e Jarms, 2006), cujos pólipos apresentam diâmetro considerável e são desprovidos ornamentação interna, é possível que os espécimes de *Corumbella* (Formação Wood Canyon) não tenham sido capazes de digerir

e/ou expelir grãos de maiores diâmetros, acumulando-os no interior do tubo (vide Figura 37B, D).

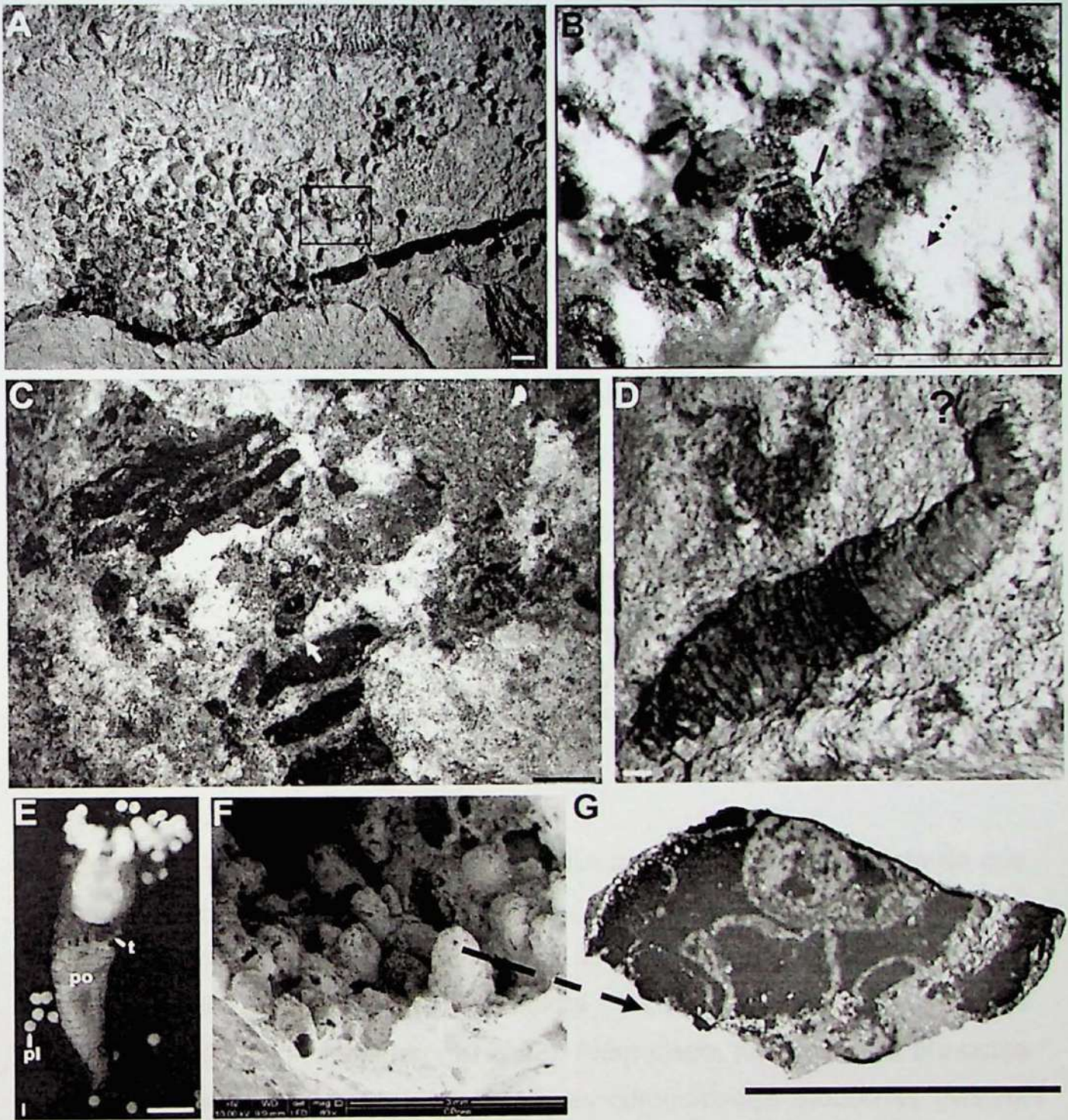


Figure 52. *Corumbella wernerii*. Reprodução e modos de vida.

(A) GP/1E. Estruturas gregárias (moldes e restos) em mesmo contexto de *C. wernerii*, sugestivas de fragmentos de extremidades de região aboral e/ou ovoides.

(B) Aumento de um fragmento de estrutura e um molde de (A).

(C) GP/1E. Ovoides sobre carapaça de *Corumbella*.

(D) GP/1E 4216. Molde de exemplar com articulação na parte aboral. Notar que esta região está revestida e apresenta um aspecto arredondado, impossibilitando a visualização do modo de fixação no substrato.

(E) Coronado atual *Thecoscyphus zibrowi* que vive em cavernas submarinas e produz um saco de ovos. Quando as plânulas são lançadas, o pólipo é reconstruído. Retirado de Sotje e Jarms (2009).

(F) GP/1E 4095. Ovoides de Metazoa (Cnidaria?) e microtomografia de um destes espécimes em (G).

Explicações: Seta branca, ovoide sobre carapaça de *Corumbella*; seta branca pontilhada, *Corumbella*, seta preta, extremidade de fixação ou ovoide e molde destas estruturas; t: tentáculo; po: pólipo; pl: plânula. Escalas gráficas: (E) 500 μ m e (G) 1 mm.

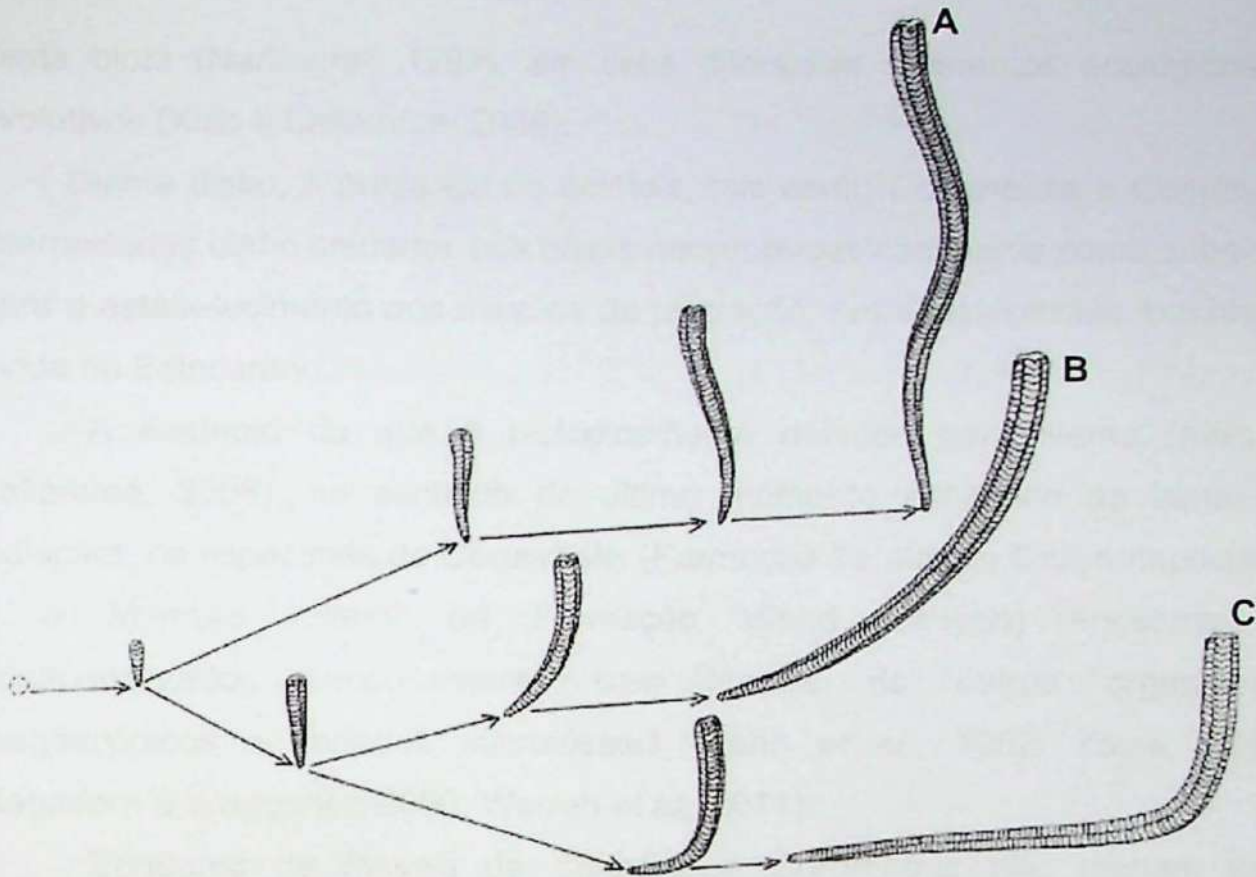


Figura 53. *Corumbella weneri*. Hipótese para ontogenia e crescimento do tubo.
 (A) Durante o crescimento do tubo, conforme a carapaça se tornava mais larga e mais alongada, em determinada relação comprimento-largura, o tubo poliédrico pode ter atingido o limite de seu crescimento vertical
 (B) Também é possível que ao atingir a relação máxima comprimento-largura para crescimento vertical, o tubo possa ter continuado a crescer, de modo protocumbente pouco pronunciado ou
 (C) muito pronunciado.

Estruturação biótica e relações tróficas

Ao que tudo indica, os fósseis do Ediacarano, corroboram o fato de que a biota de Ediacara nem sempre constituiu um "jardim pacífico" (McMenamin, 1986; Monastersky, 1998; Seilacher, 1999). Conforme já discutido (*vide* item 2) havia estratificação ecológica na biota bentônica, mesmo entre os vendobiontes (Clapton e Narbonne, 2002). Além disso, justamente a presença de predadores de corpo mole, análogos às comunidades modernas (Madin, 1988; Mills, 1993, 1995), tais como metazoários afins de ou definidos como cnidários e ctenóforos (Gehling, 1988; Fedonkin, 1992; Jenkins, 1992; Wood *et al.*, 2002), também quebram o paradigma das bucólicas relações da biota de Ediacara⁵. De qualquer forma, as relações tróficas se modificaram fundamentalmente após 600 Ma, durante a diversificação dos metazoários

⁵ A morfologia (Bumann e Jarms, 1997) e o comportamento (Purcell *et al.*, 1991) de forrageamento dos pólipos de cifozoários modernos, tais como os coronados, os definem como predadores.

desta biota (Narbonne, 1998), em seus diferentes momentos ecológicos e evolutivos (Xiao e Laflamme, 2008).

Diante disso, a presença de animais, tais como *Corumbella* e *Conularia*, interpretados como cnidários nos níveis neoproterozoicos, serve como subsídio para o estabelecimento dos eventos de predação, em ecossistemas marinhos, ainda no Ediacarano.

A exemplo do que é biologicamente definido para Nama (Xiao e Laflamme, 2008), no contexto do último momento ecológico da biota de Ediacara, os espécimes de *Corumbella* (Formação Tamengo, Grupo Itapucumy e o Membro Inferior da Formação Wood Canyon) encontram-se contextualizados temporalmente com fósseis de outros organismos megascópicos e variados microfósseis (Hahn *et al.*, 1982; Zaine, 1991; Hagadorn e Waggoner, 2000; Warren *et al.*, 2011).

Enquanto os fósseis de *Cloudina* e *Corumbella* não tenham sido considerado formas simpátricas (Oliveira, 2010), embora co-ocorram nas margas e folhelhos da Pedreira Laginha, Formação Tamengo (Zaine, 1991; Meira, 2011), ambos foram evidenciados no mesmo contexto estratigráfico, nos carbonatos do Grupo Itapucumy (Warren *et al.*, 2011), com outros fósseis megascópicos ainda não identificados. Do mesmo modo, conchas atribuídas a *Cloudina* e fósseis de *Corumbella*, além dos frondosos organismos do gênero *Swartpuntia*, também encontram-se associadas nos arenitos do Membro Inferior da Formação Wood Canyon (Hagadorn e Waggoner, 2000). Com base em dados radiométricos e estratigráficos, é possível assumir que as três ocorrências de *Corumbella* nas Américas sejam contemporâneas. As datações disponíveis para a Formação Tamengo a situam há ca. 543 ± 3 Ma/U-Pb (Babinski *et al.*, 2006, 2008), enquanto Hagadorn e Waggoner (2000) não consideram a biota do Membro Inferior da Formação Wood Canyon mais antiga que ca. 544 Ma. Além disso, de modo geral, pela presença do fóssil índice *Cloudina* no Grupo Itapucumy, o nível desta associação de fósseis pode ser atribuída ao Ediacarano terminal, radiometricamente datado entre 550 e 542 Ma (Grotzinger *et al.*, 1995, Amthor *et al.*, 2003).

A presença de metazoários ediacaranos capazes de realizar esqueletogênese, nas Américas, e sua correlação com outros fósseis ediacaranos no mundo, tais como *Namacalathus*, *Namapoikia*, *Sinotubulites*,

vendotaenídeos e demais grupos de acritarcos dominadas por *Bavlinella* e *Chuarina* (Zaine, 1991; Grotzinger *et al.*, 2000; Hofmann e Mountjoy, 2001; Wood *et al.*, 2002; Gaucher *et al.*, 2003; Hua *et al.*, 2007), indicam um aumento na complexidade ecológica ao final do Proterozoico. Neste contexto, alguns autores assumiram que, pela perspectiva das relações tróficas, já no Ediacarano, a produtividade e abundância das comunidades dominadas por metazoários começou a se assemelhar a dos modernos ecossistemas marinhos (e.g. Narbonne, 2005). De fato, estudos comparativos entre animais modernos e organismos similares da biota de Ediacara indicaram que esta cadeia trófica era bem estruturada por herbívoros, filtradores e, em seu último momento ecológico, no alvorecer da proliferação dos animais, por predadores (Vermeij, 1989; Lipps, 2002; Babcock, 2003; Xiao e Laflamme, 2008). Neste sentido, a biota de Ediacara foi a primeira a conter comunidades de animais, troficamente estruturadas em recursos planctônicos e bentônicos. Comparados aos ecossistemas fanerozoicos, ainda não havia surgido, por exemplo, a bioturbação da infauna. Por outro lado, uma variedade de estratégias de forrageamento encontrava-se presente, todas estruturadas nos microrganismos enquanto produtores primários (Lipps e Culver, 2002).

Táxons predadores já relatados na biosfera ediacarana, como os cnidários, utilizam, atualmente, uma variedade de recursos em sua alimentação: animais, matéria orgânica dissolvida e substâncias derivadas da simbiose com algas (Arai, 1997). Os cnidários podem, inclusive, desempenhar um papel central na engenharia de ecossistemas. As formas meduzoides modernas são um exemplo disso, uma vez que são capazes de se tornar muito abundantes repentinamente e depletar completamente os recursos de determinada região (e.g. *Mnemiopsis*, em Black Sea, C.I.E.S.M., 2001). Na maioria das vezes, proliferações em abundância são apenas uma estratégia da população em resposta ao pulso de recursos. Esses animais de corpo mole são considerados, atualmente, predadores implacáveis (na definição mais ampla de predação, que é o consumo de qualquer organismo, resultando em sua morte, Begon *et al.*, 2007), alimentado-se de crustáceos, ovos e larvas (presumivelmente, os primeiros estágios de desenvolvimento das espécies monopolizadoras em potencial) (Boero *et al.*, 2005).

Ao que tudo indica, muitos dos metazoários da biota de Ediacara apresentavam atributos indicativos de comportamento de predação e ingestão de outros organismos, tais como organização em colônias para otimização de forrageamento, presença de tentáculos, cavidade digestiva e volumes corporais diferenciados (Jenkins, 1992; Fedonkin, 1994; Fedonkin and Waggoner, 1997; Dzik and Ivantsov, 2002; Fedonkin, 2007). Em *Corumbella weneri* (Grupo Corumbá), mesmo diante da ausência de evidências de tentáculos, a constatação de estrutura oral, ramificações e disposições sugestivas de alguns espécimes para o modo de vida colonial e/ou gregário, bem como a constatação da polaridade de crescimento (organização oral-aboral), e, até mesmo, septação, tanto nos espécimes brasileiros, quanto nos paraguaios e norte-americanos, reforçaram o pressuposto de que esses metazoários, ao contrário do que foi descrito para os vendobiontes (Seilacher, 2007), eram predadores, como os cnidários típicos do Ediacarano.

O contexto vigente de atividades de predação, no limite Ediacarano/Cambriano, é confirmado pela presença de *Conularia* sp. na Formação Tamengo (Figura 39). Além disso, a constatação deste táxon, ainda no Ediacarano, não apenas corroborou o estabelecimento da ancestralidade dos conulários e seus táxons afins, já no Pré-Cambriano, a exemplo de *Vendoconularia* (Ivantsov e Fedonkin, 2002; Van Iten *et al.*, 2005b), como também confirmou os estudos a respeito de cladística (Leme *et al.*, 2008a) e a efetiva existência de conulários neste limite de tempo. A documentação deste táxon na Formação Tamengo reveste-se de importância por ser inédita no Brasil e por representar um potencial paradigma no registro fóssil, que pode ser relacionado a outros registros no mundo.

Conforme supra descrito (*vide* item 1), a configuração tectônica, e as mudanças climáticas e biogeoquímicas globais devem ter afetado profundamente no aumento da produtividade primária entre os microrganismos pelágicos e as associações bentônicas mais próximas à costa, influenciando na difusão das esteiras microbianas e no aumento da abundância do fitoplâncton. Neste sentido, de acordo com Lipps e Culver (2002), o fluxo de energia e, portanto, as estruturas tróficas, constituiriam a relação direta entre os muitos elementos das biotas, já no Neoproterozoico. Assim, os metazoários ediacaranos, muito provavelmente, consumiam uma ampla variedade de

alimentos, tendo em vista a disponibilidade de recursos disponíveis (Lipps e Culver, 2002), revelada, essencialmente, por microrganismos do micoplâncton (20 a 200 microns) (e.g. acritarcas, dinoflagelados, diatomáceas, silicoflagelados, radiolários, foraminíferos, tintinídeos) e do picoplâncton (0,2 a 2 microns) (e.g. procariontes e cianobactérias) (Vidal e Moczydlowska-Vidal, 1997; Lipps e Culver, 2002), além de esteiras constituídas por procariontes e eucariontes bentônicos e detritos (Gehling, 1999; Seilacher, 1999). Todos esses recursos deviam ser abundantes, provavelmente estruturando a biota, na base das teias alimentares.

Do mesmo modo que muitos metazoários contemporâneos, embora ainda não observado no registro fóssil, é possível que, enquanto cnidário, *Corumbella* tenha tido outras adaptações além de sua relativamente espessa carapaça, tal como um sistema de liberação de toxinas para captura de presas e/ou proteção contra predadores. Neste sentido, análises palinológicas previamente realizadas na Formação Tamengo (Hidalgo, 2002), revelaram microrganismos não associados, porém passíveis de terem sido contemporâneos aos metazoários desta unidade geológica, constituindo uma microbiota com relações ecológicas que podem ter variado de simbiose a recursos alimentares potenciais para estes animais: *Bavlinella faveolata* (provável cianobactéria), *Eoentophysalis croxfordii*, *Siphonophycus robustum*, *Leiosphaeridia crassa* (eucarionte, provável componente do plâncton) e *Helicothrichoides* sp. (de afinidade biológica com algas).

Análises palinológicas mais recentes (realizadas pela Msc. Evelyn A.M.S. Bizan e Luana Morais/IGc/USP) revelaram a existência de acritarcas planctônicos *Chuarina* sp., em suas fases micro e, possivelmente macroscópicas. A fase macroscópica e um exemplar da fase microscópica ocorrem no mesmo nível dos espécimes de *Corumbella* resgatados no Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS. Já o restante dos recentemente analisados microfósseis ocorrem um nível acima destes metazoários. Este fóssil apresenta ampla distribuição no Pré-Cambriano, mas, desde sua descrição original, quando foi considerada um braquiópode (Walcott, 1899), e enquanto acritarca, representa um grupo de taxonomia e afinidades ainda incertas (Simonetti, 1994). Desde então, *Chuarina* já foi relacionada aos enigmáticos metazoários de tegumento cônico *Hiolithides*, além de ovos de

trilobitas, gastrópodes, foraminíferos quitinosos e medusas (Hofmann, 1992). Contudo, há um senso comum na literatura de que esses fósseis sejam um tipo de alga (White, 1928; Vidal, 1974, 1976; Hofmann, 1971, 1977), mais especificamente uma colônia filamentosa de cianobactérias (Sun, 1987) ou uma associação entre colônias de cianobactérias e algas eucariontes (Steiner, 1997). Estudos recentes descreveram *Chuarina* como um paleotaxon inserido em um grupo informal de microfósseis de parede orgânica, geralmente planctônicos, marinhos, fotossintetizantes e de afinidade ainda incerta (Talyzina, 2000), frequentemente associados a algas eucariontes (Kumar, 2001; Dutta et al. 2006).

A exemplo de *Chuarina*, outros microfósseis como *Leiosphaeridia*, *Bavlinella* já foram relatados para outros registros da biota de Ediacara no mundo, tais como assembleia fóssil Nama (Germs e Gaucher, 2004).

Além disso, as primeiras possíveis evidências de predação (ou injúrias causadas por animais, protistas e até mesmo cianobactérias) são representadas por orifícios em espécimes de *Cloudina*, na China (Bengtson e Zhao, 1992; Hua et al., 2003; Knoll, 2003). Estas ocorrências são temporalmente contextualizadas em um momento de engenharia de ecossistemas (e.g. "Revolução Agronômica"), com crescente pressão de predação, competição por espaço e recursos e, portanto, novas demandas de proteção e estratégias de adaptações à sobreposição de nichos e aumento da eficiência de forrageamento, poderiam ter impulsionado, a estratificação ecológica (Wood, 2011), a exploração de novos habitats (e.g. infauna) (Dzik, 2007), e a esqueletogênese biomineralizada (Hua et al., 2003; Hua et al., 2007; Warren et al., in press).

7. Conclusões

Diante do exposto, a seguir são pontuadas as conclusões deste trabalho:

- Por meio de um amplo espectro tafonômico e por meio de modelagem geométrica, a reconstituição proposta para *C. weneri*, neste estudo observou que os espécimes apresentam simetria tetrâmera e geometria poliédrica (micro flutuação geométrica piramidal). Esta construção foi definida, também em termos tafonômicos, como tronco piramidal para espécimes em que região aboral não foi preservada;
- Além disso, foi possível constatar que os anéis poligonais se organizam de forma lateralmente contínua na carapaça e se inserem alternadamente nos centro das faces, na linha mediana, definida como o apótema de uma pirâmide;
- Não há polipários. Assim, do mesmo modo que a interpretação alternativa que remete *C. weneri* aos vendobiontes (Zaine, 1991), a taxonomia original proposta por Hahn *et al.* (1982) e Walde *et al.* (1982) para *Corumbella weneri* (subclasse Corumbellata e ordem Corumbellida), estruturada em caracteres morfológicos alterados por processos tafonômicos, foi abandonada. Deste modo, a análise tafonômica permitiu concluir que, *C. weneri* é um Cnidaria, Scyphozoa e compartilha características morfológicas tanto com coronados como com conulários;
- Além de viabilizar a interpretação de afinidades taxonômicas, a elucidação dos atributos morfológicos permitiu revisar e padronizar os termos morfológicos, utilizados na literatura, para o estudo sistemático de *C. weneri*. Neste sentido, foi possível observar que fósseis de *C. weneri* tridimensionais, de modo similar aos conulários, apresentam uma geometria piramidal, aproximadamente quadrangular em seção transversal, organizada em bordas laterais e faces, com delimitação da linha mediana, atribuída à confluência alternada dos segmentos na região de apótema das faces. Os anéis de *C. weneri* são poligonais e, de forma semelhante à periderme dos coronados e aos cordões nas tecas dos conulários, encontram-se organizados continuamente, com diferentes graus de imbricação, ao longo do tubo. Contudo, a

observação do arranjo de alguns espécimes mais alongados deste táxon confirmou a possibilidade de articulação da carapaça, evidenciada em coronados, mas não em conulários;

- A comparação de características morfológicas entre espécimes tri e bidimensionais de *C. weneri* revelou que estes últimos são resultantes de compressão ou compactação, e que a forma bidimensional não se revela como configuração original do organismo, em vida;
- Processos tafonômicos, tais como, compressão dos espécimes e acúmulo de sedimentos entre os anéis, alteraram atributos morfológicos taxonomicamente diagnósticos, relacionados à simetria e à geometria, e a disposição e continuidade das anéis ao longo do organismo;
- A respeito da composição química da carapaça de *C. weneri*, a espectroscopia Raman e as técnicas de fluorescência de raios X (FRX) e EDS revelaram que esta pode ter sido quitinosa (pela presença de CH alifático e dos intensos picos de carbono que confirma a fossilização por incarbonização) ou quitino-mineralizada (pela presença de calcita na carapaça). Desta forma, do mesmo modo que descrito para os exoesqueletos dos conulários mais antigos e periderme dos coronados recentes, *C. weneri* apresentava carapaça pouco mineralizada ou essencialmente orgânica, contudo, relativamente espessa e suscetível a quebras, atestadas pelos finos pavimentos em algumas amostras e pelas quebras evidentes em alguns tubos tridimensionais;
- Aliados às descrições morfológicas, alguns importantes aspectos paleoecológicos foram elucidados neste estudo e já podem ser utilizados na discussão das afinidades de *C. weneri* entre Metazoa (Cnidaria) ou Vendobionta. A verificação da polaridade de crescimento (região oral/aboral), corroborada por tubo piramidal flexível e minimamente expandido, e pela constatação de uma região oral, septações, e estruturas de brotamento, são evidências suficientes para a inserção de *C. weneri* no reino Metazoa, filo Cnidaria (Storch e Welsch, 1974; Blair, 2009);
- Foram verificadas estruturas ovoides muito semelhantes aos primeiros estágios ontogenéticos de Metazoa, sugestivas de Cnidaria,

possivelmente resultantes de reprodução sexuada. A verificação das formas de reprodução sexuada (constatada pelos ovoides) em metazoários e assexuada nos espécimes de *C. weneri* (justificada pelas estruturas de brotamento), além de organização oral/aboral em *C. weneri* e da presença de *Conularia* sp. na mesma formação, somaram evidências à premissa de que eventos ecológicos paradigmáticos entre os metazoários, de modo geral, e os Scyphozoa, tais como predação, formas de reprodução e modo de vida gregário e/ou colonial, tiveram início, ao menos, no Ediacarano;

- As comparações realizadas, entre as descrições de *Corumbella* n. sp. (Formação Wood Canyon, Great Basin, EUA), os espécimes do Grupo Itapucumi (Paraguai) e *C. weneri* brasileira revelaram que todos pertencem à mesma família Corumbellidae, e à mesma espécie *Corumbella weneri*;
- Foi detectada uma variedade de organismos na Formação Tamengo, além de *C. weneri*. Pela primeira vez no Brasil e no mundo, foram observados espécimes de *Conularia* sp., em contexto Ediacarano. Ainda foram verificados fósseis sugestivos da fase megascópica de *Chuarina*, além dos já descritos espécimes de vendoatenídeos e do metazoário *Cloudina*, e considerável biota microscópica, também anteriormente descritos. Contudo, mesmo diante de uma biota variada, não foi observada variação na composição taxonômica dos cifozoários *Corumbella*, em específico. Os diferentes espécimes, de tamanhos diversos constituem apenas fragmentos de partes do tubo piramidal, tais como região aboral, fragmentos da parte mesial do tubo e região oral.

8. Perspectivas futuras

As etapas delineadas para os três anos de doutorado, de acordo com o cronograma proposto (anexo 3) foram cumpridas com êxito. Isto posto, o período de desenvolvimento das atividades esteve em conformidade com as atuais normas do programa de pós-graduação e a filosofia da agência de fomento à pesquisa (FAPESP) que apoiou este estudo.

Assim, tendo em vista os objetivos respondidos, e a disponibilidade de uso de técnicas avançadas, novas questões surgiram no decorrer deste trabalho, e serão investigadas futuramente, a saber:

- Descrever e discutir, de modo mais detalhado a ontogenia de *Corumbella weneri* por meio de técnicas de Microtomografia de Raios X, em colaboração com a Universidade Técnica de Munique, sob coordenação do Prof. Dr. Franz Pfeiffer. Estas análises continuarão a ser realizadas no âmbito desta instituição, e, com projetos de uso da Linha submetidos e aceitos, também no DESY- Deutsches Elektronen-Synchrotron (Alemanha) e no ESRF - European Synchrotron Radiation Facility (França), ainda em 2012. Por meio desta técnica serão observadas estruturas internas de fases do ciclo de vida dos cnidários correlatos modernos e dos ovoides evidenciados em contexto com *Corumbella* (e.g. comparações entre modos de implantação dos ovoides ediacaranos e de plânulas modernas). Também serão reconstituídas imagens tridimensionais da parte interna de *C. weneri* para investigar sua compartimentação e disposição de estruturas internas, além do esclarecimento da presença de torções em alguns espécimes. E enfim, serão investigados os modos de fixação no substrato por meio de microtomografias de espécimes *in situ*.
- As técnicas de Espectroscopia Raman se revelaram importantes na investigação da composição química da carapaça de *C. weneri* e continuarão a ser desenvolvidas em colaboração com a Prof^a. Dr^a. Dalva Faria (IQ/USP), o Prof. Dr. Airton A. Martin (Laboratório de Espectroscopia Vibracional Biomédica/UNIVAP), Dr. Douglas Galante (IAG/USP) e Dr. Fabio Rodrigues (IQ/USP), com o apoio já estabelecido e em andamento para a auxílio na interpretação dos espectros pelo Prof. Dr. Jan Jehlička (Charles University, Praga) e pelo Prof. Howell G. M.

Edwards (University of Bradford, UK). Adicionalmente continuarão a ser realizadas outras técnicas para investigação da composição química do tegumento deste fóssil, tais como Espectroscopia de Raios X e Fluorescência de Raios X, no Laboratório Nacional de Luz Síncrotron (LNLS, Campinas).

- Diante de um maior detalhamento de todos os atributos de *C. weneri*, será aplicada a metodologia cladística para estabelecer, com maior precisão, as relações filogenéticas dentre os Scyphozoa para *C. weneri*.
- Algumas amostras de rocha da Formação Tamengo foram enviadas para Oxford (Inglaterra), onde, sob coordenação do Prof. Dr. Martin Brasier, estão sendo realizadas análises avançadas (e.g. NanoSIMs) para o efeito do delineamento das atividades que serão desenvolvidas em campo, ainda este ano, em Corumbá, MS. Estas análises permitirão comparações entre o Grupo Corumbá e rochas similares e cronologicamente correlatas no Iran, Namíbia, Inglaterra e Newfoundland, para melhor interpretação e modelagem do paleoambiente desses fósseis (em conjunto com o Dr. Alexey Novoselov, Unicamp), além do delineamento do escopo de futuros projetos.

9. Referências bibliográficas

- Allen, P.A. 2007. The Huqf Supergroup of Oman: basin development and context for Neoproterozoic glaciation. *Earth-Science Reviews*, **84**: 139–185.
- Almeida, F.F.M. 1968. Evolução tectônica do Centro-Oeste Brasileiro no Proterozóico Superior. *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Suplemento Simpósio de Manto Superior)*, **40**: 285–296.
- Almeida, F.F.M. 1984. Província Tocantins. Setor sudoeste. In: Almeida, F.F.M. de & Hasuy, Y. (coord.). *O Pré-Cambriano do Brasil*. São Paulo: Edgard Blücher, p. 265-281.
- Alvarenga, C.J.S., Boggiani, P.C., Babinski, M., Dardenne, M.A., Figueiredo, M.F., Santos, R.V. & Dantas, E.L. 2009. The Amazonian Paleocontinent. In: Gaucher, C.; Sial, A.N.; Halverson, G.P. & Frimmel, H.E. (Ed.). *Neoproterozoic-Cambrian tectonics, global change and evolution: a focus on southwest Gondwana*. Amsterdam: Elsevier, 498 pp.
- Alvarenga, C.J.S. & Trempette, R. 1992. Glacial influenced sedimentation in the later Proterozoic of the Paraguay belt (Mato Grosso, Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **92**: 85-105.
- 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**(5): 431-434.
- Anbar, A.D. & Knoll, A.H. 2002. Proterozoic ocean chemistry and evolution: A bioinorganic bridge? *Science*, **297**(5584): 1137-1142.
- Arai, M. N. 1997. *A functional biology of Scyphozoa*. London: Chapman and Hall. 316 pp.
- Avian, M. D. N. P. & Rottini Sandrini, L. 1991. A comparative analysis of nematocysts in *Pelagia noctiluca* and *Rhizostoma pulmo* from the North Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, **216/217**: 615–621.
- Babcock, L.E. 1991. *The enigma of conulariid affinities*. In: A.M. Simonetta & S.C. Morris (eds.) *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic fossil taxa*, Cambridge University Press, p. 113-143.
- Babcock, L.E. 2003. Trilobites in Paleozoic predator–prey systems, and their role in reorganization of early Paleozoic ecosystems. In: P.H. Kelley, M. Kowalewski, T.A. Hansen (eds.) *Predator–prey interactions in the fossil record*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, p. 55-92.
- Babcock, L.E. & Feldmann, R.M. 1986a. The phylum Conulariida. In: A. Hoffmann and M.H. Nitecki (eds.). *Problematic fossil taxa*, Oxford University Press, Oxford, pp. 135-147.
- Babcock, L.E., Feldmann, R.M. & Wilson, M.T. 1987b. Teratology and pathology of some Paleozoic conulariids. *Lethaia*, **20**: 93-105.
- Babcock, L. E., Grunow, A. M., Sadowski, G. R. & Leslie, S. A. 2005. *Corumbella*, na Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **220**: 7-18.
- Babinski, M., Boggiani, P. C., Fanning, M., Simon, C.M. & Sial, A. N. 2008. U-Pb shrimp geochronology and isotope chemostratigraphy (C, O, Sr) of the Tamengo Formation,

- southern Paraguay belt, Brazil. In: South American Symposium on Isotope Geology, 6, San Carlos de Bariloche. *Proceedings*, 1: 160.
- Babinski, M., Trindade, R. I. F., Alvarenga, C. J. S., Boggiani, P. C., Liu, D., Santos, R. V. & Brito Neves, B. B. 2006. Cronology of Neoproterozoic ice ages in Central Brazil. In: South American Symposium on Isotope Geology, 5, Punta del Este. *Short Papers*, 1: 223-226.
- Barfod, H.G., Albarède, F., Knoll, A.H., Xiao, S., Telouk, P., Frei, R. & Baker, J. 2002. New Lu-Hf and Pb-Pb age constraints on the earliest animal fossils. *Earth and Planetary Science Letters*, 201: 203-212.
- Baturin, G.N. 2003. Phosphorus cycle in the ocean. *Lithology and Mineral Resources*, 38:101-119.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2007. *Ecologia de indivíduos a ecossistemas*. Porto Alegre: Artmed Editora, 752 pp. 4.e.
- Bengston, S. 1994. The advent of animal skeletons. In: Bengston, S. (ed). *Early life on Earth*. USA: Columbia University Press, p. 412-425.
- Bengston, S. & Zhao, Y. 1992. Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons. *Science*, 257: 367– 369.
- Benitez-Nelson, C.R. 2000. The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems. *Earth-Science Reviews*, 51:109-135.
- Berking, S. & Herrmann, K. 2007. Compartments in Scyphozoa. *International Journal of Developmental Biology*, 51: 221-228.
- Bernd-Dietricherdtman, B. 2004. The Infra-cambrian bioradiation event: a review from the perspective of the Yangtze plate in South China and correlation with coeval strata in Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2): 223-230.
- Billings, E. 1872. On some fossils from the primordial rocks of Newfoundland. *Canadian Naturalist*, new series, 6: 465-479.
- Bischoff, G.C.O. 1978. Internal structures of conulariid tests and *Circonulariina* n. suborder (Cnidaria, Scyphozoa). *Senckenbergiana Lethaea*, 59: 275-327.
- Blair, J.E. Animals (Metazoa). 2009. In: Hedges, S.B. & Kumar, S. (Eds). *The Timetree of life*. Londres: Oxford University Press, pp. 223-230.
- Bloeser, B., Schopf, J.W., Horodyski, R.J. & Breed, W.J. 1977. Chitinozoans from the Late Precambrian Chuar Group of the Grand Canyon, Arizona. *Science*, 195: 676–679.
- Boero, F., Bouillon, J. & Piraino, S. 2005. The role of cnidaria in evolution and ecology. *Italian Journal of Zoology*, 72: 65-71.
- Boger, S.D. & Miller, J.M. 2004. Terminal suturing of Gondwana and the onset of the Ross-Delamerian Orogeny: the cause and effect of an Early Cambrian reconfiguration of plate tectonics. *Earth and Planetary Science Letters*, 219(1-2): 35-48.
- Boggiani, P.C. 1998. *Análise Estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozóico) - Mato Grosso do Sul*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 181 pp.

- Boggiani, P.C. 2010. *Sedimentação autigênica neoproterozóica e mineralizações associadas – um registro não uniformitarista*. Livre Docência, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 137 pp.
- Boggiani, P.C., Fairchild, T.R. & Coimbra, A.M. 1993. O Grupo Corumbá (Neoproterozóico-Cambriano) na região Central da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul (Faixa Paraguai). *Revista Brasileira de Geociências*, **23**(3): 301-305.
- Boggiani, P.C. & Gaucher, C. 2004. *Cloudina* from Itapucumi Group (Vendian, Paraguay): age and correlation. In: 1st Symposium Neoproterozoic-Early Paleozoic Events in SW-Gondwana, São Paulo. *Extended Abstracts*, **1**: 13-15.
- Boggiani, P.C., Gaucher, C., Sial, A.N., Babinsky, M., Simon, C. M., Riccomini, C., Ferreira, V.P. & Fairchild, T.R. 2010. Chemostratigraphy of the Tamengo Formation (Corumbá Group, Brazil): A contribution to the calibration of the Ediacaran carbon-isotope curve. *Precambrian Research*, **182**: 382-401.
- Bottjer, D.J., Hagadorn, J.W. & Dornbos, S.Q. 2000. The Cambrian substrate revolution. *GSA Today*, **10**(9): 1 – 7.
- Bosak, T., Lahr, D.J.G., Pruss, S.B., Macdonald, F.A., Dalton, L. & Matys, E. 2011. Agglutinated tests in post-Sturtian cap carbonates of Namibia and Mongolia. *Earth and Planetary Science Letters*, **308**(1-2): 29-40.
- Bowring, S., Myrow, P., Landing, E., Ramezani, J. & Grotzinger, J. 2003. Geochronological constraints on terminal Neoproterozoic events and the rise of metazoans. *Geophysical Research Abstracts*, **5**: 13-19.
- Bradley, D.C. 2008. Passive margins through earth history. *Earth-Science Reviews*, **91**(1-4): 1-26.
- Brain, C.K., Prave, A.R., Hoffmann, K., Fallick, A. E., Botha, A., Herd, D.A., Sturrock, C., Young, I., Condon, D.J. & Allison, S.G. 2012. The first animals: ca. 760-million-years-old sponge-like fossils from Namibia. *South African Journal of Science*, **108**(1/2): 1-8.
- Brasier, M.D. 1979. The Cambrian radiation event. In: *The Origin of Major Invertebrate Groups*. House, M.R. (Ed.). Londres: Academic Press, p. 103-159.
- Brasier, M.D. 1990. Phosphogenic events and skeletal preservation across the Precambrian-Cambrian boundary interval. In: *Phosphorite Research and Development, Geological Society Special Publication*. No. 52, edited by A.J.G. Notholt and I. Jarvis, American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, OK, p 289–303.
- Brasier, M.D. 1991. Nutrient flux and the evolutionary explosion across the Precambrian-Cambrian boundary interval. *Historical Biology*, **5**: 85–93.
- Brasier, M.D. 1992. Background to the Cambrian Explosion. *Journal of the Geological Society*, **149**: 585-587.
- Brasier, M.D. 2009. *Darwin's Lost World*. Londres: Oxford University Press, 295 pp.
- Brasier, M.D. & Callow, R.H.T. 2007. Changes in the Patterns of Phosphatic Preservation across the Proterozoic-Cambrian Transition. *Memoirs of the Association of Australasian Paleontologists*, **34**: 377-389.

- Brasier, M.D., Cowie, J. & Taylor, M. 1994. Decision on the Precambrian-Cambrian boundary stratotype. *Episodes*, **17**(1-2): 3-8.
- Brasier, M.D., McCarron, G., Tucker, R., Leather, J., Allen, P. & Shields, G. 2000. New U-Pb zircon dates for the Neoproterozoic Ghubrah glaciation and for the top of the Huqf Supergroup, Oman. *Geology*, **28**: 175–178.
- Bremner, J.M. & Rogers, J. 1990. Phosphorite deposits on the Namibian continental shelf. In: Burnett, W.C. & Riggs, S.R. (eds). *Phosphate Deposits of the World, Neogene to Modern Phosphorites*. New York: Cambridge University Press, p. 143– 152. v. 3.
- Brennan, S.T., Lowenstein, T.K. & Horita, J. 2004. Seawater chemistry and the advent of biocalcification. *Geology*, **32**: 473–476.
- Briggs, D.E.G. 2003. The role of decay and mineralization in the preservation of soft-bodied fossils. *Annual Review of Earth Planetary Science*, **31**: 275–301.
- Budd, G.E. 2008. The earliest fossil record of the animals and its significance. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **363**: 1425-1434.
- Bumann, D. & Jarms, G. 1997. Localization of digestion activities in polyps of *Nausithoe planulophora* and *Thecoscyphus zibrowii* (Coronatae, Scyphozoa, Cnidaria). *Helgoländer Meeresunter*, **51**: 477-485.
- Burnett, W. C. & Riggs, S. R. 1990. *Neogene to Modern Phosphorites: Phosphate Deposits of the World*. New York: Cambridge University Press, 464 pp. v.3.
- Bushinskii, G.I. 1966. The origin of marine phosphorites. *Lithology and Mineral Resources*, **3**: 292–311.
- Buss, L. W. & Seilacher, A. 1994. The Phylum Vendobionta: A sister group of the Eumetazoa? *Paleobiology*, **20**: 1-4.
- Butterfield, N. J. 1997. Plankton ecology and the Proterozoic–Phanerozoic transition. *Paleobiology*, **23**: 247–262.
- Butterfield, N.J. 2004. A vaucheriacean alga from the middle Neoproterozoic of Spitsbergen: implications for the evolution of Proterozoic eukaryotes and the Cambrian explosion. *Paleobiology*, **30**: 231–252.
- Cai, Y., Schiffbauer, J.D., Hua, H. & Xiao, S. 2011. Morphology and paleoecology of the late Ediacaran tubular fossil *Conotubus hemiannulatus* from the Gaojiashan Lagerstätte of southern Shaanxi Province, South China. *Precambrian Research*, **191**: 46–57.
- Campbell, I.H. & Allen, C.M. 2008. Formation of supercontinents linked to increases in atmospheric oxygen. *Nature Geoscience*, **1**(8): 554-558.
- Campbell, I.H. & Squire, R.J. 2010. The mountains that triggered the Late Neoproterozoic increase in oxygen: The Second Great Oxidation Event. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **74**: 4187–4206.
- Canfield, D.E. 1998. A new model for Proterozoic ocean chemistry. *Nature*, **396**: 450–453.
- Canfield, D.E. & Teske, A. 1996. Late Proterozoic rise in atmospheric oxygen concentration inferred from phylogenetic and sulphur-isotope studies. *Nature*, **382**: 127-132.

- Canfield, D.E., Poulton, S.W., Knoll, A.H., Narbonne, G.M., Ross, G., Goldberg, T. & Strauss, H. 2008. Ferruginous Conditions Dominated Later Neoproterozoic Deep-Water Chemistry. *Science*, **321**: 949-952.
- Canfield, D.E., Poulton, S.W., & Narbonne, G.M. 2007. Late Neoproterozoic deep-ocean oxygenation and the rise of animal life. *Nature*, **315**: 92-95.
- Catling, D. C., Glein, C. R., Zahnle, K. J. & McKay, C. P. 2005. Why oxygen is required by complex life on habitable planets and the concept of planetary oxygenation time. *Astrobiology*, **5**: 415-438.
- Cawood, P.A., Kröner, A. & Pisarevsky, S. 2006. Precambrian plate tectonics: Criteria and evidence. *GSA Today*, **16**(7): 4-11.
- Chapman, D.M., 1966. Evolution of the Scyphistoma. In: Rees, W.J. (Ed.). *The Cnidaria and their Evolution - Symp. Zool. Soc. London*. Londres: Academic Press, 16, p. 51-75.
- Chapman, D.M. 1985. X-Ray microanalysis of selected coelenterate statoliths. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **65**: 617-627.
- Chapman, D.M. & Werner, B. 1972. Structure of a solitary and a colonial species of *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) with observations on periderm repair. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **23**: 393-421.
- Chen, Z., Bengston, S., Zhou, C.M., Hua, H. & Yue, Z. 2008. Tube structure and original composition of *Sinotubulites*: shelly fossils from the late Neoproterozoic in southern Shaanxi, China. *Lethaia*, **41**: 37-45.
- Chen, J.Y., Oliveri, P., Gao, F., Dornbos, S.Q., Li, C.W., Bottjer, D.J. & Davidson, E.H. 2002. Precambrian animal life: Probable developmental and adult cnidarian forms from Southwest China. *Developmental Biology*, **248**:182-96.
- Chen, M., Xiao, Z. & Yuan, X. 1994. A new assemblage of megafossils - Miaohe biota from Upper Sinian Doushantuo Formation, Yangtze Gorges. *Acta Palaeontologica Sinica*, **33**(4): 391-403.
- Clapham M.E., Narbonne G.M. & Gehling J.G. 2003. Paleoecology of the oldest known animal communities: Ediacaran assemblages at Mistaken Point, Newfoundland. *Paleobiology*, **29**: 527-544.
- Clapton, M. E. & Narbonne. G. M. 2002. Ediacaran epifaunal tiering. *Geology*, **30**: 627-630.
- Collins, A.G., Marques A.C. & Simões, M.G. 2000. The phylogenetic placement of Conulatae within Cnidaria. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, **32**(7): A-443.
- Collins, A.S. & Pisarevsky, S.A., 2005. Amalgamating eastern Gondwana: The evolution of the Circum-Indian Orogens. *Earth Science Reviews*, **71**(3-4): 229-270.
- Condie, K.C., Des Marais, D.J., & Abbott, D. 2001. Precambrian superplumes and supercontinents: a record in black shales, carbon isotopes, and paleoclimates? *Precambrian Research*, **106**: 239-260.
- Conway Morris, S. 2000. Evolution: bringing molecules into the fold. *Cell*, **100**: 1-11.

- Conway Morris, S. & Robison, R. A. 1986. Middle Cambrian priapulids and other soft-bodied fossils from Utah and Spain. *University of Kansas Paleontological Contributions*, Paper 1, **17**: 1-22.
- Conway Morris, S. & Robison, R. A. 1988. More soft-bodied animals and algae from the Middle Cambrian of Utah and British Columbia. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, **122**: 23–84.
- Conway Morris, S., Mattes, B.W. & Menge, C. 1990. The early skeletal organism *Cloudina*: new occurrences from Oman and possibly China. *Journal of Science*, **290**: 245-260.
- Cook, F. 1992. Racklan orogeny. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **29**: 2490-2496.
- Cook, P.J. & McElhinny, M.W. 1979. A re-evaluation of the spatial and temporal distribution of sedimentary phosphate deposits in the light of plate tectonics. *Economic Geology*, **74**: 315–330.
- Cook, P.J. & Shergold, J.H. 1984. Phosphorus, phosphorites and skeletal evolution at the Precambrian-Cambrian boundary. *Nature*, **308**: 231–236.
- Cook, P.J. & Shergold, J.H. 1986. Proterozoic and Cambrian phosphorites - nature and origin. In: Cook, P.J. & Shergold, J.H. (Eds.). *Phosphate Deposits of the World, Proterozoic and Cambrian Phosphorites*. New York: Cambridge University Press, p. 369–390. v.1.
- Cook, P.J. & Shergold, J.H. 1990. Proterozoic and Cambrian phosphorites—an introduction. In: Cook, P.J. & Shergold, J.H. (Eds.). *Phosphate Deposits of the World, Proterozoic and Cambrian Phosphorites*. New York: Cambridge University Press, p. 1–8. v.1.
- Cordani, U.G., Thomaz-Filho, A., Brito-Neves, B.B. & Kawashita, K. 1985. On the applicability of the Rb–Sr method to argillaceous sedimentary rocks: some examples from Precambrian sequences of Brazil. *Giornale di Geologia*, **47**: 253– 280.
- Cortijo, I., Martí, M. M., Jensen S. & Palacios T. 2010. A new species of *Cloudina* from the terminal Edicaran of Spain. *Precambrian Research*, **176**: 1-10.
- Crimes, T.P. 1987. Trace fossils and correlation of late Precambrian and early Cambrian strata. *Geological Magazine*, **124**: 97-119.
- Crimes, P. 1989. Trace fossils. In: Cowie, J. W. & Brasier, M. D. (Eds). *The Precambrian-Cambrian boundary*. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, **12**: 166-185.
- Dardenne, M.A., Trompette, R., Magalhaes, L.F., & Soares, L.A. 1986. Proterozoic and Cambrian phosphorites - regional review: Brazil. In: Cook, P.J. & Shergold, J.H. (Eds.). *Phosphate Deposits of the World, Proterozoic and Cambrian Phosphorites*. New York: Cambridge University Press, p.116–131. v.1.
- Davidson, E.H. & Erwin, D.H. 2010. Evolutionary innovation and stability in animal gene networks. *Journal of Experimental Zoology*, **312B**: 1–5.
- Des Marais, D.J., Strauss, H., Summons, R.E. & Hayes, J.M. 1992. Carbon isotope evidence for the stepwise oxidation of the Proterozoic environment. *Nature*, **359**: 605-609.
- Devereux, M.G. 2001. *Palaeoecology of the Middle Cambrian Raymond Quarry Fauna, Burgess Shale, British Columbia*. Dissertação de mestrado, University of Western Ontario, 196 p.

- Ding, L.F., Li, Y., Dong, J.S. & Zhang, L.Y. 1992. The stratigraphy in the study of the Late Sinian-Early Cambrian Biota From the Northern Margin of Yangtze Platform. In: Ding, L.F., Zhang, L.Y., Li, Y. & Dong, J.S. (Eds.). *Scientific and Technical Documents Publishing House*, Beijing, p. 1–18.
- Donnelly, T.H., Shergold, J.H., Southgate, P.N. & Barnes, C.J. 1990. Events leading to global phosphogenesis around the Proterozoic/Cambrian boundary. In: Notholt, A.J.G. & Jarvis, I. (Eds.). *Phosphorite Research and Development*. Tulsa, OK: Geological Society Special Publication No. 52, American Association of Petroleum Geologists, p. 273–287.
- Droser, L., Gehling, J. G. & Jensen, S. 1999. When the worm turned: Concordance of Early Cambrian ichnofabric and trace fossil record in siliciclastics of South Australia. *Geology*, **27**: 625–628.
- Droser, M.L., Jensen, S. & Gehling, J.G. 2002. Trace fossils and substrates of the terminal Proterozoic–Cambrian transition: implications for the record of early bilaterians and sediment. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **99**: 12572–12576.
- Dunn, D.F. 1982. Cnidaria. In: Parker, S.P. (Eds.). *Synopsis and classification of living things*. New York: McGraw-Hill, p. 669–706.
- Dutta S., Greenwood P.F., Brocke, R., Schaefer, R.G. & Mann, U. 2006. New insights into the relationship between *Tasmanites* and *Tricyclic terpenoids*. *Organic Geochemistry*, **37**: 117–127.
- Dzik, J. 1999. Organic membranous skeleton of the Precambrian metazoans from Namibia. *Geology*, **27**: 519–522.
- Dzik, J. 2003. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Integrative and Comparative Biology*, **43**: 114–126.
- Dzik, J. 2007. The Verdun Syndrome: Simultaneous origin of protective armour and infaunal shelters at the Precambrian-Cambrian transition. In: Vickers-Rich, P. & Komarower, P. (Eds.). *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*. Londres: Geological Society of London, p. 405–414.
- Dzik, J. & Ivantsov, A.Y. 2002. Internal anatomy of a new Precambrian dickinsoniid dipleurozoan from northern Russia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **7**: 385–396.
- Elie, M., Nogueira, A.C.R., Nedelec, A., Trindade, R.I.F. & Kenig, F. 2007. A red algal bloom in the aftermath of the Marinoan snowball Earth. *Terra Nova*, **19**: 303–308.
- Ernst, R.E., Wingate, M.T.D., Buchan, K.L. & Li, Z.X. 2008. Global record of 1600–700 Ma Large Igneous Provinces (LIPs): Implications for the reconstruction of the proposed Nuna (Columbia) and Rodinia supercontinents. *Precambrian Research*, **160**(1–2): 159–178.
- Erwin, D.H. 2008. Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**: 304–310.
- Erwin, D.H. 2009. Early origin of the bilaterian developmental toolkit. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **364**: 2253–2261.

- Erwin, D. H. & Tweedt, S. 2012. Ecological drivers of the Ediacaran-Cambrian diversification of Metazoa. *Evolutionary Ecology*, **26**: 417–433.
- 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** (6059): 1091-1097.
- Evans, D.A.D. 2003a. A fundamental Precambrian-Phanerozoic shift in earth's glacial style? *Tectonophysics*, **375**(1-4): 353-385.
- Evans, D.A.D. 2003b. True polar wander and supercontinents. *Tectonophysics*, **362**(1-4): 303-320.
- Eyles, N. 2008. Glacio-epochs and the supercontinent cycle after 3.0 Ga: tectonic boundary conditions for glaciation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **258**: 89–129.
- Fabritius, H., Sachs, C., Romano Triguero, P. & Raabe, D. 2009. Influence of structural principles on the mechanics of a biological fiber-based composite material with hierarchical organization: the exoskeleton of the lobster *Homarus americanus*. *Advanced Materials*, **21**: 391-400.
- Fairchild, I.J. & Kennedy, M.J. 2007. Neoproterozoic glaciation in the Earth System. *Journal of the Geological Society*, **164**: 895-921.
- Fairchild, T.R., Barbour, A.P. & Haralyi, N.L.E. 1978. Microfossils in the "Eopaleozoic" Jacadigo Group at Urucum, Mato Grosso, Southwest Brazil. *Bol. IG.*, **9**: 74-79.
- Fairchild, T.R., Sanchez, E.A.M., Pacheco, M.L.A.F. & Leme, J.M. In press. Evolution of Precambrian life in the Brazilian Geological Record. *International Journal of Astrobiology*.
- Fanning, C.M. & Link, P.K. 2003. 700 Ma U-Pb SHRIMP age for Sturtian diamictites of the Pocatello Formation, southeastern Idaho. *Geological Society America Abstracts with Programs*, **359**(6): 389.
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W.J., Jr. Van Buskirk, J. & McCollum, S.A. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A conceptual approach. *American Naturalist*, **147**: 282-286.
- Fedonkin, M. A. 1985. Sistematiceskoe opisanie vendskikh Metazoa. In: Sokolov, B. S. & Ivanovsky, A. B. (Eds.). *Vendskaya Sistema. Istoriko-geologicheskoe i paleontologicheskoe obosnovanie - Paleontologie*. Moscow: Nauka, p. 70–112. t.1.
- Fedonkin, M.A. 1987. Non-skeletal fauna of the Vendian and its place in the evolution of metazoans. *Trudy of the Paleontological Institute, Akademia Nauk SSSR*, **226**: 1-173.
- Fedonkin, M.A. 1990. Precambrian metazoans. In: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (Eds.). *Palaeobiology: a synthesis*. USA: Blackwell Science, p. 17-24.
- Fedonkin, M.A. 1992. Vendian faunas and the early evolution of metazoan. In: Lipps, J.H. & Signor, P.W. (Eds.). *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. New York: Plenum Press, 87–129.
- Fedonkin, M.A. 2003. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record. *Palaeontological Research*, **7**: 9–41.

- Fedonkin, M.A., Simonetta, A. & Ivantsov, A.Y. 2007. New data on *Kimberella*, the Vendian mollusk-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications. *Geological Society, London, Special Publications*, **286**: 157-179.
- Follmi, K.B. 1995. 160 m.y. record of marine sedimentary phosphorus burial: Coupling of climate and continental weathering under greenhouse and icehouse conditions. *Geology*, **23**:503-506.
- Fontaneta, G.T. 2012. *Dolomitização e fosfogênese na Formação Bocaina, Grupo Corumbá (Ediacaran)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 139 pp.
- Foster, M.W. 1979. Soft-bodied coelenterates in the Pennsylvanian of Illinois. In: Nitecki, M.H. (Ed.). *Mazon Creek Fossils*. New York: Academic Press, p. 191–267.
- Freedman, B. 1989. *Environmental ecology: the impacts of pollution and other stresses on ecosystem structure and function*. New York: Academic Press, 399 pp.
- Freitas, B.T., Warren, L.V., Boggiani, P.C., De Almeida, R. P. & Piacentini, T. 2011. Tectono-sedimentary evolution of the Neoproterozoic BIF-bearing Jacadigo. *Sedimentary Geology*, **238**: 48-70.
- 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 Group (Uruguay and Brazil): palaeogeographic, palaeoclimatic and palaeobiologic implications. *Precambrian Research*, **120**: 241-278.
- Gaucher, C., Frimmel, H.E. & Germs, G.J.B. 2005. Organic-Walled microfossils and biostratigraphy of the upper Port Nolloth Group (Namibia): implications for latest Neoproterozoic glaciations. *Geological Magazine*, **142**: 539-559.
- 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. *Palaios*, **14**: 40–57.
- Gehling, J.G. & Narbonne, G.M. 2007. Spindle-shaped Ediacara fossils from the Mistaken Point assemblage, Avalon Zone, Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Science*, **44**: 367–387.
- Gehling, J. G., Droser, M. L., Jensen, S. R. & Runnegar, B.N. 2005. Ediacara organisms: relating form to function. In: Briggs, D. E. G. (Ed.). *Form and function: fossils and development*. pp. 43–66.
- Germs, G. J. B. 1972. New shelly fossils from Nama Group, South West Africa. *American Journal of Science*, **272**: 752-761.
- Germs, G. J. B. 1983. Implications of a sedimentary facies and depositional environmental analysis of the Nama Group in South West Africa. *Geological Society South Africa (Special Publication)*, **11**: 89-114.

- Germis, G.J.B. & Gaucher, C. 2004. Lithostratigraphy, biostratigraphy and correlations of Neoproterozoic to early Paleozoic sedimentary basins on the Kalahari Craton and its margins (South Africa). In: 1st Symposium Neoproterozoic-Early Palaeozoic Events in SW-Gondwana, São Paulo. *Extended Abstracts*, **1**: 27-29.
- Glaessner, M.F. 1961. Pre-Cambrian Animals. *Scientific American*, **204**: 72-78.
- Glaessner, M.F. 1983. The emergence of Metazoan in the early history of life. *Precambrian Research*, **20**: 427-441.
- Glaessner, M.F. 1984. *The Dawn of Animal Life*. Cambridge: Cambridge University Press, 244 pp.
- Glaessner, M.F. & Daily, B. 1959. The geology and late Precambrian fauna of the Ediacara Fossil Reserve. *Records of the Australian Museum*, **13**: 369-401.
- Glenn, G.R. 1990. Depositional sequences of the Duwi, Sibâiya and Phosphate Formations, Egypt: phosphogenesis and glauconitization in a Late Cretaceous epeiric sea. *Geological Society, London, Special Publications*, **52**: 205-222.
- Goddéris, Y., Donnadiou, Y., Dessert, C., Dupré B., Fluteau, F., Francois, L.M., Nedelec, A. & Ramstein, G. 2007. Coupled modeling of global carbon cycle and climate in the Neoproterozoic: links between Rodinia breakup and major glaciations. *C.R. Geoscience*, **339**: 212-222.
- Grant, S.W.F. 1990. Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossil for the terminal Proterozoic. *American Journal of Science*, **290**: 261-294.
- Grazhdankin, D. & Gerdes, G. 2007. Ediacaran microbial colonies. *Lethaia*, **40**: 201-210
- Grazhdankin, D. & Seilacher, A. 2002. Underground Vendobionta from Namibia. *Palaeontology*, **45**: 57-78.
- Grazhdankin, D. & Seilacher, A. 2005. A re-examination of the Nama-type Vendian organism *Rangea schneiderhoehni*. *Geological Magazine*, **142**(5): 571-582.
- Grey, K. 2005. Ediacaran Palynology of Australia. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, **31**: 439 pp.
- Grotzinger, J.P. & Knoll, A.H. 1999. Stromatolites in Precambrian carbonates: evolutionary mileposts or environmental dipsticks? *Annual Review of Earth and Planetary Science*, **27**: 313-358.
- Grotzinger, J.P., Bowring, S.A., Saylor, B.Z. & Kaufman, A.J. 1995. Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution. *Science*, **270**: 598-604.
- Grotzinger, J.P., Watters, W.A. & Knoll, A.H. 2000. Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia. *Paleobiology*, **26**(3): 334-359.
- Gürich, G. 1930. Über den Kuibis-Quarzit in Südwestafrika. *Zdeutsch Geol Ges*, **82**: 637.
- Hagadorn, J.W. & Waggoner, B. 2000. Ediacaran fossils from the southwestern Great Basin, United States. *Journal of Paleontology*, **74**: 349-359.
- Hahn, G. & Pflug, H.D. 1985. Die Cloudinidae n. fam., Kalk-Röhren aus dem Vendium und Unter-Kambrium. *Senckenbergiana Lethaea*, **65**: 413 - 431.

- Hahn, G., Hahn, R., Leonardos, O.H., Pflug, H.D. & Walde, D.H.G. 1982. Kfrperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungprekambrium Brasiliens. *Geologica et Paleontologica*, **16**: 1 - 18.
- Hallan, A. 1984. Pre-Quaternary sea-level changes. *Annual Review of Earth and Planetary Science*, **12**: 205- 243.
- Halverson, G. 2006. A Neoproterozoic Chronology. *Topics in Geobiology - Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology*, **27**: 231-271.
- Halverson, G.P., Hoffman, P.F., Schrag, D.P., Maloof, A.C. & Rice, A.H.N. 2005. Toward a Neoproterozoic composite carbon-isotope record. *Geological Society of America Bulletin*, **117**(9): 1181-1207.
- Halverson, G.P., Hurtgen, M.T., Porter, S.M. & Collins, A.S. 2009. Neoproterozoic-Cambrian Biogeochemical Evolution. In: Gaucher, C., Sial, A.N., Halverson, G.P., Frimmel, H.E. (Eds.). *Neoproterozoic-Cambrian Tectonics, Global Change and Evolution: a focus on southwestern Gondwana*. Developments in Precambrian Geology, **16**: 351–365.
- Hambrey, M.J. & Harland, W.B. 1981. *Earth's pre-Pleistocene glacial record*. New York: Cambridge University Press, 1022 pp.
- Hidalgo, R.L.L. 2002. *Análise micropaleontológica das Formações Tamengo e Guaicurus, Grupo Corumbá (MS), e Formação Araras (MT), transição do Neoproterozoico-Fanerozoico*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 139 pp.
- Hoffmann, K.H., Condon, D.J., Bowring, S.A. & Crowley, J.L. 2004. U–Pb zircon date from the Neoproterozoic Ghaub Formation, Namibia: constraints on Marinoan glaciation. *Geology*, **32**: 817–820.
- Hoffman, P.F. 1991. Did the Breakout of Laurentia Turn Gondwanaland Inside-Out? *Science*, **252**(5011): 1409-1412.
- Hoffman, P.F., Kaufman, A.J. & Halverson, G.P. 1998a. Comings and goings of global glaciations on a Neoproterozoic tropical platform in Namibia. *GSA Today*, **8**: 1–9.
- Hoffman, P.F., Kaufman, A.J., Halverson, G.P. & Schrag, D.P. 1998b. A Neoproterozoic snowball Earth. *Science*, **281**:1342–1346.
- Hoffman, P.F. & Schrag, D.P. 2002. The snowball Earth hypothesis: Testing the limits of global change. *Terra Nova*, **14**:129–155.
- Hofmann, H.J. 1971. Precambrian fossils, pseudofossils, and problematica in Canada. *Geol. Surv. Can. Bull.*, **189**: 1–146.
- Hofmann, H.J. 1977. The problematic fossil *Chuarina* from the late Precambrian Uinta Group, Utah. *Precambrian Research*, **4**: 1–11.
- Hofmann, H.J. 1992. Proterozoic Carbonaceous Films. In: Schopf, J.W. & Klein, C. (Eds.). *The Proterozoic Biosphere - A Multidisciplinary Study*. New York: Cambridge University Press, pp. 349–357.

- 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**(12): 1091-1094.
- Hofmann, H. J., Narbonne, G. M. & Aitken, J. D. 1990. Ediacaran remains from Intertillite Beds in Northwestern Canada. *Geology*, **18**: 1199-1202.
- Hofrichter, R. 2005. El mar Mediterráneo. Fauna, Flora, Ecología. II/1 – Guía sistemática y de identificación (bacterias, microflora, microfauna, flora marina, invertebrados primitivos). Ediciones Omega, España.
- Holland, H.D. 2002. Volcanic gases, black smokers, and great oxidation event. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **66**(21): 3811-3826.
- Holland, H.D. 1984. *The Chemicals evolution of the atmosphere and oceans*. Princeton Series in Geochemistry. Princeton, USA: Princeton University Press, 582 pp.
- Holland, H.D. 2009. Why the atmosphere became oxygenated: A proposal. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **73**(18): 5241-5255.
- Holst, S. & Jarms, G. 2006. Responses of solitary and colonial coronate polyps (Cnidaria, Scyphozoa, Coronatae) to sedimentation and burial. *J.E.M.B.E.*, **329**: 230-238.
- Holtz, M. & Simões, M.G. 2000. Elementos Fundamentais de Tafomia. Porto Alegre: UFRGS Editora, 232 pp.
- Hua, H., Chen, Z., & Yuan, X. 2007. The advent of mineralized skeletons in Neoproterozoic Metazoa - new fossil evidence from the Gaojiashan Fauna. *Geological Journal*, **42**: 263-279.
- Hua, H., Chen, Z., Yuan, X., Zhang, L. & Xiao, S. 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal *Cloudina*. *Geology*, **33**: 277-280.
- 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., Zhang, L., Zhang Z. & Wang J. 2000a. New fossil evidences from Latest Neoproterozoic Gaojiashan biota, South Shaanxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, **39**(3): 381-390.
- Hua, H.; Zhang, L., Zhang, Z. & Wang, J. 2000b. Fossil evidences of Latest Neoproterozoic Gaojiashan Biota and their characteristics. *Acta Palaeontologica Sinica*, **39**(4): 507-515.
- Hughes, N. C., Gunderson, G. O. & Weedon, M. J. 2000. Late Cambrian conulariids from Wisconsin and Minnesota. *Journal of Paleontology*, **74**: 828-838.
- Hurtgen, M.T., Arthur, M.A. & 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.
- Hyde, W.T., Crowley, T.J., Baum, S.K. & Peltier, R. 2000. Neoproterozoic "Snowball Earth" simulations with coupled climate/ice-sheet model. *Nature*, **405**: 425-429.
- Ivantsov, A.Y. & Fedonkin, M.A. 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary. *Palaeontology*, **45**: 1219-1229.

- Jarms, G. 1990. Neubeschreibung dreier Arten der Gattung *Nausithoe* (Coronata, Scyphozoa) sowie Wiederbeschreibung der Art *Nausithoe marginata* K lliker, 1853. *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.*, **87**: 7-39.
- Jarms, G. 1991. Taxonomic characters from the polyp tubes of coronate medusae (Scyphozoa, Coronatae). *Hydrobiologia*, **216-217**: 463-470.
- Jarms, G., Morandini, A. C. & da Silveira, F. L. 2002. Polyps of the families Atorellidae and Nausithoidae (Scyphozoa: Coronatae) new to the Brazilian fauna. *Biota Neotropica*, **2**(1): 1-11.
- Jenkins, R.J.F. 1984. Ediacaran events: boundary relationships and correlation of key sections, especially in 'Armorica'. *Geological Magazine*, **121**: 635 – 643.
- Jenkins, R.J.F. 1992. Functional and ecological aspects of Ediacaran assemblages. In: Lipps, J.H., and Signor, P.W. (Eds.). *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. New York: Plenum Press, p. 131–176.
- Jensen, S., Droser, M., Gehling, J. 2006. A Critical Look at the Ediacaran Trace Fossil Record. *Neoproterozoic geobiology and paleobiology topics in Geobiology*, **27**: 115-157.
- Jensen, S., Gehling, J.G. & Droser, M.L. 1998. Ediacara-type fossils in Cambrian sediments. *Nature*, **393**(6685): 567-569.
- John, D.L., Hughes, N.C., Galaviz, M.I., Gerald O., Gunderson, G.O. & Meyer, R. 2010. Unusually preserved *metaconularia manni* (Roy, 1935) from the Silurian of Iowa, and the systematics of the genus. *Journal of Paleontology*, **84**: 1-31.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**: 373–386.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, **78**: 1946 -1957.
- Junqueira, L.C.U. & Carneiro, J. *Biologia Celular e Molecular*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan Editora, 351 pp. 8.e.
- Kaufman, A.J., Corsetti, F.A. & Varni, M.A. 2007. The effect of rising atmospheric oxygen on carbon and sulfur isotope anomalies in the Neoproterozoic Johnnie Formation, Death Valley, USA. *Chemical Geology*, **237**(1-2): 47-63.
- Kaufman, A.J., Knoll, A.H. & Narbonne, G.M. 1997. Isotopes, ice ages, and terminal Proterozoic earth history. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **94**: 6600-6605.
- Kennedy, M.J. 1996. Stratigraphy, sedimentology, and isotopic geochemistry of Australian Neoproterozoic postglacial cap dolostones, deglaciation, $\delta^{13}\text{C}$ excursions, and carbonate precipitation. *Journal of Sedimentary Research*, **66**(6): 1050-1064.
- Kennedy, M.J., Runnegar, B., Prave, A.R., Hoffmann, K.H. & Arthur, M.A. 1998. Two or four Neoproterozoic glaciations? *Geology*, **26**(12): 1059-1063.
- Kimura, H. & Watanabe, Y. 2001. Oceanic anoxia at the Precambrian-Cambrian boundary. *Geology*, **29**(11): 995 – 998.

- Kirschvink, J. 1992. Late Proterozoic low-latitude global glaciation: The Snowball Earth. In: Schopf, J.W. & Klein, C. (Ed.). *The Proterozoic Biosphere*. USA: Cambridge University Press, pp. 51– 52.
- Knoll, A.H. 1986. Patterns of change in plant communities through geologic time. In: Case, T. & Diamond, J. (Eds.). *Community Ecology*. New York: Harper and Row, p. 126-141.
- Knoll, A.H. 2003. Biomineralization and Evolutionary History. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, **54**: 329-356.
- Knoll, A.H., Javaux, E.J., Hewitt, D. & Cohen, P. 2006. Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Phil. Trans. R. Soc.*, **361**: 1023-1038.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. New York: Harper & Row, 688 pp. 3.e.
- Kontorovich, A.E., Varlamo, A.I., Grazhdankin, D.V., Karlova, G.A., Klets, A.G., Kontorovich, V.A., Saraev, S.V., Terleev, A.A., Belyaev, S.Y., Varaksina, I.V., Efimov, A.S., Kochnev, B.B., Nagovitsin, K.E., Postnikov, A.A. & Filippov, Y.F. 2008. A section of Vendian in the east of West Siberian Plate (based on data from the Borehole Vostok 3). *Russian Geology and Geophysics*, **49**: 932-939.
- Kozłowski, R. 1968. Nouvelles observations sur les conulaires. *Acta Palaeontologica Polonica*, **13**: 497-531.
- Kumar, S. 2001. Mesoproterozoic megafossil *Chuar*–*Tawuia* association may represent parts of a multicellular plant, Vindhyan Supergroup, Central India. *Precambrian Research*, **106**: 187–211.
- Laflamme, M. 2007. Morphology and taphonomy of an Ediacaran frond: *Charnia* from the Avalon Peninsula of Newfoundland. In: Vickers-Rich, P., Komarower, P. (Eds.). *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*, pp. 237–257.
- Laflamme, M. & Narbonne, G.M. 2008. Ediacaran fronds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **258**: 162–179.
- Laflamme, M.; Xiao, S.; Kowalewski, M. 2009. Osmotrophy in modular Ediacara organisms. *PNAS*, **106**(34): 14438-14443.
- Landing, E. 1994. Precambrian-Cambrian boundary global stratotype ratified and a new perspective of Cambrian time. *Geology*, **22**(2): 179-182.
- Le Guerroué, E., Cozzi, A. 2010. Veracity of Neoproterozoic negative C-isotope values: The termination of the Shuram negative excursion. *Gondwana Research*, **17**(4): 653 – 661.
- Le Hir, G. et al., 2009. The snowball Earth aftermath: Exploring the limits of continental weathering processes. *Earth and Planetary Science Letters*, **277**(3-4): 453-463.
- Lee, A.I.N. 1980. Fertilizer Mineral Occurrences in the Asia-Pacific-Region. *East-West Center*, Honolulu, 156 p.
- Lehninger, A., Nelson, D. L. & Cox, M. M. 2008. *Principles of Biochemistry*. USA: W. H. Freeman Press; Fifth Edition. 600p.
- Leme, J.M. 2002. *Revisão sistemática dos Conulatae Collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná, Brasil: implicações*

- paleobiogeográficas e comentários sobre as relações filogenéticas entre os Conulatae*. Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 100 pp.
- Leme, J.M. 2006. *Análise cladística dos conulários (Neoproterozóico- Triássico): caracterizando e definindo o escopo de um enigmático grupo de cnidários extintos*. Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 107 pp.
- Leme, J.M., Rodrigues, S., Simões, M. & Van Iten, H. 2004. Sistemática dos Conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado do Paraná, Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**(2): 213-222.
- Leme, J.M., Simões, M., Marques, A. & Van Iten, H. 2008a. Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley 1896 (Cnidaria, Scyphozoa, Vendian/Triassic). *Paleontology*, **51**: 649-662.
- Leme, J.M., Simões, M., Rodrigues, S., Van Iten, H. & Marques, A. 2008b. Major developments in conulariid (Cnidaria) research: problems of interpretation and future perspectives. *Ameghiniana*, **45**: 407-420.
- Leme, J.M., Simões, M. & Van Iten, H. 2010. *Phylogenetic Systematics and evolution of conulariids*. Saarbrücken: Lap Lambert Academic Publishing Gmb H & Co., 49 p.
- Lenton, T.M. & Watson, A.J. 2004. Biotic enhancement of weathering, atmospheric oxygen and carbon dioxide in the Neoproterozoic. *Geophysical Research Letters*, **31**: 5.
- Leslie, S.A., Babcock, L.E., Grunow, A.M. & Sadowski, G.R., 2001. Paleobiology and paleobiogeography of *Corumbella*, a late Neoproterozoic Ediacaran-grade organism. *Paleobios*, **21** (2, Suppl.): 83– 84.
- Levin, L. A., De Master, D. J., McCann, L. D. & Thomas, C. L. 1986. Effects of giant protozoans (class: Xenophyophorea) on deep-seamount benthos. *Marine Ecology – Progress Series*, **29**: 99-104.
- Li, Y., Guo, J., Zhang, X., Zhang, W., Yang, W., Li, Y., Liu, L. & Shu, D. 2008a. Vase-shaped microfossils from the Ediacaran Weng'an biota, Guizhou, South China. *Gondwana Research*, **14**(1-2): 263-268.
- Li, Z.X., Evans, D.A.D. & Zhang, S., 2004. A 90° spin on Rodinia: possible causal links between the Neoproterozoic supercontinent, superplume, true polar wander and low-latitude glaciation. *Earth and Planetary Science Letters*, **220**(3-4): 409-421.
- Li, Z.X., Bogdanova, S.V., Collins, A.S., Davidson, A., De Waele, B., Ernest, R.E., Fitzsimons, I.C.W., Fuck, R.A., Gladkochub, D.P., Jacobs, J., Karlstrom, K.E., Lul, S., Natapov, L.M., Pease, V., Pisarevsky, S.A., Thrane, K. & Vernikovsky, V. 2008b. Assembly, configuration, and break-up history of Rodinia: A synthesis. *Precambrian Research*, **160**(1-2): 179-210.
- Lipps, J.H., 2002. Early evolution of marine trophic structures: Neoproterozoic to Cambrian. In: THE GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA, DENVER ANNUAL MEETING, 2002. *Anais*, Denver, GSA. **34**(6): 170.

- Lipps, J. H. & Culver, S. J. 2002. The trophic role of marine microorganisms through time. *Paleontological Society Papers*, **8**: 69 – 92.
- Liu, A.G., McIlroy, D. & Brasier, M.D., 2010. First evidence for locomotion in the Ediacara biota from the 565 Ma Mistaken Point Formation, Newfoundland. *Geology*, **38**(2): 123-126.
- Liu, P., Xiao, S., Yin, C., Zhou, C., Gao, L. & Tang, F. 2008. Systematic description and phylogenetic affinity of tubular microfossils from the Ediacaran Doushantuo Formation at Wengan, south China. *Palaeontology*, **51**(2): 339-366.
- Lohrer, A.M., Thrush, S.F. & Gibbs, M.M. 2004. Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. *Nature*, **431**: 1092-1095.
- Love, G.D., Grosjean, E., Stalvies, C., Fike, D.A., Grotzinger, J.P., Bradley, A.S., Kelly, A.E., Bhatia, M., Meredith, W., Snape, C.E., Bowring, S.A., Condon, D.J. & Summons, R.E. 2009. Fossil steroids record the appearance of demospongiae during the Cryogenian period. *Nature*, **457**: 718-721.
- Lowenstam, H. A. & Weiner, S. 1989. *On biomineralization*. Oxford University Press, New York, 324 p.
- Lowenstein, T.K., Timofeeff, M.N., Brennan, S.T., Hardie, L.A., & Demicco, R.V. 2001. Oscillations in Phanerozoic seawater chemistry: Evidence from fluid inclusions: *Science*, **294**: 1086–1088.
- Lucas, S. 2001. Taphotaxon. *Lethaia* **34**: 30.
- Lund, K., Aleinikoff, J.N., Evans, K.V. & Fanning, C.M. 2003. SHRIMP U-Pb geochronology of Neoproterozoic Windermere Supergroup, central Idaho: Implications for rifting of western Laurentia and synchronicity of Sturtian glacial deposits. *Geology*, **115** (3): 349-372.
- Macdonald, F.A., Schmitz, M.D., Crowley, J.L., Roots, C.F., Jones, D.S., Maloof, A.C., Strauss, J.V., Cohen, P.A., Johnston, D.T. & Schrag, D.P. 2010. Calibrating the Cryogenian. *Science*, **327**: 1241 – 1243.
- Mackie, G. O. & Marx, R. M. 1988. Phosphatic spicules in the nematocyst batteries of *Nanomia cara* (Hydrozoa, Siphonophora). *Zoomorphologie*, **108**: 85-91.
- Madin, L.P. 1988. Feeding behavior of tentaculate predators: in situ observations and a conceptual model. *Bulletin of Marine Science*, **43**(3):413–429.
- Maloof, A.C., Halverson, G.P., Kirschvink, J.L., Schrag, D.P., Weiss, B.P. & Hoffman, P.F. 2006. Combined paleomagnetic, isotopic, and stratigraphic evidence for true polar wander from the Neoproterozoic Akademikerbreen Group, Svalbard, Norway. *Geol. Soc. Am. Bulletin*, **118**(9-10): 1099 – 1124.
- Marques, A.C. & Collins, A. G. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology*, **123**: 23-42.
- Martin, M.W., Grazhdankin, D.V., Bowring, S.A., Evans, D.A.D., Fedonkin, M.A. & Kirschvink, J.L. 2000. Age of Neoproterozoic Bilateral Body and Trace Fossils, White Sea, Russia: Implications for Metazoan Evolution. *Science*, **288**(5467): 841-845.
- McKerrow, W.S., Scotese, C.R. & Brasier, M.D. 1992. Early Cambrian continental reconstructions. *Journal of the Geological Society, London*, **149**(4): 599–606.

- McMenamin, M.A.S. 1986. The Garden of Ediacara. *Palaios*, **1**:178-182.
- McMenamin, M.A.S. & McMenamin, D.L.S., 1990. The Emergence of Animals: The Cambrian Breakthrough. p. 217.
- Meert, J.G. & Lieberman, B.S. 2008. The Neoproterozoic assembly of Gondwana and its relationship to the Ediacaran-Cambrian radiation. *Gondwana Research*, **14**(1-2): 5-21.
- Meert, J.G. & Torsvik, T.H. 2003. The making and unmaking of a supercontinent: Rodinia revisited. *Tectonophysics*, **375**(1-4): 261-288.
- Meert, J.G. & Van der Voo, R. 1994. The Neoproterozoic (1000-540 Ma) glacial intervals: No more snowball earth? *Earth and Planetary Science Letters*, **123**(1-3): 1-13.
- Meira, F. V. E. 2011. *Caracterização Tafonômica e estratigráfica de Cloudina lucianoii (Beurlen & Sommer, 1957) Zaine & Fairchild, 1985, no Grupo Corumbá, ediacarano do sudeste do Brasil*. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado. 115pp.
- Mierzejewska, G. & Mierzejewski, P. 1979. Traces of bacterial activity on the Ordovician polychaete jaws. *Acta Med. Pol*, **20**: 35-36.
- Mierzejewski, P. 1986. Ultrastructure, taxonomy and affinities of some Ordovician and Silurian organic microfossils. *Palaeontologia Polonica*, **47**: 129-220.
- Mills, C.E. 1993. Natural Mortality in NE Pacific Coastal Hydromedusae: Grazing Predation, Wound Healing and Senescence. *Bulletin of Marine Science*, **53**: 194-203.
- Mills, C.E. 1995. Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, **52** (3-4): 575-581.
- Misi, A., Kaufman, A.J., Veizer, J., Powis, K., Azmy, K., Boggiani, P.C., Gaucher, C., Teixeira, J.B.G., Sanches, A.L. & Iyer, S.S.S. 2007. Chemostratigraphic correlation of Neoproterozoic successions in South America. *Chemical Geology*, **237**: 143-167.
- Misra, S. B. 1969. Late Precambrian (?) Fossils from Southeastern Newfoundland. *Geological Society of America Bulletin*, **80**: 2133-2140.
- Monastersky, R. 1998. The rise of life on Earth. *National Geographic*, **193**(3): 54-81.
- Moore, R.C. & Harrington H.J. 1956. Scyphozoa. In: R.C. Moore (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata*. Geological Society of America, University of Kansas Press, p. 54-66.
- Morais, L.P.S., Pacheco, M.L.A.F., Sanchez, E.A.M., Bendia, A.G., Fontaneta, G.T., Fairchild, T.R., Boggiani, P.C. & Leme, J.M. Submetido. The rise of heterotrophic eukaryotic cells: when the Brazilian vase-shaped microfossils came out to the complexity of life. *FERMOR*, 2012.
- Morandini, A. 1999. Gametogênese e desenvolvimento embrionário de *Nausithoe aurea* (Scyphozoa, Coronatae) do Canal de São Sebastião – SP. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 138 pp.
- Morandini, A.C. & Jarms, G., 2010. Identification of coronate polyps from the Arctic Ocean: *Nausithoe wernerii* Jarms, 1990 (Cnidaria, Scyphozoa, Coronatae), with notes on its biology. *Steenstrupia*, **32**(1): 69-77.

- Narbonne, G. M. 1998. The Ediacara biota; a terminal Neoproterozoic experiment in the evolution of life. *GSA Today*, **8**:1–6.
- Narbonne, G. M. 2004. Modular construction of early Ediacaran complex life forms. *Science*, **305**: 1141–1144.
- Narbonne, G. M. 2005. The Ediacaran biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **33**: 421–442.
- Narbonne, G. M. 2011. When life got big. *Nature*, **470**: 339–340.
- Narbonne, G. M. & Gehling, J.G. 2003. Life after snowball; the oldest complex Ediacaran fossils. *Geology*, **31**: 27–30.
- Narbonne, G.M., Saylor, B.Z. & Grotzinger, J.P. 1997. The youngest Ediacaran fossils from southern Africa. *Journal of Paleontology*, **71**: 953–967.
- Nogueira, A.C.R., Riccomini, C., Sial, A.N., Moura, C.A. & Fairchild, T.R. 2003. Soft-Sediment deformation at the base of the neoproterozoic Puga cap carbonate (southwestern Amazon craton, Brazil): confirmation of rapid icehouse to greenhouse transition in snowball Earth. *Geology*, **31**:613-616.
- Norris, R. D. 1989. Cnidarian taphonomy and affinities of the Ediacara biota. *Lethaia*, **22**: 381–383.
- Notholt, A.J.G. & Sheldon, R.P. 1986. Proterozoic and Cambrian phosphorites—regional review: world resources. In: P.J. Cook & J.H. Shergold (Eds.) *Phosphate Deposits of the World, Proterozoic and Cambrian Phosphorites*, Vol. 1, Cambridge University Press, New York, p. 9–19.
- Notholt, A.J.G., Sheldon, R.P. & Davidson, D.F. 1989. *Phosphate deposits of the World. Vol 2. Phosphate Rock Resources*. Cambridge University, New York, 566 pp.
- O'Connor, E.A. & Walde, D.H.G. 1986. Recognition of an Eocambrian orogenic cycle in SW Brazil and SE Bolivia. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, **1**: 1441–1456.
- Och, L.M. & Shields-Zhou, G.A. 2011. The Neoproterozoic oxygenation event: Environmental perturbations and biogeochemical cycling. *Earth-Science Reviews*, **110**(2012): 26–57.
- Oliveira, R.S. 2010. *Depósitos de rampa carbonática neoproterozóica do Grupo Corumbá, região de Corumbá, Mato Grosso*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará, 105 pp.
- Ossian, C.R., 1973. New Pennsylvanian scyphomedusan from western Iowa. *Journal of Paleontology*, **47**(5): 990–995.
- Pacheco, M.L.A.F., Leme, J.M. & Fairchild, T.R. 2010a. Re-evaluation of the morphology and systematic affinities of *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982, Tamengo Formation (Ediacaran), Corumbá, Brazil. In: *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 10th, VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, La Plata, Argentina, Libro de resúmenes, p. 193.
- Pacheco, M. L. A. F., Leme, J.M. & Fairchild, T. R. 2010b. Reinterpretação de atributos morfológicos de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Bacia Corumbá, Mato Grosso do Sul) por meio de uma análise tafonômica básica. In: *PALEO SP*

- 2010, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2010b, Rio Claro. Livro de resumos da PALEO SP 2010, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2010.
- Pacheco, M. L. A. F., Leme, J.M. & Fairchild, T. R. 2011a. Análise tafonômica de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Grupo Corumbá, Mato Grosso do Sul): alterações morfológicas e implicações no estabelecimento de afinidades taxonômicas. In: *XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 2011, Natal, RN. Atas do XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2011, v. 22.
- Pacheco, M. L. A. F., Leme, J.M. & Machado, A.F. 2011b. 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.
- Palacios, T. 1989. Microfósiles de pared orgánica del Proterozoico superior (region central de la Península Ibérica). *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, **3**(2): 1-91.
- Papineau, D. 2010. Global Biogeochemical Changes at Both Ends of the Proterozoic: Insights from Phosphorites. *Astrobiology*, **2**: 165 – 181.
- Pease, V., Scott, R. & Eliaeson, K. 2006. A Baltica province for the Kara terrane. *Bulletin of the Geological Society of Finland*, p.121.
- Pecoits, E., Gingras, M., Aubet, N. & Konhauser, K. 2007. Ediacaran in Uruguay: palaeoclimatic and palaeobiological implications. *Sedimentology*, **55**: 689–719.
- 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 record. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**(1469): 1435-1443.
- Pierrehumbert, R.T., Abbot, D.S., Voigt, A. & Knoll, D. 2011. Climate of the Neoproterozoic. *Annual Review of Earth Planetary Science*, **39**: 417-460.
- Porter, S.M. & Knoll, A.H. 2000. Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology*, **26**(3): 360-385.
- Porter, S.M., Meisterfeld, R. & Knoll, A. 2003. Vase-shaped Microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: A Classification guided by modern testate amoebae. *Journal of Paleontology*, **77**(3): 409-429.
- Powell C.M.C.A., Li, Z. X., Mcelhinny M. W., Meert J. G. & Park J. K. 1993. Paleomagnetic constraints on timing of the Neoproterozoic breakup of Rodinia and the Cambrian formation of Gondwana. *Geology*, **21**: 889-892.
- Purcell, J.E., Cresswell, F.P., Cargo, D.G. & Kennedy, V.S. 1991. Differential ingestion and digestion of bivalve larvae by the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha* and the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *The Biological Bulletin*, **180**: 103–111.
- Ricklefs, R. E. 2010. *A Economia da Natureza*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 503 pp.
- Ridgwell. A.J., Kennedy, M.J. & Caldeira, K. 2003. Carbonate deposition, climate stability, and Neoproterozoic ice ages. *Science*, **302**: 859-862.

- Rodrigues, S.C. 2002. *Tafonomia comparada dos Conulatae Collins, et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), bacia do Paraná: implicações paleoautocológicas e paleoambientais*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 100 pp.
- Rodrigues, S., Simões, M. & Leme, J.M. 2003. Tafonomia Comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, **33**(4): 165-186.
- Rodrigues, S.C.; Leme, J.M. & Simões, M.G. 2006. Significado paleobiológico de agrupamentos (coloniais/gregários) de *Conularia quichua* Ulrich, 1890 (Cnidaria), Formação Ponta Grossa, Devoniano (Pragian-Emsiano), Bacia do Paraná, Brasil. *Ameghiniana*, **43**(2): 273-284.
- Rothman, D.H., Hayes, J.M. & Summons, R.E. 2003. Dynamics of the Neoproterozoic carbon cycle. *Proceedings of National Academy of Science*, **100**: 8124–8129.
- Ruttenberg, K.C. & Berner, R.A. 1993. Authigenic apatite formation and burial in sediments from non-upwelling, continental margin environments. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **57**(5):991-1007.
- Sala, O. Fundamentos da espectroscopia Raman e no infravermelho. 2009. São Paulo: Ed. Unesp. 2 e.
- Sawaki, Y., Ohno, T., Tahata, M., Komiya, T., Hirata, T., Maruyama, S., Windley, B.F., Han, J. Shu, D. & Li. Y. 2010. The Ediacaran radiogenic Sr isotope excursion in the Doushantuo Formation in the Three Gorges area, South China. *Precambrian Research*, **176**: 46–64.
- Saylor, B. Z., Kaufman, A. J., Grotzinger, J. P. & Urban, F. 1998. A composite reference section for terminal Proterozoic strata of southern Namibia. *Journal of Sedimentary Research*, **68**: 1223–1235.
- Schiels-Zhou, G. & Och, L. 2011. The case for a neoproterozoic oxygenation event: geochemical evidence and biological consequences. *GSA Today*, **21**: 4–11.
- Schrag, D.P., Berner, R.A., Hoffman, P.F. & Halverson, G.P., 2002. On the initiation of a snowball Earth. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **3**(6): 1.
- Schweitzer, M.H., Avci, R., Collier, T. & Goodwin, M. 2008. Microscopic, chemical and molecular methods for examining fossil specimens. *Palevol*, **7**:159-184.
- Scotese, C.R. 2004. A Continental Drift Flipbook. *The Journal of Geology*, **112**(6): 729-741.
- Seilachear, A. 1983. Trace fossils: Depositional Environments and Biogeography. In: Abed, A. Mkhaleh, H. M. (eds) *Geolog, of Jordan, Proceedings of the First Jordanran Geological Conference*. Jordanian Geologists Association, 209-222.
- Seilacher, A. 1984. Late Precambrian and Early Cambrian Metazoa: Preservational or Real Extinctions? In: Holland, H.D. and Trendall, A.F. (eds.) *Patterns of Change in Earth Evolution*, p. 159-168.
- Seilacher, A. 1989. Vendozoa: organic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia*, **2**: 229-239.

- Seilacher, A. 1992. Vendobionta and Psammocorallia. *Journal of the Geological Society, London*, **149**: 607-613.
- Seilacher, A. 1999. Biomat-related lifestyles in the Precambrian. *Palaios*, **14**: 86–93.
- Seilacher, A. 2007. The nature of vendobionts. In: Vickers-Rich, P. and Komarower, P. (eds.). 2007. *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*. Geological Society of London Special Publications, **286**: 387 – 397.
- Seilacher, A. & Pflüger, F. 1994. From biomats to benthic agriculture: a biohistoric revolution. In: Krumbein, W.E. et al. (eds). *Biostabilization of Sediments*. Bibliothks-und Informationssystem der Universität Oldenburg, p 97-105.
- Seilacher, A., Buatois, L.A., & Mangano, M.G., 2005, Trace fossils in the Ediacaran- Cambrian transition: Behavioral diversification, ecological turnover and environmental shift. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **227**: 323–356.
- Seilacher, A., Grazhdankin, D. & Legouta, A. 2003. Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontological Research*, **7**(1): 43-54.
- Seipel, K. & Schmid, V. 2006. Mesodermal anatomies in cnidarian polyps and medusae. *International Journal of Developmental Biology*, **50**: 589–99.
- Shen, Y., Zhang, T. & Hoffman, P.F. 2008. On the coevolution of Ediacaran oceans and animals. *Proceedings of National Academy of Science*, **105**(21): 7376-7381.
- Shields, G.A. 2005. Neoproterozoic cap carbonates: a critical appraisal of existing models and the plumeworld hypothesis. *Terra Nova*, **17**(4): 299-310.
- Shields, G.A., Stille, P. & Brasier, M.D. 2000. Isotopic records across two phosphorite giant episodes compared: the Precambrian-Cambrian and the late Cretaceous-recent. In: Glenn, C., Prevot-Lucas, L., Lucas, J. (Eds.). *Marine authigenesis: From Global to Microbial*. SEPM special **66**: 103-116.
- Shostak, S. 1993. Cnidaria Part A, Asexual Propagation and Reproductive Strategies. In: Adiyodi, K.G., Adiyodi, R.G. (Eds.). *Reproductive Biology of Invertebrates Vol. VI*, p. 45-105.
- Silveira, F.L. & Morandini, A.C. 1997. *Nausithoe aurea* n. sp. (Scyphozoa, Coronatae, Nausithoidae), a species with two pathways of reproduction after strobilation: sexual and asexual. *Contr. Zool.*, **66**(40): 235-246.
- Slomp, C. P., Epping, E. H. G., Helder, W. & Raaphorst, W.V. 1996. A key role for iron-bound phosphorus in authigenic apatite formation in North Atlantic continental platform sediments. *Journal of Marine Research*, **54**: 1179-1205.
- Simões, M., Rodrigues, S., Leme, J.M. & Van Iken, H. 2003. Some Middle Paleozoic Conulariids (Cnidaria) as possible examples of taphonomic artifacts. *Journal of Taphonomy*, **1**(3): 165-186.
- Simões, M.G., Ghilardi, R.P., Sales, A.M.F., Rodrigues, S.C. & Leme, J.M. 2000. Taphonomy and genesis of the "Conularia Beds" from Ponta Grossa Formation (Devonian) within a sequence stratigraphy framework. In: PALEO 2000. *Resumos*, Botucatu, Núcleo SBP/SP, p. 20.

- Simon, C.M. 2007. *Químioestratigrafia isotópica (C, O, Sr) dos carbonatos da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, MS*. Graduação em Geologia, Universidade de São Paulo, Trabalho de Conclusão de Curso, 43 pp.
- Simonetti, C. 1994. *Paleobiologia de sedimentos Meso e Neoproterozoicos da Porção Meridional do Cráton do São Francisco*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 151 pp.
- Sinclair, G.W. 1940. A discussion of the genus *Metaconularia* with descriptions of new species. *Transactions of the Royal Society of Canada*, **34**: 101-121.
- Smith, S. V. 1984. Phosphorus vs. nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.*, **29**: 1149-1160.
- Smith, R. L. 1992. *Elements of ecology*. 3 ed. Harper Collins, New York, 736 pp.
- Soares, S.P., Simões, M. & Leme, J. M. 2008. O papel da fossilização e do intemperismo na sistemática de trilobites Phacopida (Calmoniidae e Homalonotidae) do Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **11**(2): 117-128.
- Sohl, L.E., Christie-Blick, N. & Kent, D.V. 1999. Paleomagnetic polarity reversals in Marinoan (ca. 600 Ma) glacial deposits of Australia: implications for the duration of low-latitude glaciations in Neoproterozoic time. *Geological Society of America Bulletin*, **111**: 1120-1139.
- Souto, P.R.F. & Schwanke, C. 2010. Ocorrência de coprólitos de vertebrados na bacia de Alagoas, Cretáceo Inferior. *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi Cienc. Nat.*, **5**(2): 189-194.
- Sokolov, B.S., 1952. Age of the most ancient sedimentary cover in the Russian platform. *Izv. Akad. Nauk S.S.S.R., Ser. Geol.*, **5**: 21-31.
- Sokolov, B. S. 1967. Drevneyshiye pogonofory [The oldest Pogonophora]. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, **177**(1): 201-204.
- Sokolov, B. S. 1997. *Essays on the advent of the Vendian system*. KMK Scientific Press, Moscow, 156 pp.
- Sperling, E.A. & Vinther, J., 2010. A placozoan affinity for Dickinsonia and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes. *Evol. Dev.*, **12**: 201-209.
- Sperling, E. A., Peterson, K.J. & Laflamme, M. 2011. Rangeomorphs, thectardis (Porifera?) and dissolved organic carbon in the ediacaran oceans. *Geobiology*, **9**: 24-33.
- Sprigg, R.C. 1947. Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders ranges, South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **71**: 212-24.
- Sprigg, R.C. 1949. Early Cambrian "jellyfishes" of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **73**(1): 72-99.
- Sprigg, R.C. & Glaessner, M. 1991. Palaeontologist extraordinaire. *Memoir-Geological Society of India*, **20**: 13-20.
- Squire, R.J., Campbell, I.H., Allen, C.M. & Wilson, C.J.L. 2006. Did the Transgondwanan Supermountain trigger the explosive radiation of animals on Earth? *Earth and Planetary Science Letters*, **250**(1-2): 116-133.

- Stanley, S.M. 1973. An Ecological Theory for sudden origin of Multicellular life in the Late Precambrian. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **70**(5): 1486-1489.
- Steiner, M. 1997. *Chuar*ia circularis Walcott 1899- *Megasphaeromorph Acritarch* or Prokaryotic colony ? *Acta Universitatis Carolinae Geologica*, **40**: 645-665.
- Stern, R.J., Avigad, D., Miller, N. & Beyth, M. 2008. From Volcanic Winter to Snowball Earth: An Alternative Explanation for Neoproterozoic Biosphere Stress, Links Between Geological Processes Microbial. *Activities & Evolution of Life*: 313-337.
- Storch, V. & Welsch, U. 1974. Epithelial muscular cells in *Lingula unguis* (Brachyopoda) and *Branchiostoma lanceolatum* (Acrania). *Cell Tissue Research*, **154**: 543-545.
- Sun, W., 1987. Palaeontology and biostratigraphy of Late Precambrian macroscopic colonial algae: *Chuar*ia Walcott and *Tawuia* Hofmann. *Palaeontographica Abt. B* , **203**: 109-134.
- Talyzina, N.M. 2000. Ultrastructure and morphology of *Chuar*ia circularis (Walcott, 1899) Vidal and Ford, 1985 from the Neoproterozoic Visingsö Group, Sweden. *Precambrian Research*, **102**(1/2): 123-134.
- Tang, F. 2008. Octoradial spiral organisms in the Ediacaran of South China. *Acta Geol. Sin.* **82**: 27-34.
- Tendal, O.S., 1972. A monograph of the Xenophyophorea (Rhizopoda, Protozoa). *Galathea Report*, **12**: 7-99.
- The Burgess Shale. Disponível em <http://www.burgess-shale.com.on.ca/>. Acessado em 26/06/2012.
- Tyrrell, T. 1999. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature*, **400**: 525-531.
- Trindade, R.I.F. & Macouin, M. 2007. Palaeolatitude of glacial deposits and palaeogeography of Neoproterozoic ice ages. *Comp. Rend. Geosci.* **339**: 200-211.
- Trusler, P. & Sibbick, J. Agronomical Revolution. Disponível em <http://museumvictoria.com.au/>. Acessado em 26/06/2012.
- Tudge, C. 1991. *Global ecology*. Oxford University Press, 184 pp.
- Valentine, J.W., 2002. Prelude to the Cambrian Explosion. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **30**(1): 285-306.
- Valentine, J.W. & Moores, E.M. 1970. Plate-tectonic Regulation of Faunal Diversity and Sea Level: a Model. *Nature*, **228**(5272): 657-659.
- Van Iten, H. 1991. Evolutionary affinities of conulariids. In: A.M. Simonetta & S.C. Morris (Eds.) *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic fossil taxa*, Cambridge University Press, p. 145-155.
- Van Iten, H. 1992a. Morphology and phylogenetic significance of the corners and midlines of the conulariid test. *Paleontology*, **35**: 335-358.
- Van Iten, H. 1992b. Microstructure and growth of the conulariid test: implications for conulariid affinities. *Paleontology*, **35**: 359-372.
- Van Iten, H., Fitzke, J.A. & Cox, R.S. 1996. Problematical fossil cnidarians from the Upper Ordovician of the North-Central USA. *Paleontology*, **39**: 1037-1064.

- Van Iten, H., Leme, J.M., Rodrigues, S.C. & Simões, M.G., 2005a. Reinterpretation of a conulariid-like fossil from the Vendian of Russia. *Palaeontology*, **48**: 619-622.
- Van Iten, H., Vyhlásova, Z., Zhu, M.-Y., & Yi, Q., 2005b. Widespread occurrence of microscopic pores in conulariids. *Journal of Paleontology*, **79**: 400-407.
- Van Iten, H., Leme, J.M., Simões, M.G., Marques, A.C. & Collins, A.G., 2006a. Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Vendian-Triassic) within the subphylum Medusozoa (phylum Cnidaria). *Journal of Systematic Paleontology*, **4**: 109-118.
- Van Iten, H., Leme, J.M. & Simoes, M.G., 2006b. Additional observations on the gross morphology and microstructure of *Baccaconularia* Hughes, Gunderson et Weedon, 2000, a Cambrian (Furongian) conulariid from the north-central USA. *Palaeoworld*, **15**: 294-306.
- Van Iten, H., Leme, J. de M., Marques, A.C. & Simões, M.G. In press. Alternative interpretations of some earliest Ediacaran fossils from China. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Veevers, J.J., 2004. Gondwanaland from 650-500 Ma assembly through 320 Ma merger in Pangea to 185-100 Ma breakup: supercontinental tectonics via stratigraphy and radiometric dating. *Earth Science Reviews*, **68**(1-2): 1-132.
- Vermeij, G.J. 1989. The origin of skeletons. *Palaios*, **4**: 585-589.
- Vidal, G., 1974. Late Precambrian microfossils from the basal sandstone unit of the Visingsö beds, South Sweden. *Geol. Palaeontol.*, **8**: 1-14.
- Vidal, G. 1976. Late Precambrian microfossils from the Visingsö beds in southern Sweden. *Fossils and Strata*, **9**: 1-57.
- Vidal, G. & Moczydlowska, M. 1997. Biodiversity, speciation, and extinction trends of Proterozoic and Cambrian phytoplankton. *Paleobiology*, **23**: 230-246.
- Waggoner, B. M. 1998. Interpreting the earliest metazoan fossils: What can we learn? *American Zoologist*, **38**: 975-982.
- Waggoner, B. M. 2003. The Ediacaran biotas in space and time. *Integr Comp. Biol.* **43**, 104-113.
- Waggoner, B. & Collins, A.G. 2004. Reductio ad absurdum: testing the evolutionary relationships of Ediacaran and Paleozoic problematic fossils using molecular divergence dates. *Journal of Paleontology*, **78**: 51-61.
- Walcott, C. D. 1899. Precambrian fossiliferous formations; *Geol. Soc. Am. Bull*, **19**: 199-244.
- Walde, D.H.G., Leonardos, O.H., Hahn, G. Hahn, R. & Pflug, H. 1982. The first Precambrian megafossil from South América, *Corumbella weneri*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **54**(2): 461.
- Walter, M.R., Veevers, J.J., Calver, C.R., Gorjan, P. & Hill, A.C. 2000. Dating the 840-544 Ma Neoproterozoic interval by isotopes of strontium, carbon, and sulfur in seawater, and some interpretative models. *Precambrian Research*, **100**: 371-433.
- Wang, J. & Li, Z.F. 2003. History of Neoproterozoic rift basins in South China: implications for Rodinia break-up. *Precambrian Research.*, **122**: 141-158.

- Warren, L.V., Fairchild, T.R., Gaucher, C., Boggiani, P.C., Poiré, D.G., Anelli, L.E. & Inchausti, J. C. G. 2011. Corumbella and in situ Cloudina in association with thrombolites in the Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay. *Terra Nova*, **23**: 382-389.
- Warren, L.V., Pacheco, M.L.A.F., Fairchild, T.R., Simões, M.G., Riccomini, C., Boggiani, P.C. & Cáceres, A.A. In press. The Dawn of animal skeletogenesis: ultrastructural analysis of Ediacaran metazoan *Corumbella weneri*. *Geology*.
- Watabe, N. 1990. Calcium phosphate structures in invertebrates and protozoans. In: Carter, J. G. (Ed.) *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. Vol. 1*, Van Nostrand Reinhold, New York, p. 35-44.
- Weil, A.B., Van der Voo, R., Mac Niocaill, C. & Meert, J.G. 1998. The Proterozoic supercontinent Rodinia: paleomagnetically derived reconstructions for 1100 to 800 Ma. *Earth and Planetary Science Letters*, **154**: 13-24.
- Werner B. 1967. Morphologie, systematic und Lebensgeschichte von *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae), sowie seine Bedeutung für die Evolution der Scyphozoa. *Zoology Anz. Supplement*, **30**: 297-319.
- Werner B. 1971. *Stephanoscyphus planulophorus* n. speceine neuer Scyphopolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **11**: 120-140.
- Werner, B. 1973. New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, **20**: 35-61.
- Werner B. 1979. *Coloniality in the Scyphozoa: Cnidaria*. In: Larwood G. & Rosen B. R. (Eds.) *Biology and Systematics of colonial organisms*, London, New York, Academic Press, p.81-103.
- White, D. 1928 Study of the fossil floras in the Grand Canyon. *Carnegie Inst. Washington, Yearbook*, **27**: 389-390.
- Widersten, B. 1965. Genital organs and fertilization in some Scyphozoa. *Zool. Bridrag. Uppsala*, **37**: 45 - 58.
- Wood, R.A. 2011. Paleoecology of the earliest skeletal metazoan communities: Implications for early biomineralization. *Earth Science Reviews*, **106**(1-2): 184-190.
- Wood, R.A., Grotzinger, J.P. & Dickson, J. A. D. 2002. Proterozoic Modular Biomineralized Metazoan from the Nama Group, Namibia. *Science*, **296**: 2383-2386.
- Wright, J.P., Jones, C.G. 2006. The Concept of Organisms as Ecosystem Engineers Ten Years On: Progress, Limitations, and Challenges. *BioScience* **56**(3):203-209.
- Wurmbach, H. & Siewing, R. (eds.) 1985. *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 2, 3. Aufl. — Fischer Verlag, Stuttgart.
- Xiao, S. & Knoll, A. H. 2000. Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation in Weng'an, Guizhou, South China. *Journal of Paleontology*, **74**(5): 767-788.
- Xiao, S. & Laflamme, M. 2008. On the eve of animal radiation: Phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**: 31-40.

- 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., Yuan, X. & Knoll, A. H. 2000. Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**(25): 13684-13689.
- Xiao, S., Yuan, X., Steiner, M. & Knoll, A. H. 2002. Macroscopic carbonaceous compressions in a terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohu biota, *South China Journal of Paleontology*, **76**: 345-374.
- Xiao, S., C. Zhou, R. D. Tucker, Z. Peng, X. Yuan. 2003. Neoproterozoic glaciations and Evolution: New data from South China, GSA. *Annual Meeting Abstracts with Programs*, **35**(6): 516.
- Xiao, S.H., Hagadorn J.W., Zhou, C.M. & Yuan, X.L. 2007. Rare helical spheroidal fossils from the Doushantuo Lagerstätten: Ediacaran animal embryos come of age? *Geology*, **35**: 115-118.
- Yanshin, A.L. 1986. Old Phosphorites-Regional Review: Asian Part of USSR and Mongolia, in: *Phosphorite Deposits of the World, Vol. 1: Proterozoic and Cambrian Phosphorites*, Cook, P.J. and Shergold, J.H. (Eds.), Cambridge University Press, p. 63-69.
- Yi, Q., Van Iten, H., Cox, R. S., Zhu, M-Y. & Zhuo, E-J. 1997. A brief account of *Emeiconularia trigemme*, a new genus and species of protoconulariids. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, **14**: 475-488.
- Young, G. A. & Gostin, A. 1991. Late Proterozoic, Sturtian succession of the North Flinders Basin, South Australia; an example of temperate glaciation in an active rift setting. J.B. Anderson, G.M. Ashley (Eds.), *Glacial marine sedimentation; paleoclimatic significance*, special paper 261, Geological Society America, 207-222
- Young, G. A. & Hagadorn, J. W. 2010. The fossil record of cnidarian medusae. *Palaeoworld*, **19**: 212-221.
- Young, G. A. 1995. The Huronian Supergroup in the context of a Paleoproterozoic Wilson Cycle in the Great lakes region. *Can. Mineral*, **33**: 917-944.
- Yuan, X., Chen, Z., Xiao, S., Zhou, C. & Hua, H. 2011. An early ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. *Nature*, **470**: 390-393.
- Zabini, C., Schiffbauer, J.D., Xiao, S. & Kowalewski, M. 2012. Biomineralization, taphonomy, and diagenesis of Paleozoic lingulide brachiopod shells preserved in silicified mudstone concretions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **326-328**: 118-127.
- Zaine, M.F. 1991. *Análise dos fósseis de parte da Faixa Paraguai (MS, MT) e seu contexto temporal e paleoambiental*. Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 218 pp.
- Zaine, M.F. & Fairchild, T.R. 1987. Novas considerações sobre os fósseis da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, SW do Brasil: In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, 1987. Anais, Rio de Janeiro, SBP. **2**: 797 - 806.

- Zaine, M.F.; Simonetti, C. & Fairchild, T.R. 1989. Estudo micropaleontológico de vased-shaped microfossils da Fm. Urucum, Grupo Jacadigo, Mato Grosso do Sul. *In: XI Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Curitiba, Resumo das Comunicações, **1**: 6-7.
- Zhang, L. & Hua H. 2000. Late Sinian tubular shell fossils and their significance. *Acta Palaeontologica Sinica*, **39**(3): 326-333.
- Zhang, Y; Yuan, X. & Yin., L. 1998. Interpreting Late Precambrian Microfossils. *Science*, **282** (5395): 1783.
- Zhang, S., Li, Z. & Wu, H., 2006. New Precambrian palaeomagnetic constraints on the position of the North China Block in Rodinia. *Precambrian Research*, **144**(3-4): 213-238.
- Zhao, Y. & Bengston, S. 1999. Embryonic and postembryonic development of the early Cambrian cnidarian *Olivoides*. *Lethaia*, **32**: 181-195.
- Zhou, C. & Xiao, S., 2007. Ediacaran $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy of South China. *Chemical Geology*, **237**: 89-108.

Evolution of Precambrian life in the Brazilian geological record

Thomas A. Frazee¹, Brian A. Jovanovitch² and Lisa A. Hickey³
and J. Luis de Nijboer⁴

¹Department of Geological Engineering and Science, Colorado School of Mines, 1400 S. St. Louis, CO 80502, USA; ²Department of Geological Engineering and Science, Colorado School of Mines, 1400 S. St. Louis, CO 80502, USA; ³Department of Geological Engineering and Science, Colorado School of Mines, 1400 S. St. Louis, CO 80502, USA; ⁴Department of Geological Engineering and Science, Colorado School of Mines, 1400 S. St. Louis, CO 80502, USA

Abstract. The evolution of Precambrian life in the Brazilian geological record is reviewed. The record is divided into three periods: the Archean, Proterozoic and Phanerozoic. The Archean record is characterized by the presence of stromatolites and microfossils. The Proterozoic record is characterized by the presence of microfossils and stromatolites. The Phanerozoic record is characterized by the presence of microfossils and stromatolites.

The evolution of Precambrian life in the Brazilian geological record is reviewed. The record is divided into three periods: the Archean, Proterozoic and Phanerozoic. The Archean record is characterized by the presence of stromatolites and microfossils. The Proterozoic record is characterized by the presence of microfossils and stromatolites. The Phanerozoic record is characterized by the presence of microfossils and stromatolites.

ANEXO I

ARTIGOS PUBLICADOS E SUBMETIDOS

Evolution of Precambrian life in the Brazilian geological record

Thomas Rich Fairchild¹, Evelyn A.M. Sanchez², Mírian Liza A.F. Pacheco²
and Juliana de Moraes Leme¹

¹Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. Rua do Lago, 562, Butantã, São Paulo, SP CEP 05508-080, Brazil
e-mail: trfairch@hotmail.com

²Programa de Pós-Graduação em Geoquímica e Geotectônica, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. Rua do Lago, 562, Butantã, São Paulo, SP CEP 05508-080, Brasil

Abstract: Precambrian rocks comprise nearly one-quarter of the surface of Brazil and range from Paleoproterozoic (ca. 3.6 Ga) to the latest Ediacaran (0.542 Ga) in age. Except for controversial phosphatized 'embryo-like' microfossils like those from the lower Ediacaran Doushantuo Formation, China and complex rangeomorphs, Brazilian research has revealed all major categories of Precambrian life forms described elsewhere – microbialites, biomarkers, silicified microfossils, palynomorphs, vase-shaped microfossils, macroalgae, metazoans, vendobionts and ichnofossils – but the paleobiological significance of this record has been little explored. At least four occurrences of these fossils offer promise for increased understanding of the following aspects of Precambrian biospheric evolution: (i) the relationship of microbialites in 2.1–2.4 Ga old carbonates of the Minas Supergroup in the Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais (the oldest Brazilian fossils) to the development of the early oxygenic atmosphere and penecontemporaneous global tectonic and climatic events; (ii) the evolutionary and biostratigraphic significance of Mesoproterozoic to Ediacaran organic-walled microfossils in central–western Brazil; (iii) diversity and paleoecological significance of vase-shaped heterotrophic protistan microfossils in the Urucum Formation (Jacadigo Group) and possibly the Bocaina Formation (Corumbá Group), of Mato Grosso do Sul; and (iv) insights into the record of skeletogenesis and paleoecology of latest Ediacaran metazoans as represented by the abundant organic carapaces of *Corumbella* and calcareous shells of the index fossil *Cloudina*, of the Corumbá Group, Mato Grosso do Sul. Analysis of the Brazilian Precambrian fossil record thus holds great potential for augmenting paleobiological knowledge of this crucial period on Earth and for developing more robust hypotheses regarding possible origins and evolutionary pathways of biospheres on other planets.

Received 26 February 2012, accepted 17 May 2012

Key words: Precambrian, evolution, fossil record, Brazil, astrobiology.

Introduction

As postulated by many scientists (e.g. Schidlowski 2001; Javaux *et al.* 2003; Westall 2005), the search for life in the Cosmos depends on our understanding of modern and ancient life forms as well as past and present factors that affect the distribution of life and its interaction with the planet. Of necessity, therefore, the success of astrobiology will depend greatly upon the capacity of paleontology to identify connections among simple forms of past life on Earth as possible clues for recognizing life elsewhere. The Precambrian (4.56–0.542 Ga) paleobiology is especially important in this respect, because during this time life originated and evolved by way of a surprisingly small number of benchmark innovations that provided the basis for the present biosphere. Knoll & Bambach (2000) suggested that life has followed six megatrazjectories, each the result of a major biological breakthrough leading to a significant increase in the volume and complexity of ecospace over time. Of these steps, four occurred during the Precambrian: (i) the emergence of protolife certainly prior to

3.0–3.3 Ga (Brasier *et al.* 2006) or even 3.85 Ga (Allwood *et al.* 2006; Mojzsis *et al.* 1996, and also Nutman 2007), within the first billion years of Earth history; (ii) the evolution and success of the prokaryotic cell as the archetype of life on Earth, also prior to or around 3.5 Ga (Brasier *et al.* 2006; Schopf 2006; Wacey *et al.* 2011); (iii) the development of the eukaryotic cell by a complex series of endosymbiotic and other events, underway at least by 1.8 Ga (Porter 2004; Rasmussen *et al.* 2008); or possibly even by 2.6 Ga (Waldbauer *et al.* 2009); and (iv) the appearance of multicellular organisms in the seas, at least by 1.2 Ga (microscopic bangiomorph algae; Butterfield 2000) and possibly as early as 2 Ga (See Han & Runnegar 1992; Bengtson *et al.* 2007; Albani *et al.* 2010). Each of these major evolutionary innovations allowed life to diversify morphologically, metabolically and ecologically, limited only by a new set of constraints on size and complexity inherent to the innovation. In this way, each megatrazjectory was added to previous ones, resulting in ever-increasing ecospace. Determining the chronology of these events from the record of Precambrian fossils not only elucidates the paths



Fig. 1. Map of Brazil showing the location of the Precambrian stratigraphic units mentioned in this paper. Conselheiro da Mata Group based on a bore hole. Based on *Mapa Geológico do Brasil*, CPRM (2003).

of terrestrial evolution but also furnishes potential temporal-ecological bases for searching for extraterrestrial life, both living and fossil.

Given that around two million square kilometres (25%) of Brazil is occupied by Precambrian rocks varying in age between 3.6 and 0.54 Ga (Schobbenhaus & Brito Neves 2003), data on fossils from these terrains (Figs 1 and 2) may provide valuable insights into biological and planetary evolution, applicable to the search for life in the Cosmos. Below, we review several key aspects of the Brazilian Precambrian fossil record that we judge of greatest potential interest to astrobiologists.

Nature of the Brazilian Precambrian fossil record

Although studies in Precambrian paleobiology in Brazil have essentially been descriptive, mostly dealing with new occurrences of fossils, morphological description and taxonomic identification, recent years have witnessed important initial advances in the application of these fossils to paleoenvironmental, biostratigraphical, paleoecological and evolutionary questions. In fact, with the exception of controversial phosphatized embryo-like microfossils, as in the Doushantuo Formation, China (Xiao *et al.* 2000; Chen *et al.* 2009; but see also Butterfield 2011; Hultgren *et al.* 2011 for other interpretations) and rangeomorph fossils (Brasier & Antcliffe 2009), all categories of Precambrian fossils known elsewhere have also been recognized in the Brazilian fossil record, from the lower Paleoproterozoic (2.4 Ga) practically to the limit with the Phanerozoic at 0.54 Ga. These fossils include microbialites, silicified microfossils, palynomorphs (acritarchs), vase-shaped microfossils (VSMs), biomarkers, macroalgae, metazoans and ichnofossils (Fig. 2).

As elsewhere, the commonest and most widespread categories of Precambrian fossils in Brazil are microbialites, especially stromatolites, but also including oncolites and rare thrombolites. Although microbialites of Early Paleoproterozoic age comprise the oldest known fossils in Brazil, they are much commoner in late Mesoproterozoic and Neoproterozoic limestones, dolostones, phosphate and chert, in which they may represent the full range of settings within the photic zone, from relatively deep water (below storm wave base) to the supratidal. The Paleoproterozoic stratiform and columnar stromatolites, and possible oncolites of the Minas Supergroup, in Minas Gerais (Fig. 3), will be discussed below because of their great age (2.4 and 2.1 Ga) close to the advent of oxygenic atmosphere and the oldest widespread glacial events on Earth.

The second commonest category of Precambrian fossils in Brazil are microfossils (Fig. 4), presently known from 12 Mesoproterozoic to Neoproterozoic stratigraphic units in six tectonic domains. Most studies till now have dealt with silicified benthic, prokaryote-dominated, mat-forming microbiotas associated with stratiform, domical and columnar stromatolites. Fewer studies have focused on planktonic prokaryotes and eukaryotes (microalgae and acritarchs) in siliciclastic sequences, which have greater potential in paleoenvironmental and stratigraphic studies, including biostratigraphy. The importance of these microfossils and of vase-shaped microfossils is dealt with in greater detail below.

Perhaps the group of Brazilian Precambrian fossils of greatest paleobiological importance are the metazoan fossils *Corumbella* and *Cloudina* (Fig. 5(b)–(f)), which attest to the advent of skeletogenesis in latest Neoproterozoic metazoans. These fossils occur in the uppermost Ediacaran Tamengo Formation, Corumbá Group, Mato Grosso do Sul, and are associated with vendotaenids in both this formation and the overlying Guaicurus formation (Zaine 1991; Gaucher *et al.* 2003). The significance of the fossils of the Corumbá Group is discussed extensively further on.

Ichnofossils have been identified in siliciclastic units of the Ediacaran to Lower Cambrian Itajaí Basin, state of Santa Catarina, Camaquã and Santa Bárbara basins, in the state of Rio Grande do Sul, and Camarinha Formation, in the state of Paraná. In the Itajaí Basin, Netto & Zucatti da Rosa (1997) originally identified the ichnogenera *Bifungites*, *Gordia* and *Oldhamia* in a turbidite setting, and Zucatti da Rosa (2005) later added the ichnogenus *Helminthoidichnites*. The ichnofauna of the Camaquã and Santa Bárbara basins includes nine ichnogenera preserved in two different assemblages, the older in marine and deltaic sediments and the younger in deltaic to eolian lithologies (Netto *et al.* 1992). In the Camarinha formation, the ichnogenera, *Gordia*, *Planolites* and *Skolithos* have been reported from turbidites (Ciguel *et al.* 1992). The presence of these trace fossils suggests the interesting possibility that the Precambrian–Cambrian transition may be present in these successions (e.g. Brasier *et al.* 1994).

Biomarkers were identified in Brazilian Proterozoic rocks in the Vazante Group, Minas Gerais, by Olcott *et al.* (2005) and interpreted within the context of Snowball Earth

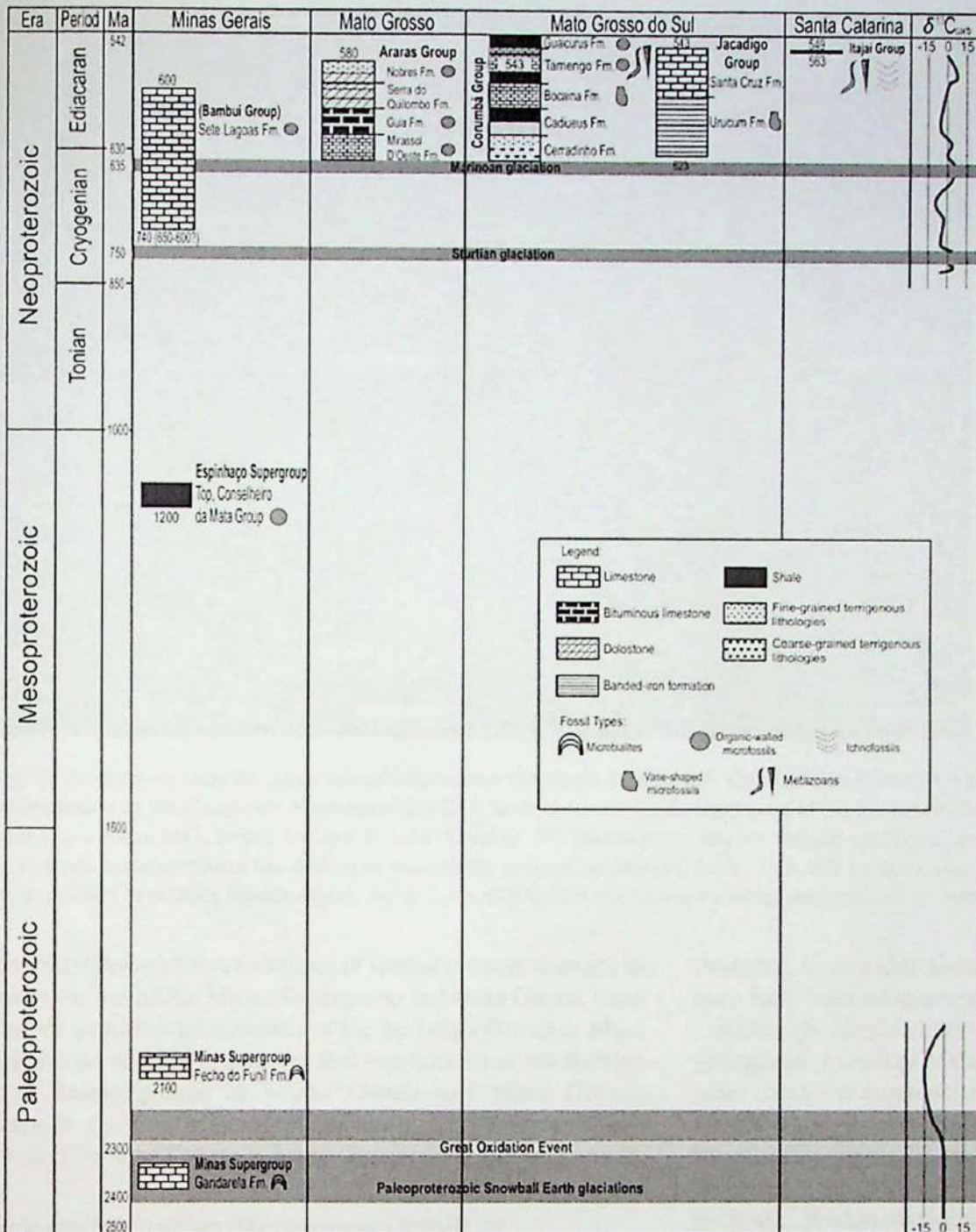


Fig. 2. Stratigraphic chart summarizing data on the fossiliferous stratigraphic units discussed in this paper. Age constraints indicated by numbers associated with schematic sections. The non-Snowball Gaskiers glaciation at 583 Ma is not indicated to avoid cluttering the image. Carbon isotope data based on Mills *et al.* (2011) for the Neoproterozoic and Bekker *et al.* (2001) for the Paleoproterozoic. Paleoproterozoic glaciations after Bekker *et al.* (2001). See text for details.

glaciation (Hoffman *et al.* 1998; Hoffman & Schrag 2002). Thinly laminated, organic-rich black shales overlying diamictite, rhythmic marls and carbonates in the Poço Verde Formation contain indigenous organic matter, which included 2-a-methylhopanes derived from cyanobacteria, alkylated 2,3,6-trimethylbenzenes derived from green sulfur bacteria, 3-b-methylhopanes derived from aerobic methanotrophs, gammacerane derived from protists, and steranes non-methylated at carbon 4 indicative of aerobic eukaryotes. If the Snowball Earth setting for this formation is correct, then these results would indicate that life was able to persist even under the harsh glacial conditions proposed in this

hypothesis. Within the same snowball scenario, organic matter concentrated in bituminous limestone and shale overlying a Marinoan cap dolostone in the Araras Group in Mirassol d'Oeste, Mato Grosso, has yielded hydrocarbons that were deposited in a post-glacial, deep anoxic platform to slope setting (Nogueira *et al.* 2007). The nature and composition of these hydrocarbons, however, are still under investigation, and the results are anxiously awaited for comparison with the biogeochemical data of the apparently synglacial Poço Verde Formation.

For geological and paleobiological studies and of greatest relevance for astrobiology, the following four categories of

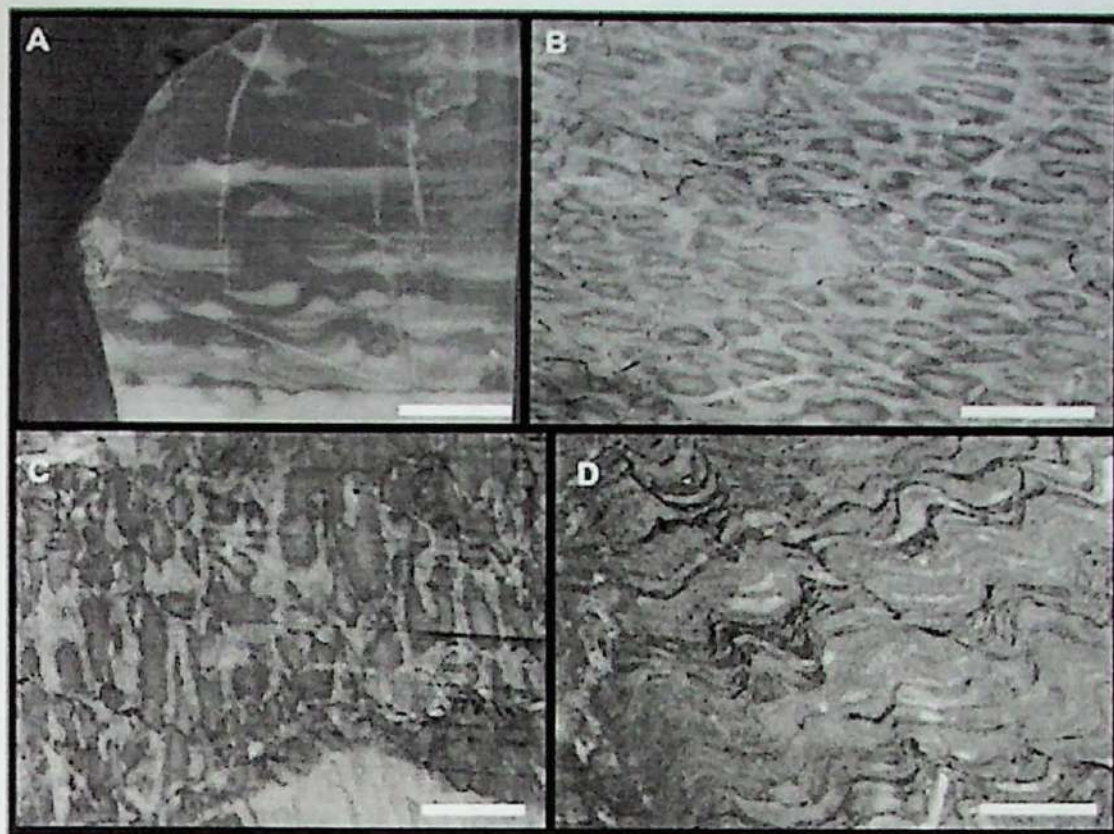


Fig. 3. Paleoproterozoic Brazilian microbialites from the Minas Supergroup, Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. (A) Stratiform to domical stromatolites of the Gandarela Formation (2.4 Ga). Scale, 1 cm. (B–D) Stromatolites of the Fecho do Funil Formation (2.1 Ga), Cumbi quarry, near Ouro Preto, MG, Brazil. Images: E.A.M. Sanchez. (B) Transverse to slightly oblique sections of deformed columnar stromatolites. Low-grade metamorphism has destroyed most of the internal lamination. Scale, 5 cm. (C) Longitudinal sections of columnar stromatolites. Note parallel branching (centre–right). Scale, 5 cm. (D) Deformed, laterally continuous domical stromatolites. Scale, 5 cm.

Brazilian Precambrian fossils are of special interest: the ancient microbialites of the Minas Supergroup in Minas Gerais; vase-shaped protistan microfossils of the Jacadigo Group in Mato Grosso do Sul; the organic-walled microfossils of the Bambuí and Araras groups in Minas Gerais and Mato Grosso, respectively; and the early metazoans and associated fossils of the Corumbá Group in Mato Grosso do Sul (Figs 1 and 2).

Selected Brazilian Precambrian fossils of special interest

Paleoproterozoic microbialites of the Minas Supergroup

Although known especially for its huge deposits of banded iron formation (BIF), the Paleoproterozoic Minas Supergroup in the Quadrilátero Ferrífero of eastern Minas Gerais also includes microbialitic carbonates in the Gandarela and Fecho do Funil formations (Fig. 2), which comprise the oldest reliable record of Precambrian fossils in Brazil, dated at ca. 2.4 and ca. 2.1 Ga, respectively (Pb/Pb, Babinski *et al.* 1995). These fossils crop out in only four localities and have undergone low- to medium-grade metamorphism.

The older microbialites, in the Gandarela Formation, include laterally linked domical stromatolites with alternating dark and light grey laminae (Fig. 3(a)) and columnar stromatolites, in addition to stratiform mats and micritic oncoids (Souza & Müller 1984; Bertolino & Pires 1995). Bekker *et al.* (2003) interpreted them as having formed in high-energy

intertidal to subtidal settings. However, only the stratiform mats have been adequately described and illustrated.

Although considerably deformed and recrystallized, the younger microbialites of the Fecho do Funil Formation, on the other hand, are much better known, because they were mined from a single quarry near Ouro Preto (Minas Gerais) that furnished flagstone for buildings throughout Brazil, including shopping malls (Sallun-Filho & Fairchild 2005), for more than 60 years. Within the now inactive quarry, large bioherms and biostromes of reddish to nearly white, densely packed branched columnar stromatolites (Fig. 3(b) and (c)) as well as subordinate laterally continuous domes (Fig. 3(d)) and oncoids are preserved in dolomitic lenses among highly folded phyllites (Dardenne & Campos Neto 1975). Lamination in these stromatolites has been nearly obliterated by metamorphism, but the tuberous to slender, parallel to divergently branching columnar form of these structures comprises convincing evidence that they are indeed stromatolites. The depositional setting of the Fecho do Funil Formation was interpreted as subtidal by Bekker *et al.* (2003).

In 2003, Bekker *et al.* studied the geochemistry and isotopic content of Minas Supergroup carbonates with the dual purpose of establishing their correlation with other units and establishing their significance with respect to key events, including glaciation, of the first-half of the Paleoproterozoic (Fig. 2). Values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in the carbonates of the Gandarela Formation varied, in general, between -1.6 and

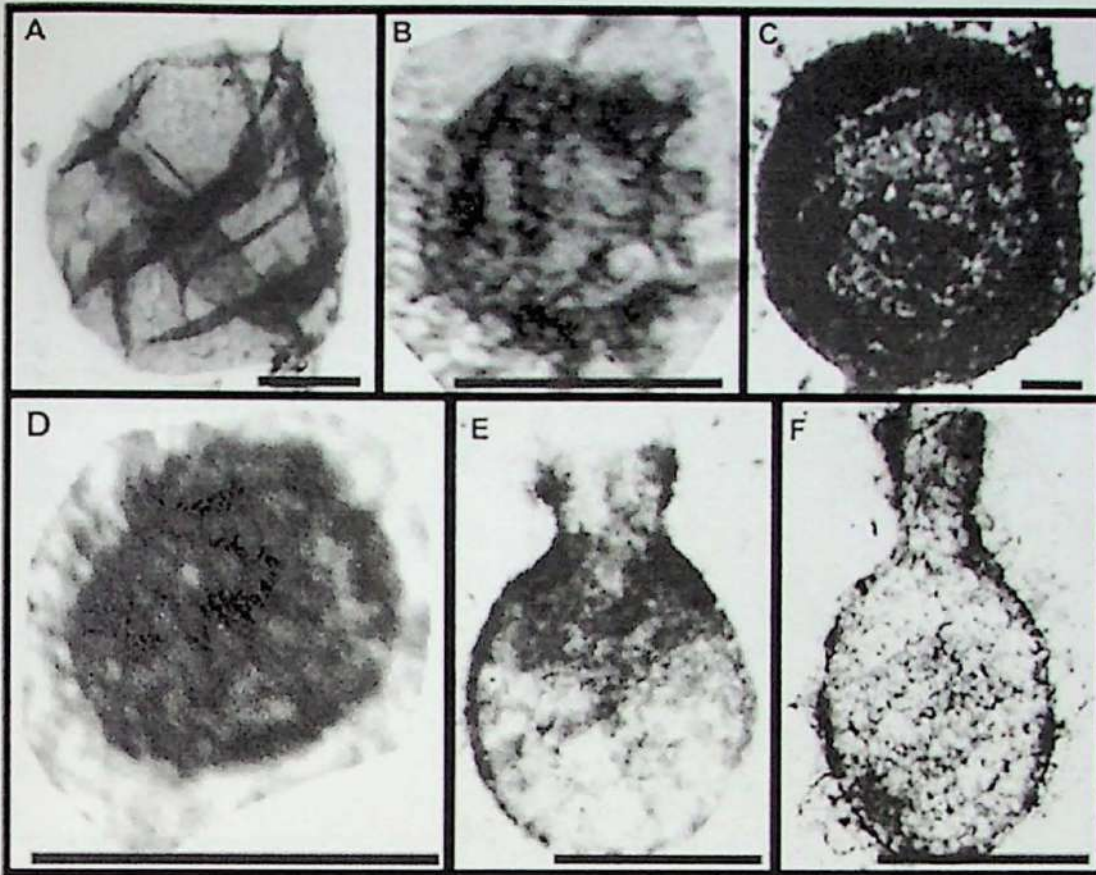


Fig. 4. Organic-walled microfossils. (A) *Leiosphaeridia* sp. from drill core sample, Conselheiro da Mata Group, Minas Gerais. Scale, 10 μm . Image from Simonetti, 1994. (B) *Trachyhystrichosphaera aimica*, Sete Lagoas Formation, Bambuí Group, Minas Gerais. Scale, 200 μm . (C) *Leiosphaeridia crassa*, Guia Formation, Araras Group, Mato Grosso. Scale, 25 μm . (D) Unidentified acritarch, Nobres Formation, Araras Group, Mato Grosso. Scale, 25 μm . (B–D) Images from Hidalgo (2007). (E–F) Vase-shaped microfossils, Urucum Formation, Jacadigo Group, Mato Grosso do Sul. Images from Zaine (1991). Scale, 50 μm in both figures.

+0.4‰ and –13.5 to –6‰, respectively, but between –1 and –1.3‰ for the $\delta^{13}\text{C}$ signal in carbonate levels with microbialites. Total organic carbon showed values between 0.03 and 0.16 mg C g^{-1} and an isotopic record of $\delta^{13}\text{C}$ between +18.6 and +23.8‰. By comparison with similar results from other Paleoproterozoic units older than 2.32 Ga. The data for the carbonates of the Gandarela Formation were considered representative of the composition of Paleoproterozoic seawater, slightly altered by diagenesis and metamorphism.

Geochemical analysis of the Fecho do Funil Formation revealed values of +5.6 to +7.4‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and –12.3 to –9.1‰ for $\delta^{18}\text{O}$ in the carbonates. Total organic carbon varied from 0.04 to 0.18 mg C g^{-1} sample and $\delta^{13}\text{C}$ for organic matter ranged from –24.8 to –14.4‰. The carbon isotopic results presented higher values than expected for Paleoproterozoic units of similar age, but the authors concluded that the values were, in fact, representative of seawater at that time.

What is missing in the Brazilian record of this period is evidence of glacial evidence of a Paleoproterozoic Snowball Earth scenario (Kirschvink *et al.* 2000; Bekker *et al.* 2003) as well as any evidence in the Gandarela Formation microbialites, for the methane atmosphere prior to the first glacial event, as proposed by Pavlov *et al.* (2000) and Kasting *et al.* (2001). However, the importance of the carbonates of the Gandarela and Fecho do Funil formations is that they register

seawater conditions at two different moments of the Paleoproterozoic, first, when the putative supercontinent of that time was undergoing fragmentation which provoked changes in the dynamics of weathering, carbonate sedimentation and geochemical recycling of carbon, and second, when all these events, coupled with the rise of aerobic photosynthesis, resulted in an oxygenated atmosphere and a new biosphere (Kirschvink *et al.* 2000; Bekker *et al.* 2001, 2003; Bekker & Eriksson 2003; Knoll 2003).

Organic-walled microfossils

Organic-walled microfossils are the most abundant direct evidence of life in the Precambrian. Differences in their size, ornamentation and complexity have been employed in attempts to distinguish eukaryotic from prokaryotic microfossils and thereby identify the most ancient forms in the Precambrian record of microfossils. However, at the present time, steranes in rocks 2.4–2.6 Ga old of the Transvaal Supergroup (South Africa) are the oldest candidates for the earliest eukaryotic biomarkers in the geological record (Waldbauer *et al.* 2009), but it is wise to remember that similar, equally old biomarkers from the Pilbara Craton of Australia (Brocks *et al.* 1999) were later shown to be younger contaminants (Rasmussen *et al.* 2008). At present, then, the oldest reliable direct evidence of eukaryotes are compressed,

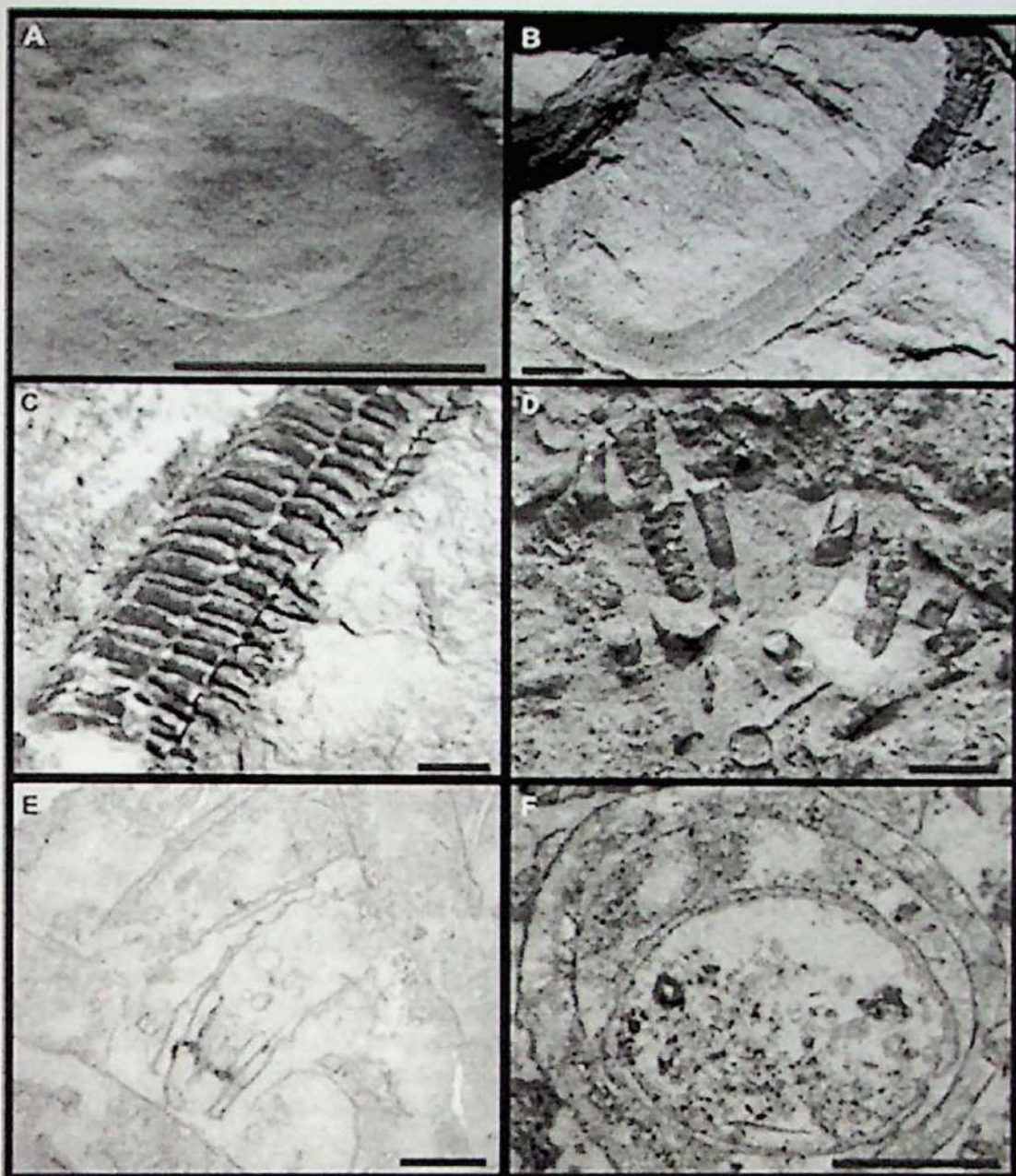


Fig. 5. Ediacaran macrofossils. (A) Discoidal impression (Itajaí Group, Santa Catarina) described as *Cyclomedusa* by Zucatti da Rosa (2005). Scale, 15 mm. Image from Zucatti da Rosa (2005). (B–F) Metazoan fossils, Tamengo Formation, Corumbá Group, Corumbá, Mato Grosso do Sul. (B–C) *Corumbella weneri*. (B) Internal cast, holotype (DGM-5601-I). Scale, 5 mm. (C) *Corumbella weneri*. Internal cast. Scale, 1 mm. (B–C) M.L.A.F. Pacheco. (D–F) *Cloudina lucianoii*. (D) Surface view of specimens, showing typical aspect of the wall. Scale 2.5 cm. (E) Longitudinal sections of *C. lucianoii* shells in petrographic thin section. Note nested truncated conical structures in central specimen. Scale, 1 cm. (F) Transverse section of *C. lucianoii* shells in petrographic thin section. Scale, 1cm. Images (D–F) from Meira (2011).

circular, elliptical and lanceolate organic-walled microfossils (acritarchs), from Paleoproterozoic rocks about 1.8 Ga old in the Changcheng Group, China, whose relatively large size and complexity exclude prokaryotic affinities (Hofmann & Chen 1981; Zhang 1986; Yan 1991; Huntley et al. 2006; Lamb et al. 2009; Peng et al. 2009).

Over the time span of the Proterozoic, and especially in the Neoproterozoic, diversification and extinction among the eukaryotes (see Javaux et al. 2003; Huntley et al. 2006; Knoll et al. 2006) introduced sufficient diversity among unicellular micro-organisms as to permit the use of fossil microalgae and acritarchs in biostratigraphic correlation schemes in Australia (Zang 1995; Grey 2005; Willman & Moczydlowska 2008),

Africa (Gaucher & Germs 2006; Couëffé & Vecoli 2011), Europe (Moczydlowska 2008a), China (Zhou et al. 2007; McFadden et al. 2009) and South America (Gaucher et al. 2003).

In Brazil, however, only Simonetti & Fairchild (2000), Gaucher et al. (2003) and Hidalgo (2007) have attempted to use Brazilian Precambrian microfossils for biostratigraphy. In the first case, Simonetti & Fairchild (2000) interpreted the low morphological diversity and small size (<200 µm) of the assemblage of organic-walled microfossils, dominated by *Leiosphaeridia* spp. (Fig. 3(a)) recovered from drill cores of siliciclastic rocks from the upper Conselheiro da Mata Group, Espinhaço Supergroup, Minas Gerais (Fig. 4(a)), as being

typical of late Mesoproterozoic assemblages, a finding consistent with the ca. 1.2 Ga radiometric age for the group. These microfossils are still the oldest reported from Brazil.

Hidalgo (2007) analysed microfossils from the much younger Araras (<635 Ma) and Bambuí (<740 Ma) groups, in Mato Grosso and Minas Gerais, respectively, in an attempt to establish a biostratigraphic framework for the Neoproterozoic of Brazil and to identify possible effects of Snowball Earth glaciations upon the Brazilian fossil record. Despite the generally poor preservation of the microfossils, she identified nearly 20 taxa of Neoproterozoic acritarchs (Fig. 4(b)–(d)), including such biostratigraphically important forms as *Cymatiosphaeroides*, *Trachyhystrichosphaera* (Fig. 4(b)), *Leiosphaeridia minutissima*, *Leiosphaeridia crassa* (Fig. 4(c)) and *Tanarium*. Furthermore, she distinguished three different associations of acritarchs similar to those in biostratigraphic biozones proposed for the Neoproterozoic by Grey (2005) and Sergeev (2006), specifically, an older association in the Sete Lagoas Formation of the Bambuí Group and two younger ones in the Mirassol D'Oeste and Guia formations, and the overlying Nobres Formation (Fig. 4(d)), respectively, of the Araras Group. The results are consistent with the biostratigraphic proposal of Grey (2005) for the Neoproterozoic, based on morphological changes representative of evolutionary innovations.

The most ambitious correlation proposal for the Brazilian Neoproterozoic was made by Gaucher *et al.* (2003), who correlated the post-Marinoan Corumbá Group of Brazil with the Arroyo del Soldado Group of Uruguay on the combined basis of organic-walled microfossils, metazoans, stable isotopes and lithology. Three species of organic-walled microfossils, including cyanobacteria and acritarchs, occur in common in both units, but only two were considered biostratigraphically significant: *Leiosphaeridia tenuissima* and *Soldadophycus bossii*.

The studies by Gaucher *et al.* (2003) and Hidalgo (2007) have thus revealed the potential value of Brazilian Neoproterozoic microfossils for biostratigraphic correlation, both regionally and globally. With respect to important evolutionary issues, acritarchs from the Araras Group have provided tentatively significant data. Hidalgo (2007) found unornamented acritarchs at the bottom of the succession and, near the top, spiny forms, suggestive of a rapid change in composition (taxonomic replacement) after the Marinoan glaciation, possibly related to the appearance of metazoans (Peterson & Butterfield 2005; Willman & Moczydlowska 2008; Cohen *et al.* 2009).

Vase-shaped microfossils

The Jacadigo Group near Corumbá (MS) is well known for its commercially exploitable, Neoproterozoic Rapitan-like iron (and manganese) formation, which is much younger (<623 Ma) than the Archean to Paleoproterozoic-banded iron formations that make up the world's major iron ores. However, near the base of this group, in the Urucum Formation, carbonate clasts within a massive diamictite deposited in a continental setting (Freitas *et al.* 2011) contain abundant

vase-shaped microfossils, first identified by Fairchild *et al.* (1978) and later likened to *Melanocyrrillium* sp. (Zaine 1991; Zaine *et al.* 1989) (Fig. 4(e) and (f)). These fossils consist of thin-walled, subspherical to ellipsoidal bodies, up to 108 µm in width and up to 143 µm in length, with a single, simple opening at one pole or at the end of a short to long neck-like extension, giving them their vase-shaped form. Walls are black, unornamented and carbonaceous. The thin wall, long neck and absence of a pylome differentiate these microfossils from the melanocyrrillids of the Chuar Group (USA), with which they were compared by Zaine (1991).

Porter & Knoll (2000) and Porter *et al.* (2003) have demonstrated that Neoproterozoic VSMs are the oldest direct fossil evidence for heterotrophic protists. Since the original description in the Chuar Group (Bloeser *et al.* 1977), a variety of VSMs have been described, including agglutinated forms (Bosak *et al.* 2011) from Namibia and Mongolia that are similar in size but morphologically distinct from, and somewhat older than, the organic-walled Brazilian VSMs. In fact, the Urucum VSMs are seemingly different from practically all other described Proterozoic VSMs. Possible VSMs similar to thecamoebans present in phosphorites at the top of the stratigraphically younger Bocaina Formation of the Corumbá Group (Fontaneta 2012) considerably broaden the paleontological perspectives for this region and research on early protistan heterotrophs. All of these fossils are distinctly different from the supposedly agglutinated fossil foraminiferan test *Titanotheca coimbrae*, made up exclusively of rutile crystals, registered in these same phosphorites by Gaucher *et al.* (2003).

Metazoans

Two regions stand out in Brazil for their fossil evidence of complex megascopic organisms of Ediacaran age: the Itajaí Group in Santa Catarina and the Corumbá Group in Mato Grosso do Sul.

Zircon crystals from volcanic tuffs have provided U/Pb (SHRIMP) ages of ca. 559–584 Ma for the Itajaí Group (Drukas & Basei 2009), and Guadagnin *et al.* (2010) reported U/Pb (LA-MC-ICP-MS) ages of 549 ± 4 Ma to 563 ± 3 Ma as the limits for the Itajaí Basin. The upper portion of the Itajaí Group, deposited in relatively calm waters below storm wave base in a prodeltaic marine setting has yielded enigmatic fossils interpreted as part of the benthic epifauna. These fossils were attributed to the sponge-like genus *Choia* and to possible Chancelloriida (Silva & Dias 1981; Da Rosa *et al.* 1997; Leipnitz *et al.* 1997; Paim *et al.* 1997), taxa previously considered to be exclusively Cambrian in age (Conway Morris 1992). Suspect medusoids, possibly *Cyclomedusa* (Fig. 5(a)) and *Charniodiscus* and rounded impressions or moulds of *Aspidella*, as well as faint, horseshoe-shaped impressions attributed to *Parvancorina* sp. (arguably related to the arthropods) have also been described (Zucatti da Rosa 2005), along with the ichnofossils *Bifungites*, *Gordia*, *Oldhamia* and *Helminthoidichnites* (Netto & Zucatti da Rosa 1997; Zucatti da Rosa 2005).

The Corumbá Basin in the southern part of the Paraguay Belt is made up of the Cadiueus and Cerradinho formations, at its base, reflecting deposition in an initial continental rift basin, and the Bocaina, Tamengo and Guaicurus formations, deposited in a stable marginal basin (Almeida 1984; Boggiani 1998; Alvarenga *et al.* 2000). Of these, the Tamengo Formation (543 ± 3 Ma U-Pb⁻¹; Babinski *et al.* 2006, 2008) is the most noteworthy in terms of its fossil content. Until recently, it was the only formation in the world containing abundant fossils of the early skeletal metazoans *Corumbella weneri* and *Cloudina luciano* (Zaine & Fairchild, 1987; Zaine 1991; Boggiani 1998; Nogueira *et al.* 1998; Babcock *et al.* 2005) (Fig. 5(b)–(f)), which are coeval with late members of the well-known Ediacaran soft-bodied biota (Hahn *et al.* 1982; Walde *et al.* 1982; Hahn & Pflug 1985; Zaine 1991; Babcock *et al.* 2005; Simon 2007; Pacheco *et al.* 2010a, b).

Corumbella weneri (Fig. 5(b) and (c)) was discovered in marls and shales of the Tamengo Formation in Ladário, just outside Corumbá, (Hahn *et al.* 1982). Later, two specimens of *Corumbella* sp. were described in sandstone from the similarly aged lower Wood Canyon Formation, in the Great Basin, USA (Hagadorn & Waggoner 2000), and very recently, parautochthonous fragments of *Corumbella* were found together with *in situ* specimens of *Cloudina* in calcareous grainstones and mudstones of the Itapucumi Group, in Paraguay, 360 km south of Corumbá (Warren *et al.* 2011).

C. weneri was originally reconstructed as a bipartite scyphozoan made up of a uniseriate primary polyp and a biseriata polypar, and placed within its own new subclass (Corumbellata) by Hahn *et al.* (1982). Zaine (1991) suggested rather that it may have been a vendobiont, an extinct group of megascopic organisms of uncertain biological affinity (Seilacher 1989; Buss & Seilacher 1994), possibly more closely related to the Protista than to the Metazoa (Seilacher *et al.* 2003; Seilacher 2007). Recent investigations, however, have revealed polarization and symmetry in *C. weneri* that permit its reconstruction as a quadrate tube made up of ring-like segments, similar to some modern coronate scyphozoans and possibly to the extinct conulariids as well, thereby assuring its place within the kingdom Metazoa (Babcock *et al.* 2005; Pacheco *et al.* 2010a, b, 2011a, b, Pacheco 2011).

The genus *Cloudina* was created by Germs (1972) for small, straight to sinuous, tubular calcareous shelly fossils (up to 6.5 mm in diameter and 35 mm long), open at the apex and closed at the base, found in limestones of the late Neoproterozoic Nama Group, Namibia (Germs 1972; Grant 1990). Characteristic of *Cloudina* are its short, partly overlapping segments having the shape of open truncated cones (Germs 1972; Zaine & Fairchild 1987; Grant 1990; Chen *et al.* 2008; Meira 2011) (Fig. 5(d) and (e)). Its walls are uniformly thick yet extremely thin (3–50 µm) (Fig. 5(f)), but early cementation between walls of successive segments appears to have strengthened the original shell (Grant 1990; Hua *et al.* 2003, 2005). *Cloudina* was immediately recognized as latest Neoproterozoic in age, thereby giving it the status of oldest known shelly metazoan fossil. Grant (1990) demonstrated that because of its widespread occurrence in rocks of identical

age, it deserved to be considered an index fossil for the uppermost Ediacaran.

Cloudina is known from practically all the quarries and major outcrops of the Tamengo Formation in the Corumbá área (Zaine & Fairchild 1987; Meira 2011) and has been reported from Uruguay and Argentina (Gaucher *et al.* 2003, 2005) and, most recently, from Paraguay (Boggiani & Gaucher 2004; Warren *et al.* 2011). Outside South America, it occurs in Namibia (Germs 1972), Oman (Conway Morris *et al.* 1990), China (Conway Morris *et al.* 1990; Bengtson & Zhao 1992), Canada (Hofmann & Mountjoy 2001), Nevada (Hagadorn & Waggoner 2000), Spain (Palacios 1989) and Russia (Kontorovich *et al.* 2008).

Perspectives

The importance of the Brazilian fossils discussed above resides in their association with paradigmatic transitions and benchmark innovations in the evolution of the Proterozoic environment and biosphere.

For instance, the microbialites in the Paleoproterozoic Gandarela and Fecho do Funil formations of the Minas Supergroup are not just the oldest Precambrian fossils in Brazil: they were deposited, respectively, at about the same time as and not long after the 'Great Oxygenation Event' (GOE) (Holland 2002; Ohmoto 2003) around 2.3 Ga (Fig. 2), when free oxygen produced by aerobic photosynthesis finally began to accumulate in the atmosphere (Kirschvink *et al.* 2000; Bekker *et al.* 2001, 2003; Knoll 2003; Catling & Claire 2005). This event, coupled with continental breakup of the supercontinent Kernorland (Heaman 1997; Bekker & Eriksson 2003), led to profound changes in weathering, burial of organic carbon and geochemical cycling in general, resulting in major changes in climate (Paleoproterozoic Snowball Earth) and dominant metabolism in the biosphere (Kirschvink *et al.* 2000; Bekker *et al.* 2001, 2003; Anbar & Knoll 2002; Knoll 2003; Barley *et al.* 2005; Catling & Claire 2005; Kopp *et al.* 2005). Within this context, the microbialites of the older Gandarela Formation and the younger Fecho do Funil Formation bracket this period (Fig. 2), thereby providing an opportunity to explore possible changes in the relationships among paleoenvironmental and paleobiological factors within the atmosphere, hydrosphere and biosphere in response to the oxidation of atmosphere at this crucial time. The paper by Bekker *et al.* (2003) exploits this question, but hardly exhausts the subject.

A second field in which Brazilian fossils will certainly be useful is Neoproterozoic biostratigraphy. In the absence of megascopic index-fossils (animals, vendobionts and macroalgae) prior to about 580 Ma (Narbonne 2005; Yuan *et al.* 2011), recent Neoproterozoic biostratigraphic proposals have been based primarily on microfossils – acritarchs, microalgae and occasional other microfossils (such as VSMs, for example), whose abundance, complexity and diversity evolved in response to biological and environmental factors, once again related to continental breakup (Rodinia) and Snowball Earth scenarios and their consequences (Hoffman *et al.* 1998;

Hoffman & Schrag 2002; Knoll 2003). Several authors (Moczydlowska 2005, 2008a, b; Huntley *et al.* 2006) allege that changes, especially in paleoclimate, were responsible for both an increase in diversity and extinction among eukaryotes. The palynological study by Hidalgo (2007) in post-glacial Neoproterozoic successions in Brazil is consistent with this interpretation.

Recent geochronological and sedimentological analyses, however, suggest alternative interpretations for the age of a supposed cap carbonate at the base of the Bambuí Group (Sete Lagoas Formation), which Hidalgo studied, and for the glacial origin of diamictites in the Corumbá region. In the former case, Pimentel *et al.* (2009) suggested a maximum age for deposition between 650 and 600 Ma based on U/Pb (SHRIMP) ages obtained for detrital grains of zircon at the top the Sete Lagoas Formation. This significantly challenges the long-standing idea that deposition of the Bambuí Group began after 740 Ma, following the older (Sturtian) of the Neoproterozoic snowball glaciations (Vieira *et al.* 2007), rather than the younger Neoproterozoic (Marinoan) glacial event at ca. 635 (Fig. 2). Nevertheless, based on the biostratigraphic considerations of Sergeev (2006), the acritarch assemblage identified from this formation by Hidalgo (2007) favours the older, traditional view.

The vase-shaped microfossils in the Jacadigo Group comprise a third group of Precambrian fossils from Brazil that merit special attention, in this case because of their potential paleoecological/paleoenvironmental importance. This is because they occur in limestone clasts of apparently non-marine origin within a diamictite deposited prior to the Rapitan-like iron formation of the same group that has been associated with Neoproterozoic glacial conditions (see Gaucher *et al.* 2003) (Fig. 2). In their recent detailed sedimentological study of the Jacadigo Group, however, Freitas *et al.* (2011) found no convincing evidence of glacial conditions during any phase of deposition this group. Hence, these VSMs may offer a rare view of non-marine Ediacaran life outside the context of Snowball Earth. They are also important because they differ from other VSMs, as summarized by Porter (2011), and thus add to a growing body of evidence for considerable morphological variety among Neoproterozoic heterotrophic protists (Porter *et al.* 2003; Porter 2004; Bosak *et al.* 2011) related to changes in trophic complexity (Karlstrom *et al.* 2000).

The fourth important group of Precambrian fossils are the late Ediacaran Brazilian metazoans (and associated fossils), which represent a critical phase of one of the most profound events in the evolution of the biosphere – the emergence of animal life. Metazoans arose much earlier than the Early Cambrian explosion of life (Fedonkin 2003), probably before the first records of the soft-bodied Ediacara biota (Shen *et al.* 2008; Yuan *et al.* 2011), and even earlier than the extreme climatic changes and increase in oxygen levels of the latter half of the Neoproterozoic (Brain *et al.* 2012). Molecular clock evidence points to an origin for crown group demosponges and cnidarians at about 700 Ma (Conway Morris 2000; Erwin *et al.* 2011). In face of the sparse, problematical record of early

metazoan fossils worldwide, e.g., controversial 600 Ma-old phosphatized 'metazoan embryos' from the Doushantuo Formation, China (Xiao & Knoll 2000; Chen *et al.* 2004; Hultgren *et al.* 2011), 635 Ma-old sponge biomarkers in the Huqf Supergroup in Oman (Love *et al.* 2009), and 760–550 Ma-old Ma sponge-like fossils from the Otavi and Nama Groups in Namibia (Brain *et al.* 2012), the Brazilian (and South American) Precambrian fossil record represents a largely untapped, potentially major source of significant new finds regarding early metazoan evolution.

Carbon and sulfur isotopic data suggest that Neoproterozoic oceans prior to a major oxygenation event near the end of the Ediacaran period (Canfield 1998; Holland 2009; Shields-Zhou & Och 2011), like those before the 'Great Oxygenation Event' at 2.32 Ga (Holland 2002; Ohmoto 2003) (Fig. 2), may have been anoxic and probably iron- and sulfur-rich (Halverson *et al.* 2009), hardly suitable for the diversification of macroscopic metazoans (Catling *et al.* 2005). Both of these global oxygenation events were accompanied by widespread deposition of banded iron formations, when anoxic deep waters with large amounts of ferrous iron in solution came into contact with oxygenated surface waters (Pierrehumbert *et al.* 2011). The disappearance of these unusual deposits from the rock record, if not due to oxygenation of the oceans, may have occurred when the deep oceans became sulfidic, rather than oxic (Canfield 1998), producing deep seawater that may have become more reducing rather than more oxidizing, despite the rise in atmospheric oxygen. Yet it is possible, however, that even in the context of widespread Neoproterozoic oceanic anoxia, metabolic versatility in early stages of animal evolution may have been a key factor in the emergence and establishment of the group (Budd 2008; Shields-Zhou & Och 2011), while later oxygenation allowed significant increase in the size, complexity and mobility among the Metazoa (Catling *et al.* 2005).

Diversity of eukaryotic plankton crashed during the break-up of Rodinia in the mid-Neoproterozoic (Nagy *et al.* 2009). It is likely that in the Cryogenian glacial interval between ca. 720 and 635 Ma, the first animal lineages diverged from ancestral eukaryotic unicellular populations and/or communities (Peterson *et al.* 2008), probably in close proximity with the anoxic, ferruginous, icy environments of the ocean (Canfield *et al.* 2008). The oldest concrete evidence of the dawn of animal life is younger than this, represented in the fossil record by complex macroscopic multicellular organisms of the Mistaken Point (≤ 575 Ma, Canada) and Lantian (> 579 Ma, China) assemblages of the Ediacaran biota (Narbonne 2005; Shen *et al.* 2008; Yuan *et al.* 2011). Thus, the macroscopic biosphere that continues to this day had its origin soon after the Marinoan glaciation (Xiao & Laflamme 2009; Yuan *et al.* 2011), and quite probably under anoxic conditions (Narbonne 2011).

Within this new, macroscopic biosphere, a significant number of the classical 'soft-bodied' Ediacaran organisms may not have been metazoans at all, but rather members of the extinct Vendobionta (Seilacher 1989; Buss & Seilacher 1994), an extinct major group of organisms characterized by flexible

bodies built up of hollow, tubular subunits in serial or fractal arrangements and having an organic cuticle (Buss & Seilacher 1994; Seilacher 2007). The varied frond-like and quilted benthic forms, typical of vendobionts, show no evidence of a mouth or gut (Fedonkin *et al.* 2007) and were incapable of moving about. Some of them may have been osmotrophic, feeding off dissolved organic carbon in seawater (Laflamme *et al.* 2009), while others may have digested the abundant microbial mats typical of the shallow sea bottom before the evolution of grazing and burrowing animals (Erwin & Tweedt 2011).

While the taxonomic status of the Vendobionta remains phylogenetically unresolved, even at the level of kingdom (Seilacher *et al.* 2003), the most recent and parsimonious explanation for the taxonomic composition of the other elements of the Ediacaran biota is that some of the fossils represent real metazoans – especially those with bilateral symmetry, such as *Kimberella* (Fedonkin & Waggoner 1997; Dzik 2003; Fedonkin *et al.* 2007) and early skeletal taxa like *Cloudina* and *Namacalathus* (Grotzinger *et al.* 2000). These early metazoan fossils are found together with soft-bodied Ediacaran fossils throughout the world but always in different, but often coeval facies (in carbonates and siliciclastic rocks, respectively) and never on the same bedding plane (Germs 1972, 1983; but see Warren *et al.* 2011), clear evidence of a robust and varied late Ediacaran ecosystem.

At the same time that the vendobionts became extinct (Seilacher 2007), metazoans diversified and began to dominate ecosystems near the Ediacaran–Cambrian boundary (Erwin & Tweedt 2011). This signal event may have been caused by great changes in environmental conditions related to supercontinent breakup (McKerrow *et al.* 1992), variations in sea level (Hallam 1984), nutrient crises, fluctuations in atmospheric oxygen (Shields-Zhou & Och 2011) and/or carbon dioxide levels (Brasier 1992), changes in ocean chemistry (Lowenstein *et al.* 2001), re-engineering of ecosystems, or, most likely, by a combination of these factors.

Within this context, the varied fossils in the Jacadigo and Corumbá groups comprise a practically unique assemblage within the Ediacaran period. Recent research (Meira 2011; Pacheco 2011; Pacheco *et al.* 2011a; Warren *et al.* in press) and new studies will certainly broaden knowledge of the latter phases of eukaryotic evolution in the Ediacaran. The ichnofossils from the Itajai Basin (Zucatti da Rosa 2005; Drukas & Basei 2009) will provide a further complementary view of this record. These studies, particularly those of the Jacadigo and Corumbá groups, will have global implications (Boggiani 1998; Gaucher *et al.* 2003), given the important occurrences of VSMs in the former group and, in the latter group, stromatolites, possible VSMs and phosphorite in the Bocaina Formation, and shelly fossils of *Cloudina* and organic carapaces of *Corumbella* in the Tamengo Formation (Fig. 2). The recent questioning (Freitas *et al.* 2011) of the glacial origin of the Rapitan-type iron formation in the Jacadigo Group and the diamictites of the Puga Formation, beneath the Corumbá Group near Corumbá (Urban *et al.* 1992; Alvarenga *et al.* 2009; Boggiani *et al.* 2010) will certainly force re-examination

of basic aspects of the sedimentary dynamics and evolutionary implications of the Snowball Earth hypothesis.

Temporal synchronicity of these units with other successions worldwide, which also present similar fossils and unusual lithologies may be established via chemostratigraphical correlation using C and Sr isotopes. For example, as observed in other carbonates in the latter part of the Ediacaran (after the Gaskiers glaciation at 583 Ma), two negative $\delta^{13}\text{C}$ excursions associated with the Shuram–Wonoka anomaly of Oman and Australia at ca. 551 (Burns & Matter 1993; Pell *et al.* 1993), just below the disappearance of typical early Ediacaran large spiny acritarchs on a global scale and the first occurrence of *Cloudina* shells and the disappearance of typical early Ediacaran large spiny acritarchs on a global scale, also appear to be recorded in the Tamengo Formation (Fig. 2). This global $\delta^{13}\text{C}$ variation has been attributed to the oxidation of vast amounts of dissolved organic carbon with extremely negative values in deep oceanic waters (Rothman *et al.* 2003; Shields-Zhou & Och 2011). A ubiquitous feature of the upper Tamengo Formation, on the other hand, is a positive $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ plateau around +3 to +5‰, associated with the occurrence of *Cloudina* and *Corumbella* (Boggiani *et al.* 2010). These values have been interpreted as indicating high rates of production and burial of organic carbon (with low $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$) and subsequent deposition of carbonate with high $\delta^{13}\text{C}$ values, coupled with increased release of oxygen to the atmosphere (Shields-Zhou & Och 2011).

The positive $\delta^{13}\text{C}$ plateau is thus consistent with the idea that favourable conditions for the origin or expansion of macroscopic metazoans existed around the time of deposition of the carbonates of the upper Tamengo Formation. Hence, it may not be merely coincidental, in this respect, that a firm organic or weakly mineralized skeleton in *Corumbella* (Pacheco 2011; Pacheco *et al.* 2011a; Warren *et al.* 2012), and that the earliest evidence of possibly predatory borings in thin-walled, biomineralized shells of *Cloudina* (in China) (Bengtson & Zhao 1992; Bengtson 1994; Hua *et al.* 2003, 2005) first appear at this time, although other causes (protists, worms and mineral grains) have been suggested (Bengtson & Zhao 1992). Therefore, of the four groups of Brazilian Precambrian fossils highlighted in this paper, it is the Corumbá Group that perhaps offers the best (and possibly a unique) opportunity to investigate a major issue in biospheric evolution, i.e., initial ecological relationships among early skeletal metazoans and the possible consequences of the introduction of competition and predation among macroscopic organisms upon trophic net complexity (Clapham & Narbonne 2002; Droser *et al.* 2006; Wood 2011; Warren *et al.* in press).

Final considerations

Despite the vast area occupied by Precambrian rocks in Brazil, the corresponding fossil record has been relatively little exploited. Traditionally, most papers dealing with this subject have focused on description and taxonomy rather than on paleobiological inference or biostratigraphical interpretation. Meanwhile, worldwide, in just the past few years, a series of

new techniques has been applied to the study of very ancient fossils, especially microfossils and chemical fossils – Raman spectroscopy and imagery, confocal laser scanning microscopy (Schopf & Kudryavtsev 2009), synchrotron X-ray microtomography (Chen *et al.* 2009), nanoSIMS (Oehler *et al.* 2009), micro-FTIR spectroscopy (Igisu *et al.* 2009), chemostratigraphy and others – that has elevated Precambrian paleobiological research to a new level of sophistication. Much of the technological development of many of these techniques have been directly stimulated by the concrete prospect of actually searching for fossil evidence of an ancient alien biosphere on Mars within a few decades. The needs of astrobiology in this endeavour require not only knowledge of Earth's most ancient life forms, but a well-founded understanding of paleontological practices and paleobiological concepts.

We have mentioned in this paper four different kinds of Brazilian Precambrian fossils of potential value for understanding biological evolution and the transformation of Earth's surface and atmosphere over time as well as for application to practical problems of geology, as in biostratigraphy. With respect to the Paleoproterozoic microbialites of the Quadrilátero Ferrífero, for instance, Bekker *et al.* (2003) conducted an initial geochemical investigation designed to test hypotheses regarding the atmosphere, oceanic chemistry and glacial events around the time of the Great Oxygenation Event at 2.3 Ga. Yet much remains to be done.

Few workers have investigated the organic-walled planktonic microfossils of the Brazilian Proterozoic, so that only the surface of their paleobiological and biostratigraphical significance has been touched. A first step forward in this regard would be the independent corroboration by other workers of the results that do exist and initiation of systematic formation-by-formation, basin-by-basin research programmes in Precambrian palynology.

Understanding of the paleobiology and global significance of the Ediacaran fossils in the Jacadigo (VSMs and microfossils) and Corumbá groups (microbialites, microfossils, macroalgae and metazoans) in the Corumbá region is already benefiting from recent detailed stratigraphic analyses (Oliveira 2010; Freitas *et al.* 2011; Warren 2011) and the application of such modern techniques as X-ray tomography (Pacheco and Leme in collaboration with Professor Cláudio Campi de Castro, Universidade de São Paulo), synchrotron X-ray microtomography (Pacheco and colleagues, in collaboration with the team of Professor Franz Pfeiffer, Technical University of Munich) and Raman spectroscopy (Sanchez & Fairchild 2012, and other works in collaboration with Drs Douglas Galante, Fabio Rodrigues, Professor Dalva Faria, Universidade de São Paulo, and Professor Dr Airton Martin, UniVap, São José dos Campos, SP).

The application of these and other techniques to the Precambrian Brazilian fossils discussed here offers great promise for delving more deeply into the biological affinities and ecological aspects of Precambrian life (Fedonkin & Waggoner 1997; Seilacher 1999; Narbonne 2004), with implications for the astrobiological search for basic life forms outside the limits of the terrestrial biosphere.

Acknowledgements

The authors thank Dr Douglas Galante and Dr Fabio Rodrigues for the opportunity to present this paper based on the lecture given by TRF at SPASA 2011, and Msc Guilherme Raffaeli Romero for technical support. Research presented here has been supported by grants from the Brazilian funding agencies Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

References

- Albani, A.E. *et al.* (2010). Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago. *Nature* **466**, 100–104.
- Almeida, F.F.M.de (1984). Província Tocantins. Setor sudoeste. In *O Pré-Cambriano do Brasil*, ed. Almeida, F.F.M.de. & Hasuy, Y. (coord.) pp. 265–281, São Paulo, Brazil, Edgard Blücher.
- Alvarenga, C.J.S., Moura, C.A.V., Gorayeb, P.S.S. & Abreu, F.A.M. (2000). Paraguay and Araguaia Belts. In *Tectonic Evolution of South America*, ed. Cordani, U.G., Milani, E.J., Thomaz Filho, A. & Campos, D.A. (Org.), *31st International Geological Congress*, Rio de Janeiro, vol. 1, 1st edn. p. 183–193.
- Alvarenga, C.J.S.de, Boggiani, P.C., Babinski, M., Dardenne, M.A., Figueiredo, M.F., Santos, R.V. & Dantas, E.L. (2009). The Amazonian paleocontinent. In *Neoproterozoic-Cambrian Tectonics, Global Change and Evolution: a Focus on Southwest Gondwana*, ed. Gaucher, C., Sial, A.N., Halverson, G.P. & Frimmel, H.E. p. 498. Elsevier, Amsterdam.
- Allwood, A.C., Walter, M.R., Kamber, B.S., Marshall, C.P. & Burch, I.W. (2006). Stromatolite reef from early Archean era of Australia. *Nature* **441**, 714–718.
- Anbar, A.D. & Knoll, A.H. (2002). Proterozoic ocean chemistry and evolution: a bioinorganic bridge? *Science* **297**(5584), 1137–1142.
- Babcock, L.E., Grunow, A.M., Sadowski, G.R. & Leslie, S.A. (2005). *Corumbella*, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **220**, 7–18.
- Babinski, M., Chemale, F. Jr. & Van Schmus, W.R. (1995). The Pb/Pb age of the Minas Supergroup carbonate rocks, Quadrilátero Ferrífero, Brazil. *Precambrian Res.* **72**, 235–245.
- Babinski, M., Trindade, R.I.F., Alvarenga, C.J.S., Boggiani, P.C., Liu, D., Santos, R.V. & Brito Neves, B.B. (2006). Chronology of neoproterozoic ice ages in Central Brazil. In *Short Papers, Fifth South American Symposium on Isotope Geology*, Punta del Leste, pp. 223–226.
- Babinski, M., Boggiani, P.C., Fanning, M., Simon, C.M. & Sial, A.N. (2008). U-Pb shrimp geochronology and isotope chemostratigraphy (C, O, Sr) of the Tamengo Formation, southern Paraguay belt, Brazil. In *Proceedings of the Sixth South American Symposium on Isotope Geology*, San Carlos de Bariloche, 2008, p. 160.
- Barley, M.E., Bekker, A. & Krapez, B. (2005). Late Archean to early Paleoproterozoic global tectonics, environmental change and the rise of atmospheric oxygen. *Earth Planet Sci. Lett.* **238**, 156–171.
- Bekker, A. & Eriksson, K.A. (2003). A Paleoproterozoic drowned carbonate platform on the southeastern margin of the Wyoming Craton: a record of the Kenorland breakup. *Precambrian Res.* **120**, 327–364.
- Bekker, A., Kaufman, A.J., Karhu, J.A., Beukes, N.J., Swart, Q.D., Coetzee, L.L. & Eriksson, K.A. (2001). Chemostratigraphy of the Paleoproterozoic Duitschland Formation, South Africa: implications for coupled climate change and carbon cycling. *Am. J. Sci.* **301**, 261–285.
- Bekker, A., Sial, A.N., Karhu, J.A., Ferreira, V.P., Noce, C.M., Kaufman, A.J., Romano, A.W. & Pimentel, M.M. (2003). Chemostratigraphy of carbonates from the Minas Supergroup, Quadrilátero Ferrífero (Iron Quadrangle), Brasil: a stratigraphic record of Early Proterozoic atmosphere, biogeochemical and climatic change. *Am. J. Sci.* **303**, 865–904.

- Bengtson, S. (1994). The advent of animal skeletons. In *Early Life on Earth*, ed. Bengtson, S., pp. 412–425, Columbia University Press, New York.
- Bengtson, S. & Zhao, Y. (1992). Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons. *Science* **257**, 367–369.
- Bengtson, S., Rasmussen, B. & Krapez, B. (2007). The Paleoproterozoic megascopic Stirling biota. *Paleobiology* **33**(3), 351–381.
- Bertolino, L.C. & Pires, F.R.M. (1995). Novas ocorrências de estruturas estromatolíticas nas rochas carbonáticas da Formação Gandarela, Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *Anais do 8^o Simpósio de Geologia de Minas Gerais, Boletim* **13**, 97.
- Bloeser, B., Schopf, J.W., Horodyski, R.J. & Breed, W.J. (1977). Chitinozoans from the Late Precambrian Chuar Group of the Grand Canyon, Arizona. *Science* **18**, 676–679.
- Boggiani, P.C. (1998). Análise Estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozóico) – Mato Grosso do Sul. *Doctoral Thesis*, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, p. 181.
- Boggiani, P.C. & Gaucher, C. (2004). Cloudina from Itapucumi Group (Vendian, Paraguay): age and correlation. In *First Symposium on Neoproterozoic–Early Paleozoic Events in SW-Gondwana*, pp. 13–15. Extended Abstracts, São Paulo.
- Boggiani, P.C., Gaucher, C., Sial, A.N., Babinsky, M., Simon, C.M., Riccomini, C., Ferreira, V.P. & Fairchild, T.R. (2010). Chemostratigraphy of the Tamengo Formation (Corumbá Group, Brazil): a contribution to the calibration of the Ediacaran carbon-isotope curve. *Precambrian Res.* **182**, 382–401.
- Bosak, T., Lahr, D.J.G., Pruss, S.B., Msdonald, F.A., Dalton, L. & Matys, E. (2011). Agglutinated tests in post-Sturtian cap carbonates of Namibia and Mongolia. *Earth Planet. Sci. Lett.* **308**, 29–40.
- Brain, C.K., Prave, A.R., Hoffmann, K., Fallick, A.E., Botha, A., Herd, D. A., Sturrock, C., Young, I., Condon, D.J. & Allison, S.G. (2012). The first animals: ca. 760-million-years-old-sponge-like fossils from Namibia. *S. Afr. J. Sci.* **108**(1/2), 1–8.
- Brasier, M.D. (1992). Background to the Cambrian explosion. *J. Geol. Soc.* **149**, 585–587.
- Brasier, M.D. & Antcliffe, J.B. (2009). Evolutionary relationships within the Avalonian Ediacara biota: new insights from laser analysis. *J. Geol. Soc.* **166**, 363–384.
- Brasier, M.D., Cowie, J.W. & Taylor, M.E. (1994). Decision on the Precambrian–Cambrian boundary stratotype. *Episodes* **17**, 3–8.
- Brasier, M., McLoughlin, N., Green, O. & Wacey, D. (2006). A fresh look at the fossil evidence for early Archaean cellular life. *Philos. Trans. R. Br. Soc.* **361**, 887–902.
- Brocks, J.J., Logan, G.A., Buick, R. & Summons, R.E. (1999). Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. *Science* **5439**(285), 1033–1036.
- Budd, G.E. (2008). The earliest fossil record of animals and its significance. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **363**, 1425–1434.
- Butterfield, N.J. (2000). *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the mesoproterozoic/neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology* **26**(3), 386–404.
- Butterfield, N.J. (2011). Terminal developments in Ediacaran embryology. *Science* **334**, 1655–1696.
- Burns, S.J. & Matter, A. (1993). Carbon isotope record of the latest Proterozoic from Oman. *Ecol. Geol. Helv.* **86**(2), 595–607.
- Buss, L.W. & Seilacher, A. (1994). The Phylum Vendobionta: a sister group of the Eumetazoa? *Paleobiology* **20**, 1–4.
- Canfield, D.E. (1998). A new model for Proterozoic ocean chemistry. *Nature* **369**, 450–453.
- Canfield, D.E., Poulton, S.W., Knoll, A.H., Narbonne, G.M., Ross, G., Goldberg, T. & Strauss, H. (2008). Ferruginous conditions dominated later neoproterozoic deep-water chemistry. *Science* **321**, 949–952.
- Catling, D.C. & Claire, M.W. (2005). How Earth's atmosphere evolved to an oxic state: a status report. *Earth Planet. Sci. Lett.* **237**(1–2), 1–20.
- Catling, D.C., Glein, C.R., Zahnle, K.J. & McKay, C.P. (2005). Why O₂ is required by complex life on habitable planets and the concept of planetary 'oxygenation time'. *Astrobiology* **5**, 415–438.
- Chen, J.Y., Bottjer, D.J., Oliveri, P., Dornbos, S.Q., Gao, F., Ruffins, S., Chi, H., Li, C.W. & Davidson, E.H. (2004). Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian. *Science* **305**, 218–222.
- Chen, Z., Bengtson, S., Zhou, C.M., Hua, H. & Yue, Z. (2008). Tube structure and original composition of *Sinotubulites*: shelly fossils from the late Neoproterozoic in southern Shaanxi, China. *Lethaia* **41**, 37–45.
- Chen, J.Y. et al. (2009). Phase contrast synchrotron X-ray microtomography of Ediacaran (Doushantuo) metazoan microfossils: phylogenetic diversity and evolutionary implications. *Precambrian Res.* **173**, 191–200.
- Ciguel, J.H.G., Góis, J.R. & Aenolaza, F.G. (1992). Ocorrência de icnofósseis em depósitos molássicos da Formação Camarinha (Neoproterozoico III – Cambriano Inferior), no Estado do Paraná, Brasil. *Serie Correl. Geol.* **9**, 157–158.
- Clapham, M.E. & Narbonne, G.M. (2002). Ediacaran epifaunal tiering. *Geology* **30**, 627–630.
- Cohen, P.A., Knoll, A.H. & Kodner, R.B. (2009). Large spinose microfossils in Ediacaran rocks as setting stages of early animals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **106**, 6519–6524.
- Conway Morris, S. (1992). Burgess Shale-type faunas in the context of the 'Cambrian explosion': a review. *J. Geol. Soc.* **146**, 631–636.
- Conway Morris, S. (2000). Evolution: bringing molecules into the fold. *Cell* **100**, 1–11.
- Conway Morris, S., Mattes, B.W. & Menge, C. (1990). The early skeletal organism *Cloudina*: new occurrences from Oman and possibly China. *J. Sci.* **290**, 245–260.
- Couëffé, R. & Vecoli, M. (2011). New sedimentological and biostratigraphic data in the Kwahu Group (Meso- to Neo- Proterozoic), southern margin of the Volta Basin, Ghana: stratigraphic constraints and implications on regional lithostratigraphic correlations. *Precambrian Res.* **189**, 155–175.
- Da Rosa, A.A.S., Paim, P.S.G., Chemale, F. Jr., Zucatti Da Rosa, A.L. & Girardi, R.V. (1997). The 'state-of-art' of the Cambrian Itajaí Basin (Southern Brazil). In *18^o IAS Regional European Meeting of Sedimentology*, Heidelberg, September 2–4, 1997, p. 112.
- Dardenne, M.A. & Campos Neto, M.C. (1975). Estromatólitos colunares na série Minas (MG). *Rev. Brasil. Geoci.* **5**, 99–105.
- Droser, M.L., Gehling, J.G. & Jensen, S.R. (2006). Assemblage palaeoecology of the Ediacara biota: the unabridged edition? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **232**(2–4), 131–147.
- Drukas, C.O. & Basei, M.A.S. (2009). Proveniência e idade dos sedimentos do Grupo Itajaí, SC, Brasil. In *Boletim de Resumos Expandidos, Simpósio 45 anos de Geocronologia no Brasil*, expanded abstract 1, pp. 239–241.
- Dzik, J. (2003). Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Integr. Comp. Biol.* **43**, 114–126.
- Erwin, D.H. & Tweedt, S. (2011). Ecological drivers of the Ediacaran–Cambrian diversification of Metazoa. *Evol. Ecol.* **26**, 417–433.
- 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**(6059), 1091–1097.
- Fairchild, T.R., Barbour, A.P. & Haralyi, N.L.E. (1978). Microfossils in the 'Eopaleozoic' Jacadigo Group at Urucum, Mato Grosso, Southwest Brazil. *Bol. Inst. Geoci.* **9**, 74–79.
- Fedonkin, M.A. (2003). The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record. *Palaeontol. Res.* **7**, 9–41.
- Fedonkin, M.A. & Waggoner, B.M. (1997). The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. *Nature* **388**, 868–871.
- Fedonkin, M.A., Simonetta, A. & Ivantsov, A.Y. (2007). New data on *Kimberella*, the Vendian mollusk-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications. *Geol. Soc., Lond., Sp. Publ.* **286**, 157–179.
- Fontaneta, G.T. (2012). Dolomitização e fosfogênese na Formação Bocaina, Grupo Corumbá (Ediacarano). *Master's Degree Dissertation*, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, p. 139.
- Freitas, B.T., Warren, L.V., Boggiani, P.C., De Almeida, R.P. & Piacentini, T. (2011). Tectono-sedimentary evolution of the Neoproterozoic BIF-bearing Jacadigo. *Sediment. Geol.* **238**, 48–70.
- Gaucher, C. & Germs, G.J.B. (2006). Recent advances in South African Neoproterozoic–Early Palaeozoic biostratigraphy: correlation of the

- Cango Cavez and Gamtoos Groups and acritarchs of the Sardinia Bay Formation, Saldania Belt. *S. Afr. J. Geol.* **109**, 193–214.
- Gaucher, C., Boggiani, P.C., Sprechman, 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 Res.* **120**, 241–278.
- Gaucher, C., Frimmel, H.E. & Germs, G.J.B. (2005). Organic-Walled microfossils and biostratigraphy of the upper Port Nolloth Group (Namibia): implications for latest Neoproterozoic glaciations. *Geol. Mag.* **142**, 539–559.
- Germs, G.J.B. (1972). New shelly fossils from Nama Group, South West Africa. *Am. J. Sci.* **272**, 752–761.
- Germs, G.J.B. (1983). Implications of a sedimentary facies and depositional environmental analysis of the Nama Group in South West Africa. *Geol. Soc. S. Afr. Spec. Publ.* **11**, 89–114.
- Grant, S.W.F. (1990). Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossil for the terminal Proterozoic. *Am. J. Sci.* **290**, 261–294.
- Grey, K. (2005). Ediacaran palynology of Australia. *Mem. Assoc. Australas. Palaeontol.* **31**, 439.
- Grotzinger, J.P., Watters, W.A. & Knoll, A.H. (2000). Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia. *Paleobiology* **26**(3), 334–359.
- Guadagnin, F., Chemale, F. Jr., Dussin, I.A., Jelinek, A.R., Santos, M.N., Borba, M.L., Justino, D., Bertotti, A.L. & Alessandretti, L. (2010). Depositional age and provenance of the Itajaí Basin, Santa Catarina State, Brazil: implications for SW Gondwana correlation. *Precambrian Res.* **180**, 156–182.
- Hagadorn, J.W. & Waggoner, B. (2000). Ediacaran fossils from the southwestern Great Basin, United States. *J. Paleontol.* **74**, 349–359.
- Hahn, G. & Pflug, H.D. (1985). Die Cloudinidae n. fam., Kalk-Röhren aus dem Vendium und Unter-Kambrium. *Senckenbergiana Lethaea* **65**, 413–431.
- Hahn, G., Hahn, R., Leonardos, O.H., Pflug, H.D. & Walde, D.H.G. (1982). Kfrperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungprekambrium Brasiliens. *Geol. Paleontol.* **16**, 1–18.
- Hallam, A. (1984). Pre-quaternary sea-level changes. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **12**, 205–243.
- Halverson, G.P., Hurtgen, M.T., Porter, S.M. & Collins, A.S. (2009). Neoproterozoic-Cambrian biogeochemical evolution. In *Neoproterozoic-Cambrian Tectonics, Global Change and Evolution: a Focus on Southwestern Gondwana*, ed. Gaucher, C., Sial, A.N., Halverson, G.P. & Frimmel, H.E., vol. 16, pp. 351–365. Developments in Precambrian Geology. Elsevier, the Netherlands.
- Han, T.M. & Runnegar, B. (1992). Megascopic eukariotik algae from the 2.1-billion-year-old neaunee iron-formation, Michigan. *Science* **257**, 232–235.
- Heaman, L.M. (1997). Global mafic magmatism at 2.45 Ga: remnants of an ancient large igneous province? *Geology* **25**, 299–302.
- Hidalgo, R.L.L. (2007). Vida após as glaciações globais neoproterozóicas: um estudo microfossilífero de capas carbonáticas dos Crátos do São Francisco e Amazônico. *Doctoral Thesis*, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, p. 195.
- Hofmann, H.J. & Chen, J. (1981). Carbonaceous megafossils from the Precambrian (1800 Ma) near Jixian, northern China. *Can. J. Earth Sci.* **18** (3), 443–447.
- Hofmann, H.J. & Mountjoy, E.W. (2001). Namacalathus-Cloudina assemblage in Neoproterozoic Miette Group (Byng Formation), British Columbia: Canadá's oldest shelly fossils. *Geology* **29**(12), 1091–1094.
- Hoffman, P.F. & Schrag, D.P. (2002). The snowball earth hypothesis: testing the limits of global change. *Terra Nova* **14**, 129–155.
- Hoffman, P.F., Kaufman, A.J., Halverson, G.P. & Schrag, D.P. (1998). A Neoproterozoic Snowball Earth. *Science* **281**, 1342–1346.
- Holland, H.D. (2002). Volcanic gases, black smokers, and great oxidation event. *Geochim. Cosmochim. Acta* **66**(21), 3811–3826.
- Holland, H.D. (2009). Why the atmosphere became oxygenated: a proposal. *Geochim. Cosmochim. Acta* **73**(18), 5241–5255.
- Hua, H., Pratt, B.R. & Zhang, L.Y. (2003). Borings in *Cloudina* shells: complex predator–prey dynamics in the terminal Neoproterozoic. *Palaeos* **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**, 277–280.
- Huldtgren, T., Cunningham, J.A., Yin, C., Stampanoni, M., Marone, F., Donoghue, P.C.J. & Bengtson, S. (2011). Fossilized nuclei and germination structures identify Ediacaran 'animal Embryos' as encysting protists. *Science* **334**, 1696–1699.
- Huntley, J.W., Xiao, S. & Kowalewski, M. (2006). 1.3 Billion years of acritarch history: an empirical morphospace approach. *Precambrian Res.* **144**, 52–68.
- Igisu, M., Ueno, Y., Shimojima, M., Nakashima, S.M., Awramik, S.M., Ohta, H. & Maruyama, S. (2009). Micro-FTIR spectroscopic signatures of bacterial lipids in proterozoic microfossils. *Precambrian Res.* **173**, 19–26.
- Javaux, E.J., Knoll, A.H. & Walter, M.R. (2003). Recognizing and interpreting the fossils of early eukaryotes. *Origins Life Evol. Biosph.* **33**, 75–94.
- Karlstrom, K.E. et al. (2000). Chuar Group of the Grand Canyon: Record of breakup of Rodinia, associated change in the global carbon cycle, and ecosystem expansion by 740 Ma. *Geology* **28**(7), 619–622.
- Kasting, J.F., Pavlov, A.A. & Siefert, J.L. (2001). A coupled ecosystem-climate model for predicting the methane concentration in the Archean atmosphere. *Origins Life Evol. Biosph.* **31**, 271–285.
- Kirschvink, J.L., Gaidos, E.J., Bertani, L.E., Beukes, N.J., Gutzmer, J., Maepa, L.N. & Steinberger, R.E. (2000). Paleoproterozoic snowball Earth: extreme climatic and geochemical global change and its biological consequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **97**, 1400–1405.
- Knoll, A.H. (2003). *Life on a Young Planet – The First Three Billion Years of Evolution on Earth*, p. 277. Princeton University Press, Princeton/Oxford.
- Knoll, A.H. & Bambach, R.K. (2000). Directionality in the history of life: diffusion from the left wall or repeated scaling of the right? *Paleobiology* **26**(4), 1–14.
- Knoll, A.H., Javaux, E.J., Hewitt, D. & Cohen, P. (2006). Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Phil. Trans. R. Soc.* **361**, 1023–1038.
- Kontorovich, A.E. et al. (2008). A section of Vendian in the east of West Siberian Plate (based on data from the Borehole Vostok 3). *Russ. Geol. Geophys.* **49**, 932–939.
- Kopp, R.E., Kirschvink, J.L., Hilburn, I.A. & Nash, C.Z. (2005). The Paleoproterozoic snowball Earth: a climate disaster triggered by the evolution of oxygenic photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **102**, 11131–11136.
- Laflamme, M., Xiao, S. & Kowalewski, M. (2009). Osmotrophy in modular Ediacara organisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **106**(34), 14438–14443.
- Lamb, D.M., Awramik, S.M., Chapman, D.J. & Zhu, S. (2009). Evidence for eukaryotic diversification in the 180 million year old Changzhougou Formation, North China. *Precambrian Res.* **173**, 93–104.
- Leipnitz, I.I., Paim, P.S.G., Da Rosa, A.A.S., Zucatti Da Rosa, A.L. & Nowatzki, C.H. (1997). Primeira Ocorrência de Chancelloriidae no Brasil. In *Congresso Brasileiro de Paleontologia. Boletim de Resumos*, p. 1.
- Love, G.D. et al. (2009). Fossil steroids record the appearance of demospongiae during the cryogenian period. *Nature* **457**, 718–721.
- Lowenstein, T.K., Timofeeff, M.N., Brennan, S.T., Hardie, L.A. & Demicco, R.V. (2001). Oscillations in Phanerozoic seawater chemistry: evidence from fluid inclusions. *Science* **294**, 1086–1088.
- McFadden, K.A., Xiao, S., Zhou, C. & Kowalewski, M. (2009). Quantitative evaluation of the biostratigraphic distribution of acanthomorphic acritarchs in the Ediacaran Doushantuo formation in the Yangtze Gorges area, South China. *Precambrian Res.* **173**, 170–190.
- McKerrow, W.S., Scotese, C.R. & Brasier, M.D. (1992). Early Cambrian continental reconstructions. *J. Geol. Soc., London* **149**(4), 599–606.
- Meira, F.V.E. (2011). Caracterização Tafonômica e estratigráfica de *Cloudina lucianoii* (Beurlen & Sommer, 1957) Zaine & Fairchild, 1985, no Grupo Corumbá, ediacarano do sudeste do Brasil. *Master's Degree Dissertation*, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, p. 115.

- Mills, B., Watson, A.J., Goldbatt, C., Boyle, R. & Lenton, T.M. (2011). Timing of Neoproterozoic glaciations linked to transport-limited global weathering. *Nature Geosci.* **4**, 861–864.
- Moczydlowska, M. (2005). Taxonomic review of some Ediacaran acritarchs from the Siberian platform. *Precambrian Res.* **136**(3–4), 283–307.
- Moczydlowska, M. (2008a). New records of late Ediacaran microbiota from Poland. *Precambrian Res.* **167**, 71–92.
- Moczydlowska, M. (2008b). The Ediacaran microbiota and the survival of Snowball Earth conditions. *Precambrian Res.* **167**(1–2), 1–15.
- Mojzsis, S.J., Arrhenius, G., McKeegan, K.D., Harrison, T.M., Nutman, A.P. & Friend, C.R.L. (1996). Evidence for life on Earth before 3,800 million years ago. *Nature* **384**, 55–59.
- Nagy, R.M., Porter, S.M., Dehler, C.M. & Shen, Y. (2009). Biotic turnover driven by eutrophication before the Sturtian low-latitude glaciation. *Nature GeoSci.* **2**, 415–418.
- Narbonne, G.M. (2004). Modular construction of early Ediacaran complex life forms. *Science* **305**, 1141–1144.
- Narbonne, G.M. (2005). Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **33**, 421–442.
- Narbonne, G.M. (2011). When life got big. *Nature* **470**, 339–340.
- Netto, R.G. & Zucatti Da Rosa, A.L. (1997). Registro icnofossilífero da Bacia do Itajaí, SC: Uma primeira visão. In *Congresso Brasileiro de Paleontologia, 15, Boletim de Resumos*, p. 136.
- Netto, R.G., Paim, P.S.G. & Da Rosa, C.L.M. (1992). Informe preliminar sobre a ocorrência de traços fósseis nos sedimentitos das bacias do Camaquã e Santa Barbara. In *I Workshop sobre Bacias Molássicas Brasileiras, São Leopoldo, RS, agosto de 1992*, expanded abstracts: 90–96.
- Nogueira, A.C.R., Riccomini, C., Sial, A.N., Moura, C.A.V., Trindade, R.I. F. & Fairchild, T.R. (2007). Carbon and strontium isotope fluctuations and paleocean changes in the Late Neoproterozoic Araras carbonate platform, southern Amazon Craton, Brazil. *Chem. Geol.* **237**, 168–190.
- Nogueira, V.L. et al. (1998). Projeto Bonito-Aquidauana. Relatório final. Goiânia, DNP/CPRM, 14 v. (Relatório do Arquivo Técnico da DGM, 2744).
- Nutman, A.P. (2007). Apatite recrystallisation during prograde metamorphism, Cooma, SE Australia: implications for using apatite-graphite association as a biotracer in ancient metasediments. *Austr. J. Earth Sci.* **54**, 1023–1032.
- Oehler, D.Z., Robert, F., Walter, M.R., Sugitani, K., Allwood, A., Meibom, A., Mostefaoui, S., Selo, M., Thomen, A. & Gibson, E.K. (2009). NanoSIMS: Insights to biogenicity and syngeneity of Archean carbonaceous structures. *Precambrian Res.* **173**, 70–78.
- Ohmoto, H. (2003). Reply to comments by H. D. Holland on 'The oxygen geochemical cycle: Dynamics and stability'. *Geochim. Cosmochim.* **67**(4), 791–795.
- Olcott, A.N., Sessions, A.L., Corsetti, F.A., Kaufman, A.J. & Oliveira, T.F. (2005). Biomarker evidence for photosynthesis during Neoproterozoic glaciation. *Science* **310**, 471–474.
- Oliveira, R.S. (2010). Depósitos de Rampa carbonática neoproterozóica do Grupo Corumbá, região de Corumbá, Mato Grosso. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará, Belém, PA, Brazil. p. 88.
- Pacheco, M.L.A.F. (2011). Raman spectra of the Ediacaran fossil *Corumbella weneri* Hahn et al. (1982). In *São Paulo Advanced School of Astrobiology, 2 São Paulo, SP. Abstracts, 2011, v. 1*.
- Pacheco, M.L.A.F., Leme, J.M. & Fairchild, T.R. (2010a). Re-evaluation of the morphology and systematic affinities of *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982, Tamengo Formation (Ediacaran), Corumbá, Brazil. In *X Congresso Argentino de Paleontologia y Bioestratigrafia, VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, La Plata, Argentina, Libro de resúmenes, p. 193.
- Pacheco, M.L.A.F., Leme, J.M. & Fairchild, T.R. (2010b). Reinterpretação de atributos morfológicos de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Bacia Corumbá, Mato Grosso do Sul) por meio de uma análise tafonômica básica. In *PALEO SP 2010, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Rio Claro. Livro de resumos da PALEO SP 2010, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2010*. CD-Rom.
- Pacheco, M.L.A.F., Leme, J.M. & Machado, A.F. (2011a). Taphonomic analysis and geometric modelling for the reconstruction of the Ediacaran metazoan *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Tamengo Formation, Corumbá Group, Brazil). *J. Taphon.* **9**(4), available online.
- Pacheco, M.L.A.F., Leme, J.M. & Fairchild, T.R. (2011b). Análise tafonômica de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Grupo Corumbá, Mato Grosso do Sul): alterações morfológicas e implicações no estabelecimento de afinidades taxonômicas. In *XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Natal, RN. Atas do XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2011*, vol. 22, pp. 449–452.
- Paim, P.S.G., Leipnitz, I., Netto, R.G., Da Rosa, A.A.S. & Zucatti Da Rosa, A.L. (1997). Preliminary report on the occurrence of *Chancelloria* sp. in the Itajaí Basin, Southern Brazil. *Rev. Brasil. Geoci.* **27**(3), 303–308.
- Palacios, T. (1989). Microfósiles de pared orgánica del Proterozoico superior (region central de la Peninsula Ibérica). *Mem. Museo Paleontol. Univ. Zaragoza* **3**(2), 1–91.
- Pavlov, A.A., Kasting, J.F., Brown, L.L., Rages, K.A. & Freedman, R. (2000). Greenhouse warming CH₄ in the atmosphere of early Earth. *J. Geophys. Res.* **105**, 981–990.
- Pell, S.D., McKirdy, D.M., Jansyn, J. & Jenkins, R.J.F. (1993). Ediacaran carbon isotope stratigraphy of South Australia – an initial study. *Trans. R. Soc. S. Austr.* **117**(4), 153–161.
- Peng, Y., Bao, H. & Yuan, X. (2009). New morphological observations for Paleoproterozoic acritarchs from Chuanlinggou Formation, North China. *Precambrian Res.* **168**, 223–232.
- Peterson, K.J. & Butterfield, N.J. (2005). Origin of the Eumetazoa: testing ecological predictions of molecular clocks against Proterozoic fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **102**, 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 record. *Phil. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* **363**(1469), 1435–1443.
- Pierrehumbert, R.T., Abbot, D.S., Voigt, A. & Knoll, D. (2011). Climate of the Neoproterozoic. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **39**, 417–460.
- Pimentel, M.M., Rodrigues, J.B., Giustina, M.E.S.D. & Junges, S.L. (2009). Evolução Geológica da Faixa Brasília com base em dados de proveniência de sedimentos detríticos usando LAM-ICPMS. In *XI Simpósio de Geologia do Centro-Oeste, Programa de resumos: Cuiabá, Mato Grosso, Brazil*, p. 31.
- Porter, S.M. (2004). The fossil record of early eukaryotic diversification. *Paleontol. Soc. Papers* **10**, 35–50.
- Porter, S.M. (2011). The rise of predators. *Geology* **39**(6), 607–608.
- Porter, S.M. & Knoll, A.H. (2000). Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology* **26**(3), 360–385.
- Porter, S.M., Meisterfeld, R. & Knoll, A. (2003). Vase-shaped microfossils from the neoproterozoic chuar group, grand canyon: a classification guided by modern testate amoebae. *J. Paleontol.* **77**(3), 409–429.
- Rasmussen, B., Fletcher, I.R., Brocks, J.J. & Kilburn, M.R. (2008). Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature* **455**, 1101–1104.
- Rothman, D.H., Hayes, J.M. & Summons, R.E. (2003). Dynamics of the Neoproterozoic carbon cycle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **100**(14), 8124–8129.
- Sallun-Filho, W. & Fairchild, T.R. (2005). Um passeio pelo passado no shopping: estromatólitos no Brasil. *Rev. Ciênc. Hoje* **37**, 22–29.
- Sanchez, E.A.M. & Fairchild, T.R. (2012). Raman spectroscopy as an useful tool for fossil biogenicity questions: example from Goiás, Brazil. In *Workshop on Applied Raman Spectroscopy, oral communication, 23–25 April, 2012, São Paulo, Brazil*.
- Schidlowski, M. (2001). Carbon isotopes as biogeochemical recorders of life over 3.8 Ga of Earth history: evolution of a concept. *Precambrian Res.* **106**(1–2), 117–134.
- Schobbenhaus, C. & Brito-Neves, B.B. (2003). A geologia do Brasil no contexto da Plataforma Sul-Americana. In *Geologia, Tectônica e Recursos Minerais do Brasil*, ed. Bizzi, L.A., Schobbenhaus, C., Vidotti, R.M. &

- Alves, J.H., pp. 5–54. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais – Geological Survey of Brazil, Brasília.
- Schopf, J.W. (2006). The first billion years: when did life emerge? *Elements* 2, 229–233.
- Schopf, J.W. & Kudryavtsev, A.B. (2009). Confocal laser scanning microscopy and Raman imagery of ancient microscopic fossils. *Precambrian Res.* 173, 39–49.
- Seilacher, A. (1989). Vendozoa: organic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia* 2, 229–239.
- Seilacher, A. (1999). Biomat-related lifestyles in the Precambrian. *Palaios* 14, 86–93.
- Seilacher, A. (2007). The nature of vendobionts. In *The rise and fall of Ediacaran Biota*, ed. Vickers-Rich, P. & Komarower, P., vol. 286, pp. 387–397. Geological Society, London, Special Publications.
- Seilacher, A., Grazhdankin, D. & Legouta, A. (2003). Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontol. Res.* 7(1), 43–54.
- Sergeev, V.N. (2006). The importance of Precambrian microfossils for modern biostratigraphy. *Paleontol. J.* 40(5), 664–673.
- Shen, Y., Zhang, T. & Hoffman, P.F. (2008). On the coevolution of Ediacaran oceans and animals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105(21), 7376–7381.
- Shields-Zhou, G. & Och, L. (2011). The case for a Neoproterozoic oxygenation event: geochemical evidence and biological consequences. *GSA Today* 3(21), 4–11.
- Silva, L.C. & Dias, A.deA. (1981). Os segmentos mediano e setentrional do Escudo Catarinens. In *Congresso Brasileiro de Geologia, Anais*, pp. 2590–2598.
- Simon, C.M. 2007. *Químioestratigrafia isotópica (C, O, Sr) dos carbonatos da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, MS*. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, end of course paper, p. 43.
- Simonetti, C. (1994). Paleobiologia de sedimentos Meso e Neoproterozoicos da porção meridional do Cráton do São Francisco. *Master's Degree Dissertation*, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, p. 137.
- Simonetti, C. & Fairchild, T.R. (2000). Proterozoic microfossils from subsurface siliciclastic rocks of the São Francisco Craton, south-central Brazil. *Precambrian Res.* 103, 1–29.
- Souza, P.C. & Müller, G. (1984). Primeiras estruturas algais comprovadas na Formação Gandarela, Quadrilátero Ferrífero. *Rev. Esc. Minas* 37(2), 13–21.
- Urban, H., Stribny, B. & Lippolt, H. (1992). Iron and manganese deposits of the urucum district, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Econ. Geol.* 87, 1375–1392.
- Vieira, L.C., Trindade, R.I.F., Nogueira, A.C.R. & Ader, M. (2007). Identification of a Sturtian cap carbonate in the Neoproterozoic Sete Lagoas carbonate platform, Bambuí Group, Brazil. *C. R. Geosci.* 339, 240–258.
- Wacey, D., Kilburn, M., Saunders, M., Cliff, J. & Brasier, M.D. (2011). Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia. *Nature Geosci.* 4, 698–702.
- Waldbauer, J.R., Sherman, L.S., Summer, D.Y. & Summons, R.E. (2009). Late Archean molecular fossils from the Transvaal Supergroup record the antiquity of microbial diversity and aerobicity. *Precambrian Res.* 169, 28–47.
- Walde, D.H.G., Leonardos, O.H., Hahn, G., Hahn, R. & Pflug, H. (1982). The first Precambrian megafossil from South América, *Corumbella wernerii*. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 54(2), 461.
- Warren, L.V. (2011). Evolução de sucessões Sedimentares Proterozóicas no Paraguai Setentrional. *Doctoral Thesis*, Universidade de São Paulo, p. 257.
- Warren, L.V., Fairchild, T.R., Gaucher, C., Boggiani, P.C., Poiré, D.G., Anelli, L.E. & Inchausti, J.C.G. (2011). Corumbella and *in situ* Cloudina in association with thrombolites in the Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay. *Terra Nova* 23, 382–389.
- Warren, L.V., Pacheco, M.L.A.F., Fairchild, T.R., Simões, M.G., Riccomini, C., Boggiani, P.C. & Cáceres, A.A. (2012) The Dawn of animal skeletogenesis: ultrastructural analysis of Ediacaran metazoan *Corumbella wernerii*. *Geology* (In press).
- Westall, F. (2005). Early life on earth and analogies to mars. In *Advances in Astrobiology and Biophysics Series*, ed. Tokano, T., p. 45. Springer-Verlag, Berlin.
- Willman, S. & Moczydlowska, M. (2008). Ediacaran acritarch biota from the Giles 1 drillhole, Officer Basin, Australia, and its potential for biostratigraphic correlation. *Precambrian Res.* 162, 498–530.
- Wood, R.A. (2011). Paleocology of the earliest skeletal metazoan communities: Implications for early biomineralization. *Earth-Sci. Rev.* 106(1–2), 184–190.
- Xiao, S. & Knoll, A.H. (2000). Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation in Weng'an, Guizhou, South China. *J. Paleontol.* 74(5), 767–788.
- Xiao, S. & Laflamme, M. (2009). On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends Ecol. Evol.* 24, 31–40.
- Xiao, S., Yuan, X. & Knoll, A.H. (2000). Eumetazoan fossil in terminal Proterozoic phosphorites? *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 97(25), 13684–13689.
- Yan, Y. (1991). Shale-facies microflora from Changzhongou Formation (Changcheng System) in Pangjiapu Region, Hebei, China. *Acta Micropaleontol. Sin.* 8(2), 183–195.
- Yuan, X., Chen, Z., Xiao, S., Zhou, C. & Hua, H. (2011). An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. *Nature* 470, 390–393.
- Zaine, M.F. (1991). Análise dos fósseis de parte da Faixa Paraguai (MS, MT) e seu contexto temporal e paleoambiental. *Doctoral Thesis*, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, p. 218.
- Zaine, M.F. & Fairchild, T.R. (1987). Novas considerações sobre os fósseis da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, SW do Brasil. In *X Congresso Brasileiro De Paleontologia, Anais, Rio de Janeiro*, vol. 2, pp. 797–806.
- Zaine, M.F., Simonetti, C. & Fairchild, T.R. (1989). Estudo micropaleontológico de vased-shaped microfossils da Fm. Urucum, Grupo Jacadigo, Mato Grosso do Sul. In *XI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Curitiba, Resumo das Comunicações*, vol. 1, pp. 6–7.
- Zang, W. (1995). Early Neoproterozoic sequence stratigraphy and acritarch biostratigraphy, eastern Officer Basin, South Australia. *Precambrian Res.* 74, 119–175.
- Zhang, Z. (1986). Clastic facies microfossils from Chuanlinggou Formation (1800 Ma) near Jixian, North China. *J. Micropaleontol.* 5(2), 9–16.
- Zhou, C.M., Xie, G.W., McFadden, K., Xiao, S.H. & Yuan, X.L. (2007). The diversification and extinction of Doushantou–Pertatataka acritarchs in South China: cause and biostratigraphic significance. *Geol. J.* 42, 229–262.
- Zucatti Da Rosa, A.L. (2005). Evidências de vida no Ediacarano Inferior da Bacia do Itajaí, SC, *Master's Degree Dissertation*, Centro de Ciências Exatas e Tecnológicas, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, p. 56.

Taphonomic Analysis and Geometric Modelling for the Reconstitution of the Ediacaran Metazoan *Corumbella weneri* Hahn *et al.* 1982 (Tamengo Formation, Corumbá Basin, Brazil)

Miriam L.A.F. Pacheco*, Juliana Leme

*Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP)
Rua do Lago, 562, São Paulo, 05508-080, Brazil*

Anderson Machado

*Instituto de Matemática e Estatística, Universidade de São Paulo (USP)
Rua do Matão, 1010, São Paulo, 05508-090, Brazil*

Journal of Taphonomy 9 (4) (2011), 269-283.

Manuscript received 8 March 2012, revised manuscript accepted 10 April 2012.

The Ediacaran scyphozoan *Corumbella weneri* is one of the oldest animals capable to perform skeletogenesis. This metazoan had a thick carapace, but also a low potential of fossilization due to its organic or weakly mineralized nature and have almost always frequently a fragmented and compressed fossil record lacking key taxonomic features. Hence, such original description as recent ones may be under taphonomic biases which resulted in deformation of morphologic features incurring in wrong taxonomic descriptions. In order to magnify the taphonomic spectrum and reduced the taphonomic bias of its altered morphology, we performed here a study of detailed morphology, under description of fossilization modes and discussion of different taphonomic classes observed on *C. weneri* from Tamengo Formation and its implications on key morphological features used to establish taxonomic affinities. Structural and morphological attributes were reconstituted by the means of a geometric modelling.

Keywords: CORUMBELLA WENERI, TAPHONOMY, ALTERED MORPHOLOGICAL ATTRIBUTES

Introduction

During fossilization process, many ways of bearing and diagenesis can alter the organism morphology, hide diagnostic structures and build artefacts that can be misinterpreted as morphological characters (Waggoner, 1998; Lucas, 2001; Simões *et al.*, 2003; Leme *et al.*, 2004; Soares *et al.*, 2008). In this sense, one huge limitation on the study of most Ediacaran metazoans is their inherent low potential of fossilization and intense biases caused by the longest time of taphonomic processes, once the soft-bodied may have changed their original proportions and favored the microbiological attack of soft tissues, by bacteria and other necrophagous, or mechanical destruction (Fedonkin, 1985).

The Ediacaran scyphozoan *Corumbella weneri* (Hahn *et al.*, 1982) is one of the first documented metazoan capable to perform skeletogenesis (Warren *et al.*, in press) during the paradigmatic origin of ecological relations. This extinct organism have been compared to chitinous periderm tubes (Babcock *et al.*, 2005; Pacheco *et al.* 2010a, 2010b) of some recent coronate (Coronata, Scyphozoa) and even with extinct Neoproterozoic conulariids with very thin organic thecae such as *Vendoconularia* (Ivantsov & Fedonkin, 2002, Van Iten *et al.*, 2005). Recent data about the ultra structure of *Corumbella* carapace also suggested that this taxon presents an organized tissue made of organic polygonal plates with pores and papillae also very similar to that observed in some conulariid thecae (Warren *et al.*, in press).

Corumbella had a thick carapace, but also a low potential of fossilization due to its organic or weakly mineralised nature. In this sense, Ediacaran metazoans as *Corumbella* have almost always frequently fragmented and compressed fossil record lacking key taxonomic

features such as oral region and affixation structures. Hence, such Brazilian *Corumbella* original description (Hahn *et al.*, 1982) as alternative interpretations (Zaine, 1991), and other systematic specific assumptions for the Paraguayan (Warren *et al.*, 2011) and North American samples (Hagadorn & Waggoner, 2000), may be under taphonomic biases which resulted in deformation of morphologic features incurring in wrong taxonomic descriptions.

In order to magnify the taphonomic spectrum, we performed here a study of detailed morphology, under description of fossilization modes and discussion of different taphonomic classes observed on *C. weneri* from Corumbá Basin and its implications on key morphological features used to establish taxonomic affinities and reconstitution models of this fossil. Structural and morphological attributes were reconstituted by the means of a geometric modelling. To avoid taphonomic biases on remote fossils, this study was permeated by recognition and comparison of different modes of preservation, discriminated in taphonomic classes of a considerable number of samples of a broad taphonomic spectrum.

Geological setting

The Corumbá Group was deposited in a context of rift basin that evolved into a passive continental margin. The basin was deformed during the Brazilian orogenic event forming the southern part of the Paraguay Belt (Figure 1), in southwest Brazil (Almeida, 1968; Boggiani, 1998; Alvarenga *et al.*, 2000; Boggiani *et al.*, 2010; Oliveira, 2010).

With a thickness of about 600 meters Corumbá Group begins with conglomerates, sandstones and pelites of the Cadiueu

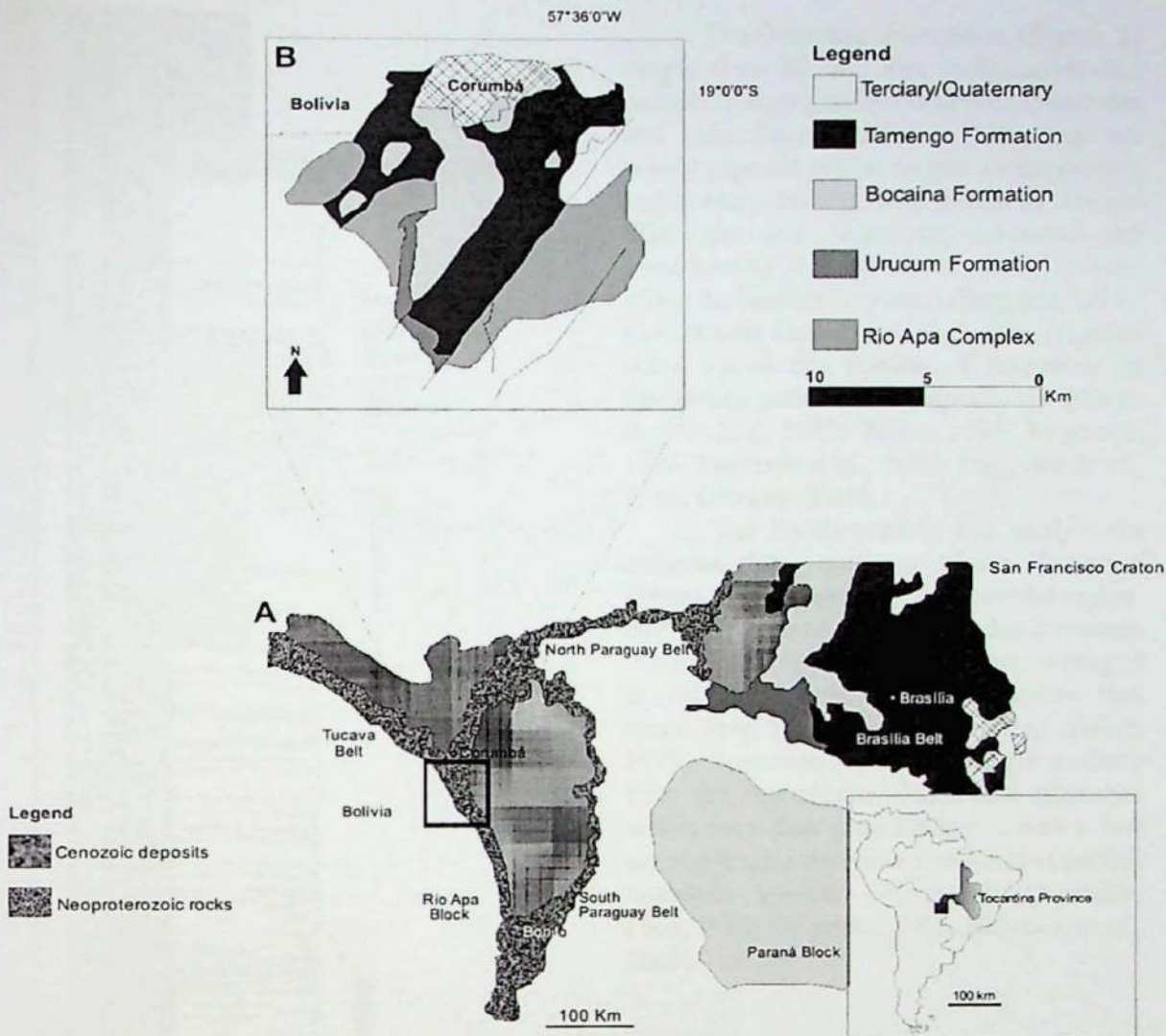


Figure 1. Simplified geological map of the Paraguay Belt (A), with detail for the Corumbá Group (B). (Modified from Oliveira, 2010).

Formation, passing upward into sandstones, pelites and carbonates of the Cerradinho Formation. These grade into dolomites and subordinate pelites of the Bocaina Formation, covered by limestones and shales of the Tamengo Formation, containing, among other fossils, *Corumbella weneri*. The Corumbá Group terminates with a thick package of

pelites known as the Guaicurus Formation (Figure 2).

Recent analysis of detrital zircons in volcanic tuffs intercalated in the Tamengo Formation in the Lajinha and Corcal, quarries near Corumbá, MS, provided a mean U-Pb age of 543 ± 3 Ma for the Tamengo Formation, almost at the Precambrian/Cambrian limit

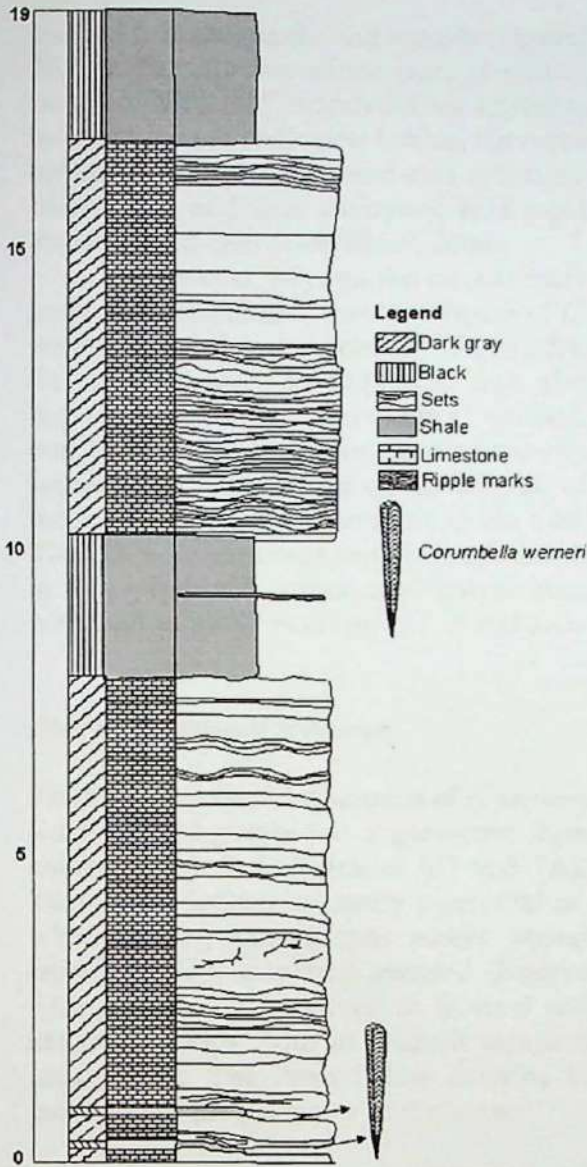


Figure 2. Stratigraphic section of Tamengo Formation (Neoproterozoic) at the Saladeiro quarry, showing positions where *Corumbella weneri* was found. (Modified from Oliveira, 2010).

(Babinski *et al.*, 2006, 2008). This data are supported by the presence of the other paradigmatic fossil guide of Ediacaran age *Cloudina luciano*, in Tamengo Formation (Zaine & Fairchild, 1987; Zaine, 1991).

The Tamengo Formation (Figure 2) ranges from 80 to 100m in thickness and consists of dark gray carbonaceous limestones and subordinate shales. At its base are poorly exposed sandstone and an impressive sedimentary breccia with clasts of diverse lithologies (*e.g.* limestone, dolostone and phosphorite) derived from local sources within the Bocaina Formation (Boggiani, 1998). *Corumbella weneri* and *Cloudina luciano* occur above this portion of formation in limestones and shales, respectively (Zaine & Fairchild, 1987; Zaine, 1991; Boggiani, 1998, Babcock *et al.*, 2005; Boggiani *et al.*, 2010; Oliveira, 2010).

The fossils used in this study were collected from outcrops of the Tamengo Formation, Saladeiro quarry, Corumbá region. Between Corumbá and Ladário, this formation is composed largely by limestone, arranged in relatively homogeneous packets that range from 5 to 10 m in thickness (Zaine, 1991). Specimens were practically entirely from the subordinate shales and siltstones within very dark gray limestone and a few coming from a rhythmic thin-bedded pelitic-limestone interval (Figure 2) (Almeida, 1968, 1984; Boggiani, 1998, Babcock *et al.*, 2005).

Taphonomic analysis

We recognized and compared the following taphonomic classes of *Corumbella weneri*:

Two-dimensional specimens

Two-dimensional specimens with generally biseriate (but also uni, three or tetraseriate) conformation were preserved as carapace compression fossilized by carbonization and/or

iron oxide impregnation and moulds (Figures 3E, F). Initially, serialations were described as "midline cracks", which did not appear to be a primary morphological feature, but rather indicated collapse of these non-sediment-filled tubes and thus submitted to a rapid burial (Bernd-Dietricherdtman, 2004).

However, beyond the incontestable record of three-dimensional specimens of *C. weneri* with polyhedral geometry (Figures 3A, B), it is necessary to emphasize that, also contrary to what was observed in *C. weneri*, conotubular fossils presents not necessarily symmetrical axis median cracks and, all of them are, rarely, continuous along the tube. Thus, two-dimensional *Corumbella* specimens in fact represent compressed polyhedrons with evident midlines (Figure 3E, F and 7A).

Three-dimensional specimens

The three-dimensional specimens of *C. weneri* were inflated polyhedra: a geometric form composed by faces (Figures 6D and 7A). They were defined as nearly pyramidal or, when lacking oral (basis) and/or aboral (apex) regions, truncated pyramid (Figures 7A-E). They are preserved as internal and external moulds, with or without carapace preservation. The items below describe in more details the geometry of this class.

Three-dimensional specimens with pyramidal geometry

Some internal moulds analyzed were inflated, nearly pyramidal or truncated pyramidal, formed by polygonal rings (Figure 6D, E). Some of them showed little or none degree of compression, with grooves, characteristic of the midline, and well defined septum (Figure 4C, D). In this

specimen was possible to see alternating rings inserted along the midline on faces. The grooves could corroborate the description of collapsed tubes, described above (Bernd-Dietricherdtman, 2004).

However, other characters, such as the subtle disclosure of lateral edges (analogous to conulariid corners) at the end of the faces (Figure 6D) reinforce the interpretation of the *Corumbella* as a polyhedron (Figure 6E). Grooves that formed midlines may be defined as lateral apothems, that divide each face on pyramids (Figure 7B), which is constituted by polygonal rings (Figure 7H).

This type of conformation almost constant in nearly pyramidal specimens (Figure 3A, B) corroborated the existence of midlines in two-dimensional specimens. The compression of *C. weneri* specimens may have occurred by overlapping of two parallel faces and with evident groove portions of their respective midlines, while the other two parallel faces probably constitute a weakness area that broke by collapse effect (Figures 3 and 4C-F).

The documentation of exceptionally well-preserved internal and external moulds (Figure 6A-H) with polyhedral geometry was of relevant interest for the reconstitution of the morphological characteristics of *C. weneri*. In both specimens were found two well-defined lateral edges (see Figure 7 for definition of geometric structures), circumscribing a region analogous to the conulariid faces. Also similar to what was reported in conulariids, in the midline of the internal mold specimen, there was an almost continuous sequence of alternating casts in "U", attributed to the confluence of polygonal rings (called "rods" or "ribs" for the conulariid group) (Figure 6D, E).

The three-dimensional documentation of tubular uniseriate specimens interpreted

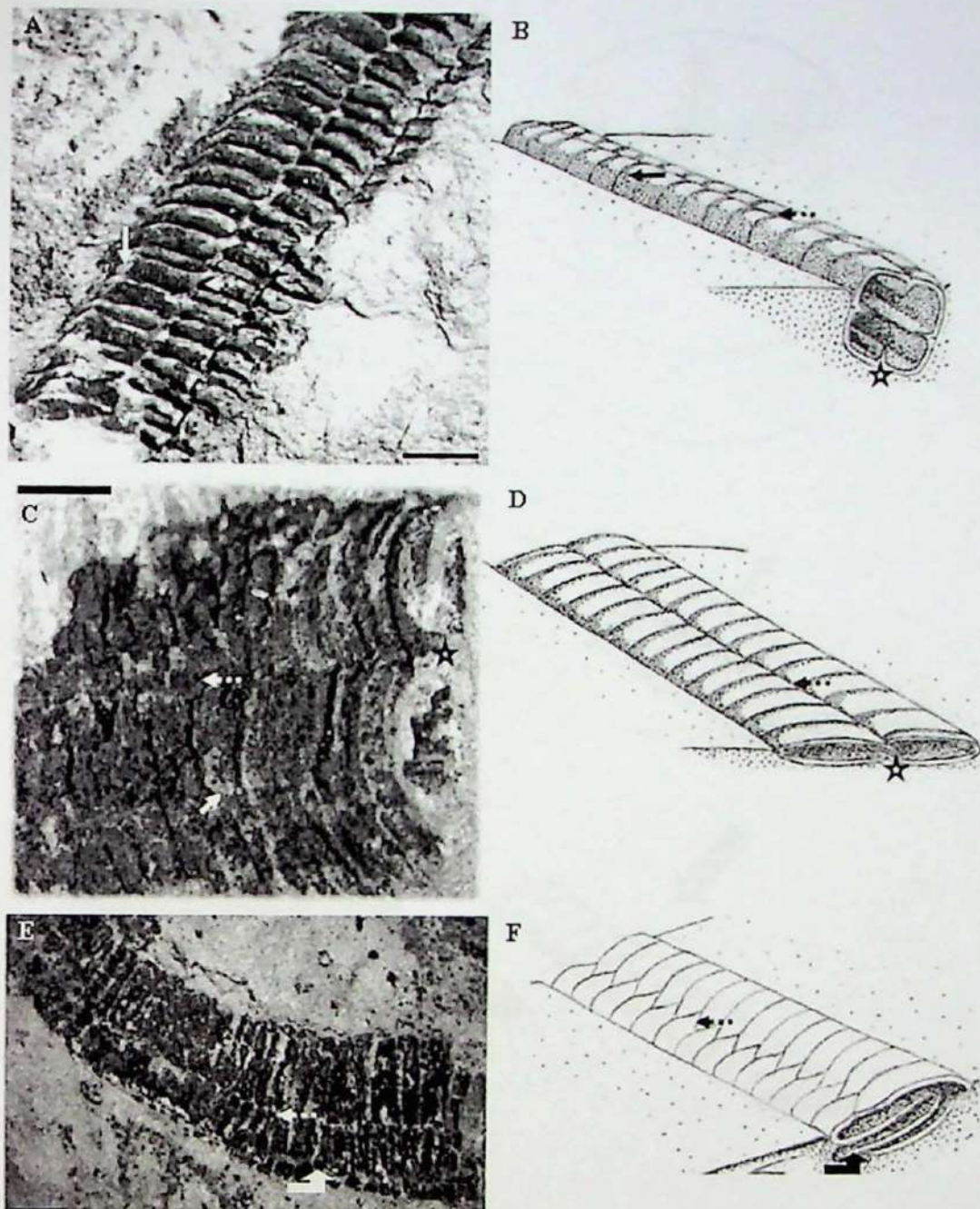


Figure 3. *Corumbella wernerii*. Taphonomic classes (A) and (B): Three-dimensional specimen. Internal mold of polyhedral geometry, square in section. Note the presence of the midline and lateral edges. (C) and (D): Three-dimensional specimen. Internal mold, inflated and compressed towards the face/face. Observe the lateral edges, midline and septum. (E) and (F): Bidimensional specimen. External view of compressed carapace towards the face/face. There is a confluence of rings at midline and folding caused by face compression.

Explanation: filled arrows, edges, dotted arrows, midline, curved arrows, folds; star, septum. Scale bar: 1mm.

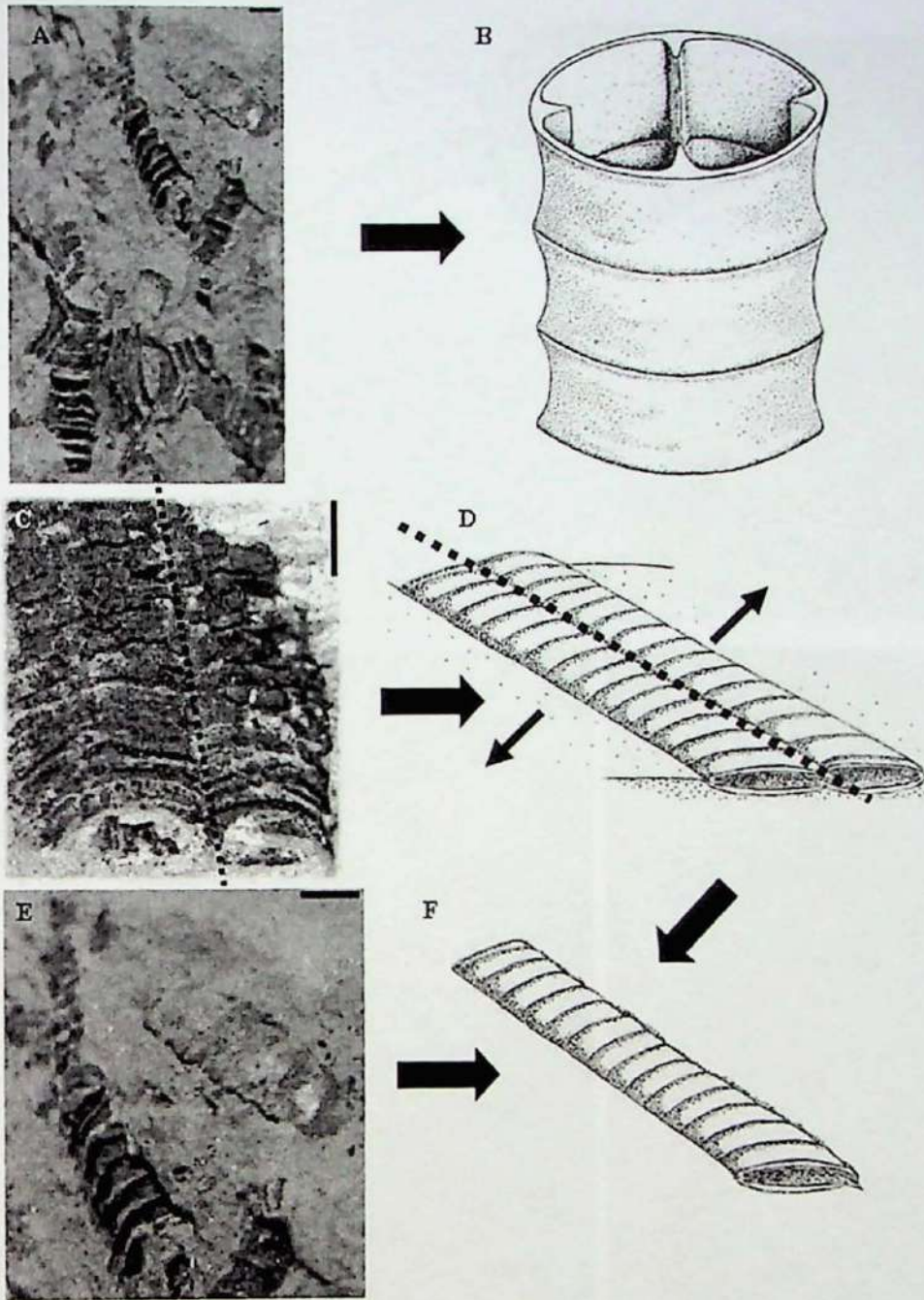


Figure 4. *Corumbella weneri*. Morphological structures altered by taphonomic processes. (A): Three-dimensional cylindrical specimens and (B): interpretation performed by Hahn *et al.* (1982). (C): Three-dimensional inflated specimen, and (D): its model of compression and splitting (dotted line) on midline. (E): Three-dimensional cylindrical specimens interpreted as resulting of fission on the region of midline or as polyhedral specimens partially covered by sediment. Scale bar: 1mm.

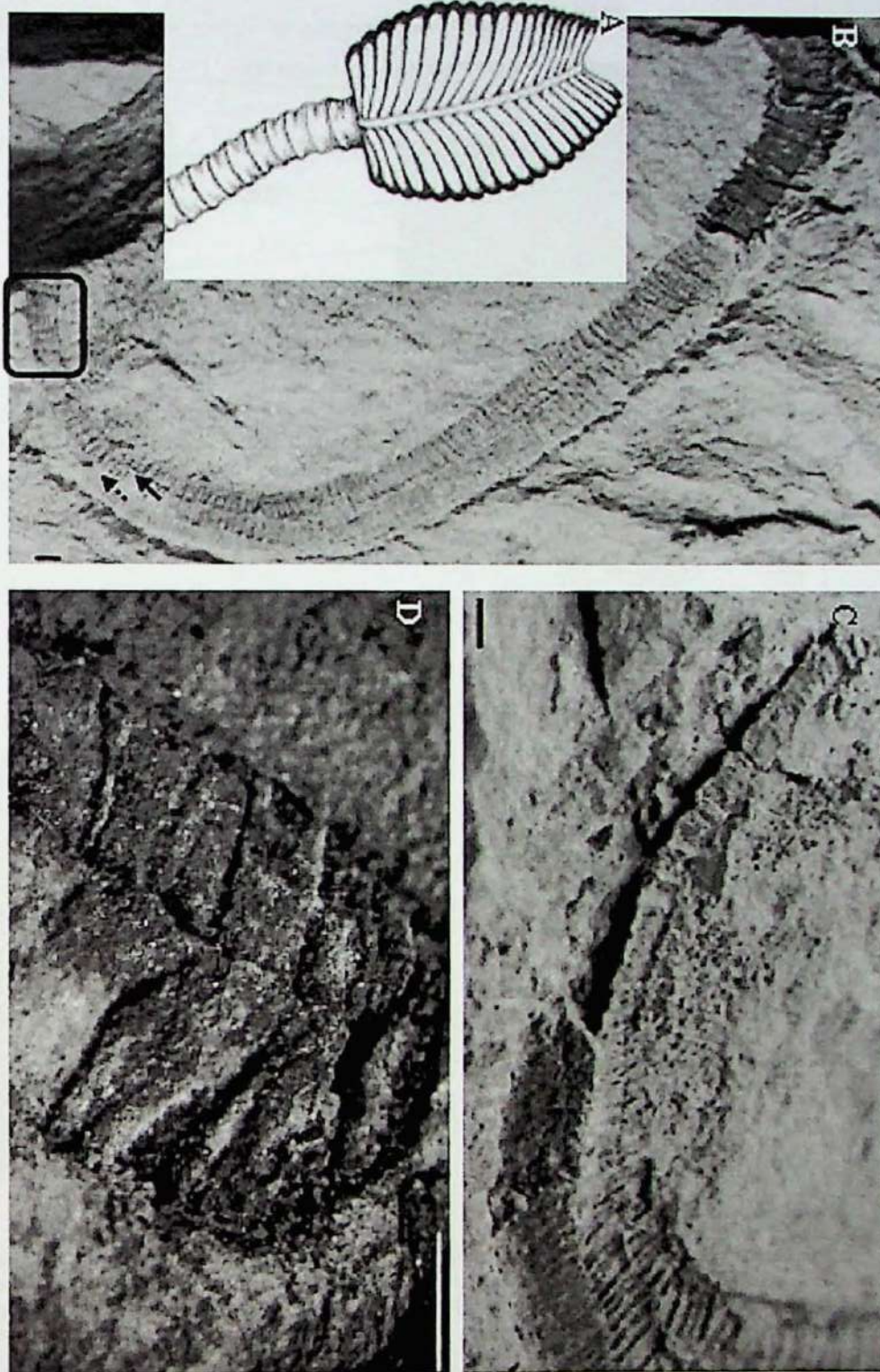


Figure 5. *Corambella werneri*. Specimens used in the original description of the taxon (Hahn et al., 1982) and reviewed in this study. (A): Model proposed by Hahn and colleagues for *C. werneri*. (B): Internal mould, recurved. There is evident midline on region aboral. These segments graduate for a approximately polyhedral portion, with evident midline (on the face) and edge. Notice a break in the longitudinal aboral portion of the fossil. (C): Detail of (B) showing the polarization growth by the gradual expansion of uniseriate to biseriate portion and arrangement of the rings. (D): Oral region, without polypars. Scale bar: 1mm.

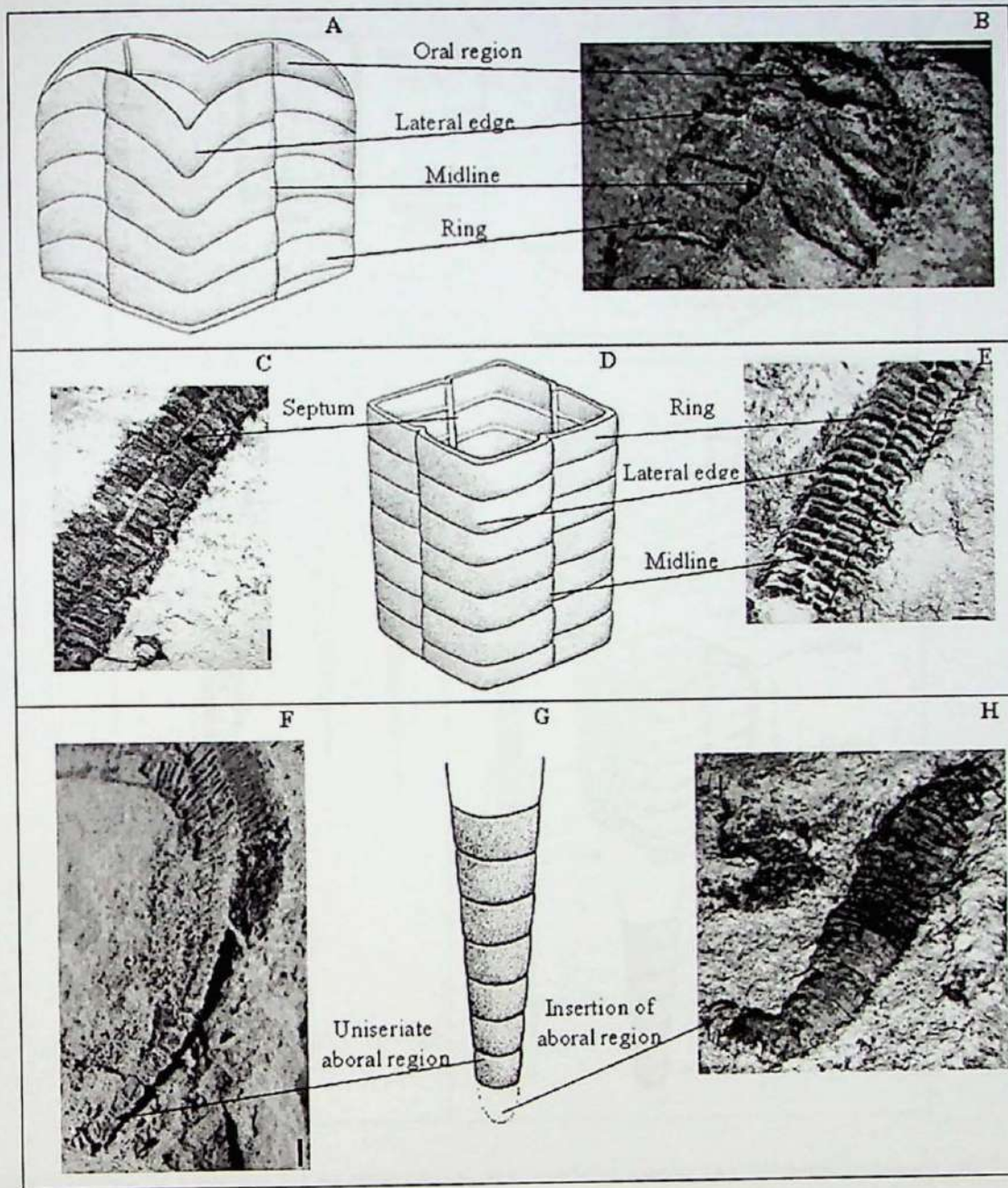


Figure 6. Reconstitution of morphological structures in *Corumbella weneri*. (A): Reconstitution of oral region and (B): the respective fossil specimen compressed. (C): Detail of septum in a fossil. (D): General modelling for a cross section from the internal mold (E) with detail for lateral edge and midline. (F): Uniseriate aboral region with representation at (G). (H): Uncertain insertion of aboral region. Scale bar: 1mm.

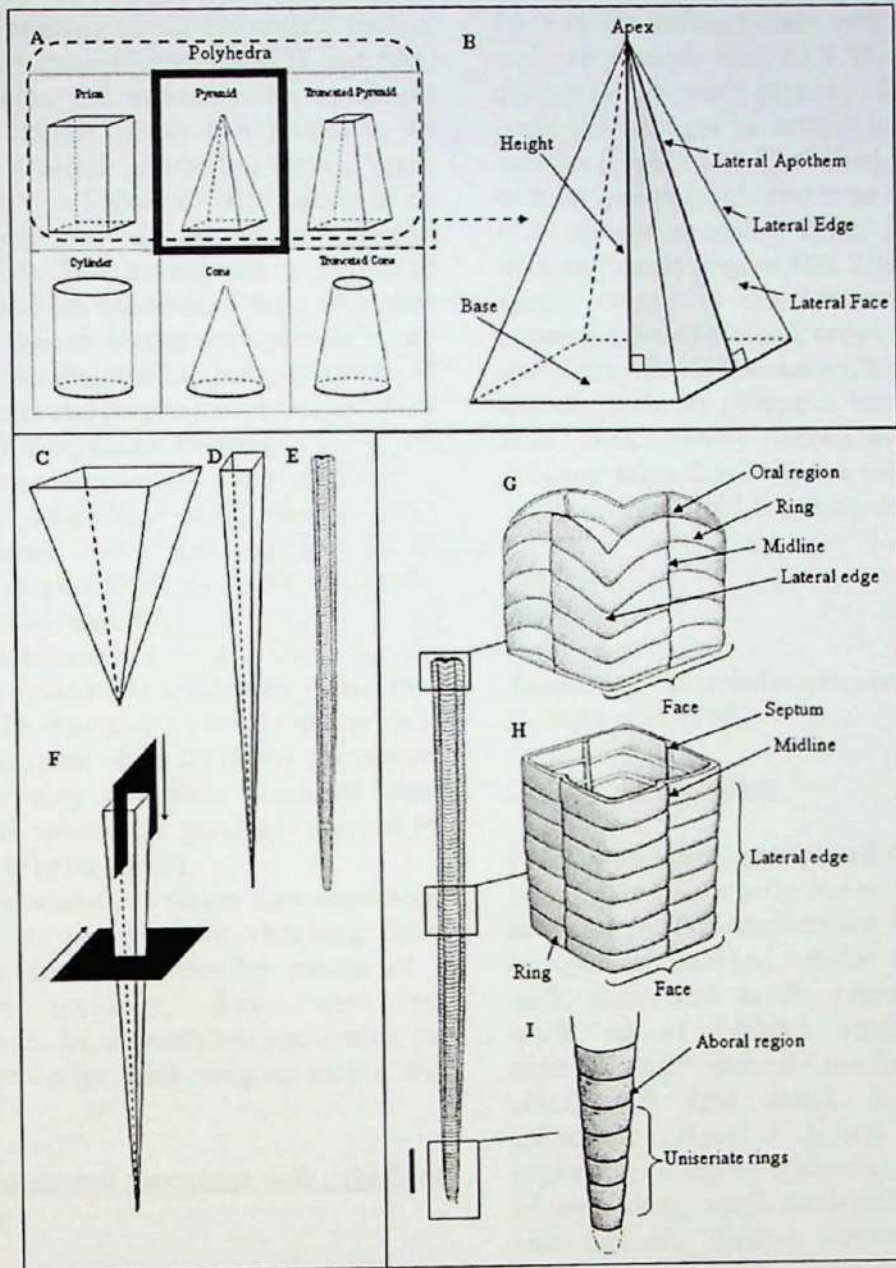


Figure 7. Geometric modelling for the reconstitution of *Corumbella weneri*. (A): Polyhedra (pyramid). (B): Detail of pyramidal geometric structures. (C): Inverted pyramid. (D): Micro-fluctuations in the geometry of *Corumbella* showing rays varying with the internal height at non-linear way, and resulting in (E) a structure approximately pyramidal or truncated pyramidal for the anatomical reconstitution proposed for *C. weneri*. (F): Sections described for the fossil: transverse section parallel to the base and longitudinal section perpendicular to the base. (G-I): Anatomical sections from (E). (G): Detail of oral region. (H): Reconstitution of the ringlet squarish cross-section. (I): Detail of aboral region constituted by uniseriate rings. Scale bar: 1cm.

before as primary polyp (or stalk), from a bipartite structure (Figures 4A, B and 5A), can designate the existence of an aboral uniseriate region (apex) that grades to an elongated squarish polyhedral form (Figure 5B, C, see also Figure 6F-H), ending in an oral region (Figure 5D, see also modelling of Figure 7G-I). This assumption is supported by the maximum diameter of these uniseriate structures (about 1 mm) approximately two times smaller than the minimum diameter of three-dimensional polyhedral structures (about 2 mm, without significant compression and 4 mm, with evident compression). Although not found together in other descriptions, the uniseriate conformations were also interpreted by Babcock *et al.* (2005) as fixing structures, called "apical regions".

An alternative interpretation for the uniseriate cylindrical specimens is that they also may be the result of breaks and splits in midline (Figure 4C, D) from polyhedral fossils or may constitute faces of some polyhedral specimens partially covered by sediment (Figure 4E, F).

It is noteworthy that in some specimens, although it was feasible checking inner structures such as septa by means of a transverse breakage, these were not documented. In all analyzed specimens, no inner lateral edge thickening, as carina, was observed.

Three-dimensional specimens with cylindrical geometry

Characterized by three-dimensional uniseriate ringlet tubes filled with sediment. The fossilization processes was by carbonization of carapaces or as iron oxide moulds. In some cases, fossils constituted only inner or outer moulds without tegument preservation. Unlike two-dimensional specimens, most of

these fossils were generally very fragmented, with very small size (0.5 to 1.0 mm in diameter), but when present, showed up in large assemblages in certain iron oxidized samples (Figure 4A). The initial examination of these specimens resulted in an interpretation of *C. weneri* as conical-cylindrical, circular in cross section (Figure 4B). This hypothesis found support in the comparisons made between *Corumbella* and conotular fossils from China, such as *Conotubus* (Ding *et al.*, 1992) and *Gaojiashania* (Zhang & Hua, 2000, Hua *et al.* 2000a, 2000b). Among the similarities between these fossils is the tubular ringlet conformation (Bernd-Dietricherdtman, 2004).

Discussion

Analyses of Corumbella specimens described by Hahn et al. (1982)

Original interpretation

Hahn *et al.* (1982) recognized two different portions in *Corumbella weneri* tube: (1) a proximal region characterized by a curved, elongate, unbranched tubular periderm, or stalk, designated as the primary polypar, made up of isolated chitinous rings, externally and internally reinforced in their sides, with four small, short internal sclerosepta (Figure 4B); and (2) a distal region consisting of a biserial arrangement of secondary, small contiguous polypars, each one with distinct chitinous periderm tube, with no clear ring formation or sclerosepta. The secondary polypars touch each other on an adaxial surface (Figure 5A). Taken together, the secondary polypars have similar construction, differing only in diameter with respect to the primary polypar.

Corumbella four-fold radial symmetry was evident only by sclero-septa observation in the stalk cross-sections. This character was considered similar to that verified in the recent scyphozoan genus *Stephanoscyphus* Allman, 1874 (Subclass Scyphomedusae), and utilized to classify *Corumbella* within the Class Scyphozoa (Phylum Cnidaria) (Figure 4B). The passage from the proximal uniseriate primary polypar to the distal biseriate secondary polypars, only documented in *Corumbella weneri* (Figure 5A), was considered enough to insert this taxon as the only member in a new Family Corumbellidae, new Order Corumbellida and new Subclass Corumbellata (Hahn *et al.*, 1982; Walde *et al.*, 1982).

Re-examination of *Corumbella* fossils

The original description of *C. weneri* (Hahn *et al.*, 1982) was made in fossils now deposited in the Paleontological Collection of DNPM, RJ. The accurate examination of these specimens allowed comparisons between the first descriptions made by Hahn *et al.* (1982) and the here established taphonomic classes.

In this sense, we observed that the morphological attributes and taxonomic characters originally proposed were structured on taphonomic biases. The bipartite structure of *C. weneri* body may have originally been attributed to fragments of two-dimensional or three-dimensional uniseriate tubes, interpreted as a stalk (Figure 4A, B), and biserial structures, attributed to polipars (Figure 5A-C). These structures, often, were shown separately in the samples.

In some specimens were shown an attachment appendix, without clear ending extremity (Figures 5C and 6H) described, but not shown, by Babcock *et al.* (2005) as an

"apical area". Here it was considered an aboral uniseriate portion (apex) from a polyhedral geometry like a nearly squared pyramid. In this specimen it was evident a continuous association between an aboral uniseriate region and the polyhedral structure (Figure 6F, G).

The polyhedral portion of this fossil (Figures 5C and 6F) is slightly compressed, with breaks almost parallel to the faces that can remember the morphology described for the *rhachis* in Pennatulacea and Charniidae. In this sense, the rings that converge in the midline, may have been described as secondary polyps in a polypar structure. This bias lies in the preservation of carapace. Almost all *Corumbella* specimens have not completely preserved thecae. Except for a detailed morphological study of the ring fragments insertion in the midline, this conformation may be easily misinterpreted as a *rachis*. Likewise, it is necessary a very accurate observation to detected carapace fragments that cover lateral edges.

Model proposed for the reconstitution of *Corumbella weneri*

Given the above, through a broad sampling of different taphonomic classes and by the analysis of a few exceptionally well-preserved specimens, it was possible to propose here, not only taphonomic models (Figures 3 and 4) about the preservation modes of this fossil, but also morphological (Figure 6) and geometrical reconstitutions of *C. weneri* (Figure 7).

Observations and comparisons between samples with different types of preservation indicated that *C. weneri* has no bipartite differentiation of the body, characterized by stalk and polypar, much less circular section and cylindrical geometry, as originally suggested by Hahn *et al.* (1982).

Studies of detailed morphology on *C. weneri* thecae have shown that it was a polyhedron, nearly a pyramid or truncated pyramid made by polygonal rings, approximately squarish in cross-section, sometimes recurved. The systematic expansion of the diameter along the polyhedron length is almost imperceptible (Figure 7E), probably because pyramidal height is greater than the side of the square base.

The rings sometimes present prominent rugosity and sometimes smooth, just like in modern periderm coronates (see Jarms, 1991). The rings are polygonal and some of them were overlapping and always laterally continuous to the edges, similar to what was described for some ribs on conulariid corners (see Van Iten, 1992; Leme *et al.*, 2008, Leme *et al.*, 2010) (Figure 6D-E). In many kinds of fossilization (*e.g.* carbonization and iron oxide moulds) and taphonomic classes (two and three-dimensional specimens) was noted that *C. weneri* rings converge alternately in the midlines, just like observed in some conulariids (*e.g.* Leme *et al.*, 2010), as lateral apothems that separate each pyramidal face, and they are continuous on the lateral edges (Figure 6D-E).

Asymmetry, layout, overlapping and progressive size variation on rings revealed growth polarity in *C. weneri* tubes (oral-aboral organization) (Figure 7E). In fact, in some specimens the oral region was observed (Figure 6A, B).

The examination of some fossils revealed an aboral region without obvious attachment structure (*e.g.* basal disk) (Figure 6F-H), approximately square, characterized by rings longer than large, continuous on the lateral edges. In this aboral uniseriate region, it was not detected a midline (Figure 6F). The uniseriate proximal portion grids to a polyhedral area

where rings become wider than long and begin to converge in a well-marked midline in a face (Figure 5B, C).

In some fossils of *C. weneri* was observed inner structures, like septa (Figure 6 C,D), while other specimens didn't show evidence of additional inner thickening.

Conclusions

Corumbella weneri is a rare Ediacaran metazoan in Brazilian paleontological record and one of the first capable to perform skeletogenesis. Taken together, taphonomic studies, morphological analysis and geometric modelling helped in the elucidation of the affinities of this taxon with Scyphozoa, such as conulariids and coronates. This study showed that *C. weneri* has no bipartite differentiation of the body, characterized by stalk and polypar, much less circular section and cylindrical geometry, as originally suggested by Hahn *et al.* (1982). The geometric modelling proposed here have shown that it was an elongated polyhedron, nearly a pyramid or truncated pyramid made by polygonal rings, approximately squarish in cross-section (as observed in conulariids), sometimes recurved (also like a coronate). Some paleoecological issues as attachment modes and ontogeny (already in investigation by techniques of X-ray microtomography) can add data to taxonomic and evolutionary interpretations of *C. weneri*.

Acknowledgements

This study was supported by research grant from FAPESP (Proc. 09/02312-4). Authors also would like to thank Prof. Dr. Fabio Ramos Dias de Andrade (IGc/USP) for his

assistance with the translation of *Corumbella werneri* original description (Hahn *et al.*, 1982), Prof. Dr. Thomas Rich Fairchild (IGC/USP) for the help and suggestions aiming to improve this work, and Rodrigo da Rocha Machado, responsible for the sector of Paleontology, at Museu de Ciências da Terra (DNPM, RJ), by enabling the study of the holotypes from the Paleontological Collection. The paper was substantially improved with the draws of the paleoartist Wilson Soares Jr.

References

- Almeida, F.F.M. de (1968). Evolução tectônica do Centro-Oeste Brasileiro no Proterozóico Superior. *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Suplemento Simpósio de Manto Superior)*, 40: 285-296.
- Almeida, F.F.M. de, (1984) Província Tocantins. Setor sudoeste. In (Almeida, F.F.M. de & Hasuy, Y., coords.) *O Pré-Cambriano do Brasil*. Edgard Blücher, pp. 265-281.
- Alvarenga, C.J.S. de, Moura, C.A.V., Gorayeb, P.S.S. & Abreu, F.A.M. de (2000). Paraguai and Araguaia Belts. *Anais 31 International Geological Congress*, Rio de Janeiro, pp. 183-193.
- Babcock, L.E., Grunow, A.M., Sadowski, G.R. & Leslie, S.A. (2005). *Corumbella*, na Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 220: 7-18.
- Babinski, M., Boggiani, P.C., Fanning, M., Simon, C.M. & Sial, A.N. (2008). U-Pb shrimp geochronology and isotope chemostratigraphy (C, O, Sr) of the Tamengo Formation, southern Paraguay belt, Brazil. *Proceedings South American Symposium on Isotope Geology*, 6, San Carlos de Bariloche.
- Babinski, M., Trindade, R.I.F., Alvarenga, C.J.S., Boggiani, P.C., Liu, D., Santos, R.V. & Brito Neves, B.B. (2006). Chronology of Neoproterozoic ice ages in Central Brazil. *Short Papers South American Symposium on Isotope Geology*, 5, Punta del Este, pp. 223-226.
- Bernd-Dietricherdtman. (2004). The Infra-cambrian bioradiation event: a review from the perspective of the Yangtze plate in South China and correlation with coeval strata in Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2): 223-230.
- Boggiani, P.C. (1998). *Análise Estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozóico) - Mato Grosso do Sul*. Unpub. Ph.D., Universidade de São Paulo, 181 pp.
- Boggiani, P.C., Gaucher, C., Sial, A.N., Babinsky, M., Simon, C.M., Riccomini, C., Ferreira, V.P. & Fairchild, T.R. (2010). Chemostratigraphy of the Tamengo Formation (Corumbá Group, Brazil): A contribution to the calibration of the Ediacaran carbon-isotope curve. *Precambrian Research*, 182: 382-401.
- Ding, L.F., Li, Y., Dong, J.S. & Zhang, L.Y. (1992). The stratigraphy. In (Ding, L.F. Zhang, L.Y. Li, Y. & Dong, J.S., eds.) *The Study of the Late Sinian-Early Cambrian Biota From the Northern Margin of Yangtze Platform*. Beijing: Scientific and Technical Documents Publishing House, pp. 1-18.
- Fedonkin, M.A. (1985). Sistematischeskoe opisanie vendskikh Metazoa. In (Sokolov, B.S. & Ivanovsky, A.B., eds.) *Vendskaya Sistema. Istoriko-geologicheskoe i paleontologicheskoe obosnovanie. T. 1. Paleontologia*. Moscow: Nauka, pp. 70-112.
- Hagadorn, J.W. & Waggoner, B. (2000). Ediacaran fossils from the southwestern Great Basin, United States. *Journal of Paleontology*, 74: 349-359.
- Hahn, G., Hahn, R., Leonardos, O.H., Pflug, H.D. & Walde, D.H.G. (1982). Kfrperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungprekambrium Brasiliens. *Geologica et Paleontologica*, 16: 1-18.
- Hua, H., Zhang, L., Zhang Z. & Wang J. (2000a). New fossil evidences from Latest Neoproterozoic Gaojiashan biota, South Shaanxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 39(3): 381-390.
- Hua, H.; Zhang, L., Zhang, Z. & Wang, J. (2000b). Fossil evidences of Latest Neoproterozoic Gaojiashan Biota and their characteristics. *Acta Palaeontologica Sinica*, 39(4): 507-515.
- Ivantsov, A.Y. & Fedonkin, M.A. (2002). Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary. *Palaeontology*, 45: 1219-1229.
- Leme, J.M., Rodrigues, S., Simões, M. & Van Iten, H. (2004). Sistemática dos Conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado do Paraná, Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2): 213-222.
- Leme, J.M., Simões, M., Rodrigues, S., Van Iten, H. & Marques, A. (2008). Major developments in conulariid (Cnidaria) research: problems of interpretation and future perspectives. *Ameghiniana*, 45: 407-420.
- Leme, J.M., Simões, M. & Van Iten, H. (2010). *Phylogenetic Systematics and evolution of conulariids*. Saarbrücken. Lap Lambert. Academic Publishing GmbH & Co.

- Lucas, S. (2001). Taphotaxon. *Lethaia*, 34: 30.
- Oliveira, R.S. (2010). *Depósitos de rampa carbonática neoproterozóica do Grupo Corumbá, região de Corumbá, Mato Grosso*. Unpub. report, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará, 105 pp.
- Pacheco, M.L.A.F., Leme, J.M. & Fairchild, T.R. (2010a). Re-evaluation of the morphology and systematic affinities of *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982, Tamengo Formation (Ediacaran), Corumbá, Brazil. *Libro de resúmenes 10º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, La Plata, p. 193.
- Pacheco, M.L.A.F., Leme, J.M. & Fairchild, T.R. (2010b). Reinterpretação de atributos morfológicos de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Bacia Corumbá, Mato Grosso do Sul) por meio de uma análise tafonômica básica. *Livro de resumos da PALEO SP 2010, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia*.
- Simões, M., Rodrigues, S., Leme, J.M. & Van Iten, H. (2003). Some Middle Paleozoic Conulariids (Cnidaria) as possible examples of taphonomic artifacts. *Journal of Taphonomy*, 1(3): 165-186.
- Soares, S.P., Simões, M. & Leme, J. M. (2008). O papel da fossilização e do intemperismo na sistemática de trilobites Phacopida (Calmoniidae e Homalonotidae) do Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11(2): 117-128.
- Van Iten, H. (1992). Morphology and phylogenetic significance of the corners and midlines of the conulariid test. *Paleontology*, 35: 335-358.
- Van Iten, H., Leme, J. M., Rodrigues, S. C. & Simões, M.G. (2005). Reinterpretation of a conulariid-like fossil from the Vendian of Russia. *Palaeontology*, 48: 619-621.
- Waggoner, B.M. (1998). Interpreting the earliest metazoan fossils: What can we learn? *American Zoologist*, 38: 975-982.
- Walde, D.H.G., Leonardos, O.H., Hahn, G. Hahn, R. & Pflug, H. (1982). The first Precambrian megafossil from South América, *Corumbella weneri*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54(2): 461.
- Warren, L.V., Fairchild, T.R., Gaucher, C., Boggiani, P.C., Poiré, D.G., Anelli, L.E. & Inchausti, J.C.G. (2011). *Corumbella* and *in situ Cloudina* in association with thrombolites in the Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay. *Terra Nova*, 23: 382-389.
- Warren, L.V., Pacheco, M.L.A.F., Fairchild, T.R., Simões, M.G., Riccomini, C., Boggiani, P.C. & Cáceres, A.A. (in press). The dawn of animal skeletogenesis: ultrastructural analysis of Ediacaran metazoan *Corumbella weneri*. *Geology*.
- Zaine, M.F. (1991). Análise dos fósseis de parte da Faixa Paraguai (MS, MT) e seu contexto temporal e paleoambiental. Unpub. Ph.D., Universidade de São Paulo, 218 pp.
- Zaine, M.F. & Fairchild, T.R. (1987). Novas considerações sobre os fósseis da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, SW do Brasil: Anais Congresso Brasileiro de Paleontologia, 10, Rio de Janeiro, 2, pp. 797-806.
- Zhang, L. & Hua H. (2000). Late Sinian tubular shell fossils and their significance. *Acta Palaeontologica Sinica*, 39(3): 326-333.

The dawn of animal skeletogenesis: Ultrastructural analysis of the Ediacaran metazoan *Corumbella weneri*

L.V. Warren¹, M.L.A.F. Pacheco¹, T.R. Fairchild¹, M.G. Simões², C. Riccomini¹, P.C. Boggiani¹, and A.A. Cáceres³

¹Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, Rua do Lago, 562, São Paulo 05508-080, Brazil

²Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Distrito de Rubião Júnior, Botucatu 18618-000, Brazil

³Industria Nacional de Cemento (INC), Vallemí, Paraguay

ABSTRACT

Although the basic morphology of the Ediacaran metazoan *Corumbella weneri* (the type species of the genus) is well established, little is known about its skeletal tissue. Carbonaceous fragments of this fossil from the Itapucumi Group (Paraguay) reveal details of the ultrastructure of its carapace, providing an unprecedented opportunity to understand a paradigmatic issue of the evolution of skeletogenesis in early metazoans. *Corumbella* was a sessile predator whose carapace consisted of organic polygonal plates with pores and papillae similar to features observed in some conulariids. Its occurrence with the shelly fossil *Cloudina* suggests that the acquisition of protective structures in metazoans involved penecontemporaneous processes of biomineralization and secretion of organic walls.

INTRODUCTION

Within the context of the dramatic late Neoproterozoic climatic, tectonic, and paleoecological events, putative macroscopic metazoans appeared in the Ediacaran Period prior to 580 Ma (Yuan et al., 2011), followed ca. 550 Ma by the advent of macroscopic organisms with biomineralized skeletons. These innovations likely occurred in response to chemical changes in the oceans and the appearance of multicellular predators (Bengtson, 2002; Knoll, 2003; Hua et al., 2007), and ultimately triggered the Cambrian radiation of shelly faunas with all its ecological consequences.

Evidence indicates that organic carapaces preceded the rise of mineralized animal skeletons (Wood, 2011). The Ediacaran biota, for example, is traditionally characterized as consisting of soft-bodied organic-walled animals and vendobionts. Among the oldest known nonmineralized metazoan exoskeletons are thin-walled organic tubes, such as the Ediacaran conulariid *Vendoconularia* (Ivantsov and Fedonkin, 2002; Van Iten et al., 2005a), *Conotubus* (Hua et al., 2007), and the scyphozoan *Corumbella weneri* (Hahn et al., 1982). Exoskeletons of *C. weneri* have been likened to the chitinous peri-

derm tubes (Babcock et al., 2005) of modern coronate polyps (Scyphozoa, Cnidaria) (Jarms et al., 2002). Until recently, *Corumbella* was known only in marls of the Tamengo Formation (Corumbá Group), southwestern Brazil (Hahn et al., 1982), and in siliciclastic rocks of the Wood Canyon Formation, California (Hagadorn and Waggoner, 2000). Recently, carbonized specimens of *Corumbella* with well-preserved ultrastructural details were found in limestones of the Itapucumi Group (Paraguay). This discovery provides new insights into the nature of the *Corumbella* carapace, with significant paleoecologic and evolutionary implications.

LOCATION AND GEOLOGIC SETTING

The 300–400-m-thick Itapucumi Group occurs near the Paraguay River in northeastern Paraguay, within the Vallemí fold belt (Campanha et al., 2010), and as extensive, flat-lying cratonic cover in erosional contact on Paleoproterozoic basement rocks of the Apa Complex (Fig. 1A). In its eastern portion, it consists of 120 m of undeformed carbonates, designated as

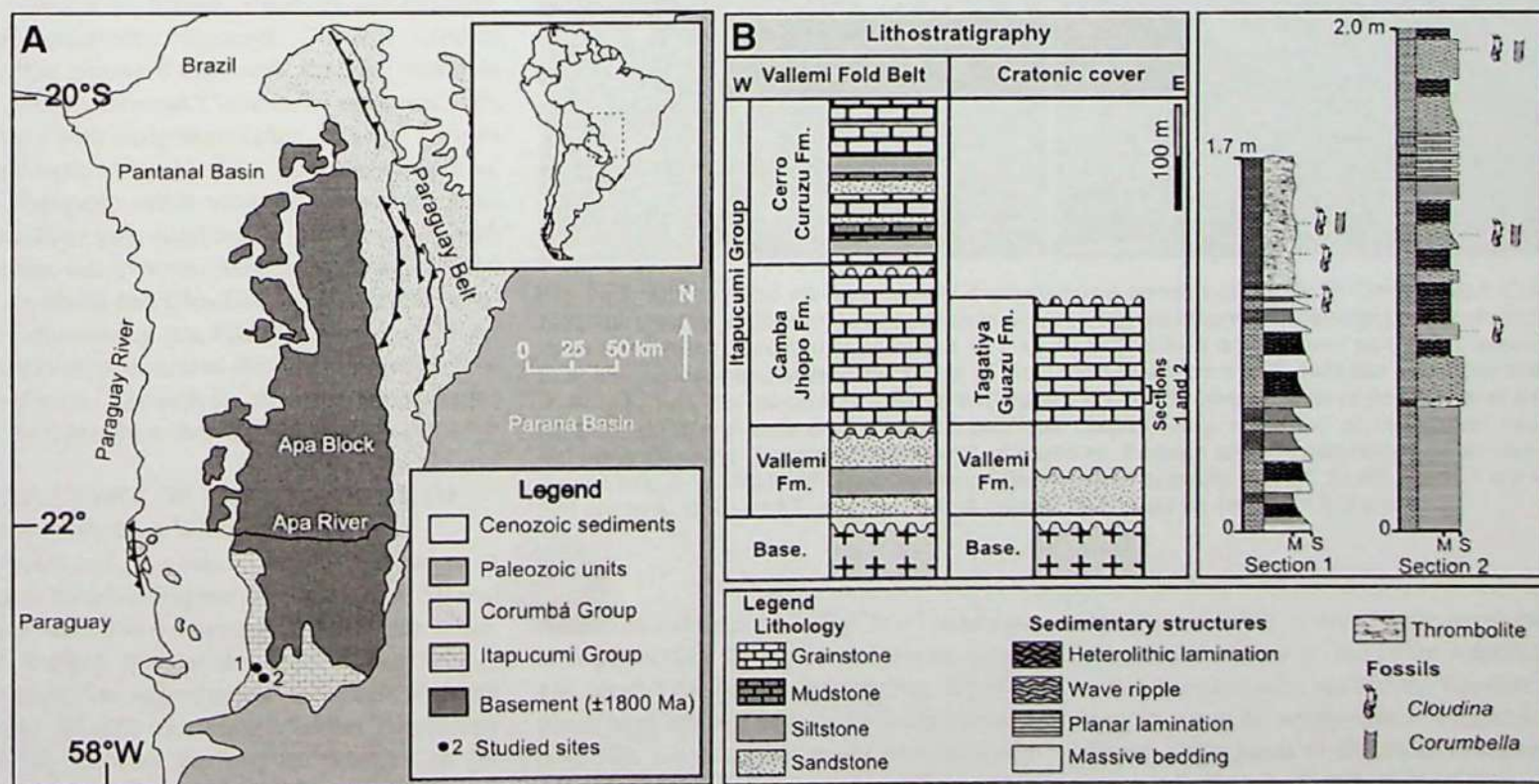


Figure 1. Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay. A: Locality map. B: Stratigraphic sections. Base.—basement; M—mud; S—sand; Fm.—Formation. Adapted from Warren et al. (2011).

the Tagatiya Guazu Formation (Fig. 1B). This unit contains an Ediacaran-age fossil assemblage including the index fossil *Cloudina*, *Corumbella*, and ichnofossils (Warren et al., 2011), and is composed of calcareous facies exhibiting massive, laminated to cross-stratified grainstones and heterolithic facies. Intercalated within these rocks are meter-thick beds of laminated microbial mats and domical thrombolitic biostromes, both associated with centimeter-thick beds of intraformational breccias. This facies association was deposited on a protected carbonate platform in a peritidal setting, probably in a shallow evaporitic lagoonal environment.

DESCRIPTION OF THE FOSSIL OCCURRENCES

Fossils of the Itapucumi Group include abundant fragments and many nearly complete specimens of *Cloudina* (Fig. 2A), as well as small fragments of *Corumbella*. *Cloudina* is found both as fragments in fine grainstone around thrombolitic biostromes (Fig. 1B), and as complete individuals in situ between thrombolitic domes (Warren et al., 2011). Similar associations of *Cloudina* with microbial buildups are also known in the Neoproterozoic of Namibia, Canada, and Oman (Conway-Morris et al., 1990; Grotzinger et al., 2000; Hofmann and Mountjoy, 2001). In Paraguay, *Corumbella* occurs as parautochthonous carbonized fragments (Figs. 2B–2D) together with intact *Cloudina* in a taphonomic setting different from that described in Brazil (Babcock et al., 2005). Differences in abundance and biostratigraphic signatures between these fossils in the Itapucumi Group are interpreted as reflecting differences in habitat, tegument composition, and taphonomic responses. *Cloudina* lived in shallow protected carbonate settings (Warren et al., 2011), whereas *Corumbella* occupied calm waters with terrigenous influx, to judge from its abundance in marls of the Tamengo Formation. In Paraguay, sedimentologic context suggests that these taxa occurred in environments with similar water depth, temperature, and salinity. *Corumbella* and *Cloudina* were buried as obstruction deposits by fine calcareous sand, and their preservation indicates that under similar flow conditions, *Corumbella* shows a higher degree of disaggregation than *Cloudina*.

STRUCTURE OF THE CARAPACE OF *CORUMBELLA WERNERI*

Fossils of *Corumbella* in Paraguay occur as black, flattened fragments of tubes, 1.4–2.9 mm wide and 3.0–4.6 mm long. The carapace exhibits marked annulations, with approximately four ring-like segments per millimeter of length (Figs. 2B–2E). Scanning electron microscopy (SEM) revealed the original features of the carapace in *Corumbella*. The rings consist of an irregular, tight-fitting mosaic of polygonal plates (lamellae?), 10–120 μm in maximum

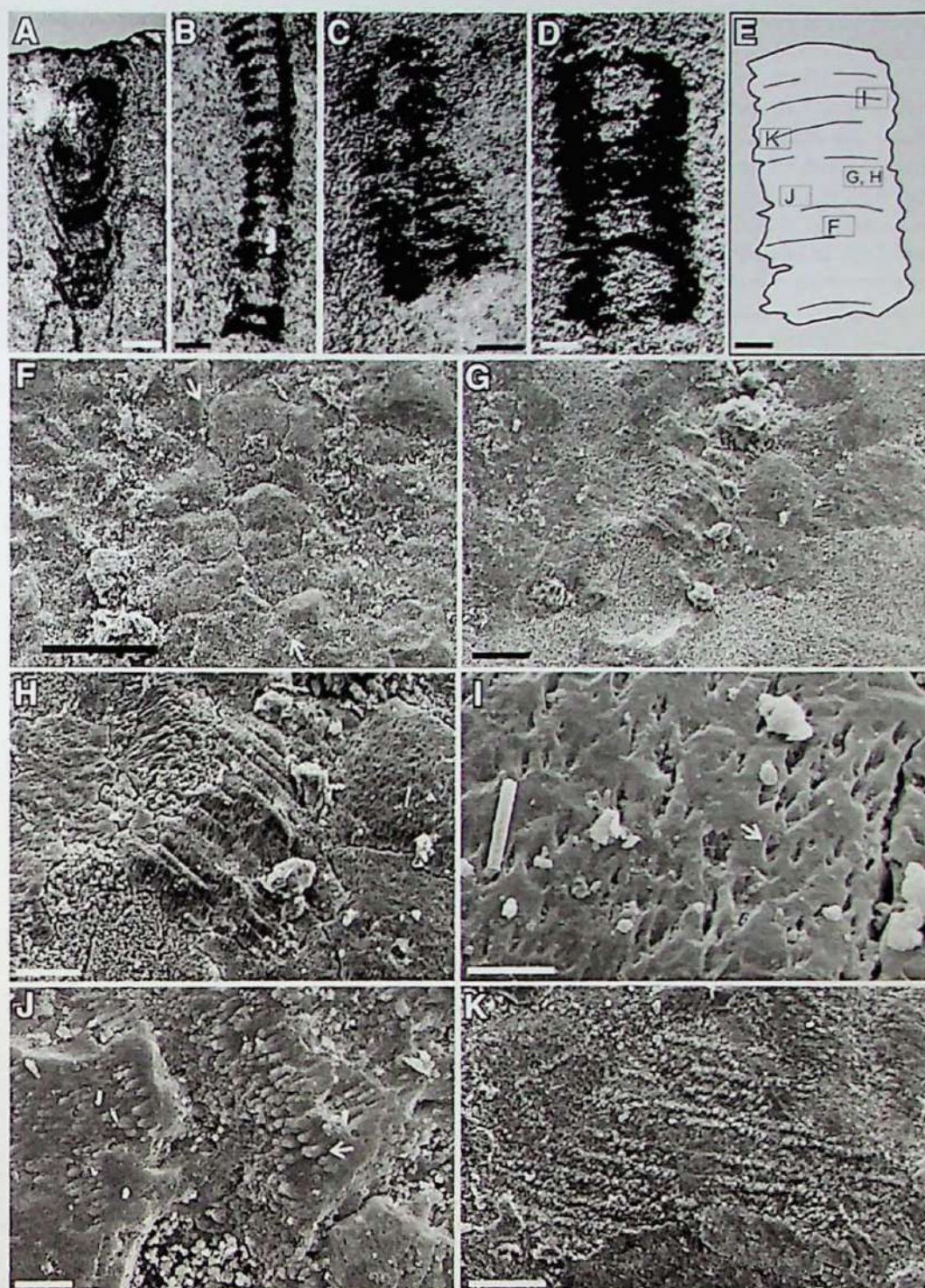


Figure 2. A: *Cloudina* sp. with typical cone-in-cone construction. B–D: Carbonized *Corumbella* carapaces. E: Sketch of specimen in D, showing locations of scanning electron microscopy images of *Corumbella* carapace in F to K. F,G: Views at different scales of mosaic of irregular polygonal plates in carapace of *Corumbella*. Arrows in F indicate principal suture. H: Polygonal plate mosaic with pores and papillae. I, J: Close-up views of papillae and pores. Arrows in I and J indicate pores and papillae, respectively. K: Detail of individual polygonal plate showing layered arrangement of papillae. Fossils are in Laboratory of Systematic Paleontology, Institute of Geosciences, São Paulo University, Brazil. Scale bars: 1 cm in C; 500 μm in A, B, D, and E; 100 μm in F; 20 μm in G, H, and K; 10 μm in I; 3 μm in J.

dimension and 5 μm thick (Fig. 2F). The mosaic is subtly divided by a principal suture, generally parallel to the annulations (Fig. 2F). The plates have straight edges with sharp contacts (Fig. 2G). The ultrastructure of *Corumbella* and the Ordovician scyphozoan *Sphenothallus* share similar patterns of organization. However, the lamellar microfabric seen in *Sphenothallus* (Van

Iten et al., 2005b) is not clearly developed in *Corumbella*. Moreover, unlike the lamellar surface of *Sphenothallus* sp. and the lamellar periderm of coronate scyphozoans (Chapman and Werner, 1972; Jarms et al., 2002), the plates in *Corumbella* are not smooth. Rather, they exhibit abundant small, shallow, elongate to elliptical pores, $\sim 1 \mu\text{m}$ across and 2 μm deep over most of

the surface (Figs. 2H and 2I) and domical structures, here designated as papillae (Fig. 2H and 2J). The papillae are bluntly conical to acicular, 3–15 μm long, and to 1 μm in diameter with rounded to flat terminations (Fig. 2J). Locally, groups of papillae are arranged in regularly spaced rows $\sim 3 \mu\text{m}$ apart (Fig. 2K).

Contrary to pores in thecae of Paleozoic conulariids (Kozłowski, 1968; Bischoff, 1978; Van Iten, 1992; Van Iten et al., 2005b, 2006b), pores in *C. werneri* occur in closely spaced rows with some degree of organization (Fig. 2I). The papillae are similar in shape (but differ in their pattern of organization) to structures observed on rods of some Phanerozoic conulariids (Van Iten et al., 2006a; John et al., 2010). The pores may correspond to papillae on opposite sides of plates, and rather than representing ornamentation, may have had structural and/or physiological functions.

The precise composition of the carbonized carapace *Corumbella* is not known. Neither chitin nor other organic polymers have been identified, but SEM–energy dispersive spectrometry analysis of a gold-coated *Corumbella* carapace (Fig. 3A) revealed the presence of carbon, calcium, silicon, aluminum, and oxygen (Fig. 3B). The chemical test for phosphate (1 dg of ammonium molybdate in reaction with 1:1 HNO_3) was negative, reinforcing the hypothesis of a nonmineralized carapace.

DISCUSSION AND CONCLUSION

As in the thecae of the modern and fossil coratate scyphozoans *Stephanoscyphistoma* (Scyphozoa, Cnidaria, Hahn et al., 1982; Jarms et al., 2002) and *Olivoides* (Zhao and Bengtson, 1999), respectively, deformation in *Corumbella* (bent,

folded, compressed) points to an originally flexible rather than brittle, and most likely organic, carapace. *Corumbella* thus secreted a long, narrow, flexible tube (like scyphopolyps) of nearly constant diameter, with transverse rings, possibly analogous to ribs in conulariids (Babcock et al., 2005). The multiple plates in the *Corumbella* carapace is an additional characteristic shared with conulariids and coronate scyphozoans.

Corumbella occurs within the *Cloudina* range zone; hence, it may be assigned to the terminal Ediacaran between 549 and 542 Ma (Grotzinger et al., 1995; Amthor et al., 2003). The fossil assemblage in the Itapucumi Group and others worldwide, containing metazoan fossils such as *Namacalathus*, *Sinotubulites*, and vendotaenids (Grotzinger et al., 2000; Hua et al., 2007), attest to increasing ecological and behavioral complexity at the end of the Proterozoic. Predation was certainly one of the determining factors in the intense diversification of the Metazoa at this time (Vermeij, 1989). Sessile predators like *Corumbella* developed other adaptations, besides nonmineralized exoskeletons, such as toxin-release systems for capturing prey and protection. The coexistence of in situ *Cloudina* and parautochthonous *Corumbella* indicates a more complex paleoecological scenario for Ediacaran carbonate platforms than previously thought, with increasing complexity of intraguild nets.

By the end of the Ediacaran Period, ocean water had become enriched in NaCl, with neutral pH and major ion composition similar to Phanerozoic seawater. Despite the relative increase of $\sim 36 \text{ meq/L}$ in Ca^{2+} ion concentration (Hardie, 2003), the advent of animal biomineralization ca. 550 Ma is probably more closely related to adaptations to varied carbonate envi-

ronments and the ecological pressure of predation, rather than to global geochemical modifications in seawater (Hua et al., 2007).

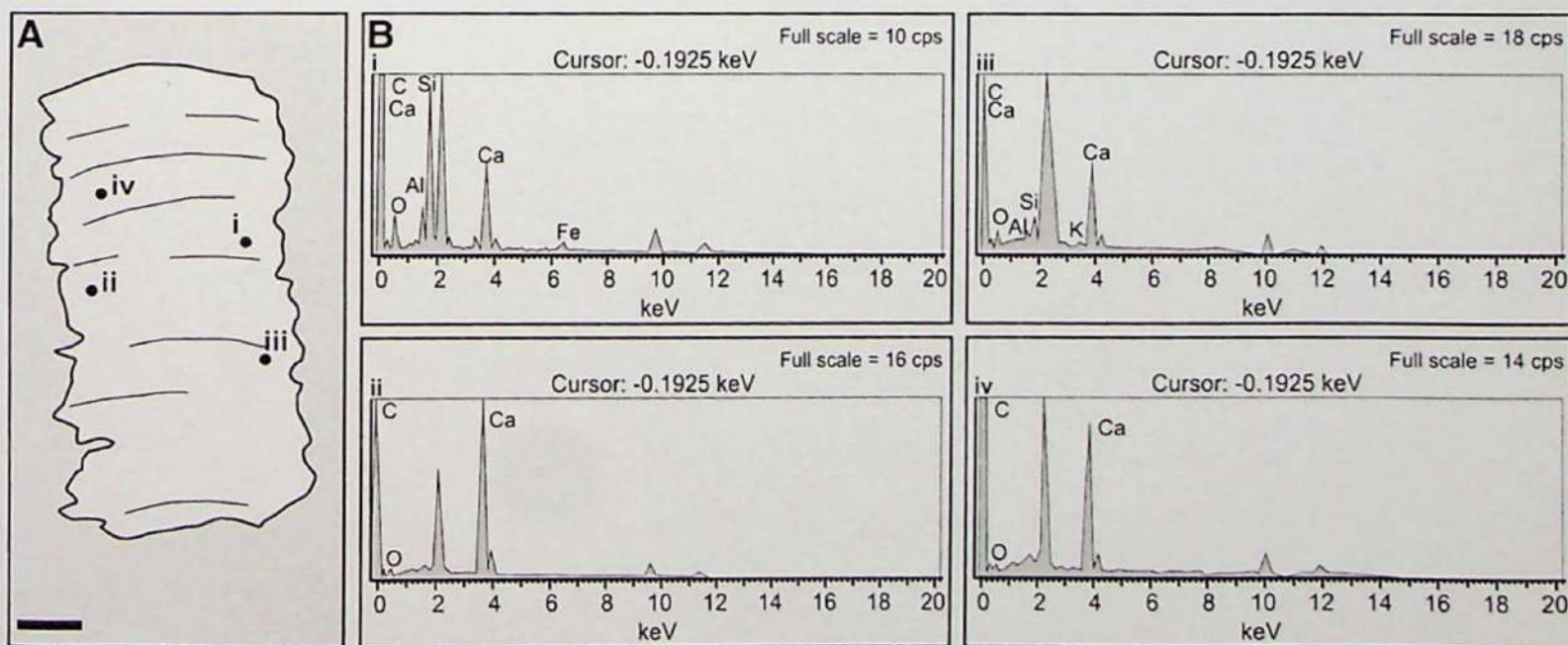
Corumbella figures as one of the few Precambrian animals capable of producing a fossilizable organic exoskeleton. Its cooccurrence with shelly fossils in the Itapucumi Group is further evidence that the acquisition of protective structures in metazoans at the end of the Ediacaran involved nearly synchronous processes of biomineralization and organic skeletogenesis. This scenario supports the hypothesis that the advent of skeletogenesis was probably related to increased predation pressure and conquest of new niches rather than to geochemical changes in environmental conditions.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Viceministerio de Minas y Energía de Paraguay; Industrial Nacional del Cemento (INC), Paraguay, CAPES (Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazil) and FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, Brazil) grants 2004/01233-0, 2010/02677-0, and 2010/19584-4 for funding.

REFERENCES CITED

- Amthor, J.E., Grotzinger, J.P., Schröder, S., Bowring, S.A., Ramezani, J., Martin, M.W., and Matter, A., 2003, Extinction of *Cloudina* and *Namacalathus* at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman: *Geology*, v. 31, p. 431–434, doi:10.1130/0091-7613(2003)031<0431:EOCANA>2.0.CO;2.
- Babcock, L.E., Grunow, A.M., Sadowski, G.R., and Leslie, S.A., 2005, *Corumbella*, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 220, p. 7–18, doi:10.1016/j.palaeo.2003.01.001.
- Bengtson, S., 2002, Origins and early evolution of predation, in Kowalewski, M., and Kelley, P.H.,



Warren et al., 2012; figure 3; CDR X5 file

Figure 3. A: Location of scanning electron microscopy (SEM) and energy dispersive spectrometry (EDS) analyses (i–iv in B) in sample shown in Figure 2D. Scale bar = 500 μm . B: SEM-EDS element spectra of gold-coated carapace of *Corumbella*.

- eds., The fossil record of predation: Methods, patterns, and processes: Paleontological Society Special Paper 8, p. 289–317.
- Bischoff, G.C.O., 1978, Internal structure of conulariid tests and their functional significance, with special reference to *Circoconulariina* n. suborder (Cnidaria, Scyphozoa): *Senckenbergiana Lethaia*, v. 59, p. 275–327.
- Campanha, G.A.C., Warren, L.V., Boggiani, P.C., Grohmann, C.H., and 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*, v. 30, p. 1–11, doi:10.1016/j.jsames.2010.04.001.
- Chapman, D.M., and Werner, B., 1972, Structure of a solitary and a colonial species of *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) with observations on periderm repair *Helgoländer wis: Meeresunters.*, v. 23, p. 393–421, doi:10.1007/BF01625293.
- Conway-Morris, S., Mattes, B.W., and Menge, C., 1990, The early skeletal organism *Cloudina*: New occurrences from Oman and possibly China: *American Journal of Science*, v. 290, p. 245–260.
- Grotzinger, J.P., Bowring, S.A., Saylor, B.Z., and Kaufman, A.J., 1995, Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution: *Science*, v. 270, p. 598–604, doi:10.1126/science.270.5236.598.
- Grotzinger, J.P., Watters, W.A., and Knoll, A.H., 2000, Calcified metazoans in thrombolite stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia: *Paleobiology*, v. 26, p. 334–359, doi:10.1666/0094-8373(2000)026<0334:CMI TSR>2.0.CO;2.
- Hagadorn, J.W., and Waggoner, B., 2000, Ediacaran fossils from the southwestern Great Basin, United States: *Journal of Paleontology*, v. 74, p. 349–359, doi:10.1666/0022-3360(2000)074<0349:EFFTSG>2.0.CO;2.
- Hahn, G., Hahn, R., Leonardos, O.H., Pflug, H.D., and Walde, D.H.G., 1982, Körperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungpräkambrium Brasiliens: *Geologia et Paleontologia*, v. 16, p. 1–18.
- Hardie, L.A., 2003, Secular variations in Precambrian seawater chemistry and the timing of Precambrian aragonite seas and calcite seas: *Geology*, v. 31, p. 785–788, doi:10.1130/G19657.1.
- Hofmann, H.J., and Mountjoy, E.W., 2001, *Namacalathus-Coudina* assemblage in Neoproterozoic Miette Group (Byng Formation), British Columbia: Canada's oldest shelly fossils: *Geology*, v. 29, p. 1091–1094, doi:10.1130/0091-7613(2001)029<1091:NCAINM>2.0.CO;2.
- Hua, H., Chen, Z., and Yuan, X., 2007, The advent of mineralized skeletons in Neoproterozoic Metazoa—New fossil evidence from the Gaojiashan Fauna: *Geological Journal*, v. 42, p. 263–279, doi:10.1002/gj.1077.
- Ivantsov, A.Y., and Fedonkin, M.A., 2002, Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: A metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary: *Palaeontology*, v. 45, p. 1219–1229, doi:10.1111/1475-4983.00283.
- Jarms, G., Morandini, A.C., and da Silveira, F.L., 2002, Polyps of the families Atorellidae and Nausithoidae (Scyphozoa: Coronatae) new to the Brazilian fauna: *Biota Neotropica*, v. 2, no. 1, p. 1–11.
- John, D.L., Hughes, N.C., Galaviz, M.I., Gunderson, G.O., and Meyer, R., 2010, Unusually preserved *Metaconularia manni* (Roy, 1935) from the Silurian of Iowa, and the systematics of the genus: *Journal of Paleontology*, v. 84, p. 1–31, doi:10.1666/09-025.1.
- Knoll, A.H., 2003, Biomineralization and evolutionary history: *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, v. 54, p. 329–356, doi:10.2113/0540329.
- Kozłowski, R., 1968, Nouvelles observations sur les conulaires: *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 13, p. 497–535.
- Van Iten, H., 1992, Microstructure and growth of the conulariid test: Implications for conulariid affinities: *Palaeontology*, v. 35, p. 359–372.
- Van Iten, H., Leme, J.M., Rodrigues, S.C., and Simões, M.G., 2005a, Reinterpretation of a conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: *Palaeontology*, v. 48, p. 619–622, doi:10.1111/j.1475-4983.2005.00471.x.
- Van Iten, H., Vyhlásova, Z., Zhu, M.Y., and Yi, Q., 2005b, Widespread occurrence of microscopic pores in conulariids: *Journal of Paleontology*, v. 79, p. 400–407, doi:10.1666/0022-3360(2005)079<0400:WOOMPI>2.0.CO;2.
- Van Iten, H., Leme, J.M., Simões, M.G., Marques, A.C., and Collins, A.G., 2006a, Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Vendian-Triassic) within the subphylum Medusozoa (phylum Cnidaria): *Journal of Systematic Palaeontology*, v. 4, p. 109–118, doi:10.1017/S1477201905001793.
- Van Iten, H., Leme, J.M., and Simões, M.G., 2006b, Additional observations on the gross morphology and microstructure of *Baccaconularia* Hughes, Gunderson et Weedon, 2000, a Cambrian (Furongian) conulariid from the north-central USA: *Palaeoworld*, v. 15, p. 294–306, doi:10.1016/j.palwor.2006.10.006.
- Vermeij, G.J., 1989, The origin of skeletons: *Palaaios*, v. 4, p. 585–589, doi:10.2307/3514748.
- Warren, L.W., Fairchild, T.R., Gaucher, C., Boggiani, P.C., Poiré, D.G., Anelli, L.E., and Inchausti, J.C.G., 2011, *Corumbella* and in situ *Cloudina* in association with thrombolites in the Ediacaran Itapucumí Group, Paraguay: *Terra Nova*, v. 23, p. 382–389, doi:10.1111/j.1365-3121.2011.01023.x.
- Wood, R.A., 2011, Paleoeology of the earliest skeletal metazoan communities: Implications for early biomineralization: *Earth-Science Reviews*, v. 106, p. 184–190, doi:10.1016/j.earscirev.2011.01.011.
- Yuan, X., Chen, Z., Xiao, S., Zhou, C.Y., and Hua, H., 2011, An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes: *Nature*, v. 470, p. 390–393, doi:10.1038/nature09810.
- Zhao, Y., and Bengtson, S., 1999, Embryonic and post-embryonic development of the Early Cambrian cnidarian *Olivoooides*: *Lethaia*, v. 32, p. 181–195, doi:10.1111/j.1502-3931.1999.tb00538.x.

Manuscript received 8 November 2011

Revised manuscript received 10 February 2012

Manuscript accepted 23 February 2012

Printed in USA



**REVISION OF MORPHOLOGICAL TERMINOLOGY AND
TAXONOMIC AFFINITIES OF THE EDIACARAN FOSSIL
Corumbella weneri HAHN ET AL., 1982 (CORUMBÁ GROUP,
BRAZIL)**

Journal:	<i>Palaeontology</i>
Manuscript ID:	PALA-06-12-3330-OA
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	01-Jun-2012
Complete List of Authors:	Pacheco, Mírian Liza; Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências Leme, Juliana; Universidade de Paulista, Geosciences Fairchild, Thomas; Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências
Key words:	Corumbella weneri, Ediacaran, Corumbá Group

SCHOLARONE™
Manuscripts

REVISION OF MORPHOLOGICAL TERMINOLOGY AND TAXONOMIC
AFFINITIES OF THE EDIACARAN FOSSIL *Corumbella weneri* HAHN *ET AL.*,
1982 (CORUMBÁ GROUP, BRAZIL)

by MÍRIAN LIZA ALVES FORANCELLI PACHECO¹, JULIANA DE MORAES
LEME¹ and THOMAS RICH FAIRCHILD¹

1. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, Rua do Lago, 562, Cidade
Universitária, 05508-080 - São Paulo, SP – Brazil; emails: forancelli@gmail.com,
leme@usp.br, trfairch@hotmail.com.

ABSTRACT: Analysis of specimens of the enigmatic Ediacaran fossil *Corumbella weneri* Hahn *et al.*, 1982, have revealed inconsistencies with respect to the original morphological description. Re-examination of this fossil has elucidated the systematic position of *Corumbella weneri* Hahn *et al.* (1982) within the Cnidaria. This study aims to review and standardize the morphological terms used in the description of this Ediacaran fossil. We also present here a new diagnosis for this *Corumbella*, by the means of an interpretation of its taxonomic affinities. Contrary to the original species description, the present study has not corroborated the bipartite differentiation of the body nor the presence of the attachment structures described by Hahn *et al* and subsequent authors. Nevertheless, we have corroborated the oral-aboral organization and tetrarradial symmetry of the initial description. Besides these characteristics, the organic and relatively thick carapaces of some specimens strengthen the hypothesis that these organisms were metazoan cnidarians, and not vendobionts, as once supposed. Examination of three-dimensionally preserved specimens suggests that the tubes were polyhedral rather than cylindrical, but are still comparable to the scyphistoma of coronate scyphozoans and even to the also polyhedral conulariids.

KEY WORDS: *Corumbella weneri*; Ediacaran; Tamengo Formation; Corumbá Group

IN RECENT decades paleontological research on the Corumbá Group, Corumbá region, Mato Grosso do Sul (MS), in southwest Brazil (Fig. 1) has revealed the largest assemblage of Neoproterozoic life forms yet recorded from South America (Glaessner 1984; Jones 1985; O'Connor and Walde 1986; Zaine and Fairchild 1987; Zaine 1991; Gaucher *et al.* 2003), including microfossils, (*Sphaerocongrerus variabilis*), Metaphyta (*Tyrasotaenia* sp.) and the earliest evidence of Metazoa (*Corumbella weneri* and *Cloudina lucianoii*) in South América (Hahn *et al.* 1982; Babcock *et al.* 2005, Meira, 2011; Pacheco *et al. in press*, but see Fairchild *et al. in press* for revision).

The analysis of the fossil record of the Tamengo Formation may play a fundamental role in elucidating the history of the metazoan explosion that marked the transition from the Proterozoic to the Phanerozoic. In fact, the occurrence of *C. weneri* there, together with the small conical shell *Cloudina*, has been used to link the Tamengo Formation fossils to the Ediacaran biota (Fairchild 1978; Hahn *et al.* 1982; Walde *et al.* 1982; Glaessner 1984; Hahn and Pflug 1985; Zaine 1991; Gaucher *et al.* 2003; Babcock *et al.* 2005).

The first systematic descriptions and paleoecological/paleobiogeographic interpretations of *Corumbella weneri* were by Hahn *et al.* (1982) on material from the limestone of the Saladeiro quarry, in Ladário, adjacent to Corumbá, MS. These authors described *Corumbella* as a bipartite structure (Fig. 3A) and attributed this taxon to a new subclass of the class Scyphozoa (Cnidaria). Later studies revealed inconsistencies that led Zaine (1991) to assign it to the Vendobionta. But more recently, Hagadorn and Waggoner (2000), Babcock *et al.* (2005) (Fig. 3B) and Pacheco *et al. in press* reinstated it among the scyphozoan cnidarians.

Although some advances concerning the paleobiology of *Corumbella* were already made (*e.g.* reconstitution of structural and morphological attributes) (Pacheco *et al. in press*), many questions still remain regarding: (1) the chemical composition of its carapace; (2) its mode of life, habitat, and trophic relations; (3) its paleobiogeographic context; and, specially, (4) its taxonomic affinities.

Recently, collected *Corumbella* fossils from Saladeiro quarry, Corumbá region, shed new light on the morphology of this organism and provide some answers to these questions. Based on this new information, we review the morphological terminology of this taxon, with a view towards elucidating the taxonomic affinities and systematic position of *Corumbella weneri* Hahn *et al.* 1982.

GEOLOGICAL SETTING

Deposition of the Corumbá Group began in a rift basin that evolved into a passive continental margin, and was later deformed during the Brasiliano orogenic event to form part of the southern portion of the Paraguay Belt (Fig. 1), in southwest Brazil (Almeida 1968, 1984; Boggiani *et al.* 1993; Boggiani 1998; Alvarenga *et al.* 2000; Boggiani *et al.* 2010; Oliveira 2010). The Corumbá Group, with a thickness of about 600 meters, begins with conglomerates, sandstones and pelites of the Cadiueu Formation, passing upward into sandstones, pelites and carbonates of the Cerradinho Formation. These, in turn, pass into dolomites and subordinate pelites of the Bocaina Formation, covered by limestones and shales of the Tamengo Formation, which contains, among other fossils, *Corumbella weneri*. The Corumbá Group terminates with a thick package of pelites known as the Guaicurus Formation (Figs. 1 and 2).

Rb-Sr isotopic age determination for the fine fraction of pelitic rocks of the Corumbá Group yielded values around 480 Ma for Tamengo Formation, which have been interpreted as the age of incipient metamorphism (Cordani *et al.* 1985). However, recent analysis of detrital zircons in volcanic tuffs intercalated in the Tamengo Formation in the Lajinha and Corcal, quarries near Corumbá, MS, provided a mean U-Pb age of 543 ± 3 Ma for the Tamengo Formation, practically at the Precambrian/Cambrian limit (Babinski *et al.* 2006, 2008). This data are supported by the presence of 100 the important fossil guide of Ediacaran age *Cloudina lucianoii*, in Tamengo Formation (Zaine and Fairchild 1987; Zaine 1991).

The Tamengo Formation (Fig. 2) ranges from 80 to 100m in thickness and consists of dark gray carbonaceous limestone and subordinate shales. At its base are poorly exposed sandstone and an impressive sedimentary *breccia* with clasts of diverse lithologies (e.g. limestone, dolostone and phosphorite) derived from local sources within the Bocaina Formation (Boggiani 1998). *Corumbella wernerii* and *Cloudina lucianoii* occur above this portion of formation in limestones and shales, respectively (Zaine and Fairchild 1987; Zaine 1991; Boggiani 1998, Babcock *et al.* 2005; Boggiani *et al.* 2010; Oliveira 2010).

The specimens used in this study were collected in Corumbá region from fresh outcrops of the Tamengo Formation practically entirely from the subordinate shales and siltstones within very dark gray limestone exposed in the Saladeiro quarry with a few coming from a rhythmic thin-bedded pelitic limestone interval (Fig. 2). Between Corumbá and Ladário, this formation is composed largely by limestone, arranged in relatively homogeneous packets that range from 5 to 10m in thickness (Zaine 1991).

MATERIAL AND METHODS

1. *Examined collections.* For the purpose of this study, we analyzed 415 samples: 401 housed at the Scientific Collection of Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (IGc/USP) (“GP/1E”), 2 from the Didactic Collection of the same institution (“C”), and 12 samples from the Collection of Paleontology, Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), Rio de Janeiro (“DGM”).

2. *Morphological description and systematic analysis of specimens.* The morphological features were described based on Hahn *et al.* (1982); Zaine and Fairchild (1987); Zaine (1991); Hagadorn and Waggoner (2000); Babcock *et al.* (2005) and Pacheco *et al. in press*. Also, consider this step as far as possible, the recommendations suggested by Waggoner (1998); Lucas (2001) and Rodrigues *et al.* (2003) listed: a) The taxonomic study of invertebrate fossils was based on collections with the highest sample rate possible aiming the identification of a broad spectrum of morphological and taphonomic variations; b) The study prioritized examination of specimens with different types of preservation; c) Comparison based on biometric characters was only conducted on specimens of the same type of preservation.

SYSTEMATIC PALAEOLOGY

Reinterpretation. The morphological terms used in the study of enigmatic basal metazoans are of necessity based upon or borrowed from extant or well-established extinct taxonomic groups at different levels (Phylum, Class, Order, etc.), without really knowing whether the adopted terms refer in fact to homologous or analogous characters in the ancient fossils. This practice makes it difficult to establish clear links among basal fossils, like *C. wernerii* and other taxa, and may generate uncertainty with respect to a

fossil's systematic position. However, in order to standardize the morphological terms used in the study of this fossil, *Corumbella* is described here using morphological terms compatible to structures of each conulariids and coronates, owing to and depending on their striking similarity.

In this study, investigation of our best preserved specimens of *C. weneri* and specimens representative of a range of taphonomic conditions revealed important features not reported previously. The analysis of fossil molds and/or two-dimensional and three-dimensional iron-oxide replaced and carbonized carapaces (Fig. 4) exposed potential taphonomic biases on the interpretation of the geometry (see Pacheco *et al. in press* for more details) and segmentation patterns of this fossil.

It is clear that the carapace of *C. weneri* possessed continuous articulated rings (Fig. 5D). They were flexible to compression, but, as relatively thick, also susceptible to breakage. In the observed samples the carapaces covered three-dimensional specimens (Fig. 9A) or are preserved as compressed (Fig. 4A) and/or occasionally constitute large amount of highly fragmented remains of carapaces concentrated in a single layer, sometimes abundant and intricate, which have largely preserved tube, sometimes highly fragmented, forming fine “*coquina*” levels (Fig. 4D). In some specimens, carapaces presents longitudinal striations (Fig. 9A, B), but most often they are not conspicuous in *Corumbella*.

In three-dimensional fossils, we observed that rings are clearly continuous on the edges and converge alternately in the center of the faces, constituting a midline (Fig. 5A-C). In some fossils, septa are evident as internal longitudinal thickenings, corresponding, externally, to the midline (Fig. 4B, C), while others exhibit no evidence of internal midline thickening, and in none of these fossils has a carena (internal edge

thickening) been verified. In this sense, many two-dimensional fossils, for example, are clearly the result of compression of individuals of *Corumbella* (Fig. 4A).

The study of three-dimensional specimens confirmed their original polyhedral geometry, formed by four similar sides (designated as faces) that meet at lateral edges (similar to conulariid corners) to produce a squarish cross section (Figs. 5A, B and 6A, B). Thus, *Corumbella* is indeed an elongated pyramidal tube, with a uniseriated aboral region without evident septa or midlines at the most aboral part (Fig. 7B, C, F), grading to a polyhedral region with evident midline on the face (Fig. 7B, C-E), resulting in a slight expansion of the tube along its length. Sometimes the tubes are curved (Fig. 8).

Neither attachment structures nor incontestable apical or lateral branching were observed in this study.

Previous proposals for the morphological terminology and attributes of *C. weneri*, together with our proposal, as well as possible taxonomic relationships, are summarized in Table 1. The systematic revision proposed here considered both a review and discussion of the taxonomy and morphological attributes previously established for the Brazilian specimens of *Corumbella weneri* (Hahn *et al.* 1992; Zaine 1991; Babcock *et al.* 2005; Pacheco *et al. in press*), as well as the implications of the bias of the original description of this metazoan (Hahn *et al.* 1982) for the establishment of its systematic affinities.

Kingdom METAZOA Linnaeus, 1758

Phylum CNIDARIA Hatschek, 1888

Class SCYPHOZOA Götze, 1887

Family CORUMBELLIDAE Hahn, Hahn, Leonardos, Pflug e Walde, 1982

Remarks. *Corumbella weneri* share the characteristics established for the Kingdom Metazoa, such as growth polarization and a cuticle epithelium. In the original description performed by Hanh *et al.* (1982), this metazoan was considered a cnidarian. The body structures of a bipartite *Corumbella* (primary and secondary polyps) were both circular in cross section (Fig. 3A, C). The radial and tetramerous symmetry of primary polyp was interpreted as similar to modern scyphistoma of the scyphozoan *Stephanoscyphus* (Fig. 3D), justifying the inclusion of Genus *Corumbella* in the Class Scyphozoa (Phylum Cnidaria). The presence of the inferred biserial polypar, considered a feature absent in scyphozoans, was enough to Hahn *et al.* (1982) insert *Corumbella* at the monogeneric Family Corumbellidae, Order Corumbellida and Subclass Corumbellata.

However, the present study revealed that the bipartite structure were morphological attributes described under taphonomic bias. The polypar structure is non-existent, maybe interpreted as such by the observation of compressed fragments of a polyhedral tube, resulting in two-dimensional specimens, with evident midlines on one side (Fig. 4A). There is no cylindrical structure that can refer to a long primary polyp, only an uniseriate aboral region which immediately communicates with the polyhedron (Fig. 7B, C). In sume, *Corumbella* is not a bipartite structure, but has pyramidal geometry, approximately square in cross section (Fig. 7B-F).

In these fossils it was observed a cuticular tegument that approximates *Corumbella* to the recent scyphozoans Order Coronatae (with an organic periderm) and also to the extinct scyphozoan Subclass Conulatae (characterized by a chitin-mineralized theca) (Figs. 4A, 5D, 9A). The carapaces consisting of poligonal rings (Fig. 7D), aboral uniseriate region and almost imperceptible variation of the diameter to length of the elongated body (Fig. 7B, C) constitute characteristics shared with

coronates (Fig. 3D). However, the structure and morphology of *Corumbella* are more compatible with the basic features defined for the conulariids, such as a four sided (faces) pyramidal geometry, midlines and lateral edges (named "corners" in conulariids) (Fig. 6A, B) (Babcock 1991, Van Iten 1991a). The geometric characteristics and its relatively thick, flexible to compression, but also susceptible to break of the *Corumbella* carapaces (Fig. 4A, D) makes this metazoan even closer to the extinct conulariids than to other scyphozoans.

In this study, reshaping the parameters of Hahn *et al.* (1982) and Babcock *et al.* (2005), these characteristics have been considered sufficient for the insertion of *Corumbella* in the Family Corumbellidae.

The features so far observed among *Corumbella* fossils were not sufficient to establish with greater precision, the phylogenetic relationships among Scyphozoa for this taxon. Babcock *et al.* (2005) relied on the absence of a medusoid stage for greater details in the taxonomy of this cnidarian.

Genus *Corumbella* Hahn, Hahn, Leonardos, Pflug e Walde, 1982

Type species Corumbella weneri Hahn, Hahn, Leonardos, Pflug e Walde, 1982

Emended diagnosis. Elongated polyhedral tube with midline evident and continuous throughout all the tube.

Corumbella weneri Hahn, Hahn, Leonardos, Pflug e Walde, 1982

Emended diagnosis. Polyhedral pyramidal tube, quadrangular in section, tetramerous symmetry, with four faces, elongated, with barely noticeable variation in diameter along

the tube; external midline formed by the groove of the alternated meeting of polygonal rings as apothems of the faces; inner septation continuous throughout all the tube, when present, corresponding to the outer midline; continuity of the rings at the lateral edges.

Remarks. Based on altered morphological structures, Hahn *et al.* (1982) chose a single Subclass, a single Order and a single Family for the Genus *Corumbella*. However, despite the bias in their descriptions, these authors recognized morphological similarities between the modern *Stephanoscyphus*, justifying the inclusion of this genus in the Class Scyphozoa (Phylum Cnidaria). All specimens examined in this study had the same characteristics set forth herein for the Genus *Corumbella*, as a polyhedral and elongated tube with midline continuous throughout all the tube (Fig. 7B, C), and all diagnostic characteristics to *Corumbella weneri* species, such as external midline, formed by the groove of the alternated meeting of polygonal rings as apothems of the faces. On the midline of the internal mold of some specimens, it was observed an almost continuous sequence of alternating casts in "U", attributed to the confluence of polygonal rings on center of the faces (Fig. 5A-C) (called "rods" or "ribs" for conulariids). In this species rings are also continuous throughout the tube length and on the lateral edges.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

1. Relations between C. weneri, Metazoa e Vendobionta. Unlike previous inferences (cf. Zaine 1991), *C. weneri* did not have an originally hollow quilted flattened body (as already showed by Pacheco *et al. in press*), like reported for vendobionts (Seilacher 2007).

Thus, contrary to what was described for vendobionts the arrangement of segments, often fragmented, along the *C. weneri* body does not refer to na originally

thin elastic organic coating (Seilacher 1989; Seilacher *et al.* 2003, Seilacher 2007). The body of *C. weneri* is polyhedral (Fig. 7C-F), enclosed in a cuticle (epithelial tissue), relatively thick, but flexible, organic or poorly mineralized, sometimes with ornamentation (Fig 9) representing overlapping segments. The movements and the flexibility of the *C. weneri* body can be enabled by the degree of overlap of the rings on its carapace, confirmed by the curved layout of some of the longest observed specimens of *C. weneri* (Fig. 8).

The joints and flexibility of the carapace of *C. weneri* are very similar to the periderm structure present on Scyphozoa polyps and may reflect a contractile/retractable myoepithelial action found in the soft parts within this tegument (Holst and Jarms 2006). Although chitinous, the scyphozoans periderm shows a close association with the soft tissue muscle epithelium coated by it, for example, during asexual reproduction (Chapman and Werner 1972).

Unless the evident mouth region (Pacheco *et al. in press*) in certain analyzed fossils (Fig. 7A), growth polarization (oral-aboral organization) of these specimens is defined by a subtle and systematic expansion of the diameter of the tube along its length and by the provision of continuous segments (Fig. 7).

Taken together, the features described above, such as segmentation and flexibility, the presence of a relatively thick carapace and growth polarization (oral-aboral organization) are sufficient evidences for the insertion of *C. weneri* in the Kingdom Metazoa, Phylum Cnidaria (Storch and Welsch 1974; Blair 2009).

2. *Affinities of C. weneri with Schyphozoa (Cnidaria).* Besides the features discussed above, other attributes such as body symmetry approximate *C. weneri* to the more specific groups between Cnidaria: the Schyphozoa (Werner 1973; Buss and Seilacher

1994). The body symmetry of *C. weneri* is determined by tetramery (Figs. 4B and C, 5A, B), revealed by a polyhedral pyramidal geometry, quadrangular in section. (Fig. and 7C-E)

In this sense, the specimens of *C. weneri* have been associated, in many respects to the tubes secreted by modern *Stephanoscyphistoma* (Coronatae, Scyphozoa) (Hahn *et al.* 1982; Leslie *et al.* 2001) (Figs. 3C, D and 6C-E), and to the fossils of Conulariida (Neoproterozoic/Paleozoic taxon related to coronates) (Van Iten 1991, 1992a; Collins *et al.* 2000; Babcock *et al.* 2005; Van Iten *et al.* 2006) (Figs. 6A, B).

Within the systematic relationships of this taxon, *C. weneri* has a particularity that approximates it to coronates and conulariids. Either coronates periderm and conulariid theca covers or covered most of these organisms and both teguments, as *Corumbella* carapace, may also be sometimes ornamented (Figs. 9 and 6E) Coronates and conulariids also have external morphology consistent with internal structures (Chapman and Werner 1972), in which all the soft tissue of the animal are/were contained (Figs. 3D and 6A-D) (Wurmbach and Siewing 1985).

Corumbella has some intrinsic characteristics compatible with the coronate scyphistomae, such as an elongated flexible carapace (Fig. 8), which may constitute an indirect evidence of retractable muscles (Seipel and Schmid 2006) and reinforce the premise that *C. weneri* epithelium showed a well developed muscle epithelium.

However, contrary to what was observed in tube of *C. weneri* the coronates scyphistomae are conical-cylindrical, rounded in section, with no continuous septation along the tube (Fig. 3D) (Werner 1967, 1971, 1973, 1979). These characteristics do not support therefore comparisons between *C. weneri* and *Stephanoscyphus* (Coronatae), originally established by Hahn *et al.* (1982).

Similarly to most conulariids in *Corumbella* the body is polyhedral pyramidal shaped referring to the existence of four faces and four lateral edges (Babcock and Feldmann 1986a; Babcock *et al.* 1987b; Leme 2002). On the faces were observed structures morphologically compatible with the midline of conulariids. In *C. weneri* and in some conulariids this structure consists of an external longitudinal groove which reflects the position of a continuous internal septum over the entire carapace (Figs. 4A, B, 5A-C, 6A, B and 7).

In *C. weneri*, the rings (Fig. 5A-C) are similar and, according to Babcock *et al.* (2005) may be homologous to the ribs of conulariid thecae (Fig. 6A, B). Just as in conulariids and coronates, the rings of *C. weneri* carapaces are laterally continuous (Fig. 5A, B). However, while in coronates and *C. weneri* the rings are pivotable, allowing movement to the tube, in conulariids, by the other hand, the ribs are produced by thickening of chitinous-phosphatic layers comprising the theca and are dependent on a flexible, but not a pivotable tegument (Van Iten 1992b).

In fact, so that in some species of the genus *Conularia*, *C. weneri* presents midline marked by overlapping rings that tend to encounter each other in an alternately way on the midline, with possibility of absence of internal thickenings on the lateral edges (cf. conulariid corners) and midlines (Sinclair 1940; Moore and Harrington 1956b; Babcock and Feldmann 1986a; Hagadorn and Waggoner 2000; Babcock *et al.*, 2005). It is noteworthy that the absence of septation was also reported to coronate polyps of the genus *Aurelia* (Berking and Herrmann 2007).

Moreover, it should be noted that, unless the observation of septation in some specimens of *C. weneri* (Fig. 4B, C), others showed no signs of internal thickening in the midline, and none was detected the presence of the carena. The absence of such structures can be attributed to the degree of preservation of the samples.

Corumbella and conulariids differ significantly in some respects to the general shape of the body: *Corumbella* tube is long, narrow, minimally expanded and square in section, while conulariids have an abrupt expansion of the theca and may be birradial in symmetry.

According to the descriptions above, and likewise that of scyphistomae periderm (Dunn 1982), *C. weneri* had an organic or possibly poorly mineralized cuticle, such as some Pre-Cambrian cnidarians conulariid related (e.g. *Vendoconularia*) or even as some Ordovician conulariids with extremely thin thecae (2 mm or less), darkened, with no obvious sign or significant mineralization (Ivantsov and Fedonkin 2002; Van Iten *et al.* 2005).

It is noteworthy that among the modern Cnidaria there is no restriction to the physiological phosphate biomineralization. This type of composition and its variations are applied, for example, on the battery of nematocysts of siphonophores (e.g. Mackie and Marx 1988) and some groups of jellyfish hydrozoans (e.g. Chapman 1985).

In this sense, biomineralization in cnidarians is a fundamental part of their phenotype and this should not have the highest priority in taxonomic considerations, since: (1) many individuals deposit different types of minerals in their bodies simultaneously; (2) some groups may have changed the type of biomineralization, and won or lost the ability to deposit biominerals in the course of its evolution; and (3) the type of biomineralization can be influenced by diet or environmental geochemical parameters and temperature (Lowenstam and Weiner 1989).

Thus, the evolutionary trend towards enhancing theca in the late history of conulariids allows considering this trend, in retrospect, and supposing that the first conulariids had a very thin theca, genuinely organic, with no mineralized ribs (Ivantsov Fedonkin 2002). In fact, stratigraphic and taphonomic studies have shown that

conulariids with thinner thecae, rarely provided with internal structures, were distributed in the deep, probably below the level of storm waves under less energy conditions (Simões *et al.* 2000; Rodrigues 2002; Rodrigues *et al.* 2003). Thus, the composition of the carapaces of *C. weneri* do not constitute prevailing characteristic to discriminate between coronates and conulariids.

Given the above discussions, *C. weneri* can be safely assigned to the phylum Cnidaria, class Scyphozoa with affinities to coronates and conulariids. While the elongated, narrow and flexible tubes of *C. weneri* contain characteristics similar to those of coronates scyphistomae, this fossil shares more attributes with conulariids, such as pyramidal geometry, square in cross section, midline with continuous internal thickenings, faces, corners (geometrically named lateral edges in *Corumbella*- see Pacheco *et al. in press*) and arrangement of the rings on the faces in a similarly way that observed for conulariid ribs. Although more detailed studies still have to be made (*e.g.* observation of internal structures by X-ray microtomography and application of cladistic methodology), the attributes of *Corumbella* compiled so far may refer the affinities of this taxon to the group of older Paleozoic (Yi *et al.* 1997) and Neoproterozoic conulariids (Ivantsov Fendokin, 2002; Van Iten *et al. in press*), who showed substantial morphological and diverse types of symmetry.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by research grant from FAPESP (Proc. 09/02312-4). Authors also would like to thank Prof. Dr. Fabio Ramos Dias de Andrade (IGc/USP) for his assistance with the translation of *Corumbella weneri* original description (Hahn *et al.*, 1982) and Rodrigo da Rocha Machado, responsible for the sector of Paleontology, at Museu de Ciências da Terra (DNPM, RJ), by enabling the study of the holotypes

from the Paleontological Collection. The paper was substantially improved with the draws of the paleoartist Wilson Soares Jr.

REFERENCES

- ALMEIDA, F.F.M. de, 1968. Evolução tectônica do Centro-Oeste Brasileiro no Proterozóico Superior. *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Suplemento Simpósio de Manto Superior)*, **40**, 285–296.
- 1984. Província Tocantins. Setor sudoeste. In: Almeida, F.F.M. de and Hasuy, Y. (Coord.), *O Pré-Cambriano do Brasil*, Edgard Blücher, 265-281.
- ALVARENGA, C.J.S. de; MOURA, C.A.V.; GORAYEB, P.S.S. and ABREU, F.A.M. de, 2000. Paraguai and Araguaia Belts. In: *International Geological Congress*, 31, 2000, Rio de Janeiro. Anais, 183-193.
- BABCOCK, L. E. 1991. The enigma of conulariid affinities. In: A.M. Simonetta & S.C. Morris (eds.). *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic fossil taxa*, Cambridge University Press, 113-143.
- FELDMANN, R. M. 1986a. Devonian and Mississippian conulariids of North America. Part A. General description and *Conularia*. *Annals of Carnegie Museum*, **55**, 349-410.
- FELDMANN, R. M. and WILSON, M. T. 1987b. Teratology and pathology of some Paleozoic conulariids. *Lethaia*, **20**, 93-105.
- GRUNOW, A. M.; SADOWSKI, G. R. and LESLIE, S. A. 2005. *Corumbella*, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **220**, 7-18.
- BABINSKI, M.; BOGGIANI, P. C.; FANNING, M.; SIMON, C.M. and SIAL, A. N. 2008. U-Pb shrimp geochronology and isotope chemostratigraphy (C, O, Sr) of the

- Tamengo Formation, southern Paraguay belt, Brazil. In: *South American Symposium on Isotope Geology*, 6, 2008. Proceedings, San Carlos de Bariloche.
- TRINDADE, R. I. F.; ALVARENGA, C. J. S.; BOGGIANI, P. C., LIU, D.; SANTOS, R. V. and BRITO NEVES, B. B. 2006. Cronology of Neoproterozoic ice ages in Central Brazil. In: *South American Symposium on Isotope Geology*, 5, 2006. Short Papers, Punta del Este, 223-226.
- BERKING, S. and HERRMANN, K. 2007. Compartments in Scyphozoa. *International Journal of Developmental Biology*, 51, 221-228.
- BLAIR, J.E. 2009. Animals (Metazoa). In: Hedges, S.B., Kumar, S. (eds.). *The Timetree of life*. Oxford University Press, 223-230.
- BOGGIANI, P.C. 1998. Análise Estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozóico) - Mato Grosso do Sul. Doctor of Science Thesis, Geosciences Institute, University of São Paulo, 181 pp.
- FAIRCHILD, T.R. and COIMBRA, A.M. 1993. O Grupo Corumbá (Neoproterozóico-Cambriano) na região Central da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul (Faixa Paraguai). *Revista Brasileira de Geociências*, 23(3), 301-305.
- GAUCHER, C.; SIAL, A. N.; BABINSKI, M.; SIMON, C. M.; RICCOMINI, C.; FERREIRA, V. P. and FAIRCHILD, T. R. 2010. Chemostratigraphy of the Tamengo Formation (Corumbá Group, Brazil): A contribution to the calibration of the Ediacaran carbon-isotope curve. *Precambrian Research*, 182, 382-401.
- BUSS, L. W. and A. SEILACHER. 1994. The Phylum Vendobionta: A sister group of the Eumetazoa? *Paleobiology*, 20, 1-4.
- CHAPMAN, D.M. 1985. X-Ray microanalysis of selected coelenterate statoliths. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 65, 617-627.

- WERNER, B. 1972. Structure of a solitary and a colonial species of *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) with observations on periderm repair. *Helgoländer wiss Meeresunters*, **23**, 393-421.
- COLLINS, A.G.; MARQUES A.C. and SIMÕES, M.G. 2000. The phylogenetic placement of Conulatae within Cnidaria. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, **32**(7), A-443.
- CORDANI, U.G.; THOMAZ-FILHO, A.; BRITO-NEVE, B.B. and KAWASHITA, K. 1985. On the applicability of the Rb–Sr method to argillaceous sedimentary rocks: some examples from Precambrian sequences of Brazil. *Giornale di Geologia*, **47**, 253– 280.
- DUNN, D.F. 1982. Cnidaria. In: Parker, S.P. (Ed.), *Synopsis and classification of living things*. McGraw-Hill, New York, 669–706.
- DZIK, J. 1999e. Organic membranous skeleton of the Precambrian metazoans from Namibia. *Geology*, **27**, 519-522.
- FAIRCHILD, T. R. Evidências paleontológicas de uma possível idade “ediacariana” ou cambriana inferior, para parte do grupo Corumbá (Mato Grosso do Sul). In: *Congresso Brasileiro de Geologia*, 30, 1978, Recife. Resumos das comunicações, Recife: Sociedade Brasileira de Geologia, 1978b. pp. 181.
- SANCHEZ, E.A.M.; PACHECO, M.L.A.F. and LEME, J.M. Evolution of Precambrian Life in the Brazilian Geological Record. *International Journal of Astrobiology*, in press.
- GAUCHER, C.; BOGGIANI, P.C.; SPRECHMANN, P.; SIAL, A.N. and FAIRCHILD, T.R. 2003. Integrated correlation of the Vendian to Cambrian Arroyo del Soldado

- and Corumbá Group (Uruguay and Brazil): palaeogeographic, palaeoclimatic and palaeobiologic implications. *Precambrian Research*, **120**, 241-278.
- GLAESSNER, M.F. 1984. *The Dawn of Animal Life*. Cambridge, Cambridge University Press, 244 pp.
- HAGADORN, J.W. and WAGGONER, B. 2000. Ediacaran fossils from the southwestern Great Basin, United States. *Journal of Paleontology*, **74**, 349-359.
- HAHN, G.; HAHN, R.; LEONARDOS, O.H.; PFLUG, H.D. and WALDE, D.H.G., 1982. Kfrperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungprekambrium Brasiliens. *Geologica et Paleontológica*, **16**, 1 - 18.
- and PFLUG, H.D. 1985. Die Cloudinidae n. fam., Kalk-Rfhren aus dem Vendium und Unter-Kambrium. *Senckenbergiana Lethaea*, **65**, 413 - 431.
- HOLST, S. and JARMS, G. 2006. Responses of solitary and colonial coronate polyps (Cnidaria, Scyphozoa, Coronatae) to sedimentation and burial. *J.E.M.B.E*, **329**, 230-238.
- IVANTSOV, A.Y. and FEDONKIN, M.A. 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary. *Palaeontology*, **45**, 1219-1229.
- JARMS, G. 1991. Taxonomic characters from the polyp tubes of coronate medusae (Scyphozoa, Coronatae). *Hydrobiologia*, **216-217**, 463-470.
- MORANDINI, A. C. and da SILVEIRA, F. L. 2002. Polyps of the families Atorellidae and Nausithoidae (Scyphozoa: Coronatae) new to the Brazilian fauna. *Biota Neotropica*, **2**(1), 1-11.

- JONES, J.P. 1985. The southern border of the Guaporé Shield in western Brazil and Bolivia: an interpretation of its geologic evolution. *Precambrian Research*, **28**, 111 - 135.
- LEME, J. M. 2002. Revisão sistemática dos Conulatae Collins *et al.* 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná, Brasil: implicações paleobiogeográficas e comentários sobre as relações filogenéticas entre os Conulatae. USP, São Paulo, SP (Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências), 100 pp.
- RODRIGUES, S. C.; SIMÕES M. G. and VAN ITEN, H. 2004. Sistemática dos Conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), do Estado do Paraná, Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**(2), 213-222.
- SIMÕES, M.; MARQUES, A. and VAN ITEN, H. 2008a. Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley 1896 (Cnidaria, Scyphozoa, Vendian/Triassic). *Paleontology*, **51**, 649-662.
- SIMÕES, M.; RODRIGUES, S.; VAN ITEN, H. and MARQUES, A. 2008b. Major developments in conulariid (Cnidaria) research: problems of interpretation and future perspectives. *Ameghiniana*, **45**, 407-420.
- SIMÕES M. G. and VAN ITEN, H. 2010. *Phylogenetic Systematics and evolution of conulariids*. Saarbrücken: Lap Lambert. Academic Publishing GmbH & Co., 49 pp.
- LESLIE, S.A.; BABCOCK, L.E.; GRUNOW, A.M. and SADOWSKI, G.R. 2001. Paleobiology and paleobiogeography of Corumbella, a late Neoproterozoic Ediacaran-grade organism. *Paleobios*, **21** (2, Suppl.), 83– 84.
- LOWENSTAM, H. A. and WEINER, S. 1989. *On biomineralization*. Oxford University Press, New York, 324 p.

- LUCAS, S. 2001. Taphotaxon. *Lethaia*, **34**:30.
- MACKIE, G. O. and MARX, R. M. 1988. Phosphatic spicules in the nematocyst batteries of *Nanomia cara* (Hydrozoa, Siphonophora). *Zoomorphologie*, **108**, 85-91.
- MARQUES, A. C. and COLLINS, A. G. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology*, **123**, 23-42.
- MEIRA, F. V. E. 2011. Caracterização Tafonômica e estratigráfica de *Cloudina lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957) Zaine & Fairchild, 1985, no Grupo Corumbá, ediacarano do sudeste do Brasil. USP, São Paulo, SP (Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências), 115p.
- MOORE, R. C. and HARRINGTON, H. J. 1956. Scyphozoa. In: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata*. Geological Society of America and University of Kansas Press, F27-F38.
- O'CONNOR, E.A. and WALDE, D.H.G. 1986. Recognition of an Eocambrian orogenic cycle in SW Brazil and SE Bolivia. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, **1**, 1441-1456.
- OLIVEIRA, R.S. 2010. Depósitos de rampa carbonática neoproterozóica do Grupo Corumbá, região de Corumbá, Mato Grosso. UFPA, Belém, PA (Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências), 105 pp.
- PACHECO, M. L. A. F.; LEME, J.M. and MACHADO, A.F. 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*, *in press*.
- RODRIGUES, S.C. 2002. Tafonomia comparada dos Conulatae Collins, *et al.* 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), bacia do Paraná:

- implicações paleoautológicas e paleoambientais. USP, São Paulo, SP
(Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências), 100 pp.
- RODRIGUES, S. C.; SIMÕES M. G. and LEME, J. M. 2003. Tafonomia Comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná, Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, **33**(3), 1-10.
- SEILACHER, A. 1989. Vendozoa: organic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia*, **2**, 229-239.
- 1992. Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. *Journal of the Geological Society, London*, **149**, 607-613.
- GRAZHDANKIN, D. and LEGOUTA, A. 2003. Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontological Research*, **7** (1), 43-54.
- 2007. The nature of vendobionts. In: Vickers-Rich, P., Komarower, P. (eds.). *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*, Special Publications 286. Geological Society, London, 387-397.
- SEIPEL, K and SCHMID, V. 2006. Mesodermal anatomies in cnidarian polyps and medusae. *International Journal of Developmental Biology*, **50**, 589-99.
- SIMÕES, M. G.; MELLO, L. H. C.; RODRIGUES, S. C; LEME, J. M. and MARQUES, A. C. 2000. Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. *Revista Brasileira de Geociências*, **30**(4), 757-762.
- SINCLAIR, G. W. 1940. A discussion of the genus *Metaconularia* with descriptions of new species. *Transactions of the Royal Society of Canada*, **34**, 101-121.
- STORCH, V. and WELSCH, U. 1974. Epithelial muscular cells in *Lingula unguis* (Brachyopoda) and *Branchiostoma lanceolatum* (Acrania). *Cell Tissue Research*, **154**, 543-545.

- VAN ITEN, H. 1991. Evolutionary affinities of conulariids. *In*: SIMONETTA, A. M. and MORRIS, S. C. (eds.). *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic fossil taxa*. Cambridge University Press, 145-155.
- 1992a. Morphology and phylogenetic significance of the corners and midlines of the conulariid test. *Paleontology*, **35**, 335-358.
 - 1992b. Microstructure and growth of the conulariid test: implications for conulariid affinities. *Paleontology*, **35**, 359-372.
 - FITZKE, J. A. and COX, R. S. 1996. Problematical fossil cnidarians from the Upper Ordovician of the North-Central USA. *Palaeontology*, **39**, 1037-1064.
 - LEME, J. M.; RODRIGUES, S. C. and SIMÕES, M. G. 2005. Reinterpretation of a conulariid-like fossil from the Vendian of Russia. *Palaeontology*, **48**, 619-621.
 - LEME, J. M.; SIMÕES, M. G.; MARQUES, A. C. and COLLINS, A. G. 2006. Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Vendian-Triassic) within the subphylum Medusozoa (phylum Cnidaria). *Journal of Systematic Palaeontology*, **4**(2), 109-118.
 - LEME, J. M.; MARQUES, A. and SIMÕES, M. Alternative interpretations of some earliest Ediacaran fossils from China. *Acta Palaeontologica Polonica*, *in press*.
- WAGGONER, B. M. 1998. Interpreting the earliest metazoan fossils: What can we learn? *American Zoologist*, **38**, 975-982.
- WALDE, D.H.G.; LEONARDOS, O.H.; HAHN, G.; HAHN, R. and PFLUG, H. 1982. The first Precambrian megafossil from South América, *Corumbella weneri*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **54** (2), 461.
- WERNER, B. 1966. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa Coronatae) und seine direkte Abstammung von den fossilen Conulata. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **13**, 17-21.

- 1967. *Stephanoscyphus* Allman (Scyphozoa Coronatae), ein rezenter Vertreter der Conulata? *Paläontologische Zeitschrift*, **41**, 137-153.
 - 1973. New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria. *Seto Marine Biology Laboratory Publication*, **20**, 35-61.
 - 1979. Coloniality in the Scyphozoa: Cnidaria. In: G. Larwood & B.R. Rosen (eds.) *Biology and Systematics of colonial organisms*, London, New York, Academic Press, 81-103.
- WURMBACH, H. and SIEWING, R. 1985. *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 2, 3. Aufl. Fischer Verlag, Stuttgart.
- YI, Q.; VAN ITEN, H.; COX, R. S.; ZHU, M-Y. and ZHUO, E-J. 1997. A brief account of *Emeiconularia trigemme*, a new genus and species of protoconulariids. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, **14**, 475-488.
- ZAINE, M.F. 1991. Análise dos fósseis de parte da Faixa Paraguai (MS, MT) e seu contexto temporal e paleoambiental. USP, São Paulo, SP (Tese de Doutorado, Instituto de Geociências), 218 pp.
- Fairchild, T.R. 1987. Novas considerações sobre os fósseis da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, SW do Brasil. In: *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 10, 1987. Anais, Rio de Janeiro, SBP, pp. 797 - 806.

TABLE AND TEXT-FIGURES EXPLANATIONS

TABLE 1. Revision of morphological terminology and taxonomic affinities of

Corumbella weneri

TEXT-FIG.1. Simplified geological map of the Paraguay Belt (A), with detail for the

Corumbá Group formations (B) (Modified from Oliveira 2010).

TEXT-FIG.2. Stratigraphic section of Tamengo Formation (Neoproterozoic) at the Saladeiro quarry, showing positions from which *Corumbella weneri* was found (Modified from Oliveira 2010).

TEXT-FIG.3. *Corumbella weneri*: reconstitutions and comparisons. A. Reconstruction of *Corumbella weneri* according to Hahn *et al.* (1982), showing the passage of a proximal uniseriated primary polyp (stalk), to a distal bisseriate portion of secondary polyps (polypar). Redrawn by Wilson Soares Jr. after Hahn *et al.* (1982); B. Reconstruction of *Corumbella weneri* as benthic colonial organisms attached to an "organic mass", as suggested by Babcock *et al.* (2005); C. Comparison of supposedly primary polyp with four internal sclerosepta (arrow) of *Corumbella weneri* stalk, with the periderm of *Stephanoscyphus* Allman, 1974 (arrow on longitudinal striations). Adapted from Hahn *et al.* (1982). Illustrated by Wilson Soares Jr; D. Scyphistoma tube (Scyphozoa, Coronatae). Note internal thickenings arranged in a non-continuous mode in periderm (arrow). Adapted from Jarms (1991).

TEXT-FIG.4. Micrographs of *Corumbella weneri* specimens. A. External portion of a compressed carapace (GP/1E 5820b). See continuous rings and its confluence in a midline (white arrow); B. Inflated tube (GP/1E 4077). Detail of a face with septum (black arrow) and midline (white arrow); C. Tube with longitudinal breakage. See lateral edge (white dotted arrow) and septum (black arrow); D. Highly fragmented remains of carapaces (GP/1E 5919). Scale: 1 mm.

TEXT-FIG.5. Micrographs of *Corumbella weneri* specimens. A. Internal mold (GP/1E 4210a), polyhedral (pyramidal) geometry, quadrangular cross section. Note lateral edge and midline and the disposition of rings on carapace; B. Zoom of specimen (A) to observe the “U” disposition of ring fragments (white arrows) in the midline; C. Another specimen (GP/1E 5746) with the same disposition of the rings on the face (white arrows); D. Longitudinal section of a carapace (GP/1E 3093) (note continuity of rings, black arrow). Scale: 1 mm.

TEXT-FIG.6. Geometry and covering: conulariid and coronate. A and B. Conulariid. See pyramidal geometry on theca (A), composed by transverse continuous ribs and (B) a square cross section (Adapted from Leme *et al.* 2008); C. Coronate tube; D. Circular cross section of coronate tube (Adapted from Leme *et al.* 2008); E. Detail of periderm from *Nausithoe* polyp (Jarms *et al.* 2002).

TEXT-FIG.7. *Corumbella weneri*: geometry and structures. A. Oral region (GP/1E 4089); B. pyramidal tube (DGM-5601-I) with evident aboral region; C. Reconstitution of *C. weneri* with oral aboral regions; D. Reconstitution of polyhedral part of the tube and its tetrameric symmetry with four septa; E and F. Interpretation of most aboral parts of the tube with no conspicuous midline or septa in its uniserial part (F).

TEXT-FIG.8. Curved tubes of *C. weneri*. A. Specimen DGM-5601-I; B. Specimen C6.

TEXT-FIG.9. *Corumbella weneri*: structure. A. Specimen GP/1E 4218b, three-dimensional fossil, inflated, with longitudinal striations in the rings of

the carapace (scale: 1 mm); B. Interpretation of longitudinal striations in contracted and elongated carapaces.

Description	Hahn <i>et al.</i> (1982)	Zaine (1991)	Babcock <i>et al.</i> (2005)	This study
Body Organization	Growth polarity	Growth polarity not evident	Growth polarity	Growth polarity
	Bipartite organization: composed of primary and secondary polyps	No bipartite organization	Observation of oral region Observation of an apical attachment region	Observation of oral-aboral organization Articulation and cross continuity of rings
			No secondary polyps	No secondary polyps
Geometry	Uni- and biseriata cylindrical parts, circular in section	One to four longitudinal series of hollow flat, nearly cylindrical compartments	Elongate tube, square in cross-section	Elongated polyhedral tube (pyramidal), approximately quadrangular in cross-section
Symmetry and internal thickening	Sclerosepta only in primary polyp (tetraseptation)	Not observed	Carinae (attributed to the midline) Tetramery	Presence of septa Carinae not observed Tetramery
	Tetramery			
External structures	No external structures (<i>e.g.</i> midlines and corners) corresponding to internal septations	Absent	Midline and corner	Midline Lateral edges and Faces
Covering	Isolated rings in the proximal part No rings in polypar Chitinous periderm	Isolated chitinous rings	Isolated rings Possible chitinous periderm	Rings confluent in the midline and continued at the lateral edges Thick carapace, sometimes with longitudinal striations Composition of carapace probably organic (chitinous?) or weakly mineralized
Attachment structures	Not observed	Not observed	Apical region attached to an organic mass	Not observed
Paleoecological considerations	Colonial	Reproductive modes not evident	Reproduction by budding	Inferred gregarious and/or colonial habit
Taxonomy	Subclass Corumbellata, Order Corumbellida, Family Corumbellidae	Vendozoa, Vendobiont	Cnidaria, Scyphozoa, Conulata	Metazoa, Cnidaria, Scyphozoa, Corumbellidae
Phylogenetic relationships	Cnidaria: <i>Stephanoscyphus</i> Pennatulacea, Charniidae	Giant protists related to an extinct order (or subclass) of rhizopods	Cnidaria: Modern <i>Stephanoscyphus</i> and fossil conulariid	Cnidaria: Modern <i>Stephanoscyphus</i> and fossil conulariid

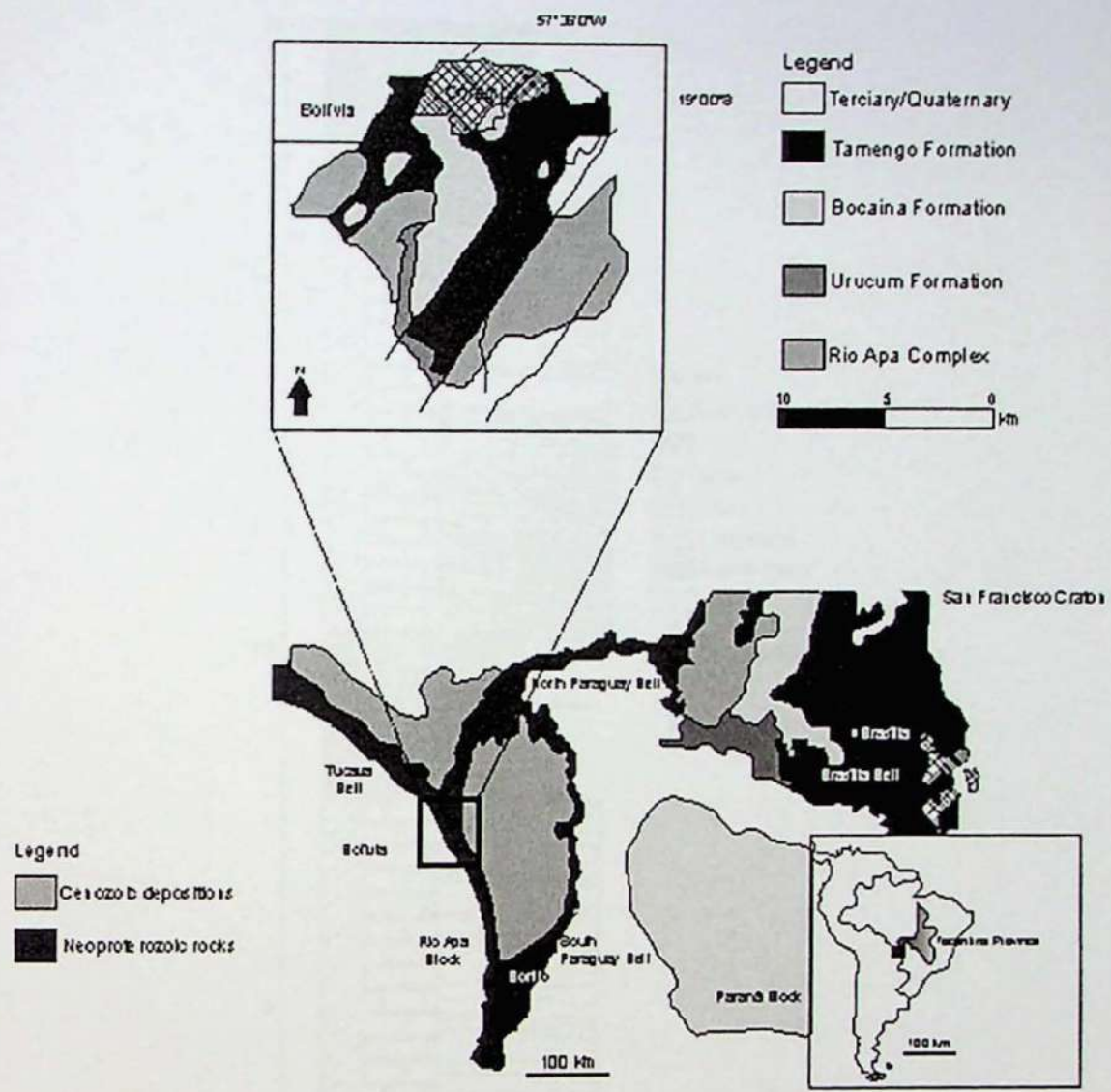


FIG. 1. Simplified geological map of the Paraguay Belt (A), with detail for the Corumbá Group formations (B) (Modified from Oliveira 2010).

135x130mm (96 x 96 DPI)

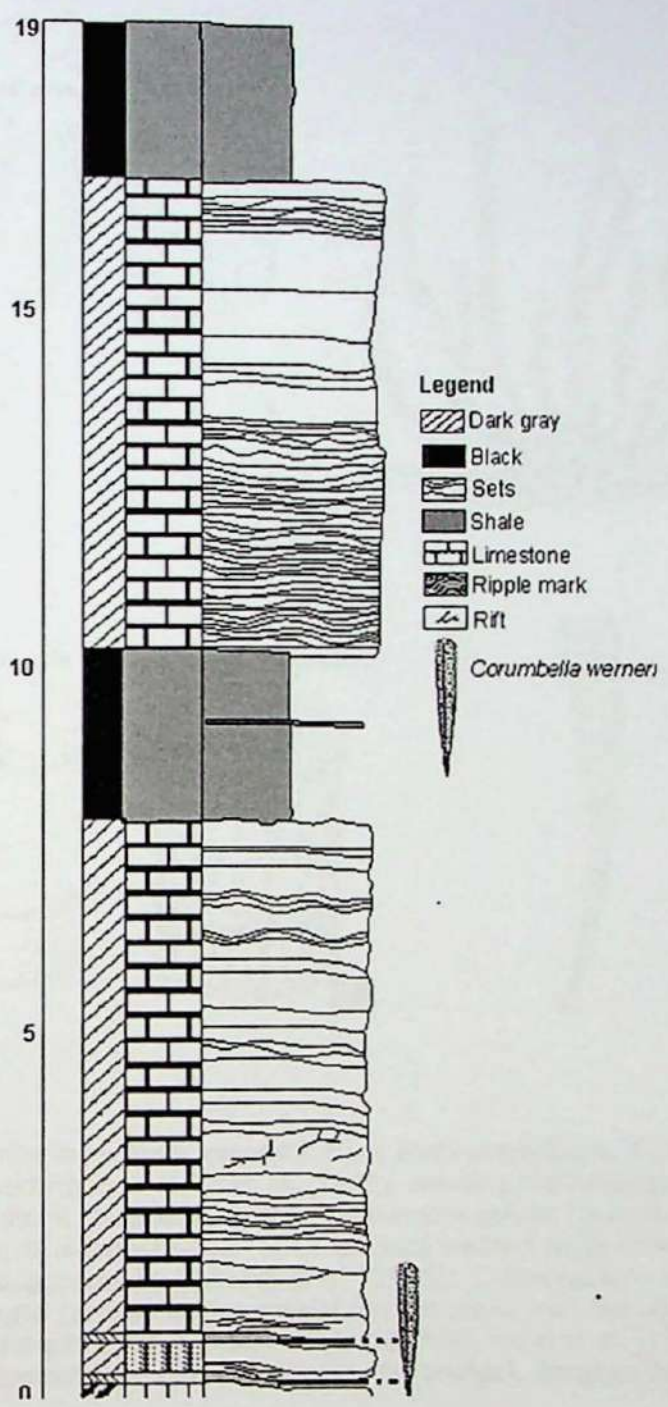


FIG.2. Stratigraphic section of Tamengo Formation (Neoproterozoic) at the Saladeiro quarry, showing positions from which *Corumbella wernerii* was found (Modified from Oliveira 2010).

135x195mm (96 x 96 DPI)

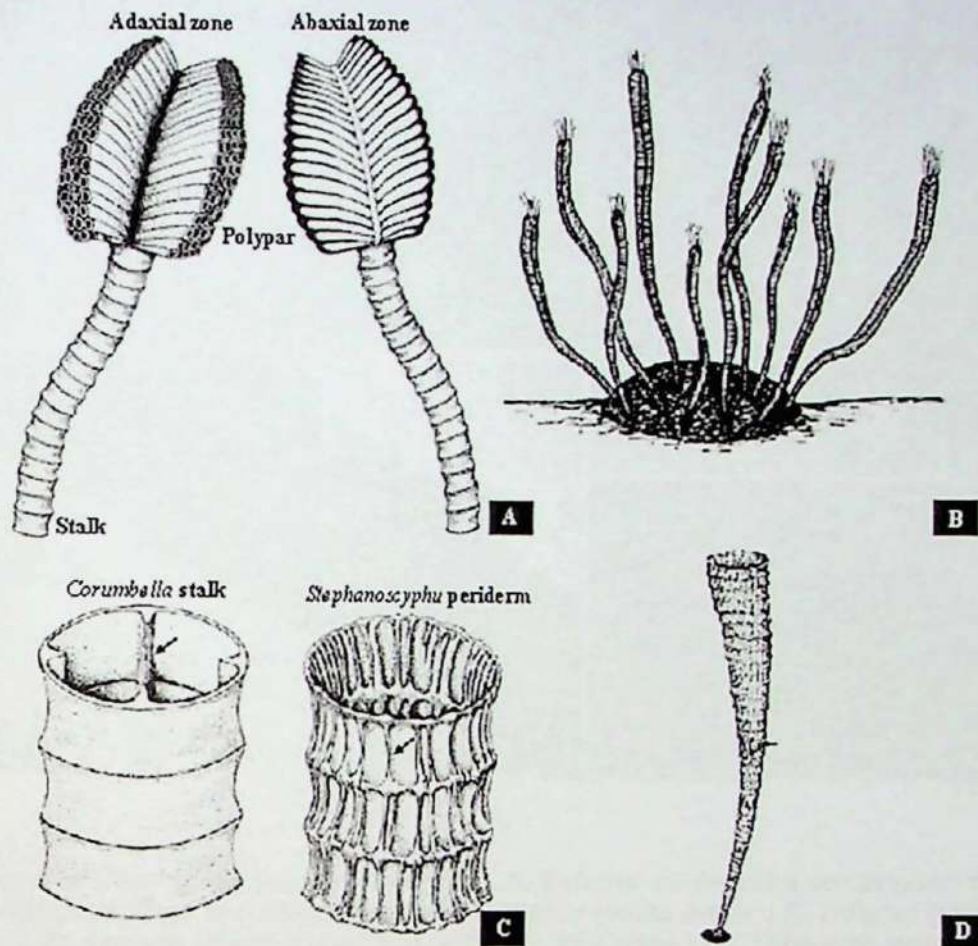


FIG.3. *Corumbella weneri*: reconstitutions and comparisons. A. Reconstruction of *Corumbella weneri* according to Hahn et al. (1982), showing the passage of a proximal uniseriated primary polyp (stalk), to a distal bisseriate portion of secondary polyps (polypar). Redrawn by Wilson Soares Jr. after Hahn et al. (1982); B. Reconstruction of *Corumbella weneri* as benthic colonial organisms attached to an "organic mass", as suggested by Babcock et al. (2005); C. Comparison of supposedly primary polyp with four internal sclerosepta (arrow) of *Corumbella weneri* stalk, with the periderm of *Stephanoscyphus* Allman, 1974 (arrow on longitudinal striations). Adapted from Hahn et al. (1982). Illustrated by Wilson Soares Jr; D. *Scyphistoma* tube (Scyphozoa, Coronatae). Adapted from Jarms (1991).

165x154mm (96 x 96 DPI)

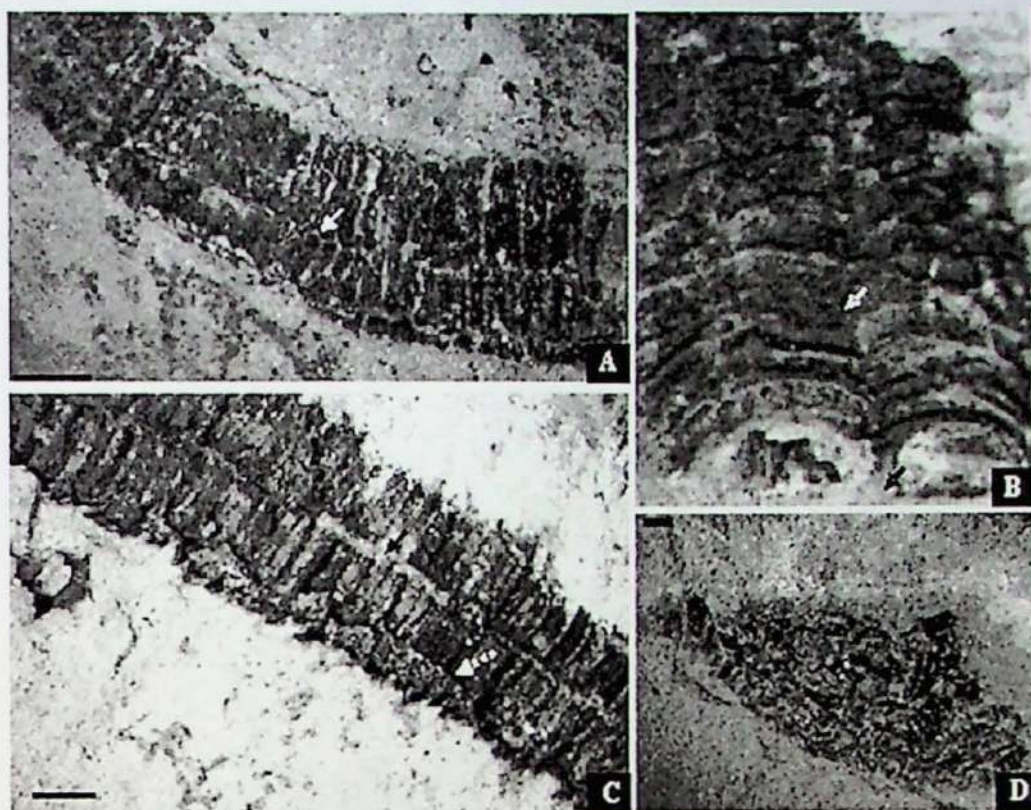


FIG.4. Micrographs of *Corumbella wernerii* specimens. A. External portion of a compressed carapace (GP/1E 5820b). See continuous rings and its confluence in a midline (white arrow); B. Inflated tube (GP/1E 4077). Detail of a face with septum (black arrow) and midline (white arrow); C. Tube with longitudinal breakage. See lateral edge (white dotted arrow) and septum (black arrow); D. Highly fragmented remains of carapaces (GP/1E 5919). Scale: 1 mm.
135x102mm (96 x 96 DPI)

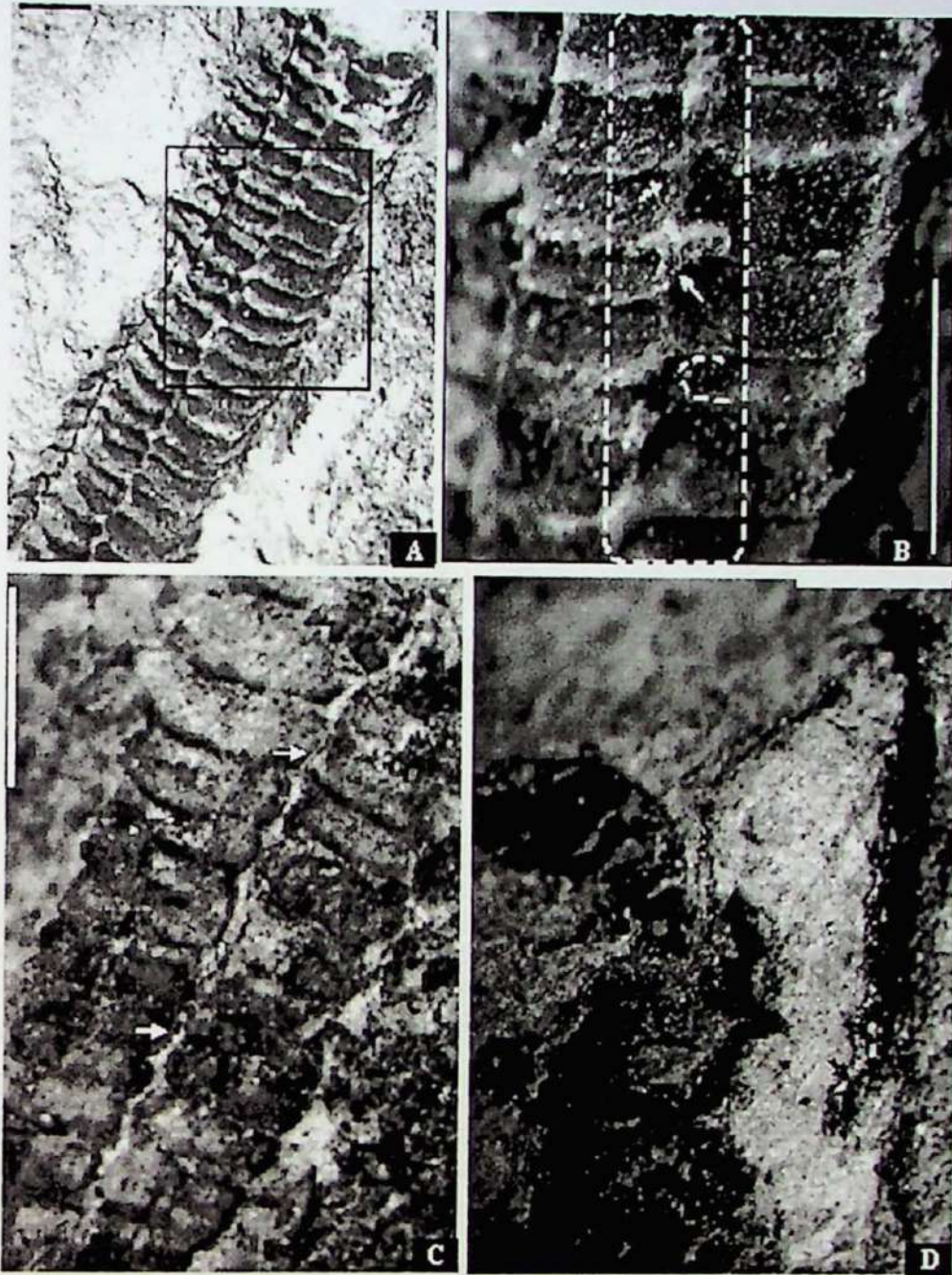


FIG.5. Micrographs of *Corumbella wernerii* specimens. A. Internal mold (GP/1E 4210a), polyhedral (pyramidal) geometry, quadrangular cross section. Note lateral edge and midline and the disposition of rings on carapace; B. Zoom of specimen (A) to observe the "U" disposition of ring fragments (white arrows) in the midline; C. Another specimen (GP/1E 5746) with the same disposition of the rings on the face (white arrows); D. Longitudinal section of a carapace (GP/1E 3093) (note continuity of rings, black arrow). Scale: 1 mm.

135x157mm (96 x 96 DPI)

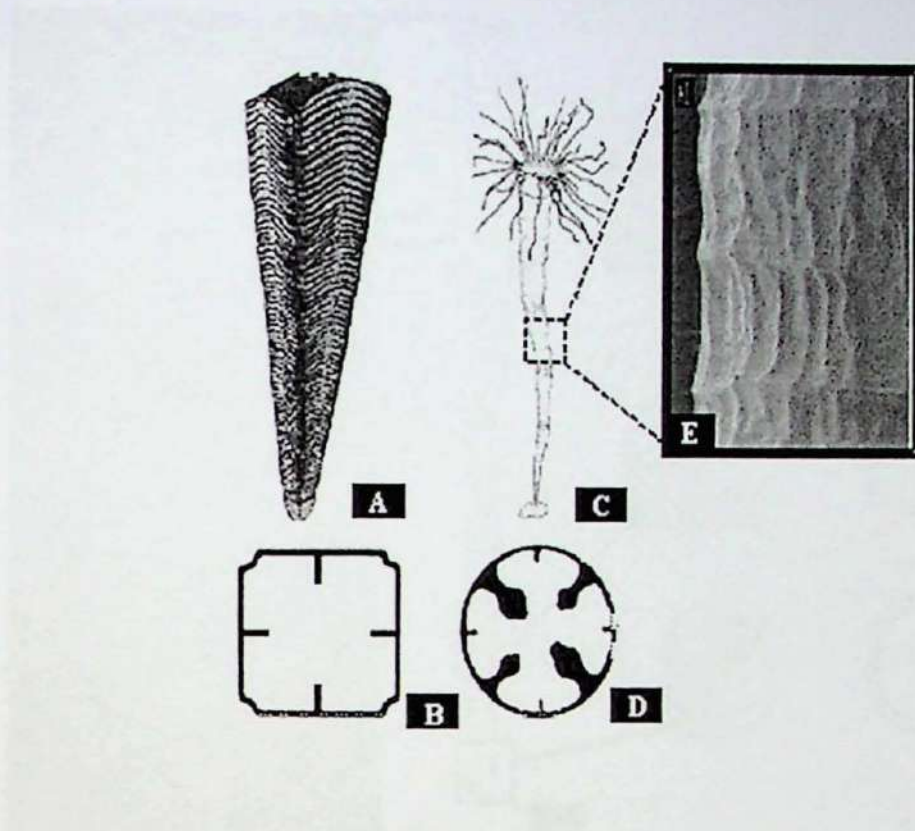
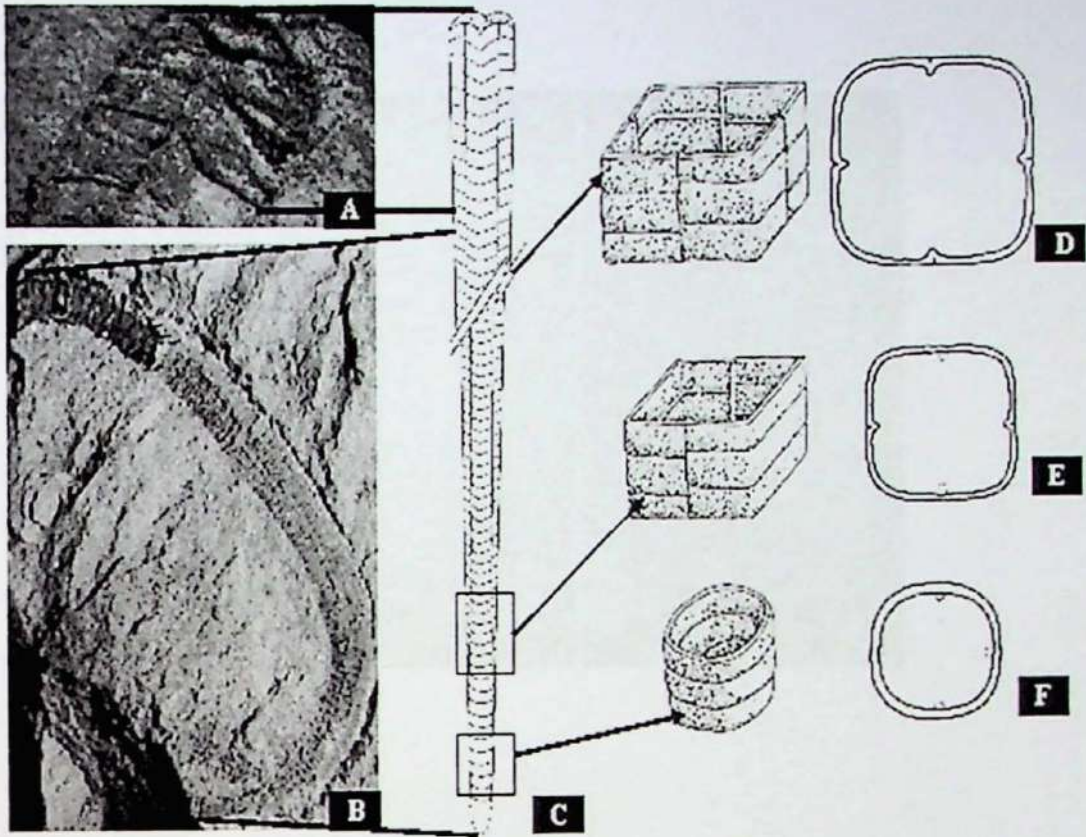


FIG.6. Geometry and covering: conulariid and coronate. A and B. Conulariid. See pyramidal geometry on theca (A), composed by transverse continuous ribs and (B) a square cross section (Adapted from Leme et al. 2008); C. Coronate tube; D. Circular cross section of coronate tube (Adapted from Leme et al. 2008); E. Detail of periderm from *Nausithoe polyp* (Jarvis et al. 2002).
135x101mm (96 x 96 DPI)



7. *Corumbella wernerii*: geometry and structures. A. Oral region (GP/1E 4089); B. pyramidal tube (DGM-5601-I) with evident aboral region; C. Reconstitution of *C. wernerii* with oral aboral regions; D. Reconstitution of polyhedral part of the tube and its tetramerous symmetry with four septa; E and F. Interpretation of most aboral parts of the tube with no conspicuous midline or septa in its uniserial part (F).

135x101mm (96 x 96 DPI)

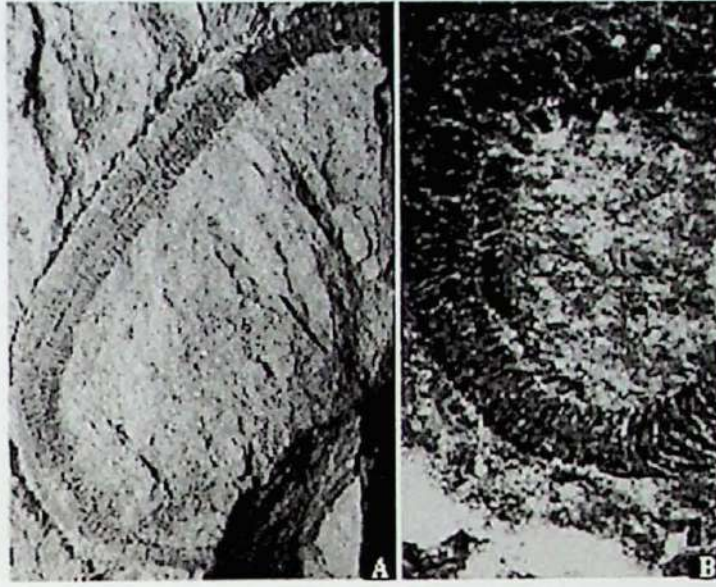


FIG.8. Curved tubes of *C. weneri*. A. Specimen DGM-5601-I; B. Specimen C6.
135x101mm (96 x 96 DPI)

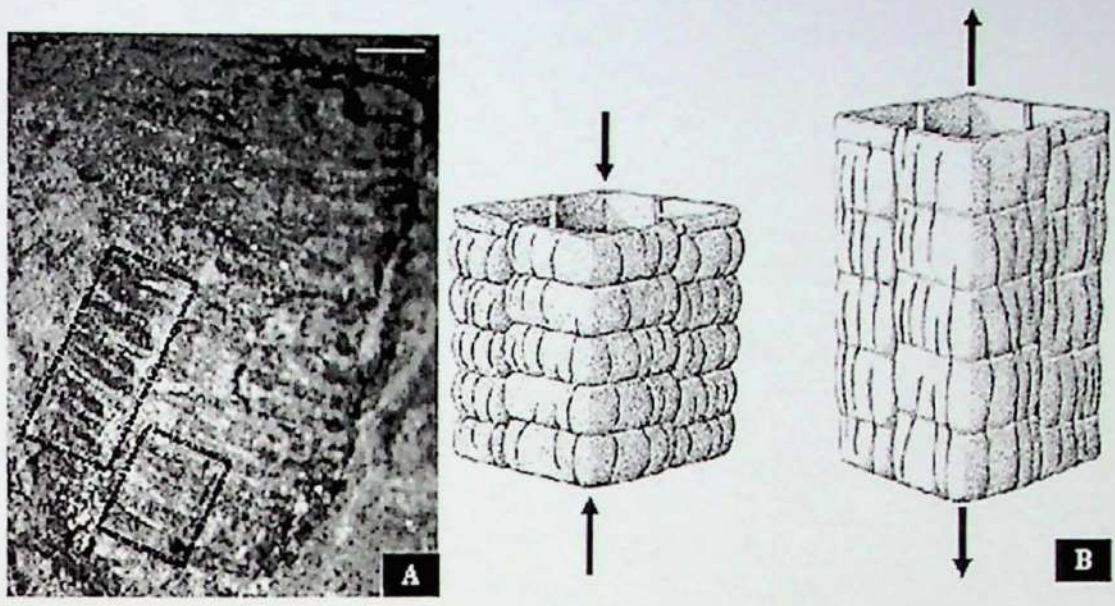


FIG.9. *Corumbella weneri*: structure. A. Specimen GP/1E 4218b, three-dimensional fossil, inflated, with longitudinal striations in the rings of the carapace (scale: 1 mm); B. Interpretation of longitudinal striations in contracted and elongated carapaces.
138x101mm (96 x 96 DPI)

Tabella 7. Matricia de amostras examinadas e interpretações de resultados identificadas regionalmente.

Exemplar	Localidade	Procedência	Região	Resultado
GPHE-302	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-303	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-304	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-305	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-306	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-307	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-308	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-309	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-310	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-311	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-312	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-313	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-314	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-315	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-316	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-317	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-318	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-319	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo
GPHE-320	Fomaco	Paraná	Campanha	positivo
	Tamengo, São	Paraná	campanha	positivo
	Campanha	Paraná	campanha	positivo

ANEXO II

QUADRO DE AMOSTRAS EXAMINADAS

Tabela 1. Relação de amostras examinadas e incorporadas em coleções científicas nacionais.

Exemplar	Unidade litoestratigráfica	Procedência	Espécie	n.	Coleção científica
GP/1E-262	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3092	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3093	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3094a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3095a, d ou GP/IT96	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3099a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3100	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3101	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3102	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3103	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3104	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3105a-f	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	6	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3106	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3107b, d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3108a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3109a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3110a ou GP/IT-97a	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-3113a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3114	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3115	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3840a	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3841	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3842	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3843	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3845	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3846	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3847	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3848	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3850a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3851	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3852a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3856a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3857	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3858a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3859	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-3860	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3861	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3862	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3863	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3864	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3865	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3866	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3867	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3868	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-3884	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4047a	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4049a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4050	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4059a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4063a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4064	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4065	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4066	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-4067	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4068	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4069	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4070	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4071	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4073	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4074a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4076	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4077	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4079	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4080	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4081	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4082	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4084	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4085a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4087a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4088b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4089	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-4090	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4091a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4092	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4093	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4094	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4095a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4100	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4101	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4102	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4103	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4104	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4106	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4107	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4109a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4110	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4111	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4112	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4113	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-4114a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4115	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4175	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4176	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4177	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4178	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4179a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4181	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4182	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4183a-d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	4	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4185	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4186	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4188	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4189	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4190	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4192	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4193	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4194	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-4196a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4197	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4198	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4199a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4200	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4201a, b, d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4202	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4203	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4204	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4205	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4206	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4208a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4209	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4210	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4211	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4212	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4213	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4214	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-4215	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4216	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4217a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4218b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4221	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4222	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4223	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4224a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4225a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4226	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4227a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4228	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4231	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4234	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4235a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4236	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4237	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4238a, b	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-4239	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4240c, d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4241	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4408	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-4436a-d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	4	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5096	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5220b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5740a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5741a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5742	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5743	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5744a-d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	4	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5745a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5746a-g	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	7	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5747	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5748	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5749a-d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	4	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5750a-i	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	9	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-5751	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5752	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5753	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5754	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5755	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5756a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5757	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5759a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5760	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5761	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5762	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5763a-u	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	21	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5764	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5765	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5766	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5767	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5768a-d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	4	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5769a-g	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	7	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-5770a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5790	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5791	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5792	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5793a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5794a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5795a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5796	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5797a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5798	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5799	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5800	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5801	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5802a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5803a-d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	4	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5804b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5805	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5806	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-5807	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5808a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5809a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5810	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5811	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5812	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5813	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5814	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5815	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5816	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5817a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5818	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5819a-d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	4	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5820a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5821a-d	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	4	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5822	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5823a-e	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	5	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5824a-e	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	5	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-5825a-e	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	5	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5826a-f	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	6	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5827a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5828a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5829a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5830	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5831	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5832a-c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	3	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5833a-e	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	5	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5834a-f	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	6	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5835a-f	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	6	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5850a	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5903b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5904a	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-5995e	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6095	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6211	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Laginha, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6212	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Laginha,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Corumbá, MS			IGc/USP
GP/1E-6213	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Laginha, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6214	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Laginha, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6221	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6222	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6223	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6224	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6225	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6226	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6227	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6228	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6229	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6230	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6231	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6232	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6233	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6234	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6235	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6236	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-6237	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6238	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6239	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6240	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6241	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6242	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6243	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6244	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6246	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6247	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6248	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6249	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6250	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6251	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6252	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6253	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6254	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6255	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-6256	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6257	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6258	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6259	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6260	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6261	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6262	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6263	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6264	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6265	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6266	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6267	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6268	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6269	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6271	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6272	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6273	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6274	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-6275	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6276	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6277	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6278	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6279	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6280	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6281	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6282	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6283	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6284	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6285	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6286	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6287	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6288	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6289	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6290	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6291	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6292	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-6293	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6294	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6295	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6296	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6297	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6298	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6299	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6300	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6301	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6302	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6303	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6304	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6305	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6306	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6307	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6308	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6309	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6310	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-6311	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6312	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6313	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6314	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6315	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6316	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6317	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6318	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6319	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6320	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6321	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6322	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6323	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6324	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6325	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6326	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6327	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6328	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do

	Corumbá	Ladário, MS			IGc/USP
GP/1E-6329	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6330	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6331	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6364	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6365	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6366	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6367	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6368	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6369	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6370	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6371	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6372	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6373	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6374	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP

GP/1E-6375	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6376	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6377	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6378	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6379	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6380	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6381	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6382	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6383	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6384	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6385	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6386	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6387	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6388	Formação Tamengo, Grupo	Ecoparque Cacimba da	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP

	Corumbá	Saúde, Corumbá, MS			
GP/1E-6389	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6390	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6391	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6392	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6393	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6394	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6395	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6396	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6397	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6398	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6399	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6400	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6401	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP

GP/1E-6402	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6403	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6404	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6405	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6406	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6407	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6408	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6409	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6410	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6411	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6412	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6413	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6414	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6415	Formação Tamengo, Grupo	Ecoparque Cacimba da	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP

	Corumbá	Saúde, Corumbá, MS			
GP/1E-6416	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6417	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6418	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6419	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6420	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6421	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6422	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E- 6452a, b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Conularia</i> sp.	2	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6453	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6454	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri, Chuaria</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6455	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E-6456	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Ecoparque Cacimba da Saúde, Corumbá, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1E- 9808a	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1T-96b	Formação Tamengo, Grupo	Pedreira Saladeiro,	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP

	Corumbá	Ladário, MS			
GP/1T-96c	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
GP/1T-98	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Científica do IGc/USP
C11b	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Didática do IGc/USP
C6	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Didática do IGc/USP
DGM-5601I	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
DGM-5604I	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
DGM-5605I	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
DGM-5606I	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
DGM-5608I	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
DGM-5609I	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
DGM-5610	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
DGM-5611I	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
DGM-5612I	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
DGM-5613I	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
Amostra não numerada	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
Amostra não numerada	Formação Tamengo, Grupo Corumbá	Pedreira Saladeiro, Ladário, MS	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção Paleontológica do DNPM
VLM 85A	Grupo Itapucumi	Paraguai	<i>Corumbella weneri</i>	1	Laboratório de Paleoinvertebrados, (IGc/USP)
VLM 42B	Grupo Itapucumi	Paraguai	<i>Corumbella weneri</i>	1	Laboratório de Paleoinvertebrados,

					(IGc/USP)
Amostra não numerada	Grupo Itapucumi	Paraguai	<i>Corumbella weneri</i>	1	Laboratório de Paleoinvertebrados, (IGc/USP)
Amostra não numerada	Grupo Itapucumi	Paraguai	<i>Corumbella weneri</i>	1	Laboratório de Paleoinvertebrados, (IGc/USP)
LACMNH 12802	Formação Wood Canyon	Estados Unidos	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção de Paleontologia de Invertebrados do Natural History Museum de Los Angeles
LACMNH 12802	Formação Wood Canyon	Estados Unidos	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção de Paleontologia de Invertebrados do Natural History Museum de Los Angeles
LACMNH 17130	Formação Wood Canyon	Estados Unidos	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção de Paleontologia de Invertebrados do Natural History Museum de Los Angeles
LACMIP 17130	Formação Wood Canyon	Estados Unidos	<i>Corumbella weneri</i>	1	Coleção de Paleontologia de Invertebrados do Natural History Museum de Los Angeles

ANEXO III
CRONOGRAMA

CRONOGRAMA ATUALIZADO	2009 2º SEMESTRE	2010 1º SEMESTRE	2010 2º SEMESTRE	2011 1º SEMESTRE	2011 2º SEMESTRE	2012 1º SEMESTRE
Atividades						
<i>Disciplinas (créditos)</i>	☺					
<i>Trabalhos de Campo</i>	☺		☺			☺
<i>Trabalhos de Laboratório</i>						
Preparação Física dos espécimes	☺	☺	☺	☺	☺	☺
Imagens digitais	☺	☺	☺	☺	☺	☺
Aplicação de técnicas não destrutivas					☺	☺
Descrição morfológica, estudo de morfologia comparada	☺	☺	☺	☺	☺	☺
Trabalhos de Gabinete						
Revisão bibliográfica	☺	☺	☺	☺	☺	☺
Interpretação dos dados		☺	☺	☺	☺	☺
Confecção da Tese					☺	☺
Redação dos artigos				☺	☺	☺
Depósito da tese para defesa						☺

