

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**PALEOBIOLOGIA DE CNIDÁRIOS EDIACARANOS E
PALEOZOICOS**

Juliana de Moraes Leme

SISTEMATIZAÇÃO DA OBRA
LIVRE-DOCÊNCIA

Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental

SÃO PAULO
2018

AGRADECIMENTOS

Gostaria de expressar os meus mais sinceros agradecimentos a diversas pessoas e instituições que contribuíram para a realização deste trabalho, dentre esses:

Ao Dr. Heyo Van Iten (Hanover College, Indiana, EUA), ao Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões (Depto. de Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP- Botucatu) e ao Prof. Dr. Antonio Carlos Marques (Depto. de Zoologia, Instituto de Biociências, USP) pela parceria nas pesquisas, pelo estímulo constante, exemplo profissional, pela aprendizagem acadêmica e pessoal, além das oportunidades oferecidas.

Aos professores doutores do IGc/USP Thomas Rich Fairchild, Paulo César Boggiani, Paulo Eduardo de Oliveira, Luiz Eduardo Anelli e Joel Barbujani Sígolo, pela amizade e apoio profissional.

Aos professores doutores Marly Babinski (IGc/USP) e Ricardo Ivan Ferreira da Trindade (IAG), pela amizade, estímulo profissional e por encorajar a elaboração desse trabalho.

Aos meus alunos e ex-alunos de graduação e pós-graduação pelo desafio em ensinar e o prazer em aprender com vocês.

À Ivone Cardoso Gonzales e Josefa F. da Silva Ferreira pela amizade e colaboração de sempre.

Aos funcionários do Instituto de Geociências e do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, pelo apoio e infraestrutura oferecida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelos financiamentos concedidos.

Ao Giovani, Clara e Rafael.

RESUMO

Esse documento seguiu as normas especificadas no Edital de concurso de títulos e provas para a obtenção do Título de Livre-Docente no Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, IGc/USP, sendo apresentada em forma de texto sumarizando parte da obra da candidata. Dessa forma, o documento apresentado está estruturado em um conjunto de artigos e capítulo de livro já publicados, bem como um artigo submetido e um texto inédito. A partir dos dados obtidos é apresentado um panorama sobre as pesquisas nos últimos anos a respeito dos cnidários ediacaranos e paleozoicos e as suas implicações paleoecológicas e paleoevolutivas. No capítulo 1 é apresentado um artigo, publicado em 2014, sobre a Origem e diversificação de Cnidaria: Neoproterozoico ao Cambriano Inferior (*Origin and Early Diversification of the Phylum Cnidaria Verrill: Apparent Convergence of Molecular Phylogenies and the Fossil Record. Palaeontology, Frontiers in Palaeontology- Special Issue*). Esse artigo apresenta uma revisão sobre as ocorrências de cnidários no Neoproterozoico, incluindo fósseis brasileiros, bem como uma abordagem sobre a implicação dos cnidários fósseis na filogenia do grupo. A descoberta de um novo fóssil de *Paraconularia* sp. no Neoproterozoico do Brasil (Grupo Corumbá) e as suas inferências filogenéticas e evolutivas são apresentadas no Capítulo 2. Além disso, a análise filogenética dos conulários e a discussão das afinidades desse grupo junto aos Cnidaria e as implicações das ocorrências dos conulários na diversificação e paleogeografia durante o Paleozoico também são retratadas. Os resultados desses estudos são apresentados em um capítulo de livro, publicado em 2016 (*Origin and Early Diversification of Phylum Cnidaria: Key Macrofossils from the Ediacaran System of North and South America. In: S. Goffredo, Z. Dubinsky. (Org.). The Cnidaria, Past, Present and Future. 1ed. Cham: Springer International Publishing AG*), em um artigo de 2008 (*Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1896, Cnidaria, Scyphozoa; Vendian-Triassic, Palaeontology*) e em um artigo de 2015 (*Conulários do Devoniano do Brasil: importância paleobiogeográfica. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*). O capítulo 3 inclui dois artigos sobre a paleoecologia, morfologia e afinidades filogenéticas de *Corumbella weneri*, um cnidário ediacarano que apresenta relações filogenéticas com conulários. Um dos artigos, foi publicado em 2015 (*Insights into the skeletonization, lifestyle, and affinity of the unusual ediacaran fossil Corumbella. Plos One*). O segundo artigo, submetido, aborda mais especificamente as relações filogenéticas de *Corumbella* entre os Cnidaria (*Phylogenetic position of the Ediacaran paleoscyphozoan fossil Corumbella, Corumbá Group, Brazil, among cnidarians*). Por fim, são apresentadas as principais conclusões e as perspectivas futuras sobre as pesquisas com cnidários fósseis, além de outras importantes novas ocorrências fósseis no Grupo Corumbá.

Palavras-Chave: Cnidaria, Ediacarano, Conulatae, *Corumbella*, tafonomia.

ABSTRACT

This document followed the rules specified in the notice to tender for qualifications and tests to obtain the Title of Associated Professor in the Department of Sedimentary and Environmental Geology, IGc / USP, being presented in text form summarizing part of the candidate's work. Thus, the presented document is structured in a set of articles and chapter of book already published, as well as an article submitted and an unpublished text. From the obtained data is presented a panorama about the researches in the last years on the Ediacaran and Paleozoic cnidarians and their paleoecological and paleoevolutionary implications. Chapter 1 presents an article, published in 2014, on the Origin and Diversification of Cnidaria: Neoproterozoic to the Lower Cambrian (Origin and Early Diversification of the Phylum Cnidaria Verrill: Apparent Convergence of Molecular Phylogenies and the Fossil Record, *Palaeontology*, *Frontiers in Palaeontology - Special Issue*). This article presents a review on the occurrence of cnidarians in the Neoproterozoic, including Brazilian fossils, as well as an approach on the implication of the fossil record in the phylogeny of the group. The discovery of a new fossil of *Paraconularia* sp. in the Neoproterozoic of Brazil (Corumbá Group) and their phylogenetic and evolutionary inferences are presented in Chapter 2. In addition, the phylogenetic analysis of the conulariids and the discussion of the affinities of this group with the Cnidaria and the implications of the occurrences of the conulariids in the diversification and paleogeography during the Paleozoic are also portrayed. The results of these studies are presented in a book chapter, published in 2016 (Origin and Early Diversification of Phylum Cnidaria: Key Macrofossils from the Edited System of North and South America, in S. Goffredo, Z. Dubinsky, (Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1896, Cnidaria, Scyphozoa, Vendian-Triassic, *Palaeontology*), and in an article from 2015 (Conulariids of the Devonian of Brazil: paleobiogeographic importance, *Bulletin of the Museu Paraense Emílio Goeldi, Natural Sciences*). Chapter 3 includes two articles on paleoecology, morphology and phylogenetic affinities of *Corumbella weneri*, an Ediacaran cnidarian that presents phylogenetic relationships with conulariids. One of the articles, published in 2015 (Insights into the skeletonization, lifestyle, and affinity of the unusual ediacaran fossil *Corumbella*, *Plos One*). The second article, submitted, addresses more specifically the phylogenetic relationships of *Corumbella* among the Cnidaria (Phylogenetic position of the Ediacaran paleoscyphozoan fossil *Corumbella*, Corumbá Group, Brazil, among cnidarians). Finally, the main conclusions and the future perspectives on the researches with fossil cnidarians, besides other important new fossil occurrences in Corumbá Group are presented.

Key words: Cnidaria, Ediacaran, Conulatae, *Corumbella*, taphonomy.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	i
RESUMO	iii
ABSTRACT	v
CAPÍTULO 1- ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DE CNIDARIA: NEOPROTEROZOICO AO CAMBRIANO INFERIOR	1
1.1. <i>Origin and Early Diversification of the Phylum Cnidaria Verrill: Apparent Convergence of Molecular Phylogenies and the Fossil Record. Palaeontology, Frontiers in Palaeontology (Special Issue) 1-14.</i>	1
CAPÍTULO 2- AFINIDADES FILOGENÉTICAS E DIVERSIFICAÇÃO DE CONULÁRIOS NO EDIACARANO E PALEOZOICO	3
2.1. <i>Origin and Early Diversification of Phylum Cnidaria: Key Macrofossils from the Ediacaran System of North and South America. In: S. Goffredo, Z. Dubinsky. (Org.). The Cnidaria, Past, Present and Future. Springer International Publishing, 31-40.</i>	3
2.2. <i>Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1896 (Cnidaria, Scyphozoa; Vendian-Triassic). Palaeontology, 51(3):649-662.</i>	5
2.3. <i>Conulários do Devoniano do Brasil: importância paleobiogeográfica. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais, 10:233-236.</i>	7
CAPÍTULO 3- CORUMBELLA WERNERI: MORFOLOGIA, PALEOECOLOGIA E AFINIDADES FILOGENÉTICAS	9
3.1. <i>Insights into the skeletonization, lifestyle, and affinity of the unusual ediacaran fossil <u>Corumbella</u>. Plos One, v. 10, p. e0114219.</i>	9
3.2. <i>Phylogenetic position of the Ediacaran paleoscyphozoan fossil <u>Corumbella</u> (Corumbá Group, Brazil) among cnidarians</i>	11
CONCLUSÕES	13
PERSPECTIVAS FUTURAS	15

CAPÍTULO 1.

Origem e diversificação de Cnidaria: Neoproterozoico ao Cambriano Inferior

1.1. VAN ITEN, H.; MARQUES, A.C; LEME, J.M.; PACHECO, M.L.A.F; SIMÕES, M.G. 2014. *Origin and Early Diversification of the Phylum Cnidaria Verrill: Apparent Convergence of Molecular Phylogenies and the Fossil Record. Palaeontology, Frontiers in Palaeontology (Special Issue) 1-14. doi 10.1111/12116*

O Filo Cnidaria, um grupo monofilético de eumetazoários diploblásticos, consiste em cinco classes, nomeadamente Anthozoa (Kayal & Lavrov 2008, Kayal *et al.*, 2013) e as quatro classes de medusozoários - Cubozoa, Hydrozoa, Scyphozoa e Staurozoa (Daly *et al.*, 2007; este artigo, Fig. 1). A sinapomorfia de cnidários existentes é a presença de cnidae (Marques & Collins, 2004), que são organelas celulares microscópicas com diversas funções biológicas, incluindo a captura de defesa e presas. A anatomia relativamente simples e a organização de tecido de cnidários provavelmente surgiram precocemente durante a evolução animal (Dunn *et al.*, 2008; Ryan *et al.*, 2013), e há muito se pensou que o filo se originou e se diversificou em seus principais subclados durante o Proterozoico (ver, por exemplo, Shu *et al.*, 2014 e referências citadas). As relações filogenéticas entre as classes de cnidários historicamente foram sujeitas a interpretações divergentes, tendo duas hipóteses mais amplamente assumidas (1) que os cnidários portadores de septos gástricos, nomeadamente antozoários, cubozoários e cifozoários, formam um grupo monofilético que exclui hidrozoários; e (2) que os cnidários que exibem um estágio de vida medusóide, nomeadamente cubozoários, hidrozoários, cifozoários e estaurozoários, formam um grupo monofilético (o subfilo Medusozoa) que exclui os antozoários (Brusca e Brusca, 2003). No presente trabalho, parece que a última hipótese, baseada em evidências morfológicas e moleculares comparativas, é o paradigma preferido. Este artigo sintetiza evidências moleculares e paleontológicas novas sobre o momento da origem da Cnidaria e suas classes e discute hipóteses filogenéticas alternativas para o táxon. Quanto ao registro fóssilífero, nos concentramos em descobertas no intervalo Ediacarano-Cambriano. Conforme discutido no artigo, alguns desses achados constituem a evidência paleontológica mais forte até agora documentada para a existência de cnidários coronados durante o Neoproterozoico.

FRONTIERS IN PALAEOONTOLOGY

ORIGIN AND EARLY DIVERSIFICATION OF THE PHYLUM CNIDARIA VERRILL: MAJOR DEVELOPMENTS IN THE ANALYSIS OF THE TAXON'S PROTEROZOIC–CAMBRIAN HISTORY

by HEYO VAN ITEN^{1,2}, ANTONIO C. MARQUES^{3,4}, JULIANA DE MORAES LEME⁵, MIRIAN L. A. FORANCELLI PACHECO⁶ and MARCELLO GUIMARAES SIMÕES⁷

¹Department of Geology, Hanover College, Hanover, IN 47343, USA; e-mail: vaniten@hanover.edu

²Department of Invertebrate Paleontology, Cincinnati Museum Center, 1301 Western Avenue, Cincinnati, OH 45203, USA

³Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, Tr. 14,101, Cd. Universitária-São Paulo, São Paulo, CEP 05508-090, Brazil; e-mail: marques@ib.usp.br

⁴Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, São Sebastião, Brazil

⁵Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, Rua do Lago-562, Cd. Universitária-São Paulo, São Paulo, CEP 05508-080, Brazil; e-mail: leme@usp.br

⁶Departamento de Biologia, Universidade Federal de São Carlos – Campus Sorocaba Rodovia João Leme dos Santos (SP-264), Km 110, Bairro do Itinga – Sorocaba – São Paulo, CEP 18052-780, Brazil; e-mail: forancelli@ufscar.br

⁷Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de São Paulo, IB, UNESP, Rubião Júnior, Botucatu, São Paulo, CEP 18618-000, Brazil; e-mail: profmgimoes@gmail.com

Typescript received 19 February 2014; accepted in revised form 11 April 2014

Abstract: Diploblastic eumetazoans of the phylum Cnidaria originated during the Neoproterozoic Era, possibly during the Cryogenian Period. The oldest known fossil cnidarians occur in strata of Ediacaran age and consist of polypoid forms that were either nonbiomineralizing or weakly so. The oldest possible anthozoans, including the genus *Ramitubus*, may be related to tabulate corals and occur in the Doushantuo Lagerstätte (upper Doushantuo Formation, South China), the age of which is poorly constrained (approximately 585 Ma?). Conulariid scyphozoans may first appear as early as 635–577 Ma (Lantian Formation, South China). A definite conulariid, most similar to Palaeozoic species assigned to the genus *Paraconularia*, occurs in association with the possible scyphozoan, *Corumbella werneri*, in the latest Ediacaran (c. 543 Ma) Tamengo Formation of Brazil. Basal Cambrian (c. 540 Ma) phosphorites in the upper Kuanchuanpu Formation (South China) yield solitary polyps of the oldest probable anthozoan (*Eolympia pediculata*), which appears to have been a stem hexacorallian. This same formation contains fossils interpreted by some authors as pentaradial cubozoan polyps; however, both the oldest known cubozoans and the oldest

hydrozoans, all medusae, may actually occur in the Cambrian (Series 3, c. 505 Ma) Marjum Formation (Utah, USA). Although these recently published palaeontological data tend to corroborate the hypothesis that Cnidaria has a relatively deep Neoproterozoic history, the timing of major internal branching events remains poorly constrained, with, for example, the results of some molecular clock analyses indicating that the two cnidarian subphyla (Anthozoa and Medusozoa) may have originated as many as one billion years ago. Further progress towards elucidating the evolution and early fossil record of cnidarians may accrue from: (1) an intensive search for phosphatized soft parts in possible anthozoans from the Ediacaran Doushantuo Formation; (2) an expanded search for Ediacaran conulariids; and (3) additional detailed analyses of the taphonomy and preservation of Ediacaran and Cambrian cnidarians, including possible pentaradial cubozoan polyps from the Fortunian upper Kuanchuanpu Formation.

Key words: Cnidaria, evolution, Neoproterozoic, Ediacaran, Cambrian, molecular phylogenetics.

PHYLUM Cnidaria Verrill, a monophyletic group of diploblastic eumetazoans, consists of five classes, namely Anthozoa (of disputed monophyly; Kayal and Lavrov 2008; Kayal

et al. 2013) and the four medusozoan classes – Cubozoa, Hydrozoa, Scyphozoa and Staurozoa (Daly *et al.* 2007; this paper, Fig. 1). The synapomorphy of extant cnidarians is

CAPÍTULO 2

Afinidades e diversificação de conulários no Ediacarano e Paleozoico

- 2.1. VAN ITEN, HEYO; LEME, J.M.; PACHECO, M.L.A.F.; SIMÕES, M.; FAIRCHILD, T. R.; RODRIGUES, F.; GALANTE, D.; BOGGIANI, P.C.; MARQUES, A., 2016. *Origin and Early Diversification of Phylum Cnidaria: Key Macrofossils from the Ediacaran System of North and South America*. In: S. Goffredo, Z. Dubinsky. (Org.). *The Cnidaria, Past, Present and Future*. 1ed. Cham: Springer International Publishing AG, p. 31-40.
doi 10.1007/978-3-319-31305-4

Estudos recentes de relógio molecular colocam a origem do filo Cnidaria dentro do Período Criogeniano (cerca de 850-635 Ma), com a separação entre as duas subfamílias (Anthozozoa e Medusozoa) também ocorrendo durante este intervalo de tempo. No entanto, os macrofósseis cnidários mais antigos, todos os medusozoa, ocorrem em rochas do Período Ediacariano tardio (cerca de 560-541 Ma). *Corumbella weneri*, atualmente conhecida dos estratos ediacaranos tardios do Brasil, Paraguai e Nevada (EUA), foi aliada a conulários, mas também compartilha semelhanças morfológicas com o fóssil *Carinachites spinatus* (Cambriano Estágio 1, China), e pode ser comparado com determinados fósseis tubulares, incluindo *Sinotubulites* e *Wutubus annularis*, da Formação Dengying, Ediacarano, China. A evidência mais forte de afinidade com cifozoários coronados é exibida por *Paraconularia* sp. da Formação Tamengo, Brasil (Mato Grosso do Sul). Finalmente, os quadriformes de *Haootia* das formações ediacaranas Fermeuse e Trepassy (sudeste de Newfoundland, Canadá) exibem intrigantes semelhanças morfológicas com os estaurozoa existentes e podem representar o registro mais antigo da musculatura metazoária. Juntos, *C. weneri* e *Paraconularia* sp. do Ediacarano podem confirmar a divisão entre as classes de medusozoários Cubozoa e Scyphozoa no prazo de aprox. 543 Ma. Se *H. quadriformis* fosse de fato um estaurozoa, então este taxon fóssil confirma a divisão entre a classe Staurozoa e todos os outros cnidários medusozoários no máximo até aproximadamente 560 Ma.

Origin and Early Diversification of Phylum Cnidaria: Key Macrofossils from the Ediacaran System of North and South America

3

Heyo Van Iten, Juliana M. Leme, Mírian L.A.F. Pacheco,
Marcello G. Simões, Thomas R. Fairchild, Fábio Rodrigues,
Douglas Galante, Paulo C. Boggiani,
and Antonio C. Marques

Abstract

Recent molecular clock studies place the origin of phylum Cnidaria within the Cryogenian Period (ca. 850–635 Ma), with the split between the two subphyla (Anthozoa and Medusozoa) likewise occurring during this time interval. However, the oldest cnidarian macrofossils, all medusozoans, occur in rocks of the late Ediacaran Period (ca. 560–541 Ma). Lightly skeletonized *Corumbella weneri*, currently known from late Ediacaran strata of Brazil, Paraguay and Nevada (USA), has been allied with coronate and conulariid scyphozoans, but it also shares gross morphological similarities with *Carinachites spinatus*, a possible conulariid from Cambrian Stage 1 (China), and it may be compared with *Sinotubulites* and *Wutubus annularis* from the late Ediacaran Dengying Formation (China). The strongest evidence of affinity with coronate scyphozoans is exhibited by *Paraconularia* sp. from a *Corumbella*-bearing shale interval in the latest Ediacaran Tamengo Formation of central Brazil. Furthermore, *Paraconularia* sp. from this rock unit establishes conulariids as a cnidarian clade that crossed the Proterozoic-Phanerozoic boundary. Finally, *Havotia quadriformis* from the late Ediacaran lower Fermeuse and Trepassy formations (southeastern Newfoundland, Canada) exhibits intriguing gross morphological similarities to extant

H. Van Iten (✉)
Department of Geology, Hanover College,
Hanover, IN 47243, USA

Department of Invertebrate Paleontology, Cincinnati Museum
Center, 1301 Western Avenue, Cincinnati, OH 45203, USA
e-mail: vaniten@hanover.edu

J.M. Leme • T.R. Fairchild • P.C. Boggiani
Geosciences Institute, University of São Paulo,
Rua do Lago, 562, São Paulo 05508-080, Brazil
e-mail: leme@usp.br; trfairch@hotmail.com; boggiani@usp.br

Mírian L.A.F. Pacheco
Department of Biology, Federal University of São Carlos,
Campus Sorocaba Rodovia João Leme dos Santos (SP-264), Km
110, Bairro do Itinga, Sorocaba, São Paulo CEP 18052-780, Brazil
e-mail: forancelli.ufscar@gmail.com

M.G. Simões
Department of Zoology, São Paulo State University,
Botucatu Campus, Rubião Júnior, Botucatu, São Paulo CEP
18618-000, Brazil
e-mail: profmgsimoes@gmail.com

F. Rodrigues
Chemistry Institute, University of São Paulo,
Av. Prof. Lineu Prestes, 748, São Paulo 05508-000, Brazil
e-mail: farod@iq.usp.br

D. Galante
Brazilian Synchrotron Light Laboratory,
Av. Giuseppe Maximo Scolfaro, 10000, Campinas, São Paulo
13083-100, Brazil
e-mail: douglasgalante@gmail.com

A.C. Marques
Biosciences Institute, University of São Paulo,
Rua do Matão, Tr. 14,101, Cd. Universitária-São Paulo, São Paulo
CEP 05508-090, Brazil

Marine Biology Center, University of São Paulo,
São Sebastião, São Paulo, Brazil
e-mail: marques@ib.usp.br

2.2. LEME, J.M.; SIMÕES, M.G.; VAN ITEN, H. & MARQUES, A.C. 2008. *Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1896 (Cnidaria, Scyphozoa; Vendian-Triassic). Palaeontology. 51(3):649-662. doi 10.1111/j.1475-4983.2008.00775.x*

Os resultados de uma análise cladística da subordem Conulariina Miller e Gurley, um grande grupo extinto de cnidários de cifozoários, são apresentados. A análise procurou testar se as três subfamílias de conulários (Conulariinae Walcott 1886, Paraconulariinae Sinclair 1952 e Ctenoconulariinae Sinclair 1952) reconhecidas no *Treatise on Invertebrate Paleontology* (TIP) são monofiléticas. Um total de 17 caracteres morfológicos foram classificados para 16 taxa de grupo, nomeadamente os gêneros *Archaeoconularia*, *Baccaconularia*, *Climacoconus*, *Conularia*, *Conulariella*, *Conularina*, *Ctenoconularia*, *Eoconularia*, *Glyptoconularia*, *Metaconularia*, *Notoconularia*, *Paraconularia*, *Pseudoconularia*, *Reticulaconularia*, *Teresconularia* e *Vendoconularia*. Os táxons medusozoários existentes Cubozoa, Stauromedusae, Coronatae e Semaestomeae serviram como *outgroups*. A análise não ponderada da matriz de dados gerou 1057 árvores e a análise de ponderação sucessiva resultou em uma das 1057 árvores originais. O ingruppo é monofilético com duas autapomorfias, (a) a geometria quadrada da região oral e (b) a presença de uma periderme mineralizada. Dentro do grupo, o clado (*Vendoconularia*, *Teresconularia*, *Conularina*, *Eoconularia*) é apoiado pela geometria longitudinal sinusoidal dos cristas transversais e o clado maior (*Conulariella*, *Baccaconularia*, *Glyptoconularia*, *Metaconularia*, *Pseudoconularia*, *Conularia*, *Ctenoconularia*, *Archaeoconularia*, *Notoconularia*, *Climacoconus*, *Paraconularia*, *Reticulaconularia*) é apoiada pela presença de tubérculos externos, que no entanto foram perdidos no clado (*Notoconularia*, *Climacoconus*, *Paraconularia*, *Reticulaconularia*). Conforme proposto por Van Iten *et al.* (2000), o clado (*Notoconularia*, *Climacoconus*, *Paraconularia*, *Reticulaconularia*) é suportado por caracteres de terminação e alternância das costelas transversais no sulco da aresta. As subfamílias Conulariina, Paraconulariinae e Ctenoconulariinae previamente reconhecidas não foram recuperadas a partir desta análise. As características diagnósticas de Conulariinae (continuação do ornamento transversal através do sulco da aresta e falta de carina) e Ctenoconulariinae (presença de carina) são simplesiomorfias ou homoplasias, e Paraconulariinae é polifilética. As famílias Conulariellidae Kiderlen 1937 e Conulariopsidae Sugiyama 1942, também reconhecidas no TIP, são monogênicas, e uma vez que não fornecem informações filogenéticas adicionais, devem ser abandonadas.

[Palaeontology, Vol. 51, Part 3, 2008, pp. 649–662]

CLADISTIC ANALYSIS OF THE SUBORDER CONULARIINA MILLER AND GURLEY, 1896 (CNIDARIA, SCYPHOZOA; VENDIAN–TRIASSIC)

by JULIANA DE MORAES LEME*, MARCELLO GUIMARÃES SIMÕES*,
ANTONIO CARLOS MARQUES† and HEYO VAN ITEN‡

*Department of Zoology, Laboratory of Paleozoology, São Paulo State University, 18.618-000, Botucatu, SP, Brazil; e-mail: leme@ibb.unesp.br, bsimoes@ibb.unesp.br

†Department of Zoology, University of São Paulo, Rua do Matão, Travessa 14, 32105-908-900, São Paulo, SP, Brazil; e-mail: marques@b.usp.br

‡Department of Geology, Hanover College, Hanover, IN 47243, USA; e-mail: vaniten@hanover.edu

Typescript received 17 January 2007; accepted in revised form 7 June 2007

Abstract: Results of a cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1896, a major extinct (Vendian–Triassic) group of scyphozoan cnidarians, are presented. The analysis sought to test whether the three conulariid subfamilies (Conulariinae Walcott, 1886, Paraconulariinae Sinclair, 1952 and Ctenoconulariinae Sinclair, 1952) recognized in the Treatise on Invertebrate Paleontology (TIP) are monophyletic. A total of 17 morphological characters were scored for 16 ingroup taxa, namely the genera *Archaeoconularia*, *Baccaconularia*, *Climacoconus*, *Conularia*, *Conulariella*, *Comularina*, *Ctenoconularia*, *Eoconularia*, *Glyptoconularia*, *Metaconularia*, *Notoconularia*, *Paraconularia*, *Pseudoconularia*, *Reticulaconularia*, *Teresconularia* and *Vendoconularia*. The extant medusozoan taxa Cubozoa, Stauromedusae, Coronatae and Semaestomeae served as outgroups. Unweighted analysis of the data matrix yielded 1057 trees, and successive weighting analysis resulted in one of the 1057 original trees. The ingroup is monophyletic with two autapomorphies: (1) the quadrate geometry of the oral region; and (2) the presence of a mineralized (phosphatic) periderm. Within the ingroup, the clade (*Vendoconularia*, *Teresconularia*, *Conularina*, *Eoconularia*) is supported by the sinusoidal longitudinal geometry of the transverse ridges, and the much larger clade

(*Baccaconularia*, *Glyptoconularia*, *Metaconularia*, *Pseudoconularia*, *Conularia*, *Ctenoconularia*, *Archaeoconularia*, *Notoconularia*, *Climacoconus*, *Paraconularia*, *Reticulaconularia*) is supported by the presence of external tubercles, which, however, were lost in the clade (*Notoconularia*, *Climacoconus*, *Paraconularia*, *Reticulaconularia*). As proposed by Van Iten *et al.* (2000), the clade (*Notoconularia*, *Climacoconus*, *Paraconularia*, *Reticulaconularia*) is supported by the termination and alternation of the transverse ribs in the corner sulcus. The previously recognized subfamilies Conulariinae, Paraconulariinae and Ctenoconulariinae were not recovered from this analysis. The diagnostic features of Conulariinae (continuation of the transverse ornament across the corner sulcus and lack of carinae) and Ctenoconulariinae (presence of carinae) are symplesiomorphic or homoplastic, and Paraconulariinae is polyphyletic. The families Conulariellidae Kiderlen, 1937 and Conulariopsidae Sugiyama, 1942, also recognized in the TIP, are monogeneric, and since they provide no additional phylogenetic information, should be abandoned.

Key words: conulariids, phylogeny, systematics, Conulariina, Cnidaria, Medusozoa, Phanerozoic.

CONULARIIDS (subclass Conulata Moore and Harrington, 1956a, with single order Conulariida Miller and Gurley, 1896) are an extinct group of marine cnidarians which ranged from the Vendian to the Late Triassic (Van Iten *et al.* 2006). Most genera previously referred to the Conulata, including *Conularia* Miller, *in Sowerby* 1821, are characterized by a steeply pyramidal, four-sided, finely lamellar phosphatic skeleton bearing transverse ridges, transverse rows or longitudinal files of small nodes. In the chapter on conulariids in the Treatise on Invertebrate Paleontology (TIP) (Moore and Harrington 1956b), still the most recent and comprehensive published treatment

of conulariid taxonomy and systematics, these genera were placed in the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1896. The genus *Conchopeltis* Walcott, 1876, assigned to the suborder Conchopeltina Moore and Harrington 1956b, has since been removed from the Conulariida (Oliver 1984). This means that the characters of the suborder Conulariina are the same as those of the order Conulariida, which in turn are the same as those of the subclass Conulata (Moore and Harrington 1956b).

Since the publication of the TIP, circonulariids (Silurian–Devonian), which differ from pyramidal conulariids in having a conical skeleton (Bischoff 1978; Van Iten

2.3. LEME, J. M.; GHILARDI, R.; BISSARO JUNIOR, M. C., 2015. Conulários do Devoniano do Brasil: importância paleobiogeográfica. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, v. 10, p. 233-236.

Conulários são cnidários, extintos, com teca fosfática. Representantes desse grupo ocorrem em uma variedade de fácies sedimentares do Pré-Cambriano ao Triássico. Conulários são característicos das faunas do Domínio Malvinocáfrico, sendo abundantes nas concentrações fossilíferas do Devoniano. Outras ocorrências são verificadas na Argentina, Peru, Paraguai, Uruguai e África do Sul. No Brasil, ocorrências de conulários são verificadas nas bacias do Amazonas, do Parnaíba e do Paraná. A fauna de conulários do Devoniano do Brasil é pouco diversificada, com três espécies, especialmente quando comparada com a fauna coeva da Bolívia, caracterizada por cinco espécies. *C. quichua* é a espécie dominante no Brasil e na Bolívia. A ampla distribuição paleobiogeográfica das espécies no âmbito do Domínio Malvinocáfrico sugere que essas foram euritêrmicas, uma vez que ocorrem em terrenos das províncias Andina, Brasileira e Malvinocáfrica Sul-africana. Essas duas últimas englobam áreas que estiveram situadas nas altas latitudes, próximas do pólo sul devoniano, enquanto a Andina esteve localizada em torno dos 40° a 45° de latitude sul. A presença de *C. quichua* na Bacia do Amazonas reforça o caráter cosmopolita da espécie e demonstra a viabilidade de comunicações paleobiogeográficas entre os diferentes domínios do Devoniano Médio a Superior das bacias intracratônicas da América do Sul.

Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat., Belém, v. 10, n. 1, p. 83-90, jan.-abr. 2015

Conulários do Devoniano do Brasil: importância paleobiogeográfica Conulariids of Devonian of Brazil: paleobiogeography importance

Juliana de Moraes Leme¹, Renato Pirani Ghilardi¹, Marcos César Bissaro Júnior²

¹Universidade de São Paulo. São Paulo, São Paulo, Brasil

²Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". São Paulo, São Paulo, Brasil

Resumo: Conulários são cnidários extintos, na maioria das vezes com teca fosfática, ocorrendo do Pré-Cambriano ao Triássico. Eles são característicos nas faunas do Domínio Malvinocáfrico, sendo abundantes em concentrações fossilíferas devonianas. Outras ocorrências são verificadas na Argentina, Peru, Paraguai, Uruguai e África do Sul. No Brasil, ocorrem nas bacias do Amazonas, do Parnaíba e do Paraná. A fauna de conulários do Devoniano do Brasil é pouco diversificada, quando comparada com a fauna coeva da Bolívia. *Conularia quichua* é a espécie dominante no Brasil e na Bolívia. A ampla distribuição paleobiogeográfica das espécies no Domínio Malvinocáfrico sugere que essas foram eurytérmicas, uma vez que ocorrem em terrenos das províncias Andina, Brasileira e Malvinocáfrica Sul-Africana. Essas duas últimas englobam áreas que estiveram situadas nas altas latitudes, próximas do pólo sul devoniano, enquanto a Andina esteve localizada em torno dos 40° a 45° de latitude sul. A presença de *C. quichua* na Bacia do Amazonas reforça o caráter cosmopolita da espécie e demonstra a viabilidade de comunicações paleobiogeográficas entre os diferentes domínios do Devoniano Médio a Superior das bacias intracratônicas da América do Sul. Aqui são apresentadas informações sobre a discussão das implicações paleobiogeográficas das diferentes ocorrências de conulários no Devoniano do Brasil.

Palavras-chave: Conulatae. Devoniano. Bacia do Paraná. Bacia do Parnaíba. Bacia do Amazonas. Paleobiogeografia.

Abstract: Conulariids are extinct cnidarians, in most cases with phosphate carapace, occurring from Precambrian to Triassic. Conulariids are characteristic of faunas of Malvinokaffric Realm, being abundant in the Devonian fossil assemblages. Other occurrences are observed in Argentina, Peru, Paraguay, Uruguay and South Africa. In Brazil, occur in the Amazon, Paraná and Parnaíba basins. The Devonian fauna of conulariids in Brazil is undiversified, when compared with the coeval fauna in Bolivia. *Conularia quichua* is the dominant species in Brazil and Bolivia. The wide paleobiogeographic distribution of species in the Malvinokaffric Realm suggests that these were eurythermal, once occurring on lands of Andean, Brazilian and South African Malvinokaffric provinces. These last two areas were located at high latitudes, near the Devonian South Pole, while the Andean was located around 40° to 45° south latitude. The presence of *C. quichua* in the Amazon Basin reinforces the cosmopolitan character of the species and demonstrates the feasibility of paleobiogeographical communications between the different areas of the Middle and Upper Devonian of the intracratonic basins of South America. Here we present data about discussion of paleobiogeographical implications of different occurrences of conulariids in the Devonian of Brazil.

Keywords: Conulatae. Devonian. Paraná Basin. Parnaíba Basin. Amazon Basin. Paleobiogeography.

LEME, J. M., R. P. GHILARDI & M. C. BISSARO JÚNIOR, 2015. Conulários do Devoniano do Brasil: importância paleobiogeográfica. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 10(1): 83-90.

Autor para correspondência: Juliana de Moraes Leme. Universidade de São Paulo. Instituto de Geociências. Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental. Rua do Lago, 562 – Cidade Universitária. São Paulo, SP, Brasil. CEP 05508-080 (leme@usp.br).

Recebido em 13/11/2014

Aprovado em 12/05/2015

Responsabilidade editorial: Hilton Tulio Costi



CAPÍTULO 3

***Corumbella weneri*: morfologia, paleoecologia e afinidades filogenéticas**

3.1. PACHECO, M.L.A.F.; GALANTE, D.; RODRIGUES, F.; LEME, J. M.; PIDASSA, B.; HAGADORN, W.; STOCKMAR, M.; HERZEN, J.; PFEIFFER, F.; MARQUES, A. 2015. *Insights into the Skeletonization, Lifestyle, and Affinity of the Unusual Ediacaran Fossil Corumbella*. *Plos One*, v. 10, p. e0114219. doi 10.1371/journal.pone.0114219

O fóssil de Ediacarano *Corumbella* é considerado um cnidário cifizoário, portanto, pode ser um dos raros exemplos de animais Neoproterozoicos. Infelizmente, o modo de vida, o estilo de esqueletização e a afinidade taxonômica têm sido muito controversos na literatura. Aqui, usamos micro-CT, SEM e análise de raios-X para comparar os modos de preservação de *Corumbella*, a fim de melhor compreender a simetria, modo de construção, estilo conservacional e taxonomia desse grupo. Os resultados sugerem que os espécimes articulados e desarticulados de *Corumbella* do Ediacarano do Brasil, Paraguai e os Estados Unidos, embora às vezes preservados de forma muito diferente, representam o mesmo táxon: *Corumbella weneri*. Corumbellídeos tinham uma teca flexível e provavelmente viviam com a sua parte basal ancorada no sedimento, bem como *Conotubus*. Quando considerados juntos, esses resultados sugerem que *Corumbella* foi um dos primeiros animais a construir um exoesqueleto, empregando uma microfama lamelar semelhante aos conulários.


RESEARCH ARTICLE

Insights into the Skeletonization, Lifestyle, and Affinity of the Unusual Ediacaran Fossil *Corumbella*

Mirian L. A. Forancelli Pacheco^{1*}, Douglas Galante², Fabio Rodrigues², Juliana de M. Leme³, Píjassa Bidola⁴, Whitey Hagadom⁵, Marco Stockmar⁴, Julia Herzen⁶, Isaac D. Rudnitzki⁷, Franz Pfeiffer⁴, Antonio C. Marques⁸

1 Department of Biology, Federal University of São Carlos, Sorocaba, São Paulo, Brazil, **2** Brazilian Synchrotron Light Laboratory, Campinas, São Paulo, Brazil, **3** Institute of Geosciences, University of São Paulo, São Paulo, Brazil, **4** Department of Physics and Institute for Medical Engineering, Technische Universität München, Garching, Germany, **5** Department of Earth Sciences, Denver Museum of Nature & Science, Denver, United States of America, **6** Institute of Materials Research, Helmholtz-Zentrum Geesthacht, Geesthacht, Germany, **7** Institute of Geosciences, Federal University of Pará, Belém, Pará, Brazil, **8** Institute of Biosciences and Center for Marine Biology, University of São Paulo, São Paulo, Brazil

* forancelli@ufscar.br


 OPEN ACCESS

Citation: Pacheco MLAF, Galante D, Rodrigues F, Leme JM, Bidola P, Hagadom W, et al. (2015) Insights into the Skeletonization, Lifestyle, and Affinity of the Unusual Ediacaran Fossil *Corumbella*. *PLoS ONE* 10(3): e0114219. doi:10.1371/journal.pone.0114219

Academic Editor: Hector Escriva, Laboratoire Arago, FRANCE

Received: February 4, 2014

Accepted: November 5, 2014

Published: March 30, 2015

Copyright: © 2015 Pacheco et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: This study was supported by research grants from FAPESP (Proc. 2009/02312-4) and NAP-AstroBio (PPP-USP). ACM had support from FAPESP (Proc. 2011/50242-5), CNPq (562143/2010-6, 458552/2013-4), and CAPES. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Abstract

The Ediacaran fossil *Corumbella* is important because it is hypothesized to be a scyphozoan cnidarian, and thus might be one of the rare examples of bona fide Neoproterozoic animals. Unfortunately, its mode of life, style of skeletonization, and taxonomic affinity have been very controversial. Here, we use X-ray micro-CT, SEM, and taphonomic analysis to compare preservational modes of *Corumbella*, in order to better understand the symmetry, mode of construction, preservational style, and taxonomy of this group. Results suggest that articulated and disarticulated specimens of *Corumbella* from the Ediacaran of Brazil, Paraguay, and the United States, although sometimes preserved very differently, represent the same taxon—*Corumbella weneri*. *Corumbellids* had a thick but flexible theca and probably lived with their basalmost part anchored in the sediment, much like *Conotubus*. When considered together, these results suggest that *Corumbella* was one of the first animals to build a skeleton, employing a lamellar microfabric similar to conulariids.

Introduction

The Corumbá Group of Mato Grosso do Sul, southwest Brazil (Fig. 1), has the most diverse assemblage of Neoproterozoic fossils in South America [1, 2]. These include vase-shaped microfossils, algae (*Tyrasotaenia* sp.), and metazoans (*Corumbella weneri*, *Cloudina lucianoii*) [3–8].

Perhaps the most enigmatic of these taxa is *Corumbella weneri*, a polyhedral multi-segmented flexible organism. It has been associated with scyphozoan cnidarians or other extinct cnidarian clades, such as the conulariids [4–6, 9]. This fossil is abundant in the limestone mines located in Corumbá and Ladário, Brazil, where it occurs in the Ediacaran Tamengo

3.2. *PACHECO, M.A.F.P; LEME, J.M.; BRASIER, M.D; PARRYC, L.; BIDOLA, P.; HAGADORN, W.; STOCKMAR, M.; PFEIFFER, F.; HERZEN, J. & MARQUES, A.C. Phylogenetic position of the Ediacaran paleoscyphozoan fossil Corumbella (Corumbá Group, Brazil) among cnidarians. Artigo submetido Acta Paleontologica Polonica.*

Corumbella weneri Hahn *et al.*, 1982 é um fóssil ediacarano originalmente documentado do Grupo Corumbá, Brasil. *Corumbella* é um dos primeiros fósseis de animais conhecidos com a capacidade de construir carapaça, tornando-se importante para a nossa compreensão da evolução da esqueletogênese animal. Embora já tenha sido sugerido como um cnidário, ainda não existe uma análise formal que avalie a posição filogenética de *Corumbella* dentro do Scyphozoa. Novos dados sobre a morfologia de *Corumbella* obtidos usando técnicas não-destrutivas revelam uma série de novos dados e interpretações sobre ultraestrutura, estrutura externa, estrutura interna e modo de vida. O objetivo deste estudo foi incorporar esses novos dados em uma análise filogenética formal para reavaliar a posição filogenética de *Corumbella* dentro da Cnidaria. Consideramos que, juntamente com os conulários, *Corumbella* fazia parte de um novo subgrupo dentro do Scyphozoa que chamamos o Paleoscyphozoa, um grupo irmão para Coronatae. Nesse sentido, os paleocifozoários seriam os primeiros representantes conhecidos de Scyphozoa a partir do registro fóssil.

Phylogenetic position of the Ediacaran paleoscyphozoan fossil *Corumbella* (Corumbá Group, Brazil) among cnidarians

Mirian Liza Alves Forancelli Pacheco^a, Juliana de Moraes Leme^b, Martin David Brasier^c, Luke Parry^c, Pidassa Bidola^d, Marco Stockmar^d, Franz Pfeiffer^d, Julia Herzen^e, Antonio Carlos Marques^f

^a Department of Biology, Graduate Program in Biological Diversity and Conservation, Federal University of São Carlos, São Paulo, Brazil. ^b Department of Sedimentary and Environmental Geology, Graduate Program in Sedimentary Geology, University of São Paulo, São Paulo, Brazil. ^c Department of Earth Sciences, South Parks Road, Oxford OX1 3AN, United Kingdom. ^d Department of physics, Technische Universitaet Muenchen, Germany. ^e Institute of Materials Research, Helmholtz-Zentrum Geesthacht, Geesthacht, Germany. ^f Department of Zoology, Institute of Biosciences, University of São Paulo, São Paulo, Brazil. Email: forancelli@ufscar.br, leme@usp.br, martinb@earth.ox.ac.uk, e-mail Luke, Pidassa, Marco, Franz, Julia, marques@ib.usp.br

Abstract

Corumbella weneri Hahn *et al.*, 1982 is an enigmatic Ediacaran fossil originally documented from the Corumbá Group (ca 543 Ma) of Brazil. It is hypothesized to be a sessile scyphozoan cnidarian characterized by an elongated polyhedral tube. *Corumbella* is one of the first known animal fossils with the capacity for building hard parts, making it important for our understanding of the evolution of animal skeletogenesis. Although already suggested to be a cnidarian, there is as yet no formal analysis assessing the phylogenetic position of *Corumbella* within the Scyphozoa. New data on the morphology of *Corumbella* obtained by us using non-destructive techniques reveals a series of new characters and interpretations regarding ultrastructure, external structure, internal structure, and mode of life. The goal of this study is to incorporate these new data into a formal phylogenetic analysis in order to reassess the phylogenetic position of *Corumbella* within the Cnidaria. We consider that, together with fossil conulates, *Corumbella* formed part of a new subgroup within the Scyphozoa that we here call the Paleoscyphozoa, a sister group to living Coronatae. In this sense, paleoschyphozoans provide the earliest known representatives of the Scyphozoa known from the fossil record.

Key words: phylogeny, systematics, cladistics, *Corumbella*, Ediacaran, morphology, Cnidaria, Medusozoa, conulates.

CONCLUSÕES

As pesquisas realizadas e resumidas nesse trabalho permitem concluir que:

Os mais antigos cnidários fósseis conhecidos ocorrem em estratos de idade ediacariana e consistem em formas polipóides que eram não-biomineralizados ou fracamente assim. Um possível conulário pode primeiro ter aparecido (635-577 Ma), na Formação Lantian, Sul da China. No entanto, uma nova ocorrência de *Paraconularia* sp., em associação com *Corumbella weneri*, no Ediacarano (c. 543 Ma), Formação Tamengo, Brasil, confirma a origem dos primeiros cifozoários no Neoproterozoico.

As recentes interpretações filogenéticas indicam que, juntamente com os conulários, *Corumbella* fazia parte de um novo subgrupo dentro do Scyphozoa, os Paleoscyphozoa, um grupo irmão de Coronatae atuais. Nesse sentido, os paleocifozoários representariam os primeiros Scyphozoa conhecidos a partir do registro fóssil.

Em relação à Família Conulariidae, a análise filogenética indicou que as subfamílias Conulariina, Paraconulariinae e Ctenoconulariinae previamente reconhecidas não foram sustentadas como monofiléticas. Conulários são cnidários, extintos, com teca fosfática.

Conulários são característicos das faunas do Domínio Malvinocáfrico, sendo abundantes nas concentrações fossilíferas do Devoniano. Outras ocorrências são verificadas na Argentina, Peru, Paraguai, Uruguai e África do Sul. No Brasil, ocorrências de conulários são verificadas nas bacias do Amazonas, do Parnaíba e do Paraná e, mais recentemente, no Ediacarano, Formação Tamengo.

Corumbellídeos tinham uma teca espessa, mas flexível e provavelmente viviam com a sua parte basal ancorada no sedimento, bem como *Conotubus*. Quando considerados juntos, esses resultados sugerem que *Corumbella* foi um dos primeiros cnidários a construir um exoesqueleto, empregando uma microfábrica lamelar semelhante aos conulários.

A associação entre *Corumbella* e macroalgas, incluindo os vendotaenídeos, pode indicar condições de águas mais rasas, ainda em zona fótica, ou seja, numa profundidade que receberia luz solar suficiente para que ocorresse a fotossíntese, indicando que teria condições paleoecológicas de habitat desde águas mais rasas, acima do nível de base de ondas de tempestades até mesmo, mais profundas. Adicionalmente, a presença de um exemplar de *Paraconularia* sp., completamente achatada, incompleta, preservando apenas

a região mediana, também reforça a hipótese de que *Corumbella*, deve ter habitado água mais rasas.

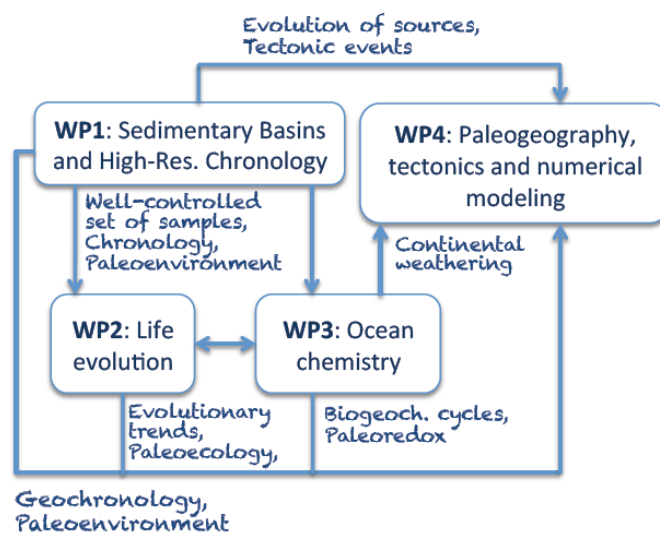
A ocorrência de *Corumbella weneri* preferencialmente nos pelitos, enquanto, *Cloudina* nas camadas de calcário, indica que provavelmente habitaram ambientes diferentes, ou pelo menos o modo e a capacidade de preservação das carapaças deveriam ser distintos.

A identificação de um horizonte de fragmentos de *C. weneri*, juntamente com fragmentos de *Cloudina lucianoi* pode contribuir para a indicação de limite entre parassequências.

PERSPECTIVAS FUTURAS

Mudanças significativas na composição e na dinâmica da Terra são observadas no final do Neoproterozoico. Neste período ocorreu um dos principais saltos evolutivos na biosfera, com o aparecimento de formas complexas de vida. Ocorreram também variações importantes no clima e na configuração dos continentes. Neste contexto, os processos de inovação biológica são comumente relacionados às mudanças ambientais em uma relação de causa-e-efeito. No entanto, ainda se conhece pouco acerca do Sistema Terra do Neoproterozoico, quando condições climáticas e tectônicas extremas podem ter amplificado os efeitos diretos e indiretos do meio ambiente na biologia e vice-versa.

Em agosto de 2016 foi aprovado o Projeto Temático FAPESP (16/06114-6) “*The Neoproterozoic Earth System and the rise of biological complexity*” o qual pretende compreender acerca do Sistema Terra do Neoproterozoico a partir da integração de dados sobre a composição química dos oceanos, a evolução da vida e a configuração paleogeográfica do planeta entre o Criogeniano e o Cambriano inferior. Para tal, no projeto Temático serão desenvolvidos de forma integrada quatro grupos de trabalho (Work packages): (1) estudo sedimentológico e geocronológico de alta resolução de quatro bacias no Brasil e na África, compreendendo o intervalo de interesse, (2) análise detalhada do registro paleontológico dessas sucessões sedimentares (3) um estudo geoquímico e isotópico das mesmas sucessões sedimentares de modo a gerar um registro multi-proxy das variações dos ciclos biogeoquímicos nos oceanos, (4) reconstruir a paleogeografia do Neoproterozoico. Portanto o objetivo maior onde estão inseridas as pesquisas em andamento é entender as conexões existentes entre a vida, o meio ambiente e a tectônica no Neoproterozoico, em particular os efeitos do aumento da concentração de oxigênio e de nutrientes na origem dos metazoários.



Integração entre os grupos de trabalho propostos no projeto Temático-FAPESP.

Dessa forma, os projetos em andamento e futuros vão atender as questões do segundo grupo de trabalho “Life Evolution” que irá estudar e compreender os aspectos paleoecológicos e paleoevolutivos do Grupo Corumbá (Neoproterozoico). Como primeiros resultados desse projeto foram publicados em 2017, dois artigos internacionais:

PARRY, L.; BOGGIANI, P.C.; CONDON, D.; GARWOOD, R.; LEME, J. M.; McILROY, D.; BRASIER, M. D.; TRINDADE, R.; CAMPANHA, G. A. C.; PACHECO, M.L.A.F.; DINIZ, C. Q. C.; LIU, A. G. 2017. Ichnological evidence for meiofaunal bilaterians from the Ediacaran?Cambrian transition of Brazil. *Nature Ecology and Evolution*, v. 5, p. 1-36.

BECKER-KERBER, B.; PACHECO, M. L. A. F.; RUDNITZKI, I. D.; GALANTE, D.; RODRIGUES, F.; LEME, J. M. 2017. Ecological interactions in *Cloudina* from the Ediacaran of Brazil: implications for the rise of animal biomineralization. *Scientific Reports*, v. 7, p. 5482.

Atualmente, estão sendo desenvolvidos os seguintes projetos, relacionados abaixo. O desenvolvimento desses projetos está alinhado à projetos de Pós-Doutorado, de Doutorado e de Iniciação Científica.

a) *Icnofósseis da Formação Tamengo e Guaicurus (Grupo Corumbá, Ediacarano-Cambriano)*. (Projeto Doutorado-FAPESP).

A Explosão Cambriana representa um dos eventos mais críticos da história da Terra. Esse aumento na diversidade e complexidade de fósseis e de icnofósseis é marcado pela ampliação na exploração do sedimento, o que causou uma mudança drástica no ambiente e permitiu a formação de novos habitats. No Neoproterozoico, os icnofósseis são mais simples espelhando seus produtores, mas são de suma importância, pois descrever as características dessas atividades em um momento em que os organismos vivos simples estariam começando a se diferenciar e se especializar, auxilia no entendimento evolucionário dos mesmos. Utilizado de forma integrada à análise sedimentológica e estratigráfica, o estudo de icnofósseis vem sendo cada vez mais aplicado como ferramenta adicional à análise paleoambiental e estratigráfica de depósitos sedimentares. No Brasil, o registro de icnofósseis do limite Pré-Cambriano-Cambriano é escasso, tanto pela falta de unidades geológicas, como pela dificuldade de preservação de organismos simples, de corpo mole. No Grupo Bambuí, Formação Sete Lagoas, são encontrados icnofósseis atribuídos a *Palaeophycus* e *Archaeonassa*. Foram descritos icnofósseis de idade Cambriana na parte Norte da Faixa Paraguaia no Grupo Alto Paraguai de *Skolithos linearis*. *Diplocraterion parallelum*, *Arenicolites* sp. Na faixa Paraguaia Sul, em Mato Grosso do Sul,

está localizado o Grupo Corumbá, na qual a Formação Guaicurus corresponde ao seu topo e possui contato inferior gradacional com a Formação Tamengo. A Formação Tamengo, de idade 542 Ma, representa rochas do limite superior do Ediacarano. Não é encontrado nenhum registro fóssilífero ao longo da Formação Guaicurus, exceto macroalgas e icnofósseis com formato de tubos sinuosos, formando túneis sub-horizontais e uma rede irregular com múltiplas camadas, além de icnofósseis de aparência bilobada. Este projeto será fundamentado em torno de questões paleontológicas envolvendo a taxonomia juntamente com questões paleoecológicas, paleoambientais e bioestratigráficas dos icnogêneros em rochas presentes na Formação Tamengo e Guaicurus do Grupo Corumbá, auxiliando no entendimento da transição da evolução de organismos no limite do Pré-cambriano e avaliando o impacto que bioturbadores causam no ambiente. Em caráter paleontológico estão relacionados a descrição morfológica e identificação taxonômica dos icnofósseis a partir de equipamentos como: estereomicroscópio, microscópio eletrônico de varredura, microtomografia, análise química por EDS e espectroscopia Raman. Descrever e compreender as ocorrências dos icnofósseis dessas localidades, pode auxiliar o entendimento do impacto em que organismos bioturbadores causaram no ambiente, como taxa de oxigenação e revolvimento do substrato, durante o processo de transição evolutiva dos metazoários.

b) *Estudo de microfósseis Pré-Cambrianos (Grupo Corumbá)*. (Projeto Pós-Doutorado-FAPESP).

As conexões entre inovações biológicas evolutivas e mudanças ambientais compreendem temas relevantes na área de geociências. Durante o Neoproterozoico a biosfera é caracterizada pelo registro das revoluções biológicas (e.g. aquisição de partes duras e surgimento dos metazoários) associadas a grandes mudanças climáticas e químicas nos oceanos (e.g. glaciações, depósitos ferríferos), porém, pouco se sabe a respeito das reais implicações destes eventos. Este projeto de pesquisa se encaixa no escopo do Projeto temático FAPESP (2016/06114-6), intitulado "The Neoproterozoic Earth System and the rise of biological complexity", pois visa preencher essas lacunas, integrando novas informações sobre a morfologia e composição de microfósseis eucariontes da Faixa Paraguai Sul com informações sobre a química dos oceanos, paleogeografia e tectônica da faixa entre o Criogeniano e o Cambriano.

c) *Distribuição estratigráfica de Corumbella e Cloudina da Formação Tamengo (Grupo Corumbá, Ediacarano)*. (Projeto Iniciação Científica).

Apesar das interpretações sistemáticas, paleoecológicas e paleobiogeográficas elaboradas sobre *Corumbella weneri* e *Cloudina lucianoi*, muitas questões permanecem em

aberto, como, por exemplo, as relações tróficas, o modo de vida e o habitat destes táxons, bem como os processos e as condições paleoambientais de preservação destes invertebrados.

Dessa forma, é constatado que estudos sobre a distribuição estratigráfica de detalhe, para *Corumbella weneri* e *Cloudina lucianoi*, no Grupo Corumbá, são escassos. Mesmo diante das informações disponíveis, até o momento, muitas questões, de cunho tafonômico, paleoambiental e paleoecológico, ainda não foram totalmente esclarecidas. Associados a outros fósseis, *Corumbella weneri* e *Cloudina lucianoi* corroboram uma conjunção de importantes processos da evolução biológica (como a aquisição de esqueletos mineralizados) e das mudanças que ocorreram no planeta ao longo da sua história geológica. Portanto, as questões relevantes ao estudo destes táxons estão estruturadas na determinação das características estratigráficas, relacionadas às questões tafonômicas para o estabelecimento das condições e paleoambientais e paleoecológicas, refletido pelo habitat, modos de vida e estrutura trófica.

d) *Tafonomia e preservação de fósseis ediacaranos da Formação Tamengo (Grupo Corumbá, Ediacarano)*. (Projeto Iniciação Científica).

Não existem ainda estudos sobre a tafonomia de detalhe de fósseis Ediacaranos no Grupo Corumbá. A determinação das características da tafonomia desses fósseis ajudará a elucidar o estabelecimento de condições sobre o habitat e modos de vida.

Portanto, considerando que certos aspectos relacionados ao estudo de fósseis do Grupo Corumbá são essenciais para estabelecer os eventos biológicos ocorridos no Neoproterozoico, este trabalho deve ajudar a uma compreensão mais detalhada dos padrões e processos biológicos e geológicos, subsequente ao Fanerozoico.

Serão descritas as a orientação dos espécimes, as estruturas sedimentares presentes no nível de ocorrência de fósseis, como abaixo e acima destes, as características biostratinômicas de fósseis, como fragmentação, desarticulação, transporte, alinhamento e convexidade e as características diagenéticas dos fósseis como tipo de fossilização.

Finalmente, os projetos em andamento vão colaborar para a consolidação do estabelecimento da linha de pesquisa em macrofósseis ediacarianos, no âmbito da Paleontologia do Estado de São Paulo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adorno, R.R.; do Carmo, D. A.; Germs, G.; Walde, D. H. G.; Denezine, M.; Boggiani, P.C.; Sousa e Silva, S.C.; Vasconcelos, J. R.; Tobias, T.Guimarães, E. M.; Vierira, L. C.; Figueiredo, M.; Moraes, R.; Caminha, S.A.; Suarez, P. A.Z.; Rodrigues, C.V.; Caixeta, G. M.; Pinho, D.; Schneider, G.; Muyamba, R. (2017). *Cloudina lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957), Tamengo Formation, Ediacaran, Brazil: Taxonomy, analysis of stratigraphic distribution and biostratigraphy. *Precambrian Research*, v. 301, p. 19-35.
- Almeida, F. F. M. (1945). Geologia do sudeste mato-grossense. Boletim da divisão de geologia e mineralogia, Departamento nacional de produção mineral, DNPM 116, 1–118.
- Almeida, F. F. M. (1964a). Geologia do centro-oeste mato-grossense. Boletim da divisão de geologia e mineralogia, Departamento nacional de produção mineral, DNPM 1–137.
- Almeida, F. F. M. (1965). Geologia da Serra da Bodoquena (mato grosso) Brasil. Boletim da divisão de geologia e mineralogia, Departamento nacional de produção mineral, DNPM 219, 1–96.
- Almeida, F. F. M. (1968). Evolução tectônica do Centro-Oeste Brasileiro no Proterozóico superior. *Anais academia Brasileira de Ciências (Suplemento Simpósio de Manto Superior)* 285–296.
- Babcock, L. E., Grunow, A. M., Sadowski, G. R. & Leslie, S. A. (2005). *Corumbella*, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 220, 7–18.
- Becker-Kerber, B.; Pacheco, M. L. A. F.; Rudnitzki, I. D.; Galante, D.; Rodrigues, F.; Leme, J. M. 2017. Ecological interactions in *Cloudina* from the Ediacaran of Brazil: implications for the rise of animal biomineralization. *Scientific Reports*, v. 7, p. 5482.
- Boggiani, P. C. (1998). Análise Estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozóico) - Mato Grosso do Sul. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- Boggiani, P. C., Fairchild, T. R. & Coimbra, A. M. (1993). O Grupo Corumbá (Neoproterozóico-Cambriano) Na Região Central Da Serra Da Bodoquena (Faixa Paraguai), Mato Grosso Do Sul. *Revista Brasileira de Geociências* 23, 301–305.
- Boggiani, P. C., Gaucher, C., Sial, A. N., 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*. Elsevier B.V. 182, 382–401.
- Brett C.E. (1995). Sequence, stratigraphy, biostratigraphy, and taphonomy in shallow marine environments. *Palaios*, 10:597-616.
- Brett C.E.; Baird G.C.; Speyer S.E. (1997). Fossil Lagerstätten: stratigraphic record of paleontological and taphonomic events. In: C.E. Brett & G.C. Baird (eds.) *Paleontological Events: stratigraphic, ecological, and evolutionary implications*. New York, Columbia University Press, pp.: 3-40.
- Catuneanu, O. (2006). *Principles of Sequence Stratigraphy*. Changes. Amsterdam: Elsevier B.V.

- Catuneanu, O.; Galloway, W. E.; Kendall, C. G. S. C.; Miall, A. D.; Posamentier, H. W.; Strasser, A. & Tucker, M. E. (2011). Sequence Stratigraphy: Methodology and Nomenclature. *Newsletters on Stratigraphy* 44, 173–245.
- Diniz, C.C.Q. 2017. Análise da distribuição estratigráfica de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Ediacarano): implicações tafonômicas e paleoambientais. Programa de Pós-GRaduação em Geociências (Geoquímica e Geotectônica), Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 108 pp.
- Fairchild, T.R.; Sanchez, E. A.M.; Pacheco, M.L.A.F.; Leme, J.M. (2012). Evolution of Precambrian life in the Brazilian geological record. *International Journal of Astrobiology*, 1-15.
- Fazio, G.; Guimarães, E. M.; Vieira, L. C.; Carmo, D. A. & Walde, D. H. G. (2016). Composição mineral dos pelitos Ediacaranos - Formações Tamengo e Guaicurus (Grupo Corumbá) e seu Significado deposicional. *Congresso Brasileiro de Geologia*, 1.
- Gaucher, C., Boggiani, P. C., Sprechmann, P., Sial, A. N. & Fairchild, T. R. (2003). Integrated correlation of the Vendian to Cambrian Arroyo del Soldado and Corumbá Groups (Uruguay and Brazil): palaeogeographic, palaeoclimatic and palaeobiologic implications. *Precambrian Research* 120, 241–278.
- Guimarães, E. M.; Vieira, L. C.; Carmo, D. M.; Walde, D. H. G. & Blois, C. (2014). Mineral composition of an Ediacaran sequence: Cacimba Escarpment (Tamengo Formation), Corumbá, MS - Brazil. A symposium and field workshop on Ediacaran and Cryogenian Stratigraphy, 23.
- Hahn, G., Hahn, R., Leonardos, O. H. & Pflug, H. D. (1982). Kfrperlich erhaltene Scyphozoen-reste aus dem Jungprekambrium Brasiliens. *Geologica et Paleontologica* 16, 1–18.
- Matos, S. A.; Warren, L. V.; Varejão, F. G.; Assine, M. L. & Simões, M. G. (2017). Permian endemic bivalves of the "Irati anoxic event", Paraná Basin, Brazil: Taphonomical, paleogeographical and evolutionary implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Elsevier B.V. 469, 18–33.
- Miller K.B.; Brett C.E. & Parsons K.M. (1988). The paleecologic significance of storm generated disturbance within a Middle Devonian muddy epeiric sea. *Palaios*, 3:35-52.
- Morais, L. Fairchild, T. R.; Lahr, D. J. G.; Rudnitzki, I.D.; Schopf, J. W.; Garcia, A. K.; Kudryavtsev, A. B.; Romero, G. R. 2017. Carbonaceous and siliceous Neoproterozoic vase-shaped microfossils (Urucum Formation, Brazil) and the question of early protistan biomineralization. *Journal of Paleontology*, v. 91, p. 393-406.
- Oliveira, R. 2010. Depósitos de rampa carbonática ediacarana do Grupo Corumbá, região de Corumbá, Mato Grosso do Sul. Programa de Pós-Graduação em Geologia e Geoquímica, Universidade Federal do Pará, 88pp.
- Ribeiro, H. J. P. S. (2001). *Estratigrafia de Sequencias: Fundamentos e Aplicações*. Editora Unisinos, 428p.
- Pacheco, M.L.A.F.; Leme, J.M. & Machado, A.F. (2011). Taphonomic analysis and geometric modeling for the reconstitution of the Ediacaran metazoan *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Tamengo Formation, Corumbá Basin, Brazil). *Journal of Taphonomy*, 9:269-283.

- Pacheco, M. L. A. F.; Galante, D.; Rodrigues, F.; Leme, J. M.; Pidassa, B.; Hagadorn, W.; Stockmar, M.; Herzen, J.; Pfeiffer, F.; Marques, A. (2015). Insights into the skeletonization, lifestyle, and affinity of the unusual ediacaran fossil *Corumbella*. PLoS ONE 10, 1–19.
- Parry, L. Boggiani, P.C.; Condon, D.; Garwood, R.; Leme, J. M.; McLoroy, D.; Brasier, M. D.; Trindade, R.; Campanha, G. A. C.; Pacheco, M.L.A.F.; Diniz, C. Q. C.; Liu, A. G. (2017). Ichnological evidence for meiofaunal bilaterians from the terminal Ediacaran and earliest Cambrian of Brazil. Nature Ecology and Evolution, 5, 01–36.
- Rodrigues, S. C.; Simões, M. G. ; Leme, J. M. (2003). Tafonomia comparada dos Connulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná, Estado do Paraná. Revista Brasileira de Geociências 33, 1–10.
- Van Iten, H.; Marques, A.C; Leme, J.M.; Pacheco, M.L.A.F; Simões, M.G. (2014). Origin and Early Diversification of the Phylum Cnidaria Verrill: Apparent Convergence of Molecular Phylogenies and the Fossil Record. Palaeontology, Frontiers in Palaeontology (Special Issue) 1-14.
- Van iten, H., Leme, J. M., Pacheco, M. L. A. F., Simões, M. G., Fairchild, T. R., Rodrigues, F., Galante, D., Boggiani, P. C.; Marques, A. C. (2016). Origin and Early diversification of Phylum Cnidaria: Key Macrofossils from the Ediacaran System of North and South America. In: Goffredo, S. & Dubinsky, Z. (eds) The Cnidaria, Past, Present and Future. Cham: Springer International Publishing, 31–40.
- Walde, D. H. G.; do Carmo, D. A.; Guimarães, E. M. ; Vierira, L. C. ; Erdtmann, B.-D. ; Sanchez, E. A. M.; Adorno, R. R. ; Tobias, T. (2015). New aspects of Neoproterozoic-Cambrian transition in the Corumbá region (state of Mato Grosso do Sul, Brazil). Annales de Paléontologie, v. 101, p. 213-224.
- 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, v. 40, p. 691-694.
- Zaine, M. F. (1991). Análise dos Fósseis de parte da Faixa Paraguai (MS,MT) e seu contexto temporal e paleoambiental. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- Zaine, M. F. & Fairchild, T. R. (1985). Comparison of *Aulophycus lucianoii* Beurlen & Sommer from Ladário (MS) and the genus *Cloudina* Germs, Ediacaran Namibia. Anais academia Brasileira de Ciências 57, 130.