

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

GUILHERME SAMPAIO

**Paleobiologia de *Corumbella weneri* (Ediacarano, Grupo Corumbá):
implicações paleoecológicas e evolutivas**

Dissertação apresentada para a obtenção do título de
Mestre em Ecologia e Recursos Naturais

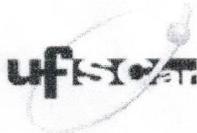
São Carlos
2018

Guilherme Sampaio
Bacharel em Ciências Biológicas

**Paleobiologia de *Corumbella weneri* (Ediacarano, Grupo Corumbá):
implicações paleoecológicas e evolutivas**

Orientadora: Profa. Dra. Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

São Carlos 2018



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado do candidato Guilherme Sampaio, realizada em 18/05/2018:

Prof. Dra. Mirian Liza Alves Forancelli Pacheco
UFSCar

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes
UFSCar

Prof. Dr. Lucas Veríssimo Warren
UNESP

Agradecimentos:

Gostaria de em primeiro lugar agradecer minha orientadora Profa. Dra. Mírian Pacheco, que não desistiu de mim quando as coisas ficaram muito complicadas e também por sempre providenciar contatos e equipamentos para o que quer que tenha que tenha que ser feito. Sua ajuda foi essencial para a conclusão deste projeto, por isso aqui fica meu agradecimento a você. Este estudo teve o apoio da bolsa de estudo de mestrado do CNPq. Eu também gostaria de agradecer ao LNNANO, LNLS e ao CNPEM por providenciar o espaço de trabalho e infraestrutura necessária para a realização desta pesquisa. O LADIVE UFSCar também precisa ter seu reconhecimento no projeto em questão, especialmente por providenciar microscópios e lupas. Também gostaria de agradecer a Maria de los Angeles Mendoza Becerril por toda a ajuda e pelas discussões sobre o projeto, também gostaria de agradecer o professor doutor Antônio Marques da USP São Paulo pela oportunidade de trabalho no local. Agradeço também Bruno Becker-Kerber e Gabriel Osés pela ajuda na formulação dos dados de Raman e EDS, além de outras análises. Agradeço ao Prof. Dr. Lucas Verissimo Warren por emprestar amostras utilizadas neste trabalho e também por estudos que ainda estão por vir. Também agradeço a companheira de laboratório Esthella Ferreira pela ajuda durante a confecção das análises. Gostaria de agradecer ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais pela oportunidade. Fica também meu agradecimento a Petrobras, mais especificamente à pesquisadora Andrea Ribeiro pela realização das análises palinológicas que compuseram este trabalho. Finalmente, gostaria de agradecer ao apoio financeiro do projeto temático 2016/06114-6 da FAPESP.

Súmario:

Resumo:	1
Abstract:	2
1. Introdução.....	3
1.1 Aspectos paleoecológicos da Formação Tamengo	6
1.1.1 Morfologia de <i>Corumbella weneri</i>	6
2. Objetivos	9
3. Contexto geológico	10
4. Material e métodos	12
4.1 Amostras de mão	12
4.2 Esteromicroscopia e imagens digitais	12
4.3 Espectroscopia Raman.....	13
4.4 MEV-EDS.....	13
4.5 MicroCT	13
4.6 Análise filogenética	14
4.7 Análise palinológica	14
5. Resultados:	15
5.1 Composição química e mineralógica do exoesqueleto de <i>C. weneri</i>	15
5.2 Refinamento das relações filogenéticas de <i>Corumbella weneri</i>	15
5.3 Presença de outros táxons relacionados à <i>C. weneri</i>	16
5.3.1 Estruturas ovoides:	16
5.3.2 Acritarcas:.....	21
6. Discussão:	22
6.1 Composição química e mineralógica do exoesqueleto de <i>C. weneri</i>	22
6.2 Refinamento das relações filogenéticas de <i>Corumbella weneri</i>	23
6.3 Taxons associados:.....	25
6.3.1 Estruturas ovoides	25
6.3.2 Acritarcas	25
7. Conclusões:.....	27
8. Referências	29
9. Apêndice:	41
9.1 Appendix 1. List of characters and states.....	41
9.2 Appendix 2. Re-coded data matrix of characters.....	45

Resumo:

O Período Ediacarano (635-541 Ma) foi marcado por grandes mudanças em nosso planeta, dentre elas, profundas alterações na biosfera. Neste intervalo de tempo aconteceu a diversificação dos eucariontes unicelulares, incluindo as formas macroscópicas. Um dos organismos representantes do limite Ediacarano/Cambriano é a *Corumbella weneri*, cifozoário primeiramente descrito nos pelitos na Formação Tamengo. *Corumbella* pode ter sido um dos primeiros animais capazes de sintetizar partes duras, em um contexto em que predadores ativos ainda estavam se estabelecendo. Diante disso, este trabalho teve por objetivos: (1) verificar a composição química e mineralógica do tegumento de *Corumbella*; (2) investigar aspectos paleoecológicos do organismo; (3) refinar suas afinidades evolutivas; e (4) averiguar a existência de outros táxons associados. Para tanto foram usadas algumas técnicas poucos invasivas, como espectroscopia e microCT, aliadas à petrografia. Foram verificadas intensidades diferenciais de calcita e querogênio na carapaça de *Corumbella*, indicando a possibilidade de esqueleto organo-mineralizado. Os dados sobre a taxonomia de *Corumbella* revelaram que esta é um grupo irmão dos conulários. Quanto a outros componentes da paleobiota da Formação Tamengo, o estudo dos microfósseis evidenciou estruturas ovoides e acritarcas. Os ovoides foram encontrados associados a espécimes de *Corumbella*, tendo sido interpretadas como resultantes da interação entre esteiras microbianas e o substrato. Já os acritarcas acantomórficos, foram aqui descritos para uma nova localidade da Formação Tamengo. Foram caracterizados, em sua maioria, como *Bavlinella sp* e *Leiosphaeridia spp.*. Em especial, a identificação de acritarcas potencializa estudos bioestratigráficos que podem vir a estabelecer biozonas para o final do Ediacarano, nesta unidade. Diante do exposto, este trabalho apresenta novos dados que contribuem tanto para o conhecimento geral sobre paleoecologia e taxonomia de organismos ediacaranos, quanto gera novos questionamentos que podem ser explorados em estudos futuros.

Palavras-chave: Assembleia Nama; Biomineralização; Biota de Ediacara; Esqueletogênese; Formação Tamengo.

Abstract:

The Ediacaran period (635-541 Ma) was characterized by great changes on the planet, among them, important modifications on the biosphere. In this time interval there was a diversification of unicellular Eucarya, including their macroscopic forms. A representative of the Ediacara-Cambrian boundary is the fossil *Corumbella weneri*, scyphozoa, firstly described in the pellets of the Tamengo Formation. *Corumbella weneri* might have been one of the first animals capable of synthesising hard-parts, in a context in which active predation was still being established. Due to this, the work here presented, had as objectives: (1) to verify mineralogical and chemical composition of the carapace of *Corumbella*; (2) to investigate palaeoecological aspects of this organism; (3) To narrow the evolutionary affinities; (4) to ascertain the existence of other taxa associated. For this, it was used non-destructive techniques, such as MicroCT and spectroscopy, allied with petrography. Different intensities of calcite and kerogen were verified on the carapace of *Corumbella*, indicating a possibility of an organo-mineralized skeleton. Data about the taxonomy of *Corumbella* revealed that it is a sister-group of conulariids. As for the other components of the paleobiota of Tamengo Formation, microfossil studies showed ovoid structures and acritarches. These ovoid structures have been found associated with *Corumbella* specimens, and have been interpreted as a result of the interaction between microbial mats and the substrate. For the acantomorphic acritarches, here described for the first time in a new locality of Tamengo Formation. They were characterized, mostly, as *Bavlinella* sp e *Leiosphaeridia* spp.. In an important way, the identification of acritarches strengthens biostratigraphic studies, which might establish biozones for the Late Ediacara, in this unit. Therefore, this work presents new data which contribute both for the general knowledge about paleoecology and taxonomy, and generates new insights and questions that might be answered in future studies.

Key words: Nama assemblage; Biomineralization; Ediacaran biota; Skeletonization; Tamengo Formation.

1. Introdução

O período Ediacarano (635-541 Ma) (Knoll *et al.*, 2006a) foi marcado por grandes mudanças em nosso planeta (e.g. glaciações, eventos de oxigenação e tectônicos) (Grotzinger *et al.*, 1995; Hoffman 1999; Hoffman & Shrag 2002; Knoll *et al.*, 2006b; Xiao & Laflamme, 2008), que culminaram na estruturação da biosfera fanerozoica. Este período foi também caracterizado pela diversificação dos eucariontes unicelulares (Xiao *et al.*, 2014; Knoll & Lahr, 2016), pelo aparecimento de formas macroscópicas, assim como os vestígios de suas atividades e relações ecológicas, também documentadas no registro fóssil (Narbonne, 2005; Xiao & Laflamme, 2008; Cunningham *et al.*, 2016; Parry *et al.*, 2017).

Os pulsos evolutivos que ocorreram no Ediacarano marcaram o início da complexificação dos ecossistemas bentônicos (Penny *et al.*, 2014; Becker-Kerber *et al.*, 2017a; Warren *et al.*, 2017), o que caracterizaram a Biota de Ediacara. Esta biota foi composta por organismos que representaram três momentos ecológicos e evolutivos (Waggoner, 2003). O primeiro ocorreu logo após a Glaciação Gaskiers e é chamada de assembleia Avalon (571-560 Ma) (Narbonne & Gehling, 2003). Esta assembleia é caracterizada como de ambientes de águas profundas, e dominada por organismos de corpo mole, como rangeomorfos e erniettomorfos (Clapham & Narbonne, 2002; Clapham *et al.*, 2003; Grazhdankin, 2004). A segunda assembleia é a White Sea (560-555 Ma), contexto de águas rasas, composto também por bilateromorfos e dicksoniomorfos, sendo considerada a assembleia com maior variedade taxonômica (Gehling, 2000; Fedonkin *et al.*, 2007; Jensen *et al.*, 2007; Muscente *et al.*, 2017). A assembleia Nama é cronologicamente mais recente entre todas as do Ediacarano (Narbonne *et al.*, 1997; Muscente *et al.*, 2017). Esta assembleia consiste de organismos de corpo mole (Darroch *et al.*, 2015), tubulares (Schiffbauer *et al.*, 2016), mas também de animais biomineralizadores (Wood *et al.*, 2002; Fedonkin, 2007).

O aparecimento de animais capazes de biomineralizar é uma das inovações do limite Ediacarano-Cambriano (cerca de 541 Ma) (Xiao & Laflamme, 2008). Este intervalo de tempo apresenta evidências que anunciam uma aparente repentina “explosão” de nichos e macro formas de vida, que

podem ter se estabelecido em um curto intervalo no tempo geológico (Erwin *et al.*, 2011; Sperling *et al.*, 2013). A radiação de formas de vida animal pode ter várias explicações, dentre as quais, o aumento de aporte de nutrientes nos oceanos (Papineau, 2010; Mills *et al.*, 2014), a ventilação dos oceanos (Sperling *et al.*, 2013; Lenton *et al.*, 2014) e o aparecimento de inovações evolutivas e ecológicas, incluindo a capacidade de síntese de esqueletos rígidos, a infaunalização e a irradiação de predadores (Dzik, 2007; Wood, 2011). Organismos mais complexos, como predadores carnívoros com maiores dimensões corporais (relatados a partir do Cambriano) requerem maiores taxas de oxigênio e nutrientes (Sperling *et al.*, 2013). Dessa forma é possível que o sinergismo entre os eventos acima descritos tivesse levado a uma complexificação de cadeias tróficas, culminando no surgimento das diversidades de formas que se estabeleceram no Cambriano, caracterizando os ecossistemas fanerozoicos.

Na América do Sul, macro fósseis deste intervalo de tempo foram descritos pela primeira vez no Grupo Corumbá. Em uma das unidades deste grupo, a Formação Tamengo, são encontrados registros dos primeiros animais capazes produzir esqueletos duros, como os tubos de *Corumbella weneri* Hahn *et al.* 1982 e as conchas carbonáticas de *Cloudina* Germs 1972. Assim como no Brasil, esses registros são documentados em outras partes do mundo (Penny *et al.*, 2014; Warren *et al.*, 2017), sendo atribuídos a assembleias do tipo Nama (Becker-Kerber *et al.*, 2013; Pacheco *et al.*, 2015), que representa o último momento evolutivo da Biota de Ediacara (cf. Xiao & Laflamme, 2008).

Cloudina é um animal biomineralizador distribuído mundialmente (Wood *et al.*, 2017). É caracterizado por conchas carbonáticas com abertura oral e oclusão aboral, com partes dispostas como funil-em-funil (Germs, 1972; Grant, 1990). Sendo encontrada no Canadá (Hofmann & Mountjoy, 2001), China (Bengtson & Zhao, 1992), Espanha (Cortijo *et al.*, 2010), EUA (Hagadorn & Waggoner, 2000), Namíbia (Germs, 1972), Omã (Conway *et al.*, 1990), Paraguai (Warren *et al.*, 2011; 2012), Uruguai (Gaucher *et al.*, 2003) e Brasil (Beurlen & Sommer, 1957). Por sua ampla distribuição geográfica e restrita distribuição temporal, *Cloudina* é considerada um fóssil guia do Ediacarano (Grant, 1990).

Contudo, sua afinidade permanece problemática, sendo considerada por alguns como pertencente ao grupo *Annelida* Lamarck 1809 devido aos seus padrões de crescimento e esqueletogênese (Germs, 1972; Glaessner, 1976; Hua *et al.*, 2005; Cai *et al.*, 2014), e por outros como um Cnidaria Hatschek 1888 devido à presença de brotamentos dicotômicos e à ultraestrutura de seu tubo (Cortijo *et al.*, 2010, 2015; Vinn & Zaton, 2012). Diante das formas de preservação e do viés tafonômico, até mesmo a diagnose de espécie permanece controversa (Adorno *et al.*, 2017) e discutida na literatura (Cai *et al.*, 2017).

Mesmo assim, além de ser um importante marcador temporal, as conchas de *Cloudina* têm revelado relevantes aspectos paleoambientais, paleoecológicos e evolutivos a respeito dos primeiros animais capazes de sintetizar partes duras (Hua *et al.*, 2003, 2005; Warren *et al.*, 2013; Penny *et al.*, 2014; Becker-Kerber *et al.*, 2017a). Um destes aspectos é a presença de perfurações circulares em seu esqueleto, corroborando a hipótese de que esqueletos evoluíram como uma das respostas à pressão de predadores ativos (Bengtson & Zhao, 1992; Hua *et al.*, 2003; Dzik, 2007). Também em suas conchas foram verificados a ocorrência de ectossimbiose com microrganismos, além dos mecanismos de *avoidance* entre indivíduos (Becker-Kerber *et al.*, 2017a)

Corumbella werneri é reconhecido como um dos mais antigos cifozoários (cerca de 543 Ma), sendo registrada até o momento apenas nas Américas (Hagadorn & Waggoner 2000; Warren *et al.*, 2012; Pacheco *et al.*, 2015). Sua primeira ocorrência corresponde à pedreira calcária Sobramil, da Companhia de Cimento Itaú, situada nos limites dos municípios de Corumbá e Ladário, em Mato Grosso do Sul (Hahn *et al.*, 1982). Desde então, novas ocorrências foram relatadas para este fóssil, tais como nos arenitos da Great Basin, Formação Wood Canyon nos Estados Unidos (Hagadorn & Waggoner, 2000); no Grupo Itapucumi, Paraguai (Warren *et al.*, 2011; 2012), e uma nova ocorrência foi relatada para o Brasil, no Grupo Bambuí (Warren *et al.*, 2014).

Além dos registros já citados, outros fósseis tornam a Formação Tamengo uma unidade promissora para estudos paleoecológicos e evolutivos. *Paraconularia* Sinclair 1940, um dos primeiros Eumetazoa a atravessar o limite Ediacarano/Cambriano (Van Iten *et al.*, 2014) foi relatado para esta unidade. Também foram observados possíveis epibiontes (Osés *et al.*, 2017; Landing *et*

al., 2018) e estruturas ovoides (Ferreira *et al.*, em preparação), além de ramificações que merecem especial atenção e estudo por serem possíveis indicativos de estruturas reprodutivas de *Corumbella*. Recentemente, foram observados icnofósseis de meiofauna atribuídos a nematoides que podem revelar aspectos relacionados aos modos de exploração do substrato nesta unidade (Parry *et al.*, 2017).

Dessa forma a Formação Tamengo pode ser vista como importante objeto de estudo para melhor entendimento do paleoambiente que existiu no Período Ediacarano, e ainda, de forma mais específica, um melhor entendimento da paleoecologia de um dos cifozoários mais antigos já registrados, *Corumbella weneri*.

1.1 Aspectos paleoecológicos da Formação Tamengo

1.1.1 Morfologia de *Corumbella weneri*

No modelo original (Hanh *et al.*, 1982), os pólipos de *Corumbella* foram descritos como compostos por duas partes: (1) um pólipo principal formado por anéis circulares e septos internos; e (2) um polipário (ou pólipo secundário) caracterizado por pequenos pólipos que se comunicavam na zona adaxial do referido organismo. Estas características foram consideradas suficientes para eleger uma nova família para esse fóssil: Corumbellidae, dentro do grupo dos cifozoários (Hahn *et al.*, 1982). Porém, após novas análises dos espécimes da coleção tipo, adicionada a um maior esforço amostral de novos espécimes, foi repensado um novo modelo para o fóssil (cf. Pacheco *et al.*, 2011; 2015), aqui apresentado em sua forma mais completa (Figura 1). Neste modelo, *Corumbella* apresenta uma seção transversal circular que grada ao longo de sua carapaça para uma geometria poliédrica piramidal (cf. Pacheco *et al.*, 2011, 2015), culminando em uma região oral, com anéis dispostos de forma angular ao longo da borda lateral, nas faces. A linha mediana é marcada pela confluência alternada de anéis poligonais na região de ápotea das faces (Babcock *et al.* 2005; Pacheco *et al.* 2011, 2015), apresentando espessamentos internos (carena cf. Van Iten *et al.*, 2014).

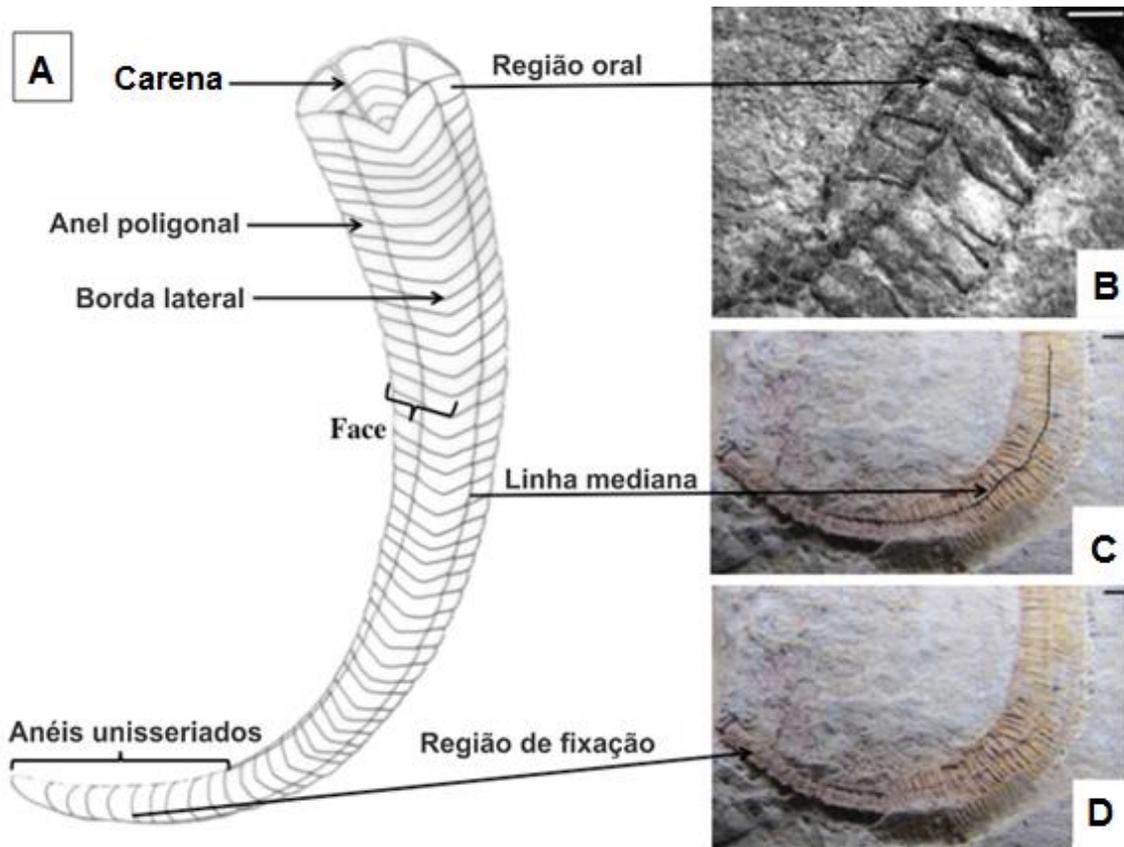


Figura 1: Modelo e morfologia de *Corumbella weneri*. **A**, Reconstituição do exoesqueleto evidenciando características morfológicas (Ilustração de Melissa Gusukuma); **B**, GP1E-4089: Região Oral; **C**, DGM-5601-I: Espécime com linha mediana seguindo a orientação do tubo; **D**. Mesmo espécime de C evidenciando a presença da região aboral. Escala: 1mm.

Assim como constatado em periderme de coronados modernos (Jarms & Morandini, 2002) e cordões de tecas dos conulários (Leme, 2006), os anéis poligonais de *Corumbella* encontram-se organizados continuamente, com diferentes graus de imbricação, ao longo do tubo. O arranjo dos anéis em alguns espécimes maiores de *Corumbella* corrobora a articulação da carapaça (Pacheco *et al.*, 2015), evidenciada em coronados, mas não em conulários (Pacheco *et al.*, 2011).

Os coronados (Figura 2 A, B) são um grupo de cifozoários modernos caracterizados pela presença de um exoesqueleto tubular cônico-cilíndrico alongado (Werner, 1970). Este tubo, além de ser fixo a um substrato por um disco basal (Werner, 1970; Jarms, 1991), tem sua espessura acrescida da base para o topo. Outra característica deste exoesqueleto é a presença de estruturas internas, denominadas de cúspides, ao longo do comprimento do corpo, variando numérica e estruturalmente entre espécies (Morandini & Jarms, 2010, 2012).

Já os conulários (Figura 2 E, F) são cifozoários fósseis que ocorreram do Ediacarano até o Triássico (Van Iten *et al.*, 1996; Ivantsov & Fedonkin, 2002). Possuem um exoesqueleto quitino-fosfático, de formato piramidal alongado, sendo na maioria das vezes constituído de quatro faces (Feldmann & Babcock, 1986; Babcock, 1991). Estas podem conter ornamentações e cordões na linha mediana, além de septos ou carenas dispostas internamente (Babcock, 1991; Van Iten, 1991; Leme *et al.*, 2008a, b, 2010).

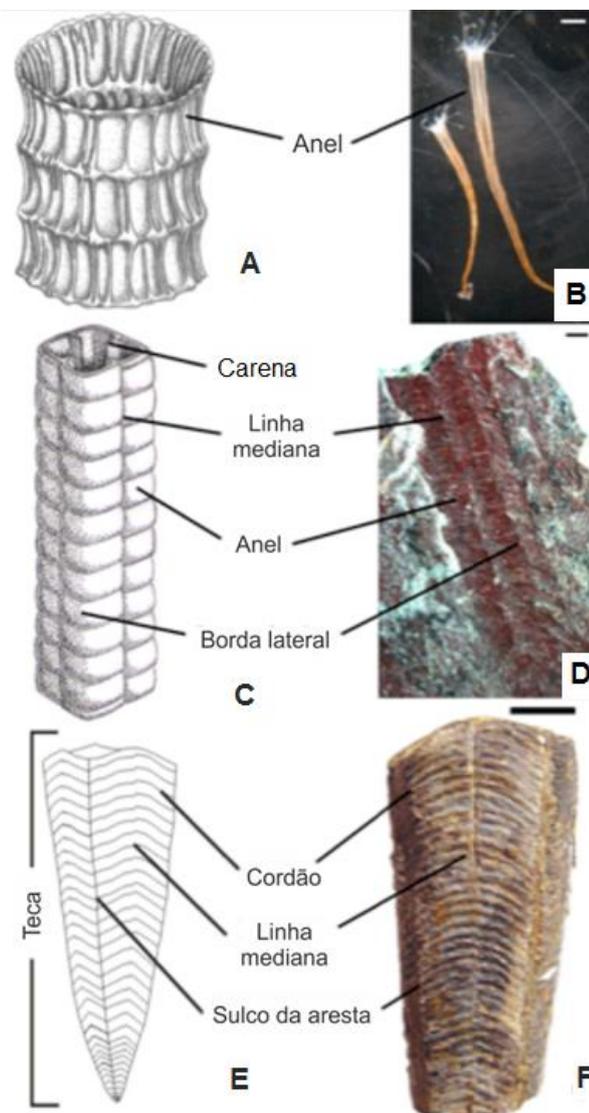


Figura 2: Morfologia geral de cifozoários atuais e fósseis. **A**, Representação da região cilíndrica da periderme de um pólipo de coronado (Desenhado por Wilson Soares Jr.); **B**, Espécie de pólipo vivo de *Nausithoe marginata* (figura de André C. Morandini); **C**, Interpretação da estrutura poliédrica de *Corumbella* (Desenhado por Wilson Soares Jr.); **D**, Espécime tridimensional com forma poliédrica; **E**, Representação geral da teca de um conulários; **F**, Espécime de *Paraconularia ulrichana* (Devoniano da Bolívia, figura de Juliana de M. Leme). Barra de escala: 1mm.

Estas estruturas supracitadas apresentam similaridade com as estruturas da periderme dos coronados, como por exemplo forma de construção, crescimento das ornamentações externas e reparo do exoesqueleto (Van Iten,

1991; Leme *et al.*, 2008a, b, 2010). Dessa forma estas estruturas podem ser consideradas homólogas (Van Iten, 1992a, b; Leme *et al.*, 2008a, b, 2010), levando a novas fontes de comparação para *Corumbella*.

Assim, fica claro que a comparação do fóssil *Corumbella* com outros cifozoários permite a obtenção de dados mais robustos a respeito de sua paleoautoecologia, além de também refinar as possíveis relações filogenéticas entre os grupos.

2. Objetivos

O fóssil *C. weneri* tem sido interpretado como pertencente ao Filo Cnidaria (Hahn *et al.* 1982; Babcock *et al.*, 2005), Classe Scyphozoa (Pacheco *et al.*, 2011; Warren *et al.*, 2012). Mas apenas análises que consideraram o viés tafonômico na observação dos aspectos morfológicos (Pacheco *et al.*, 2011) foram capazes de contribuir na proposta de um modelo interpretativo para a reconstituição e diagnose de *Corumbella* (Pacheco *et al.*, 2015). Somados a isso, estudos de micromorfologia e ultraestrutura dos exoesqueletos de *Corumbella*, têm revelado afinidades evolutivas desse fóssil com coronados e conulários (Warren *et al.*, 2012; Van Iten *et al.*, 2014; Pacheco *et al.*, 2015; Mendoza-Becerril *et al.*, 2016).

Deste modo, para o efeito de estudos paleobiológicos, paleoecológicos e evolutivos, a morfologia e ultraestrutura de *Corumbella weneri* foram analisadas e brevemente comparadas com a de outros organismos fósseis. Além também de se observar e discutir a biota associada ao fóssil em questão. Dessa forma o presente trabalho teve os seguintes objetivos:

(A) Verificar a composição química e mineralógica do tegumento de *Corumbella* e suas possíveis implicações na esqueletogênese deste organismo;

(B) Investigar aspectos paleoecológicos de *Corumbella*;

(C) Refinar as afinidades evolutivas de *Corumbella*;

(D) Averiguar a existência de outros táxons associados aos fósseis de *Corumbella*.

Assim, o estudo e a interpretação destes objetivos aqui propostos poderiam preencher certas lacunas remanescentes sobre a paleobiologia deste organismo fóssil, possibilitando ainda uma melhor compreensão sobre aspectos paleoambientais da Formação Tamengo. Assim, novos dados irão compor novas discussões sobre a evolução dos animais no limite Ediacarano-Cambriano.

3. Contexto geológico

A Faixa Paraguai é composta por unidades neoproterozoicas na América do Sul e se estende do norte do Paraguai até o estado de Mato Grosso (Figura 3) (Alvarenga *et al.* 2000). Em sua porção norte aflora o Grupo Araras. Nesta unidade, a estratigrafia é caracterizada por dolomitos da Formação Mirassol d'Oeste na base, logo acima de calcários e folhelhos da Formação Guia, seguidos por dolomitos e brechas dolomíticas da Formação Serra do Quilombo, sendo estes cobertos por dolomitos, arenitos e calcários da Formação Nobres (Nogueira, 2003; Nogueira & Riccomini, 2006).

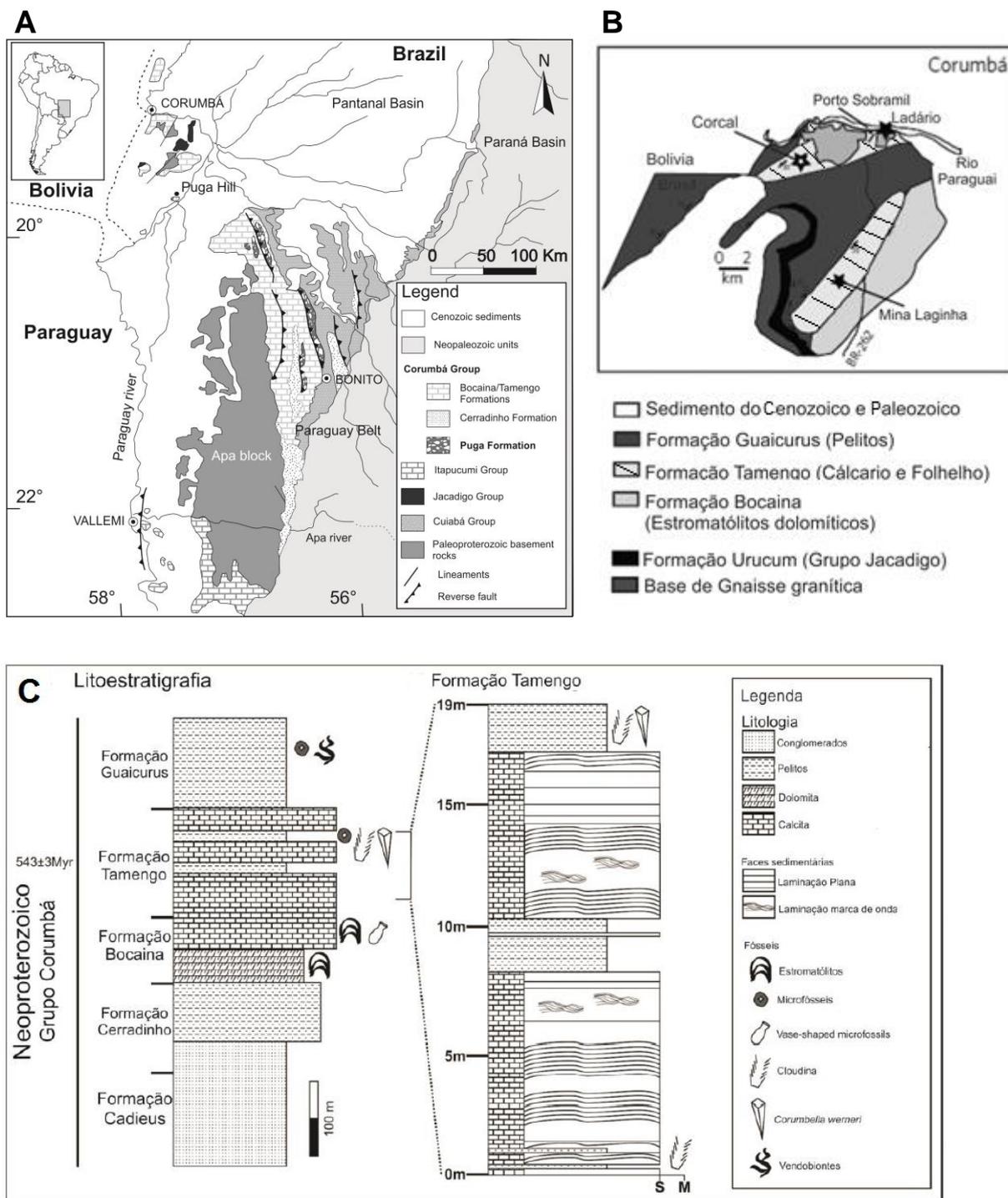


Figura 3: A: Mapa dos Grupos presentes na Faixa do Paraguai (Elaborada por Lucas Warren).; B: Mapa do grupo Corumbá indicando as formações geológicas da região (Modificado de Parry *et al.*, 2017).; C: Litoestratigrafia do Grupo Corumbá e da Formação Tamengo com destaque nos horizontes e os registros fósseis (Modificado de Morais, 2013).

Já a porção sul da faixa é definida pelo Grupo Corumbá, sendo este considerado uma sucessão siliciclástica-carbonática Neoproterozoica (Alvarenga *et al.* 2000; Gaucher, *et al.* 2003). Este grupo consiste, da base para o topo, nas formações Cadiueus e Cerradinho definidas pela presença de rochas

siliciclásticas e depositadas antes das deposições carbonáticas (Gaucher, *et al.* 2003). Acima seguem as formações Bocaina, composta por dolomitos e fosforitos, Tamengo, com carbonatos, margas ricas em material orgânico, e Guaicurus com os depósitos de siltito laminado e principalmente folhelhos (Gaucher, *et al.* 2003; Boggiani *et al.*, 2010; Oliveira, 2010). A presença de siltitos laminados na Formação Guaicurus indica que a deposição de sedimentos ocorreu num ambiente de baixa energia (Parry, *et al.* 2017). É necessário evidenciar que as características encontradas na Formação Tamengo compõem contextos muito similares a outros ambientes marinhos do Ediacarano, como, por exemplo grupos Nama (Namíbia) e Miette (Canadá) (Almeida & Hasuy, 1984; Boggiani, 1998; Grotzinger *et al.*, 2000; Hofmann & Mountjoy, 2001; Gaucher, *et al.* 2003; Alvarenga, *et al.* 2009; Boggiani, *et al.* 2010).

Recentemente a Formação Tamengo foi datada em ~542 Ma pelo método de U-Pb (Parry, *et al.* 2017).

Em adição, fósseis de *Corumbella* e *Cloudina* são encontrados no topo da unidade em questão, indicando assim que as idades radiométricas e o conteúdo fossilífero se adequam cronologicamente.

4. Material e métodos

4.1 Amostras de mão

Adicionalmente às amostras relatadas em Pacheco *et al.* (2015), foram analisadas e processadas 150 amostras de mão, acondicionadas no Laboratório de Estudos Paleobiológicos da Universidade Federal de São Carlos no Campus Sorocaba (LEPBio/UFSCar Sorocaba), além de duas amostras do Instituto de Geociências e Ciências Exatas da Universidade Estadual de São Paulo (UNESP/Rio Claro).

4.2 Esteromicroscopia e imagens digitais

Estas técnicas foram utilizadas em função do alto poder de resolução da ampliação das imagens oferecidos pelo esteromicroscópio, e pelo fato do aplicativo (ZEN lite software Zeiss[®]) viabilizar diretamente na tela do computador a obtenção dos principais parâmetros de análise em *Corumbella*, como a morfologia e disposição na rocha.

4.3 Espectroscopia Raman

A espectroscopia Raman vem sendo muito utilizada em análises químicas e mineralógicas de diversos fósseis brasileiros (Becker-Kerber *et al.*, 2017b; Osés *et al.*, 2016, 2017), incluindo os do Ediacarano (Pacheco *et al.*, 2015; Becker-Kerber *et al.*, 2017a). Esta técnica não destrutiva utiliza um feixe de laser que, ao incidir na amostra, tem parte da radiação espalhada em forma de fótons. Essa diferença entre fótons espalhados e incidentes é a intensidade Raman, a qual caracteriza a molécula em estudo (Sala, 2009; Neuville *et al.*, 2014). As amostras deste trabalho foram analisadas no Laboratório Nacional de Luz Síncrotron (LNLS/ CNPEM), por meio de um espectroscópio da marca Renishaw micro-Raman, laser de 633 nm e 788 nm.

4.4 MEV-EDS

A utilização destas técnicas permite a identificação e quantificação de elementos ligados ao fóssil, dessa forma permitindo melhor visualização da composição mineralógica do tegumento de *C. werneri*. O MEV-EDS foi realizado no Brazilian Nanotechnology National Laboratory (CNPEM-LNNano) em Campinas. A técnica de MEV utilizou o equipamento SEM FEI Quanta 650 FE programado para detecção de elétrons secundários, com voltagens de 10 e 20 kV. Já a análise por EDS foi realizado usando um detector X-Max no modo de mapeamento. Este método mede a emissão de eletromagnetismo emitido pela incidência do raio X na amostra. O resultado gerado consiste de um ou vários picos característicos para cada elemento, o que permite a análise das amostras de forma não destrutiva.

4.5 MicroCT

O uso de Microtomografia de raios X permitiu a obtenção de dados morfológicos importantes sobre o fóssil e outras estruturas associadas, como detalhes de partes internas e partes ainda não reveladas na rocha sem a necessidade de alteração ou destruição da amostra em questão (Tafforeau *et al.*, 2006). A técnica consiste em um laser, o qual incide na amostra e é registrado por um detector produzindo uma imagem. Esta imagem pode variar dependendo de vários fatores, sendo um deles relacionado ao tipo do laser utilizado (Tafforeau *et al.*, 2006). A técnica dos síncrotrons de última geração, aplicada

neste estudo, utiliza um laser monocromático (Tafforeau *et al.*, 2006), diferente do policromático (Janssens *et al.*, 2000). Este fato impede o aparecimento de artefatos, como o “Beam hardening effect” durante o processamento das imagens (Tafforeau *et al.*, 2006). Isso se deve ao estudo de materiais densos como os fósseis (Tafforeau *et al.*, 2006), assim os síncrotrons de última geração permitem maior resolução durante o processamento das imagens 3D.

O equipamento “V|tome|x”, Phoenix X-Ray/General Electric configurado para 9 kV e 3 μ foi utilizado para estas análises. Sendo estas realizadas por colaboradores Universidade Técnica de Munique, entre 2011 a 2014, pela equipe coordenada pelo Prof. Dr. Franz Pfeiffer.

4.6 Análise filogenética

A análise cladística seguiu os procedimentos de Marques & Collins (2004) e Van Iken e colaboradores (2006) utilizando o algoritmo *branch-and-bound* no programa PAUP* 4.0 (Swofford, 2001) segundo o qual apenas uma árvore foi obtida.

4.7 Análise palinológica

A análise palinológica aqui aplicada foi realizada em colaboração com pesquisadora Andrea Ribeiro, no laboratório de Palinologia da Petrobrás no Rio de Janeiro. O delineamento do método pode ser observado na figura 4.

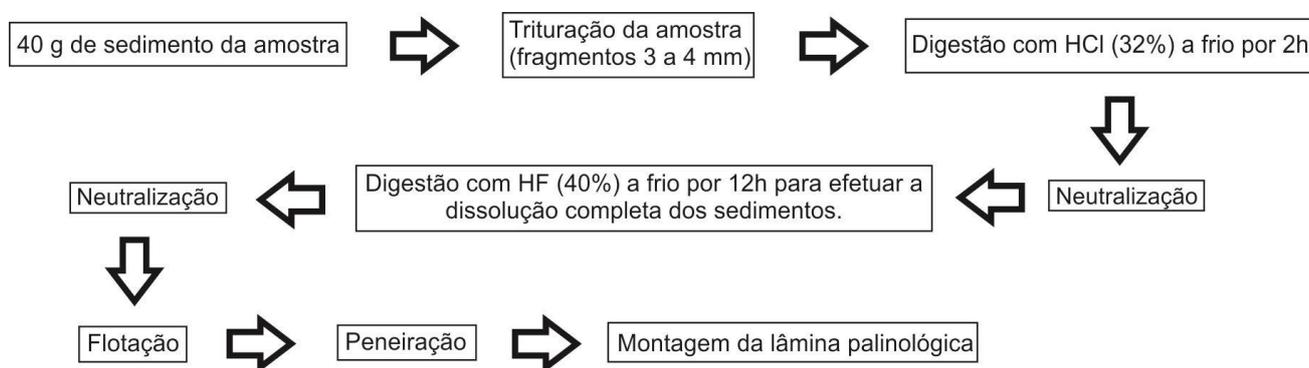


Figura 4: Fluxograma evidenciando os principais passos da análise palinológica aplicada neste estudo (Modificado de Filho *et al.*, no prelo)

Os estudos palinológicos permitem a identificação de certos organismos microscópicos, como por exemplo os acritarcas. Estes, por sua vez implementam os estudos de paleoambiente de *Corumbella weneri*, tornando assim esta metodologia importante.

5. Resultados:

5.1 Composição química e mineralógica do exoesqueleto de *C. wernerii*.

Até o momento, a natureza biomineralizada do esqueleto de *C. wernerii* permanece em discussão. Alguns autores afirmam que *Corumbella* possuía um exoesqueleto rígido (Van Iten *et al.*, 2014), porém com certo grau de flexibilidade (Pacheco *et al.*, 2015), a despeito de uma natureza quitinosa ou organomineralizada. Enquanto outros autores a consideram um organismo de corpo mole (Wood *et al.*, 2017; Zhu *et al.*, 2017).

Os resultados obtidos neste trabalho por meio de espectroscopia Raman (Figura 5 A) e EDS (Figura 5 C) indicaram a presença de calcita e querogênio no exoesqueleto de *Corumbella*.

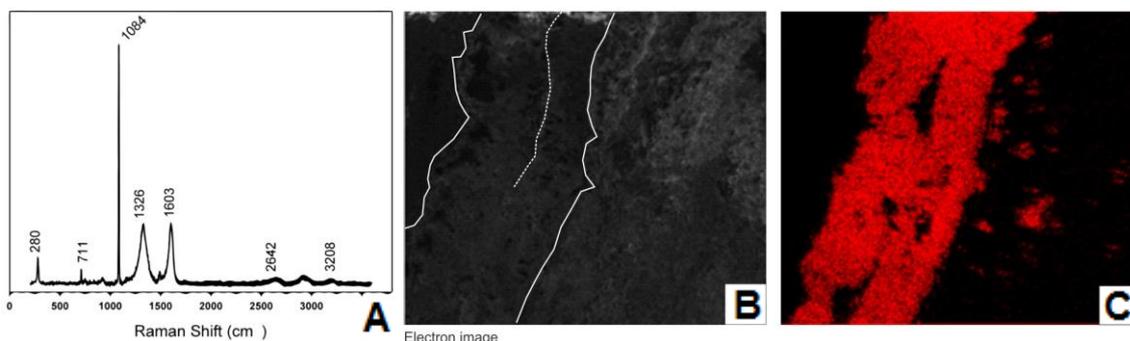


Figura 5: Análise do exoesqueleto de *Corumbella wernerii*. A. Espectroscopia Raman evidenciando picos de calcita (280 cm^{-1} , 711 cm^{-1} , 1084 cm^{-1}) e picos de querogênio (1326 cm^{-1} , 1603 cm^{-1} , 2642 cm^{-1} , 3208 cm^{-1}). B. Imagem eletrônica do fóssil; Carapaça do fóssil (Linha branca cheia); Linha mediana do Fóssil (Linha branca tracejada). C. Mapeamento de EDS evidenciando o cálcio em vermelho.

5.2 Refinamento das relações filogenéticas de *Corumbella wernerii*.

A partir das análises filogenéticas aplicadas nos estudos de *Corumbella* e outros cifozoários a matriz previamente construída por Van Iten e colaboradores (2006) foi atualizada e incrementada com novos caracteres. Os caracteres 17, 18, 39 e 43 foram atualizados para englobar o fóssil de *C. wernerii*. Ainda, foram adicionados seis novos caracteres pertencentes a coronados e *Corumbella* (caracteres 88 até 93) na matriz. As descrições dos caracteres (Apêndice 1), assim como a matriz de atributos (Apêndice 2) estão disponíveis no final do trabalho. É necessário entender que devido à falta de amostras do registro fóssil, ainda é incerto se *Corumbella wernerii* possuía uma forma de vida medusoide,

assim caracteres relacionados a este traço foram considerados como de estado desconhecido (?).

Como resultado apenas uma árvore filogenética foi formada (Figura 6; Comprimento=125 passos, Índice de consistência=0.77, índice de retenção=0.74).

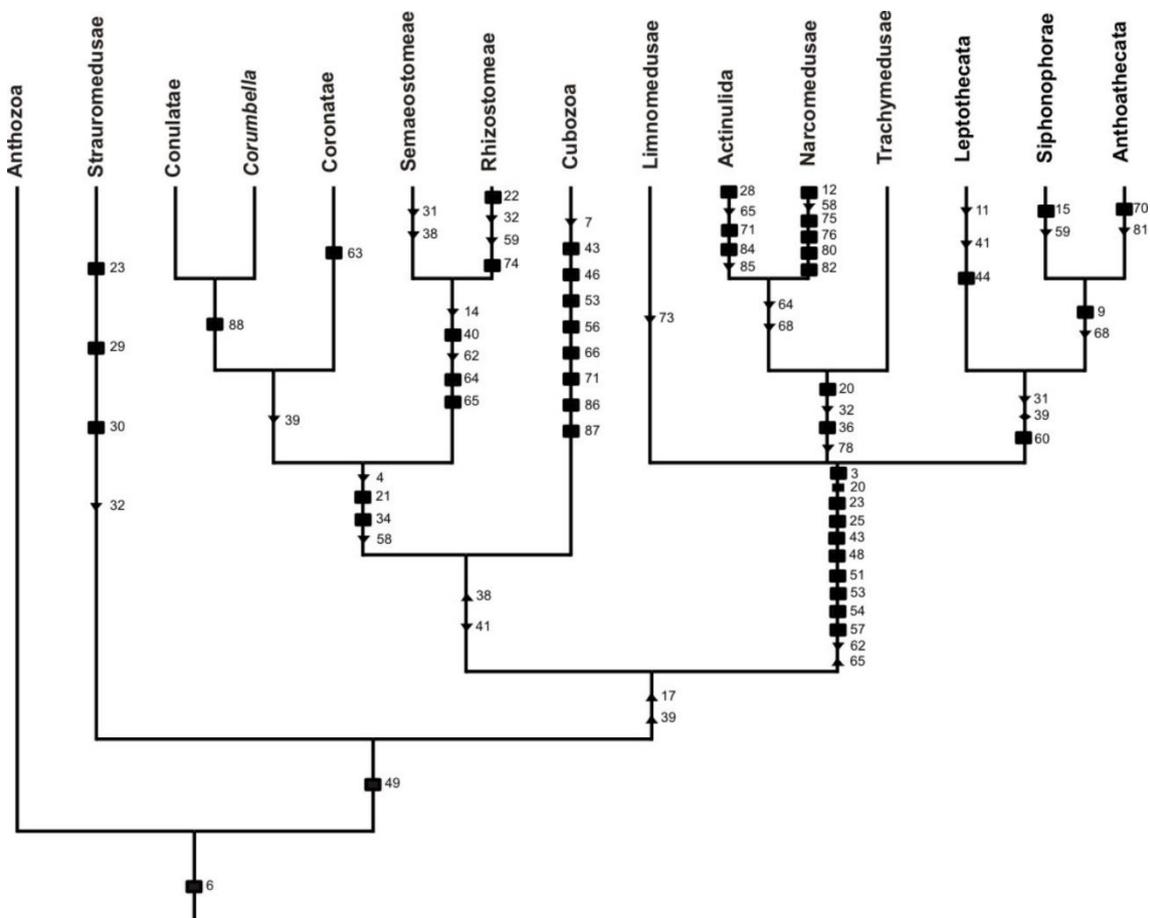


Figura 6: Cladograma da relação entre Cnidaria (Comprimento=125 passos, Índice de consistência=0.77, índice de retenção=0.74). Baseado neste resultado *Corumbella* é interpretada como grupo irmão de Conulatae. Junto com conulários, *Corumbella* forma Paleoscyphozoa: um grupo irmão de Coronatae.

5.3 Presença de outros táxons relacionados à *C. werneri*.

5.3.1 Estruturas ovoides:

Algumas micro estruturas foram encontradas associadas aos fósseis de *Corumbella* coletados na Formação Tamengo (Figura 7).

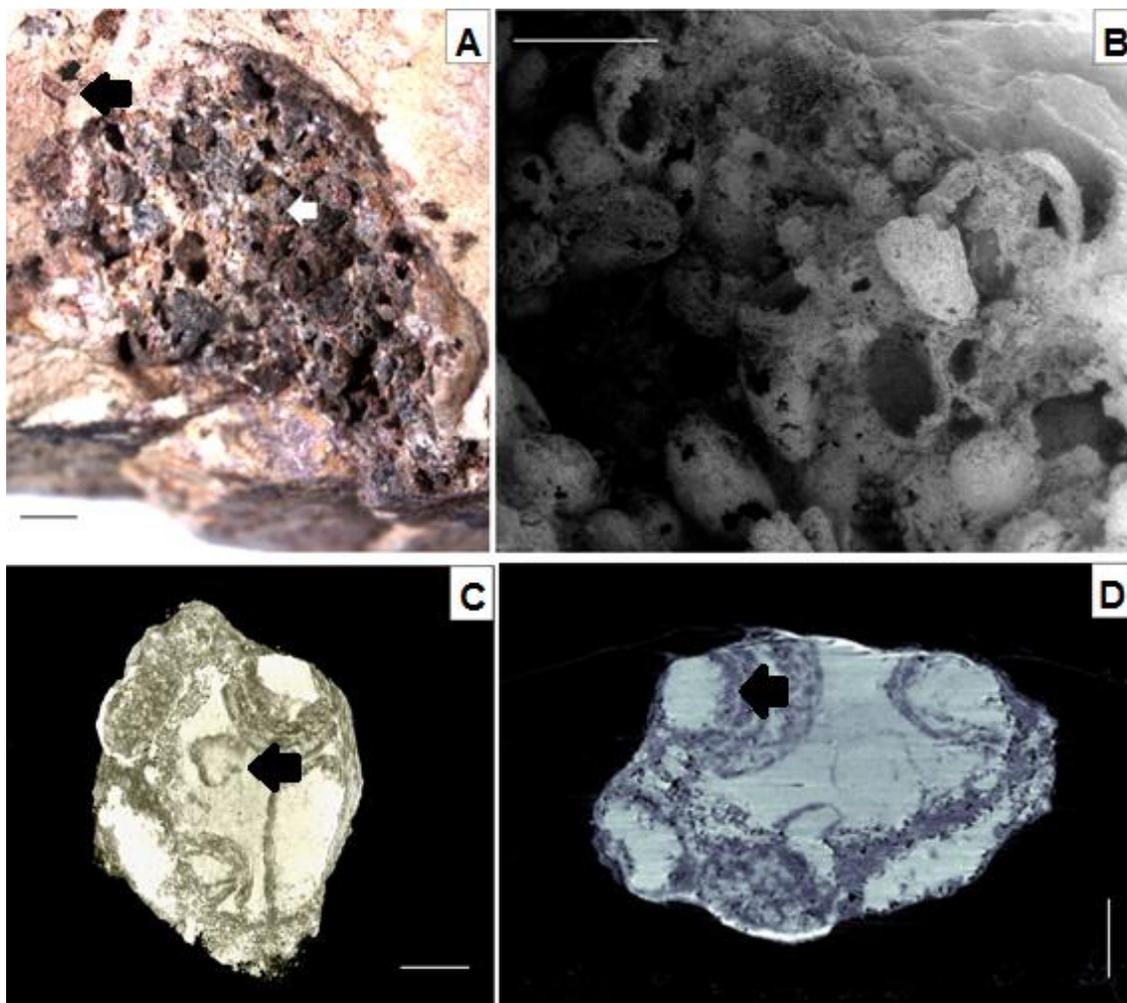


Figura 7: **A:** Amostras contendo as estruturas ovoides (seta branca) em associação à *Corumbella* (seta preta). **B:** Microscopia de varredura evidenciando as estruturas ovoides. **C e D:** Imagens de MicroCT evidenciando as subdivisões (seta preta). Escalas: A - 1mm, B - 1mm, C e D - 100 μ m. Imagem A: Mírian Pacheco; Imagem B: Isaac Jamil Sayeg (IGc/USP); Imagens C e D: Drs. Pidassa Bidola e Julia Herzen (TUM, Munique).

Estas estruturas apresentam formatos que variam de oval a esférico (Figura 7 A, B), sendo por isso denominadas ovoides (Bidola *et al.*, 2015). As micrografias de CTs revelaram subdivisões internas, com formas também esféricas a sub-esféricas (Fig. 7 C, D), muitas vezes concêntricas.

Foi observado que os diâmetros podem variar bastante (entre 0,05 e 0,84 mm), assim como a distribuição dos ovoides na amostra (às vezes aglomerada, outras vezes mais dispersa). Essa média de tamanho e a disposição das camadas concêntricas internas aparentemente não são compatíveis com artefatos diagenéticos, que tendem a apresentar concentricidade em torno de núcleos amorfos.

Tanto as micrografias de CTs quanto as lâminas petrográficas (Figuras 7 e 8), mostraram não haver uma organização preferencial dessas subdivisões

internas. Em especial, a análise de seções delgadas revelou a presença de grãos de quartzo dispersos no interior dos ovoides.

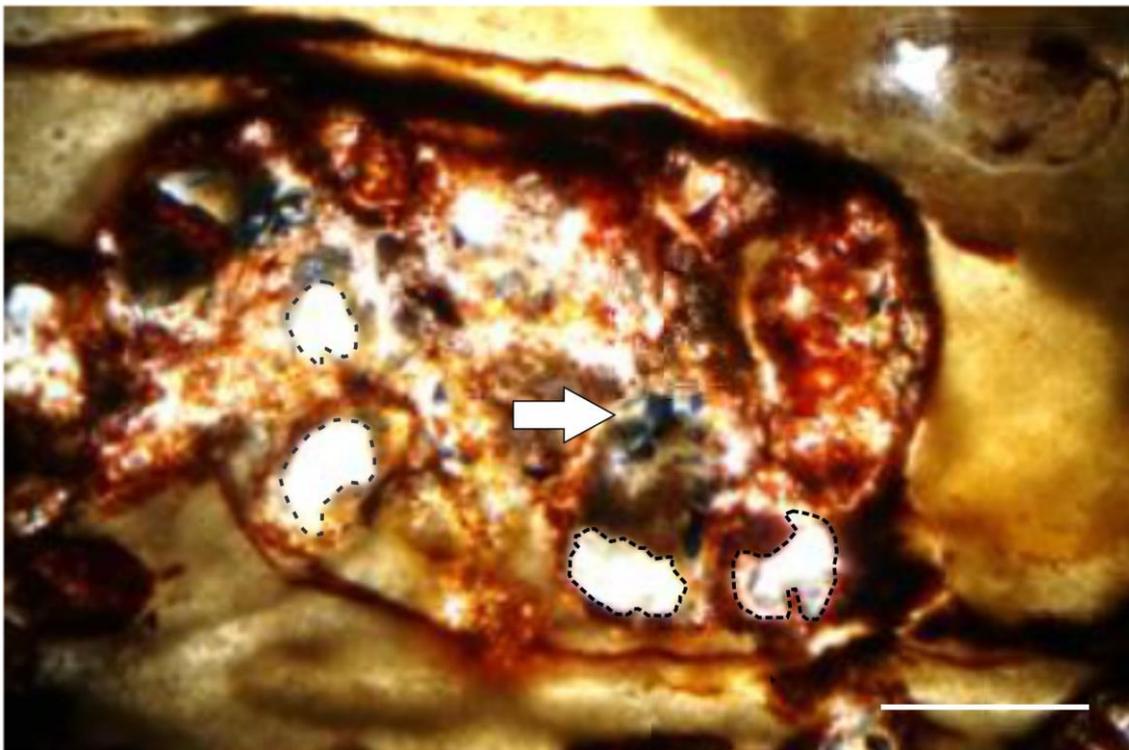


Figura 8: Micrografia de lâmina petrográfica evidenciando as subdivisões da estrutura (Linha tracejada) e a presença de macrocristais de quartzo (seta branca). Escala: 0,5mm. Imagem de Esthella Ferreira e Guilherme Sampaio.

Desta forma, a natureza biogênica destas estruturas foi investigada seguindo critérios de biogenicidade consagrados na literatura (Buick *et al.*, 1981; Kudryavtsev *et al.* 2001; Schopf *et al.*, 2005; 2012; Wacey, 2010; Brasier *et al.*, 2014), a saber:

(i) *O fóssil deve ser condizente com a idade atribuída à rocha*

Neste caso, os ovoides se enquadram, pois é esperado encontrar, no Ediacarano, microrganismos capazes de interagir com o substrato e gerar esse tipo de morfologia, ou mesmo fases embrionárias de animais, similares ao que é relatado para a Formação Doushantuo na China, por exemplo (Xiao & Knoll, 2000).

(ii) *Inserção do possível fóssil na rocha, eliminando a possibilidade de que a estrutura seja uma contaminação moderna*

Este critério foi evidenciado por meio do preparo e observação de seções delgadas de algumas estruturas ovoides (Figura 9), o que refutou a possibilidade de contaminação.

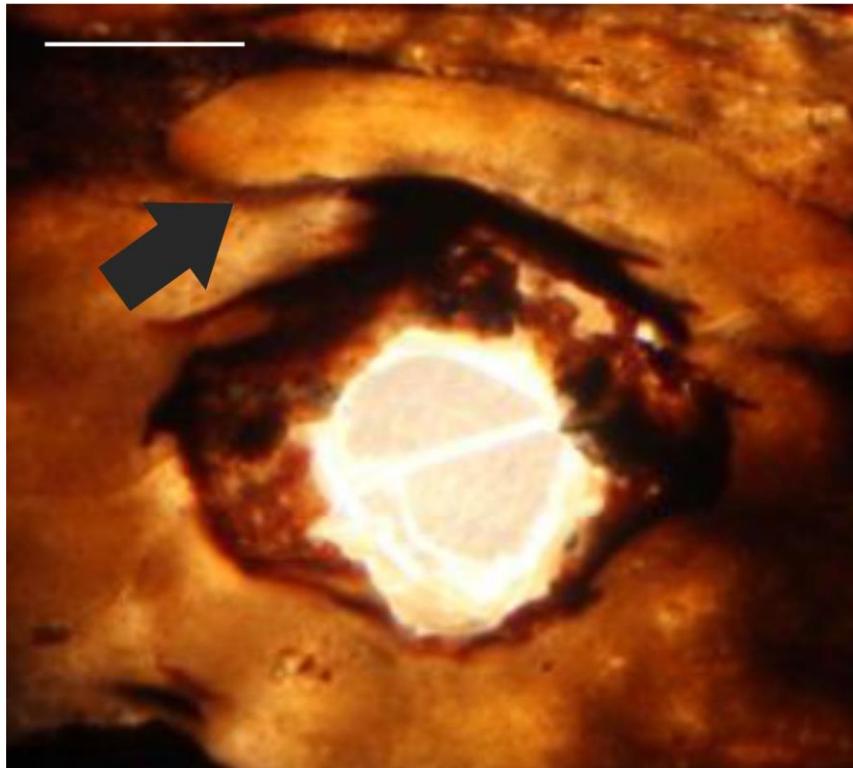


Figura 9: Micrografia de lâmina delgada evidenciando deslocamento de sedimento pela estrutura ovoides (seta preta). Escala: 0,5mm. Imagem de Esthella Ferreira e Guilherme Sampaio.

(iii) O tempo de deposição da rocha deve ser equivalente à inserção do possível fóssil.

A disposição sub-horizontal de algumas porções dos agregados (Figura 7) refuta a deposição das estruturas concomitantemente a dos finos sedimentos do argilito. Assim é possível que as estruturas tenham surgido posteriormente à deposição dos sedimentos, e anteriormente aos processos diagenéticos de litificação. Isto pode ser explicado pelas deformações ao redor da estrutura. Estas deformações são similares a estruturas formadas por escape de gás/fluido, e podem estar associado a esteiras microbianas (Menon *et al.*, 2016).

(iv) As características inerentes a organismos devem estar presentes, tais como formas biologicamente plausíveis, variação de tamanho, frequência, graus variados de preservação, preservação tridimensional etc.

Neste caso os ovoides possuem seu tamanho dentro de um espectro restrito condizente com uma origem biológica.

Diversos espécimes apresentavam seu interior estruturado de forma heterogênea (i.e. subdivisões, presença de macrocristais de quartzo e presença de bordas opacas) (Figura 9). Entretanto, ressalta-se, possivelmente por questões preservacionais, também foram encontrados espécimes que já não apresentavam algumas dessas estruturas heterogêneas.

(v) Sinal Raman de biogenicidade (e.g. querogênio).

Nas amostras analisadas foram observadas intensidades de querogênio, e goethita, especialmente na borda e no interior das estruturas ovoides que indicam fortemente uma presença posterior de matéria orgânica, fortalecendo assim sua origem biogênica (Figura 10).

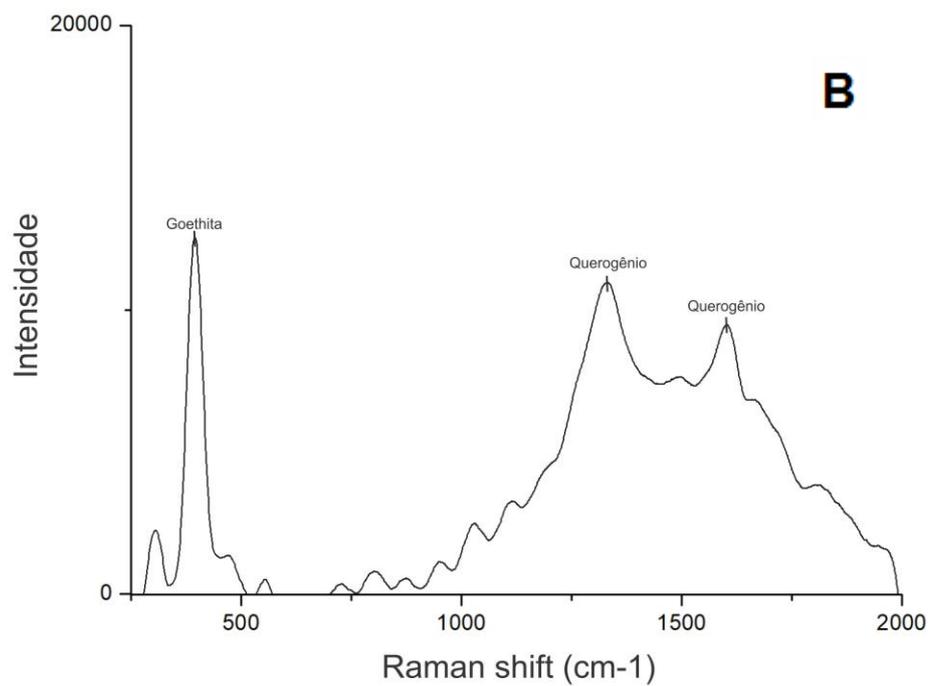
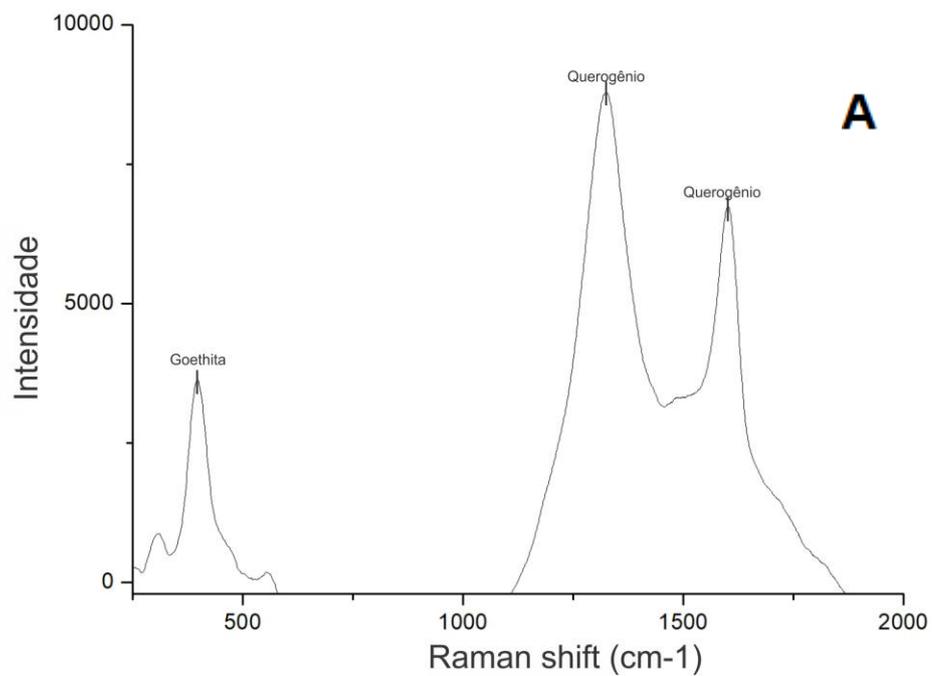


Figura 10: Espectros Raman das estruturas ovoides. **A**: Análise da borda da estrutura evidenciando picos de goethita (395 cm⁻¹) e querogênio (1300 cm⁻¹ e 1600 cm⁻¹). **B** Análise do interior da estrutura evidenciando picos de goethita (395 cm⁻¹ e querogênio (1300 cm⁻¹ e 1600 cm⁻¹). Programa: Origin 8.0.

5.3.2 Acritarcas:

Os resultados das análises palinológicas deste estudo revelaram a presença de *Bavlinella sp* e *Leiosphaeridia spp* (Figura 11) nas diferentes amostras tratadas, de uma localidade ainda inédita para acritarcas na Formação Tamengo, a pedreira de Lyon. Acritarcas acantomórficos haviam sido anteriormente relatados nas pedreiras Corcal, Porto Sobramil e no Parque da Cacimba da Saúde (junto a um registro de *Chuarina*) (Pacheco, 2012).

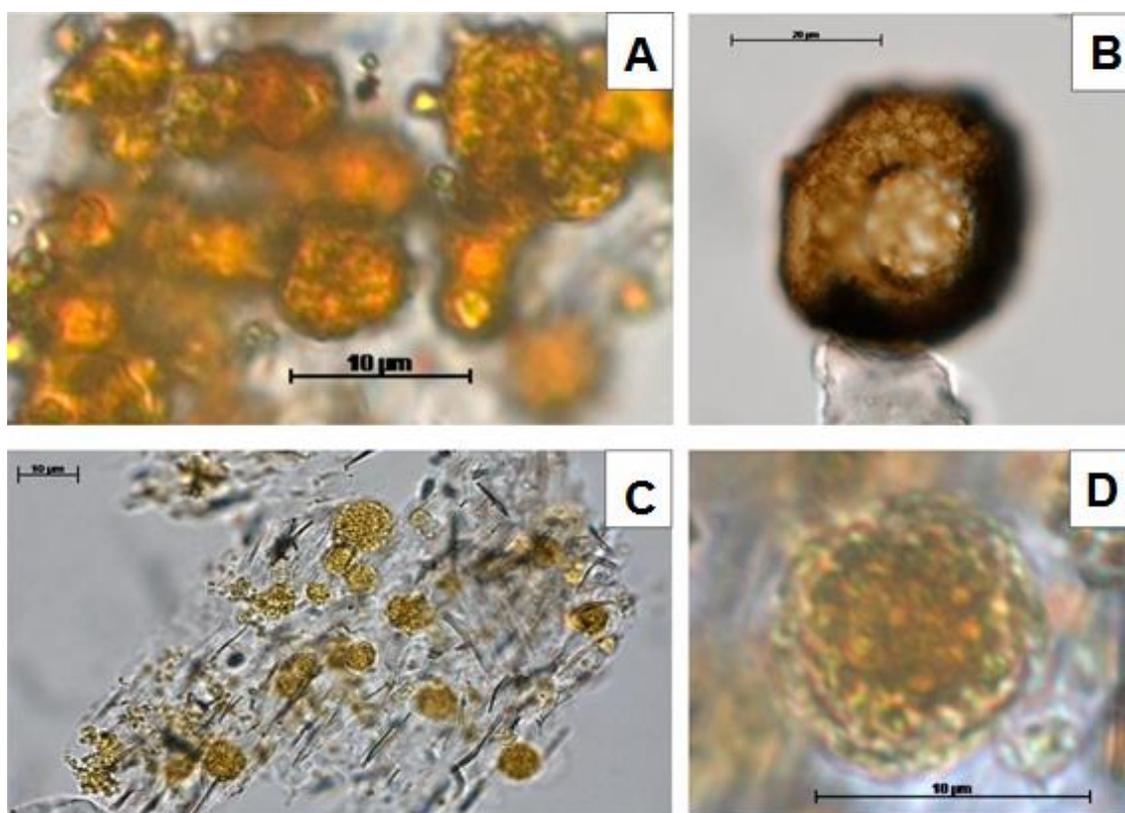


Figura 11: Micrografias de acritarcas encontrados em amostras de *Corumbella*. **A**- Aglomerado de *Bavlinella sp.* e *Leiosphaeridia spp.*; **B** – Detalhe em *Leiosphaeridia ssp.*; **C** – Aglomerado de *Bavlinella, sp.*; **D** – Detalhe em *Bavlinella sp.*

6. Discussão:

6.1 Composição química e mineralógica do exoesqueleto de *C. weneri*.

Estes dados foram obtidos em amostras de mão e lâminas delgadas; e corroboram estudos recentes, que fizeram uso de outras técnicas, como XRF, FT-IR (Delgado *et al.*, 2014) e EDS (Pacheco *et al.*, 2015) para análise de amostras de mão. Em todos os casos, altas intensidades de cálcio e calcita foram detectadas no exoesqueleto do animal fóssil quando em comparação com a rocha.

Por outro lado, sabe-se que bactérias redutoras de sulfato são capazes de precipitar calcita sobre matéria orgânica, durante processos de decomposição (que podem ocorrer na diagênese) (Baumgartner *et al.*, 2006; Prieto-Barajas *et al.*, 2018). A baixa permeabilidade dos sedimentos também pode induzir a precipitação de minerais, como calcita (McCoy *et al.*, 2015).

A exemplo de fósseis Ediacaranos, conchas de *Cloudina* preservadas em carbonato apresentam deformação plástica e outras alterações. A ação deslocadora e deformadora do carbonato de cálcio também pode ser observada durante a permineralização de ossos de vertebrados (Holz & Schultz, 1998). Algumas características microestruturais (e diagnósticas de espécie) de *Cloudina* foram preservadas apenas em espécimes fosfatizados (Cai *et al.*, 2017).

Diante disso, embora a presença de cálcio em altas intensidades no exoesqueleto de *Corumbella* deva ser interpretada com cautela, ressalta-se que todas as análises espectroscópicas e elementares até agora realizadas revelaram sempre uma elevada intensidade diferencial na carapaça em comparação à rocha. Adicionalmente, a microestrutura de placas poligonais dos exoesqueletos de *Corumbella* do Grupo Itapucumi são morfologicamente compatíveis com a microestrutura resultante da interação entre quitina e cálcio em esqueletos de organismos biomineralizadores, tais como os Bryozoa (Taylor *et al.*, 2014). Neste sentido, há um forte indicativo de esqueleto organomineralizado para *Corumbella*, que merece maiores investigações.

Assim, apenas um esforço sistemático de coleta, considerando também outras seções (como as do Grupo Itapucumi, Paraguai) poderá ajudar a responder questões fósil diagenéticas que podem interferir na caracterização ultraestrutural e morfológica (tão importantes para o estudo da esqueletogênese) de espécimes de *Corumbella* da Formação Tamengo. Neste sentido, estudos petrográficos aliados ao uso de técnicas como *electron micro probe analyzer* (EMPA) e *Laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry* (LA-ICP-MS) encontram-se em andamento, e podem ajudar a responder essas questões.

6.2 Refinamento das relações filogenéticas de *Corumbella weneri*.

Observando a figura 6 é possível perceber a proximidade de *Corumbella weneri* e o grupo dos conulários, indicando assim a formação de um novo grupo monofilético denominado Paleoscyphozoa – Paleocifozoário. Este novo clado extinto de cifozoários por sua vez é grupo irmão dos coronados vivos. Algumas das características compartilhadas entre Paleoscyphozoa e coronados são: I- Proteção do corpo mole feito por partes duras (teca ou exoesqueleto em Paleocifozoários e periderme em coronados); II- Morfologia externa induz estruturas internas (e.g. carenas e cúspides) (Figura 2) (Chapman & Werner 1972; Wurmbach & Siewing 1985).

Corumbella também apresenta traços compartilhados com certos coronados como é o exemplo do gênero *Stephanoscyphistoma* Jarms, 1990. Ambos possuem um exoesqueleto alongado e flexível, sendo estes uma possível evidência indireta de que *C. weneri* poderia possuir um músculo retrator longitudinal ou até mesmo um epitélio muscular bem desenvolvido. Entretanto algumas diferenças importantes podem ser observadas entre ambos os organismos. A periderme do coronado em questão, assim como de muitos outros, é cônico-cilíndrica e apresenta septação interna de forma seriada (Werner 1967, 1971, 1979), o que difere do que é observado na *Corumbella* (Exoesqueleto piramidal e septação contínua) (Figura 2 C, D). Dessa forma estas diferenças enfraquecem a hipótese de maior proximidade entre *Corumbella* e coronados (*contra* Hahn *et al.* 1982).

Já quando *Corumbella* é comparada com os conulários é possível perceber uma maior semelhança entre diversas características relacionadas ao exoesqueleto. I- A forma piramidal (Pacheco *et al.*, 2011) com quatro faces e quatro bordas laterais (Babcock & Feldmann 1986; Babcock *et al.* 1987; Van Iten 1991; Leme *et al.* 2008a, b, 2010; Ford *et al.* 2016). II- A presença da linha mediana na face externa correspondendo à carena na região interna, sendo isto visto em *Corumbella* e diversos conulários (Figura 2 E, F). III- Ainda relacionado à linha mediana, no gênero de conulários *Climacoconus* Sinclair, 1952 pode se observar a linha mediana em zigue-zague assim como é visto em *C. weneri* (Sinclair 1940; Moore & Harrington 1956b; Babcock & Feldmann 1986; Van Iten 1992a; Hagadorn & Waggoner 2000; Babcock *et al.* 2005; Leme *et al.* 2008a, b, 2010) IV- Por fim, é possível observar anéis poligonais em *Corumbella*, os quais

podem ser homólogos aos cordões dos conulários (Figura 6). Assim, baseado nas características e comparações supracitadas fica evidente a relação entre estes grupos de cifozoários.

6.3 Taxons associados:

6.3.1 Estruturas ovoides

Em um primeiro momento, esse padrão de disposição de formas concêntricas e assimétricas assemelha-se tanto a artefatos diagenéticos encontrados em seções de fosforitos, por exemplo quanto a estágios embrionários de cnidários e poríferos (Jarms *et al.*, 1999; Chen *et al.*, 2002; Boury-Esnault *et al.*, 2003).

O padrão encontrado nestas estruturas é compatível com a posição dos núcleos de regiões concêntricas (também aleatoriamente distribuídas) dispostos no interior dos ovoides. Embora esse tipo de morfologia interna seja comum em embriões de alguns poríferos (subdivisões internas sem organização preferencial e presença de sílica), não se pode descartar a hipótese de que esse mesmo padrão de estrutura ocorra entre esteiras microbianas ou nem mesmo revelem uma natureza biogênica.

Após a consideração e análise, os critérios biogênicos indicam que as estruturas ovoides da Formação Tamengo possam ter origem biogênica. Descartou-se a possibilidade de essas estruturas ovoides serem estágios embrionários de metazoários, devido às deformações causadas no sedimento, muito características de escapes de gás. Entretanto, não foi possível revelar a natureza da associação dessas estruturas à *Corumbella*. Não se sabe ao certo se houve alguma interação ecológica entre essas estruturas e os metazoários ou se a formação dos ovoides acompanhou algum processo bioestratinômico.

6.3.2 Acritarcas

Acritarcas são um grupo de microfósseis de grande importância para estudos bioestratigráficos, paleoecológicos e paleoambientais. Isto se deve ao fato destes organismos terem ocorrido em quase todo o Neoproterozoico (Sergeev, 2009), com seu primeiro registro no começo do Criogeniano, passando pelo Ediacarano e chegando no Cambriano (Gaucher & Sprechmann,

2009). A presença destes organismos atesta uma gama de mudanças drásticas no ambiente global, como mudanças climáticas e eventos oceânicos (Knoll, 2000; Huntley *et al.*, 2006; Gaucher & Sprechmann, 2009), o que demonstra ainda mais a importância destes microfósseis.

O Criogeniano foi marcado por uma grande variação na diversidade de acritarcos, tendo altos picos durante o meio do período, porém terminando em declínio (Gaucher & Sprechmann, 2009). Já durante o início do Ediacarano houve uma recuperação dos níveis de diversidade, tendo seu maior pico no Ediacarano médio em que diversas assembleias surgiram (Gaucher & Sprechmann, 2009). Durante este intervalo de tempo houve a coocorrência de acritarcos com organismos como *Cloudina* e *Namacalathus* Grotzinger *et al.* 2000 (Grant, 1990; Gaucher, *et al.*, 2003). Embora o Ediacarano médio tenha favorecido a diversificação dos acritarcos, o final do período levou à extinção mais severa da história deste grupo (Vidal & Moczydlowska-Vidal, 1997; Knoll *et al.*, 2006). Devido a esta extinção, houve a dominância de grupos como *Leiosphaeridia* spp. Eisenack, 1958, *Bavlinella faveolata* Shepeleva, 1962, entre outros (Gaucher & Sprechmann, 2009). Esta baixa diversidade recorrente do Ediacarano tardio ocorreu concomitantemente com a diversificação de metazoários esqueletonizados (Narbonne & Gehling, 2003; Narbonne, 2004; Fedonkin, *et al.*, 2007).

Os dados encontrados neste trabalho abrem novas perspectivas para futuros trabalhos sobre bioestratigrafia nesta unidade geológica, corroborando e/ou refinando o estabelecimento de biozonas, que, até então, têm contado apenas com fósseis guias caracterizados por fragmentos de conchas de *Cloudina* e *Corumbella* (Adorno *et al.*, 2017). Ressalta-se que a utilização de fósseis fácies independentes e não bentônicos, como os acritarcas acantomórficos, apresenta maior grau de confiabilidade no estabelecimento de biozonas.

Além disso, a detecção apenas de acritarcas não ornamentados, como os leiosferídeos, nesses afloramentos da Formação Tamengo, são um indicativo da baixa diversidade de assembleias de acritarcas já no final do Ediacarano (Xiao *et al.*, 2016), o que pode fortalecer ainda mais futuros trabalhos bioestratigráficos; que, aliados a estudos isotópicos, podem colocar esta unidade

geológica em um patamar mais completo para correlações com outras unidades Ediacaranas do mundo.

7. Conclusões:

Os dados mineralógicos aqui apresentados corroboram outros estudos semelhantes (Delgado *et al.*, 2014; Pacheco *et al.*, 2015), além de adicionar novas evidências e indicativos sobre a esqueletogênese de *Corumbella weneri*. As altas intensidades de cálcio (EDS) e calcita (Raman) no fóssil, juntamente com o indicativo de picos de querogênio permitem que novas discussões a respeito de um esqueleto biomineralizado para *Corumbella* sejam feitas. Outro ponto a ser adicionado é relacionado à microestrutura de placas poligonais, as quais são compatíveis à interação quitina e cálcio, indicando um esqueleto organo-mineralizado. Embora os dados apresentem resultados similares entre as análises, é necessário um maior esforço amostral tanto na Formação Tamengo, quanto em outras formações ao redor das Américas. Estão em andamento estudos que utilizarão microsondas para análise das carapaça de *C. weneri* e comparações entre espécimes das Formação Tamengo e Grupo Itapucumi, em colaborações dentro e fora de nosso grupo de pesquisas. Os resultados obtidos a partir desta análise, além de corroborar os dados deste trabalho, permitem um entendimento fundamental da mineralogia e da fossilização da carapaça de *Corumbella weneri*.

O refinamento da relação filogenética de *C. weneri* permitiu que alguns caracteres da matriz fossem atualizados e que outros novos fossem adicionados para assim melhor englobar a diversidade de cnidários. Adicionalmente devido a estas análises, a proximidade e características compartilhadas entre *Corumbella* e conulários permitiram que o grupo Paleocifozoa fosse cunhado. Este grupo seria composto pelos cifozoários mais antigos que se tem no registro fóssil.

A observação e análise de outros táxons e estruturas associadas ao fóssil *Corumbella* se deve sobretudo aos resultados das estruturas ovoides e dos acritarcas. As estruturas ovoides foram medidas e testadas dentro de certos critérios consagrados de biogenicidade. Após as análises ficou claro que estas estruturas têm alto potencial para serem consideradas estruturas biogênicas. Já

para a análise dos acritarcas, pode se observar a dominância de *Bavlinella sp* e *Leiosphaeridia spp.* Esta dominância é corroborada pela baixa diversidade que tomou conta do final do Ediacarano. Isto permite que a presença destes acritarcas suplementem as datações geológicas para esse período.

8. Referências

- Adorno, R.R., do Carmo, D.A., Germs, G., Detlef, H.G.W., Denezine, M, et al. (2017). *Cloudina lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957), Tamengo Formation, Ediacaran, Brazil: Taxonomy, Analysis of Stratigraphic Distribution and Biostratigraphy. *Precambrian Research* 301, 19-35.
- Almeida, F. F. M. (1984). Província Tocantins. Setor sudoeste. In: Almeida de F.F.M. & 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 Palecontinent. 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.
- Alvarenga, C. J. S., Moura, C.A.V., Gorayeb, P.S.S. & Abrey, F.A.M. (2000). Paraguay and Araguaia Belts. In U.G. Cordani, E.J.Milani, A. Thomaz Filho, D.A. Campos (Eds.), *Tectonic Evolution of South America* (pp. 183-193). Rio de Janeiro 31st International Geological Congress
- Babcock, L. E. & Feldmann, R. M. (1986). The phylum Conulariida. Pp. 135–147 in A. Hoffman & M. H. Nitecki (eds) *Problematic Fossil Taxa*. 135–147. Oxford University Press: Oxford.
- 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.
- Babcock, L.E. (1991). The enigma of conulariids affinities. In. A.M. Simonetta & S.C.Morris (eds.) *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic fossil taxa*. Cambridge University Press
- Babcock, L.E., Feldmann, R.M. & Wilson, M.T. (1987). Teratology and pathology of some Paleozoic conulariids. *Lethaia* 20, 93–105.
- 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., et al. (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.

Baumgartner, L.K., Reid, R.P., Dupraz, C., Decho, A.W., Buckley, D.H., Spear, J.R., Przekop, K.M. & Visscher, P.T. (2006). Sulfate reducing bacteria in microbial mats: changing paradigms, new discoveries. *Sediment Geology* 185, 131–45.

Becker-Kerber, B., Oses, G. L., Curado, J. F., Rizzutto, M. A., Rudnitzki, I. D., Romero, G. R., Onary-Alves, S. Y., Benini, V. G., Galante, D., Rodrigues, F., Buck, P., Rangel, E., Ghilardi, R. P., & Pacheco, M. L. A. F. (2017b). Geobiological and Diagenetic Insights from Malvinokaffric Devonian Biota (Chapada Group, Paraná Basin, Brazil): Paleobiological and Paleoenvironmental Implications. *Palaios* 32, 38-249

Becker-Kerber, B., Pacheco, M. L. A. F., Rudnitzki, I. D., Galante, D., Rodrigues, Fabio. & Leme, j. M. (2017a). Ecological interactions in Cloudina from the Ediacaran of Brazil: implications for the rise of animal biomineralization. *Scientific Reports* 7, Article number: 5482.

Becker-Kerber, B., Rosa, A. L. Z., Gabas, S. G., Leme, J. M. & Pacheco, M. L. A. F. (2013). O registro fossilífero de metazoários ediacaranos na América do Sul e suas implicações nos estudos sobre origem e complexificação da vida animal. *Revista do Instituto de Geociências – USP*, 13(3), 51-64.

Bengtson, S. & Zhao, Y. (1992). Predatorial Borings in Late Precambrian Mineralized Exoskeletons. *Science* 257 (5068), 367-369.

Beurlen, K. & Sommer, F. W. (1957). Observações estratigráficas e paleontológicas sobre o cálcario Corumbá. Rio de Janeiro, Departamento Nacional de Produção Mineral/ Divisão de Geologia e Mineralogia, 35p.

Bidola, P. Stockmar, M., Achterhold, K., Pfeiffer, F., Pacheco, M.L.A.F., Soriano, C., Beckmann, F. & Herzen, J. (2015). Absorption and Phase Contrast X-Ray Imaging in Paleontology Using Laboratory and Synchrotron Sources. *Microscopic and Microanalyses*. 21, 1288–1295.

Boggiani, P. C. Análise Estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozóico)-Mato Grosso do Sul. 1998. 181 f. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 1998.

Boggiani, P. C., Gaucher, C., Sial, A. N., Babinsky, M., Simon, C. M., Riccomini, C., et al. (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.

Boury-Esnault, N., Ereskovsky, A., Bézac, C. & Tokina, D. (2005). Larval development in the Homoscleromorpha (Porifera, Demospongiae). *Invertebrate Biology* 122 (3), 187-202.

Buck, P. V. Paleometria aplicada ao estudo de fósseis brasileiros: implicações evolutivas e tafômicas. 2013, (Monografia), Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba, 2013.

- Buick, R., Dunlop, J.S.R. & Groves, D.I. (1981). Stromatolite recognition in ancient rocks: an appraisal of irregularly laminated structures in an Early Archean chert- barite unit from North Pole, Western Australia, *Alcheringa* 5, 161-181.
- Cai, Y., Cortijo, I., Schiffbauer, J.D. & Hua, H. (2017). Taxonomy of the late Ediacaran index fossil *Cloudina* and a new similar taxon from South China. *Precambrian Research* 298, 146-156.
- Cai, Y., Hua, H., Schiffbauer, J.D, Sun, B. & Yuan, X. (2014). Tube growth patterns and microbial mat-related lifestyles in the Ediacaran fossil *Cloudina*, Gaojiashan Lagerstätte, South China. *Gondwana Research* 25, 1008-1018.
- Chapman, D. M. & Werner, B. 1972. Structure of a solitary and a colonial species of *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) with observations on periderm repair Helgoländerwiss. Meeresunters 23: 393–421.
- Chen, J.Y., Oliveri, P., Gao, F., Dombos, 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, 182-196.
- Clapham, M.E. & Narbonne, G.M. (2002) Ediacaran epifaunal tiering. *Geology* 30, 627–630
- 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
- Conway, M. S., Mattes, B. W. & Chen, M. (1990). The early skeletal organism *Cloudina*: new occurrences from Oman and possibly China. *American Journal of Science* 290, 245–260.
- Cortijo I, Cai Y, Hua, H, Schiffbauer JD, Xiao S. (2015). Life history and autecology of an Ediacaran index fossil: Development and dispersal of *Cloudina*. *Gondwana Research* 28(1), 419-424.
- Cortijo, I., Mus, M.M., Jensen, S. & Palacios, T. (2010). A new species of *Cloudina* from the terminal Ediacaran of Spain. *Precambrian Research* 176, 1-10.
- Cunningham, J.A., Vargas, K., Marone, F., Bengtson, S. & Donoghue, P.C.J. (2016). A multicellular organism with embedded cell clusters from the Ediacaran Weng'an biota (Doushantuo Formation, South China). *Evolution & Development* 18, 308–316.
- Darroch, S.A.F., Sperling, E.A., Boag, T.H., Racicot, R.A., Mason, S.J., Morgan, A.S., Tweedt, S., Myrow, P., Johnston, D.T., Erwin, D.H. and Laflamme, M., (2015). Biotic replacement and mass extinction of the Ediacara biota. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282(1814), 1–10.

Deitch, A. D. (1955). Microspectrophotometric study of the binding of the anionic dye, naphthol yellow S, by tissue sections and by purified proteins. *Laboratory Investigation* 4(5), 324-351.

Delgado, A.O., Buck, P.V., Osés, G.L., Ghilardi, R.P., Rangel, E.C., Pacheco, M.L.A.F. (2014). Paleometry: A Brand New Area in Brazilian Science. *Materials Research* 17(6), 1434-1441.

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.

Erwin, D. H., Laflamme, M., Tweedt, S. M., Sperling, E. A., Pisani, D. E Peterson, K. J. (2011). The Cambrian conundrum: Early Divergence and Later Ecological Success in the Early History of Animals. *Science* 334(6059), 1091-1097.

Fedonkin, M.A. (2007). *The Rise of Animals: Evolution and Diversification of the Kingdom Animalia*, Johns Hopkins University Press

Fedonkin, M.A., Simonetta, A & Ivantsov, Y. (2007) New data on Kimberella, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications. In *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota* (Vickers-Rich, P. and Komarower, P., eds), pp. 157–179, Geological Society of London Special Publications 286

Feldmann, R.M. & Babcock, L.E. (1986). Exceptionally preserved conulariids from Ohio reinterpreted of their anatomy. *National geographic research* 2,464-472

Ford, R. C., Van Iten, H. & Clark, G. R. (2016). Microstructure and composition of the periderm of conulariids. *Journal of Paleontology* 90 (3), 389–399.

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.

Gehling, J.G. (2000). Environmental interpretation and a sequence stratigraphic framework for the terminal Proterozoic Ediacara Member within the Rawnsley Quartzite, South Australia. *Precambrian Research*. 100, 65–95

Germs, G. J. B. (1972). New shelly fossils from Nama Group, South West Africa. *American Journal of Science* 272, 752-761.

Grant, S. W. F. (1990). Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossil for the terminal Proterozoic. *American Journal of Science* 290-A, 261-294.

- Grazhdankin, D., (2004). Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution. *Paleobiology* 30(2), 203–221.
- 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.
- 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.
- Hoffman, P.F., (1999). The break-up of Rodinia, birth of Gondwana, true polar wander and the snowball Earth. *Journal of African Earth Sciences*. 28, 17–33.
- Hoffman, P.F.; Schrag, D.P. (2002). The snowball Earth hypothesis: testing the limits of global change. *Terra Nova* 14(3), 129-155.
- 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.
- Holz M. & Schultz C.L. (1998). Taphonomy of the south Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia* 31, 335-345
- 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.
- 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.
- Jackson, S. E., Pearson, N. J., Griffina, W.L. & Belousova, E. A. (2004). The application of laser ablation-inductively coupled plasma-mass spectrometry to in situ U–Pb zircon geochronology. *Chemical Geology* 211, 47-69.
- Janssens, K., Vittiglio, G., Deraedt, I., Aerts, A., Vekemans, L., Vincze, L., Wei, F., Deryck, I., Schalm, O., Adams, F., *et al.* (2000). Use of Microscopic XRF for

Non-destructive Analysis in Art and Archaeometry. X-Ray Spectrometry 29, 73-91.

Jarms, G. & Morandini, A. C. (2002). Experiments in nature and laboratory observations with *Nausithoe aurea* (Scyphozoa: Coronatae) support the concept of perennation by tissue saving and confirm dormancy. *Biota Neotropica* 2(2), 1-12.

Jarms, G., Bamstedt, U., Tiemann, H., Martinussen, M.B. & Fossa, J.H. (1999). The holopelagic life cycle of the deep sea medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). *Sarsia* 84, 55–65.

Jarms, G. (1991). Taxonomic characters from the polyp tubes of coronate medusae (Scyphozoa, Coronatae). *Hydrobiologia* 216/217, 463-470.

Jensen, S., Droser, M.L. & Gehling, J.G. (2006). A critical look at the Ediacaran trace fossil record. In *Neoproterozoic Geobiology* (Xiao, S. and Kaufman, A.J., eds), pp. 115–157, Springer

Knoll, A. H. & Lahr, Daniel J. G. (2016). *Fossils, feeding, and the Evolution of Complex Multicellularity*. In: Karl J. Niklas, Stuart A. Newman. (Org.). *Multicellularity: Origins and Evolution*. 1ed. Boston: MIT Press, 2016, v. 1, p. 3-16.

Knoll, A. H., Javaux, E. J., Hewitt, D. & Cohen, P. (2006b). Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 361, 1023-1038

Knoll, A.H., Walter, M., Narbonne, G., Christie-Blick, N. (2006a). The Ediacaran Period: A New Addition to the Geologic Time Scale. *Lethaia* 36(1), 13-30.

Kudryavtsev, A.B., Schopf, J.W., Agresti, D.G. & Wdowiak, T.J. (2001). In situ laser-Raman imagery of Precambrian microscopic fossils. *PNAS* 98(3), 823-826.

Landing, E., Antcliffe, J.B., Geyer, G., Kouchinsky, A. & Bowser, S.S. (2018). Early evolution of colonial animals (Ediacaran Evolutionary Radiation–Cambrian Evolutionary Radiation–Great Ordovician Biodiversification Interval). *Earth-Science Reviews* 178, 105-135.

Leme, J. M. (2006). Análise cladística dos conulários (Neoproterozóico-Triássico): caracterizando e definindo o escopo de um enigmático grupo de cnidários extintos. Programa de Pósgraduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 107 pp.

Leme, J. M., Simões, M. & Van Iten, H. (2010). *Phylogenetic Systematics and evolution of conulariids*. Saarbrücken: Lap Lambert. Academic Publishing GmbH & Co., 49 p.

- 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.
- Lenton, T.M., Boyle, R.A., Poulton, S.W., Shields-Zhou, G.A. & Butterfield, N.J. (2014). Co-evolution of eukaryotes and ocean oxygenation in the Neoproterozoic era: *Nature Geoscience* 7, 257-265.
- Marques, A. C. & Collins, A. G. (2004). Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology* 123, 23–42.
- Mccoy, V.E., Young, R.T. & Briggs, D.E.G. (2015). Factors Controlling Exceptional Preservation in Concretions. *Palaios* 30(4), 272-280
- McManus, J. F. (1946). Histological demonstration of mucin after periodic acid. *Nature*, 158, 202.
- Mendoza-Becerril, M. A., Maronna, M. M., Pacheco, M. L. A. F., Simões, M. G., Leme, J. M., Miranda, L. S., Morandini, A. C. & Marques, A. C. (2016). An evolutionary comparative analysis of the medusozoan (Cnidaria) exoskeleton. *Zoological Journal of the Linnean Society* 178(2), 206-225.
- Menon, L.R, McIlroy, D., Liu, A.G. & Brasier, M.D. (2016). The dynamic influence of microbial mats on sediments: fluid escape and pseudofossil formation in the Ediacaran Longmyndian Supergroup, UK. *Journal of the Geological Society* 173, 177–185.
- Mills, D. B., Ward., L. M., Jones, C. A., Sweeten, B., Forth, M., treusch, A. H. & Canfield, D. E. (2014). Oxygen requirements of the earliest animals. *PNAS* 111, 4168–4172
- Moore, R. C. & Harrington, H. J. (1956). Conulata. C. Moore & H. J. Harrington *Coelenterata*, Part F of R. C. Moore (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America, New York and University of Kansas: Lawrence, 54–66.
- Morandini, A. C. & G. Jarms. (2010). Identification of coronate polyps from the Arctic Ocean: *Nausithoe weneri* Jarms, 1990 (Cnidaria, Scyphozoa, Coronatae), with notes on its biology. *Steenstrupia* 32 (1), 69–77. Copenhagen, Denmark. February 2010. ISSN 0375-2909.
- Morandini, A. C. & Jarms, G. (2012). Discovery and redescription of type material of *Nausithoe simplex* (Kirkpatrick, 189), comb. Nov. (Cnidaria: Scyphozoa: Coronatae: Nausithoidae) from the North Atlantic. *Zootaxa*, 3320, 61-68, ISSN:1175-5326.

Mowry, R. W. (1963). The special value of methods that color both acidic and vicinal hydroxyl groups in the histochemical study of mucins, with revised directions for the colloidal iron stain, and the use of alcian blue 8GX and their contributions with the periodic acid-Schiff reaction. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 106, 402-423.

Muscente, A.D., Boag, T.H., Bykova, N. & Schiffbauer, J.D. (2017) Environmental disturbance, resource availability, and biologic turnover at the dawn of animal life. *Earth-Science Reviews* 177, 248-264.

Narbonne G. M., Saylor B. Z., & Grotzinger J. P. (1997). The youngest Ediacaran fossils from southern Africa. *Journal of Paleontology* 7, 953–969

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. & Gehling, J.G. (2003) Life after snowball: the oldest complex Ediacaran fossils. *Geology* 31, 27–30

Neuville, D. R., de Ligny, D. & Henderson, G. S. (2014). Advances in Raman Spectroscopy Applied to Earth and Material Sciences. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 78, 509-541

Nogueira, A. C. R. & Riccomini, C. (2006). O grupo Araras (Neoproterozoico) na parte norte da Faixa Paraguai e sul do craton amazônico, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 36(4), 576-587.

Nogueira, A. C. R. A plataforma carbonática Araras no sudoeste do Cráton Amazônico, Mato Grosso: estratigrafia, contexto paleoambiental e correlação com os eventos glaciais do Neoproterozóico. 2003. Tese (Doutorado em Geociências IGC-USP. São Paulo

Oliveira, R. S. Depósitos de rampa carbonática neoproterozóica do Grupo Corumbá, região de Corumbá, Mato Grosso. 2010, 105 f. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará, 2010.

Osés, G. L., Parry, L. , Silva, E. F., Leme, J. M., Bidola, P., Sampaio, G., Herzen, J., Pfeiffer, F., Iten, H. V., Simoes, M. G., Marques, A. C., Pacheco, M. L. A. F. Recent advances on the investigation of *Corumbella weneri* (Late Ediacaran). In: International Symposium on the Ediacaran-Cambrian Transition, 2017, St. John's. Abstract Volume, 2017. p. 88-88.

Osés, G. L., Petri, S., Voltani, C. G., Prado, G. M. E. M., Galante, D., Rizzutto, M. A., Rudnitzki, I. D., da Silva E. P., Rodrigues, F., Rangel, E. C., Sucerquia, P. A., Pacheco, M. L. A. F. (2017). Deciphering pyritization-kerogenization gradient for fish soft-tissue preservation. *Scientific Reports*, 7, 1468.

Osés, G.L., Petri, S., Becker-Kerber, B., Romero, G.R., Rizzutto, M.dA., Rodrigues, F., Galante, D., da Silva, T.F., Curado, J.F., Rangel, E.C., Ribeiro, R.P. & Pacheco MLAF. (2016) Deciphering the preservation of fossil insects: a case study from the Crato Member, Early Cretaceous of Brazil. *PeerJ* 4:e2756

Pacheco, M. L. A. F., Galante, D., Rodrigues, F., Leme, J. M., Bidola, P., Hagadorn, W., Stockmar, M., Herzen, J., Rudnitzki, I.D., Pfeiffer, F. & Marques, A.C. (2015). Insights into the Skeletonization, Lifestyle, and Affinity of the Unusual Ediacaran Fossil *Corumbella*. *PLoS ONE* 10(3).

Pacheco, M. L. A. F., Leme, J. M & Machado, A. F. (2011). Taphonomic analysis and geometric modelling for the reconstitution of the Ediacaran metazoan *Corumbella weneri* Hahn *et al.* 1982 (Tamengo Formation, Corumbá Basin, Brazil). *Journal of Taphonomy* 9(4), 269–283.

Pacheco, M.L.A.F. Reconstituição morfológica e análise sistemática de *Corumbella weneri* Hahn *et al.* 1982 (Formação Tamengo, Ediacarano, Grupo Corumbá), Mato Grosso do Sul), Brasil: implicações paleoecológicas e tafonômicas. Tese de Doutorado – Universidade de São Paulo.

Papineau, D. (2010). Global Biogeochemical Changes at Both Ends of the Proterozoic: Insights from Phosphorites. *Astrobiology* 2, 165 – 181.

Parry, L., Boggiani, P.C., Condon, D., Garwood, R., Leme, J.L., McIlroy, D., Brasier, M.D., Trindade, R., Campanha, G.A.C., Pacheco, M.L.A.F., Diniz, C.Q.C. & Liu, A.G. (2017) Ichnological evidence for meiofaunal bilaterians from the terminal Ediacaran and earliest Cambrian of Brazil. *Nature Ecology & Evolution*, 301.

Pearse, A.G.E. (1985). *Histochemistry, theoretical and applied*. Vol. 2: Analytical technology. Churchill Livingstone, London.

Penny, A. M., Wood, R., Curtis, A. Bowyer, F, Tostevin, R., & Hoffman, K. H. (2014). Ediacaran metazoan reefs from the Nama Group, Namibia. *Science* 344(6191), 1504-1506.

Pietro-Barajas, C.M., Valencia-Cantero, E. & Santoyo, G. (2018). Microbial mat ecosystems: Structure types, functional diversity, and biotechnological application. *Electronic Journal of Biotechnology* 31, 48-56.

Reed, S. J. B., (2005). *Electron Microprobe Analysis and Scanning Electron Microscopy in Geology* (2nd Ed.), Cambridge University Press.

Sala, O. *Fundamentos da espectroscopia Raman e no infravermelho*. 2009. São Paulo: Ed. Unesp. 2 e

Schiffbauer, J.D., Huntley, J.W., O'Neil, G.R., Darroch, S.A.F., Laflamme, M. and Cai, Y., (2016). The latest Ediacaran wormworld fauna: Setting the ecological stage for the Cambrian explosion. *GSA Today* 26, 4–11.

- Schopf J.W., Kudryavtsev A.B., Agresti D.G., Czaja A.D. & Wdowiak T.J. (2005). Raman imagery: a new approach to assess the geochemical maturity and biogenicity of permineralized Precambrian fossils. *Astrobiology* 5, 333–371.
- Sergeev, V. N. 2009. The distribution of microfossil assemblages in Proterozoic rocks. *Precambrian Research* 173, 212–222
- 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.
- Sperling, E. A., Frieder, C. A., Raman, A. V., Girguis, P. R., Levin, L. A., Knoll, A. H. (2013). Oxygen, ecology, and the Cambrian radiation of animals. *PNAS*, 110(33), 13446–13451.
- Swofford, D. L. (2001). PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4b10. Sinauer, Sunderland, New Jersey.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hozzowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R. F., Lazzari, V., Marixaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P., Zabler, S. (2006). Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A*. 83(2), 195–202.
- Taylor, P. D., James, N. P. & Phillips, G. (2014). Mineralogy of cheilostome bryozoans across the Eocene–Oligocene boundary in Mississippi, USA. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 94, 425–438
- 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. *Palaeontology* 35, 335–358.
- Van Iten, H. (1992b). Microstructure and growth of the conulariid test: implications for conulariid affinities. *Palaeontology* 36, 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., Simões, M. G., Marques, A. C. & Collins, A. G., (2006). 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., Marques, A. C., Leme, J. M., Pacheco, M. L. A. F., Simões, M. G. (2014), Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic–Cambrian history. *Palaeontology* 57, 677–690.

- Van Iten, H., Tollerton, V. P., Ver Straeten, C. A., Leme, J. M., Simões, M. G. and Rodrigues, S. C. (2012). Life mode of in situ *Conularia* in a Middle Devonian epibole. *Palaeontology* 56 (1), 29–48.
- Vinn, O. & Zatoń, M., (2012). Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomineralized organism *Cloudina* (Ediacaran): structural and ontogenetic evidences. *Carnets de Géologie* CG2012-A03, 39-47.
- Wacey, D. (2010). Stromatolites in the ~3400 Ma Strelley Pool Formation, Western Australia: examining biogenicity from the macro-to the nano-scale. *Astrobiology* 10(4), 381-395.
- Waggoner, B. (2003) The Ediacaran biotas in space and time. *Integrative and Comparative Biology*. 43, 104–113
- 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 the Ediacaran metazoan *Corumbella weneri*. *Geology* 40(8), 691-694.
- Warren, L. V., Quaglio, F., Simões, M. G., Gaucher, C., Riccomini, C., Poiré, D. G., Freitas, B. T., Boggiani, P. C. & Sial, A. N. (2017). *Cloudina*-*Corumbella*-*Namacalathus* association from the Itapucumi Group, Paraguay: Increasing ecosystem complexity and tiering at the end of the Ediacaran. *Precambrian Research* 298, 79-87
- Warren, L.V., Fairchild, T.R., Gaucher, C., Boggiani, P.C., Poiré, D.G., Anelli, L.E. & Inchausti, J.C.G. (2011). “*Corumbella* and in Situ *Cloudina* in Association with Thrombolites in the Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay.” *Terra Nova* 23 (6), 382–89.
- Warren, L.V., Quaglio, F., Riccomini, C., Simões, M.G., Poiré, D., Strikis, N.M., Anelli, L.E. & Strikis, P.C. (2014). The puzzle assembled: Ediacaran guide fossil *Cloudina* reveals an old proto-Gondwana seaway. *Geology* (Boulder, Colo.) 42, 391-394.
- Werner B. (1971). *Stephanoscyphus planulophorus* n. speceine neuer Scyphopolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus. *Helgoländer wiss. Meeresunters* 11, 120–140.
- Werner B. (1979). Coloniality in the Scyphozoa: Cnidaria. Pp.81–103 in Larwood G. & Rosen B. R. (eds) *Biology and Systematics of colonial organisms*. Academic Press, London, New York.
- Werner, B. (1967). *Stephanoscyphus Allman* (Scyphozoa, Coronatae), ein rezenter Vertreter der Conulata? *Paläontologische Zeitschrift* 41, 137–153.
- Werner, B. (1970). Contribution to the evolution in the genus *Stephanoscyphus* (Scyphozoa Coronatae) and ecology and regeneration qualities of

Stephanoscyphus racemosus Komai. – Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 18, 1-20.

Wood, R.A. (2011). Paleoeology 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.

Wood, R.A., Ivantsov, A.Y. & Zhuravlev, A.y. (2017). First macrobiota biomineralization was environmentally triggered. *Proceedings of Royal Society of London. B* 284: 20170059

Wurmbach, H. & Siewing, R. (eds) 1985. *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 2, 3. Aufl. — Fischer Verlag, Stuttgart.

Xiao S & Laflamme M. (2008). On the eve of animal radiation: Phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 31-40

Xiao, S. & Knoll, A.H. (2000). Phosphatized Animal Embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou, South China. *Journal of Paleontology* 74, 767-788.

Xiao, S., Muscente, A.D., Chen, L., Zhou, C., Schiffbauer, J.D., Wood, A.D., Polys, N.F. & Yuan X. (2014). The Weng'an biota and the Ediacaran radiation of multicellular eukaryotes. *National Science Review* 1, 498–520

Zhu, M., Zhuravlev, A. Y., Wood, R. A., Zhao, F., & Sukhov, S. S. (2017). A deep root for the Cambrian explosion: Implications of new bio-and chemostratigraphy from the Siberian Platform. *Geology* 45(5), 459-462.

9. Apêndice:

9.1 Appendix 1. List of characters and states.

Cellular and microstructural characters

- 1 – Cnidocil (0 – mobile; 1 – immobile).
- 2 – Mitochondrial DNA (0 – circular; 1 – linear).
- 3 – Gap junction plaques (0 – absent; 1 – present).
- 4 – Mesoglea (0 – non-cellular; 1 – cellular).
- 5 – Collagen structure (0 – homotrimerous; 1 – heterotrimerous).

Cnidome characters

- 6 – Cnidae (0 – absent; 1 – present).
- 7 – Stenoteles (0 – absent; 1 – present).
- 8 – Euryteles (0 – absent; 1 – present).
- 9 – Desmonemes (0 – absent; 1 – present).
- 10 – Mastigophores (0 – absent; 1 – present).
- 11 – Basitrichousisorhizas (0 – absent; 1 – present).
- 12 – Apotrichousisorhizas (0 – absent; 1 – present).
- 13 – Isorhizas (holotrichous or atrichous) (0 – absent; 1 – present).
- 14 – Heterotrichousanisorhizas (0 – absent; 1 – present).
- 15 – Birhopaloids (0 – absent; 1 – present).
- 16 – Rhopalonemes (0 – absent; 1 – present).

Life habit and symmetry characters

- 17 – Life habit (0 – benthic adults; 1 – planktonic adults).
- 18 – Symmetry (0 – radial; 1 – radial tetramerous; 2 – biradial).

Characters of reproduction

- 19 – Sexual condition (0 – hermaphroditic; 1 – gonochoric).
- 20 – Location of medusa formation (0 – lateral, budding from an entocodon; 1 – oral; 2 – direct development without polyp stage).
- 21 – Type of apical medusa formation (0 – strobilation; 1 – metamorphosis without transverse fission).
- 22 – Strobilation type (0 – polydisk; 1 – monodisk).

23 – Oocyte development (0 – oocytes develop without accessory cells; 1 – oocytes develop with accessory cells; 2 – oocytes develop within follicles; 3 – oocytes develop from uptake of somatic or other germ line cells).

24 – Spermatophore (0 – absent; 1 – present).

25 – Location of gonads (0 – gastrodermis; 1 – epidermis).

Characters of body organization

26 – Nectosome (0 – absent; 1 – present).

27 – Pneumatophore (0 – absent; 1 – present).

Characters of the planula

28 – Planula larva in the life cycle (0 – present; 1 – absent).

29 – Planula ciliation (0 – ciliated; 1 – non-ciliated).

30 – Number of endodermal cells of the planula (0 – varied number; 1 – constant, $n = 16$).

31 – Glandular cells in the planula (0 – absent; 1 – present).

32 – Nervous cells in the planula (0 – absent; 1 – present).

33 – Relationship between axes of planula and adult (0 – oral-aboral axis in the adult derived from the longitudinal axis of the planula; 1 – oral-aboral axis in the adult derived from the transverse axis of the planula).

Post planula characters

34 – Ephyrae (0 – absent; 1 – present).

35 – Actinula (0 – absent; 1 – present).

36 – Polypoid phase (0 – absent; 1 – present).

37 – Polymorphic polyps (0 – absent; 1 – present).

38 – Desmocytes (0 – present; 1 – absent).

39 – Periderm (0 – absent; 1 – limited to the basal area of body or to podocysts; 2 – present).

40 – Podocysts (0 – absent; 1 – present).

41 – Structure of polyp tentacles (0 – hollow; 1 – solid).

42 – Number of tentacular whorls (0 – one; 1 – 2 or more).

43 – Septa in polyp (0 – absent; 1 – gastrodermic folds present; 2 – present).

44 – Hydrotheca / gonotheca (0 – absent; 1 – present).

45 – Stomodeum (0 – absent; 1 – present).

46 – Organization of the nervous system (0 – in 1 or 2 nets; 1 – with nerve rings).

47 – Canal system (0 – absent; 1 – present).

48 – Gastrodermic musculature (0 – not organized in bunches; 1 – organized in bunches of gastrodermic origin; 2 – organized in bunches of ectodermic origin).

Medusoid characters

These characters apply to an adult life phase that typically follows an intermediate polyp stage. While homology between cnidarian medusoid phases has long been debated, the strong similarity in morphology of different medusae leads us to score these characters across the medusozoan groups. Anthozoa has no comparable life history phase and is scored accordingly throughout.

49 – Medusoid phase (0 – absent; 1 – present).

50 – Pedalium of coronate type (0 – absent; 1 – present).

51 – Rhopalia / rhopalioids (0 – absent; 1 – present).

52 – Complexity of rhopalium / rhopalioids (0 – simple hollow structures; 2 – rhopalia; 3 – rhopalia with complex eyes).

53 – Nerve ring(s) (0 – absent; 1 – one; 2 – two).

54 – Gastric filaments (0 – absent; 1 – present).

55 – Coronal muscle (0 – well developed; 1 – marginal and tiny).

56 – Pedalium of the cubozoan type (0 – absent; 1 – present).

57 – Velum (0 – absent; 1 – present).

58 – Umbrellar margin (0 – smooth and continuous; 1 – lobed).

59 – Tentacles (0 – absent; 1 – present).

60 – Tentacular bulbs (0 – absent; 1 – present).

61 – Statolith composition (0 – MgCaPO₄; 1 – CaSO₄).

62 – Septa (0 – absent; 1 – present).

63 – Septal shape (0 – straight; 1 – Y-shaped).

64 – Radial canals (0 – absent; 1 – present; 2 – present in the form of complex structures).

65 – Circular canal (0 – absent; 1 – partially present; 2 – fully present).

66 – Velarium (0 – absent; 1 – present).

67 – Coronal furrow (0 – absent; 1 – present).

68 – Gonadal location (0 – manubrium; 1 – radial canals).

69 – Statocysts (0 – absent; 1 – endodermic; 2 – ectodermic).

70 – Perradial “mesenteries” (0 – absent, 1 – present).

71 – Adult medusoid shape (0 – bell; 1 – pyramidal; 2 – cubic; 3 – actinuloid).

- 72 – Shape of horizontal cross-section (0 – circular; 1 – quadrate, i.e., with 4-parted symmetry).
- 73 – Urticant rings (0 – absent; 1 – present).
- 74 – Oral arms with suctorial mouths (0 – absent; 1 – present).
- 75 – Tentacular insertion (0 – umbrellar margin; 1 – away from the umbrellar margin).
- 76 – Manubrium (0 – absent; 1 – present).
- 77 – Nervous system organization (0 – GFNN absent; 1 – GFNN present).
- 78 – Structure of medusa tentacles (0 – hollow; 1 – solid).
- 79 – Tentacular morphology (0 – straight tentacles in their whole extension; 1 – tentacles with an angular inflection).
- 80 – Peronia (0 – absent; 1 – present).
- 81 – Ocelli (0 – absent; 1 – present).
- 82 – Peripheral system (0 – absent; 1 – present).
- 83 – Umbrellar furrow (0 – absent; 1 – present).
- 84 – Development of the umbrella (0 – fully developed; 1 – aboral cone).
- 85 – Number of tentacular whorls (0 – 1 whorl; 1 – 2 whorls).
- 86 – Velar canals (0 – absent; 1 – present).
- 87 – Frenulae (0 – absent; 1 – present).
88. Midline on polyp (0- absent; 1-present).
89. Transverse cross section of the polyp (0- circular; 1- quadratic).
90. Mineralized periderm (0- absent; 1- present).
91. Corner sulcus (0- absent; 1- present).
92. Pores and papillae alternating on polygonal plates (0- absent; 1- present).
93. Polypoid hardened septa (0- formed by the thickened theca; 1- formed by the insertion of alternate rings in the midline).

9.2 Appendix 2. Re-coded data matrix of characters. ?: unknown state; N: non-comparable; x/y: polymorphic.

TAXA	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	
Anthozoa	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	2	1	N	N	N	1	0	0	0	0	1	1	0
Stauromedusae	?	1	0	0	?	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	N	2	0	0	0	0	1	0	1
Conulatae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	1	?	?	0	0	?	?	?
Cubozoa	1	1	0	0	?	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	2	1	1	1	N	?	1	0	0	0	1	1	0
Coronatae	?	?	0	1	?	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Semaeostomeae	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Rhizostomeae	?	1	0	1	?	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0
Limnomedusae	1	1	?	0	?	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	N	N	3	0	1	0	0	1	1	0
Actinulida	?	?	?	0	?	1	1	1	?	0	0	0	1	0	0	0	1	N	1	2	N	N	?	0	1	0	0	0	N	N
Trachymedusae	?	1	1	0	?	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	N	1	2	N	N	3	0	1	0	0	1	1	0
Narcomedusae	?	?	?	0	?	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	N	1	2	N	N	3	0	1	0	0	1	1	0
Laingiomedusae	?	?	?	0	?	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	N	?	?	N	N	?	0	1	0	0	?	?	?
Leptothecata	1	1	?	0	?	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	2	1	0	N	N	3	0	1	0	0	1	1	0
Siphonophorae	1	1	1	0	?	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	N	N	?	0	1	1	1	1	1	0
Anthoathecata	1	1	1	0	?	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	2	1	0	N	N	3	0	1	0	0	1	1	0
Corumbella	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
TAXA	3	4	5	6																										
Anthozoa	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
Stauromedusae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	?
Conulatae	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	0	2	0	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Cubozoa	?	?	0	0	0	1	0	1	1	?	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0
Coronatae	?	?	0	1	0	1	0	1	2	0	1	0	2	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0
Semaeostomeae	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0
Rhizostomeae	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	N
Limnomedusae	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	N	2	0	0	0	1	0	1	0
Actinulida	N	N	N	0	0	0	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	1	0	0	N	?	0	?	0	N	0	1	0
Trachymedusae	0	0	0	0	1	0	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	1	0	0	N	2	0	0	0	1	0	1	0
Narcomedusae	0	0	1	0	1	0	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	1	0	0	N	?	0	0	0	1	1	1	0
Laingiomedusae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	N	?	0	?	0	1	1	1	1
Leptothecata	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	N	2	0	0	0	1	0	1	1
Siphonophorae	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	0	?	0	0	0	?	0	0	1	0	0	N	2	0	0	0	1	0	0	1
Anthoathecata	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	N	2	0	0	0	1	0	1	1
Corumbella	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
TAXA	6	7	8	9																										
Anthozoa	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	0	0			
Stauromedusae	N	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Conulatae	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Cubozoa	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1			
Coronatae	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Semaeostomeae	1	0	N	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhizostomeae	1	0	N	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	N	1	1	N	N	0	1	0	0	0	N	0	0			

