

**Extension of the record of Ediacaran fauna in South America: evidence of coexistence of soft body and calcified organisms at same paleoenvironmental context.**

**Lucas V. Warren, Thomas R. Fairchild, Claudio Gaucher, Paulo C. Boggiani, Daniel G. Poiré, Luiz E. Anelli.**

L. V. Warren, T. R. Fairchild, P. C. Boggiani, L. E. Anelli, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (USP), Rua do Lago, 562, São Paulo, SP, 05508-080, Brazil. C. Gaucher, Departamento de Geología, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. D. G. Poiré, Centro de Investigaciones Geológicas, UNLP-CONICET, calle 1, n. 644, 1900 La Plata, Argentina.

Os últimos 40 milhões de anos da era neoproterozoica são marcados pelo aparecimento de importantes grupos de organismos, destacando metazoários de corpo mole e calcificados, algas multicelulares macroscópicas e também as primeiras evidências de icnofósseis. Este curto período em que se processaram importantes eventos evolutivos na história da Terra sucede épocas de intensas glaciações, amplas variações no ciclo do C e O e também rifteamento do supercontinente Rodinia. A presença em escala global de depósitos sedimentares, assinaturas isotópicas e conteúdo fossilífero associados a este intervalo de tempo constituem os principais elementos de correlação que auxiliam na compreensão das profundas mudanças da passagem entre os períodos ediacarano e cambriano. O presente estudo apresenta a descrição da primeira assembléia de organismos ediacaranos presente na América do Sul, preservados como restos e moldes em calcários depositados em ambiente plataformal raso do Grupo Itapucumi, PY. O material descrito se destaca pela associação de organismos esqueletais, como *Cloudina* e *Corumbella*, restos de possíveis algas calcárias e organismos de corpo mole, evidenciados pela presença de icnofósseis de locomoção e possivelmente exemplares do gênero *Nimbria*. A existência de uma assembléia inédita caracterizada pela presença de fósseis comumente descritos em contextos paleoambientais distintos constitui a evidência da coexistência de organismos ediacaranos de corpo mole com os primeiros animais apresentando exoesqueleto mineralizado. Ademais, o presente material constitui um dos mais completos exemplos da associação fossilífera considerada percussora da *Small Shelly Fauna*, à exemplo do Grupo Nama, Namíbia e Grupo Miette, Canadá.

Durante as últimas décadas diversos estudos foram realizados ao redor do mundo buscando uma maior compreensão dos eventos bioevolutivos, tectônicos e climáticos ocorridos no final da era neoproterozóica. Supostas evidências de glaciações de baixa latitude (1, 2, 3, 4,5), intensos e rápidos processos de rifteamento e abertura de oceanos (6, 7, 8, 9, 10) e notadamente, o aparecimento de grande variedade de organismos macroscópicos (11, 12, 13), caracterizaram este período em que se processaram as mais intensas mudanças na dinâmica do planeta. Neste contexto, condições ambientais particulares possibilitaram o aparecimento de organismos macroscópicos de corpo mole, denominados fauna de ediacara, e outros com partes mineralizadas, considerados os percussores da *Small Shelly Fauna*. O aparecimento do exoesqueleto possivelmente representou um ganho evolutivo contra possíveis predadores e seguramente proporcionou mudanças marcantes na dinâmica ecológica da época (14).

A assembléia de organismos mineralizados, geralmente relacionada a ambiente de plataformas carbonáticas, é caracterizada pela presença do gênero *Cloudina* em associação com recifes estromatolíticos e trombolíticos e, raramente com fósseis do gênero *Namacalathus* (15, 14). Na maioria das ocorrências os fósseis estão associados à fácies de *packstones* e *grainstones* depositadas por ondas ou correntes de maré e são caracterizadas pela presença de indivíduos fragmentados e bioclastos detríticos (15, 16). Desta maneira, apesar da grande abundância no registro e ampla distribuição do fóssil *Cloudina*, são relativamente poucos os exemplos de organismos para-autoctones ou autóctones preservados *in situ*, como observado no Grupo Nama,



Namíbia e no Grupo Miette, Canadá (15, 14). É importante ressaltar que, apesar de outras ocorrências globais (17, 18, 19, 20), existe pouca variedade de organismos associados ao gênero *Cloudina*, a exemplo dos fósseis *Corumbella*, *Namapoikia*, *Conotubus* e algas calcárias (21, 22, 23, 24).

Na América do Sul, fósseis atribuídos ao gênero *Cloudina* são relatados no Brasil, Uruguai, Argentina e Paraguai, geralmente em ocorrências pontuais compondo associações para- autóctones monoespecíficas (17, 25, 26, 27, 28, 29, 30). As únicas descrições de assembléias fossilíferas constituídas por dois ou mais tipos de organismos foram realizadas em sucessões calcárias neoproterozóicas do Brasil e Uruguai. Nas descrições realizadas em *grainstones* da formação Tamengo (Grupo Corumbá, Brasil) é relatada a presença do gênero *Corumbella* (22), algas eucarióticas e microfósseis (28), possivelmente em associação com *Cloudina*. No grupo Arroyo del Soldado (Uruguai), a idade ediacarana é atestada pela presença deste gênero, também em comum ocorrência com abundante fauna de microfósseis (29). É importante ressaltar, no entanto, que nestas duas unidades os organismos fósseis ocorrem individualmente em diferentes níveis estratigráfico e em distintas localidades, dificultando quaisquer reconstruções ou interpretações paleoambientais sincrônicas.

Neste contexto, este trabalho constitui a primeira evidência paleoecológica no continente sul-americano da assembléia de distintos táxons de metazoários ediacaranos apresentando indivíduos *in situ* e em um mesmo contexto deposicional. A presença de fácies sedimentares carbonáticas, estruturas bioinduzidas interpretadas como trombólitos e diferentes organismos fósseis permite relacionar esta nova descoberta em sucessões calcárias no Paraguai (Grupo Itapucumi) com outras associações faunísticas unicamente descritas nos grupos Nama e Miette e nas formações Dengying e Wood Canyon (15, 20, 14, 24).

O Grupo Itapucumi (31, 32), ocorre na porção norte do Paraguai oriental e aflora como uma faixa alongada de direção N-S compondo uma extensa área a leste do rio Paraguai (Fig. 1A). As exposições que margeiam o Complexo Apa apresentam diferenças marcantes com os afloramentos do Grupo Itapucumi localizados a oeste, sugerindo tratar-se de uma unidade independente. Devido a ausência de estudos estratigráficos na região, neste trabalho permanece por prioridade o nome de Grupo Itapucumi, ressaltando que ainda são necessários trabalhos de revisão e redefinição litoestratigráfica na área. Ressalta-se ainda que a porção leste o Grupo Itapucumi apresenta características sedimentares e estratigráficas semelhantes à Formação Tamengo do Grupo Corumbá, possivelmente constituindo a continuação paraguaia desta unidade (33, 34).

Nas sucessões analisadas predominam fácies de *grainstones* maciços, laminados ou apresentando estratificação cruzada de pequeno porte e secundariamente, camadas heterolíticas. Intercalados a estas fácies ocorrem níveis centimétricos de brechas intra-formacionais, e camadas métricas de esteiras microbianas e trombólitos (Fig. 1B). Estas estruturas compõem níveis com grande extensão lateral, caracterizados pela presença de estruturas dômicas, localmente



irregulares, centimétricas a decimétricas apresentando preenchimento por lama carbonática e detritos entre as elevações (Fig. 1, K e L). Nestas áreas deprimidas é comum a presença de fragmentos de esteiras microbianas e dos próprios trombólitos, possivelmente ressecados por exposição subaérea e retrabalhados por correntes de fundo. Esta associação faciológica sugere a deposição em sistema plataformal carbonático proximal e raso, principalmente em planícies influenciadas por marés, localmente protegidas por litostromas trombolíticos.

A associação fossilífera associada é caracterizada principalmente por espécimes dos gêneros *Cloudina* e *Corumbella*, e também por exemplares de icnofossil e um dubiofossil aqui relacionado ao gênero *Nimbia*. Os exemplares descritos são indivíduos autóctones a para-autoctones, pouco fragmentados ou inteiros, depositados como bioclastos em pequenos canais de maré ou em depósitos de soterramento brusco, possivelmente associados a leques de sobrelavagem ou entrada de fluxos desconfinados em áreas protegidas de lagunas. Localmente, o transporte pouco significativo dos exemplares é evidenciado pela presença de assembléias de indivíduos inteiros encontrados nas calhas e baixios entre os domos formados por trombólitos. O pouco retrabalhamento destes fósseis também é atestado por feições tafonômicas como baixo grau de desarticulação e preservação das porções apicais dos cones de *Cloudina* (Fig. 1, C a F). Os exemplares de *Corumbella* ocorrem como fragmentos desarticulados centimétricos e escleritos dispostos randomicamente na matriz, sugerindo menor resistência ao transporte hidráulico que o exoesqueleto do gênero *Cloudina*.

O contexto sedimentar e tafonômico do Grupo Itapucumi se assemelha ao descrito para a associação *Cloudina-Namacalathus*, encontrada em recifes estromatolíticos nas plataformas carbonáticas dos grupos Nama e Miette (15, 14). A principal diferença entre estes depósitos reside na presença marcante de indivíduos preservados *in situ* e em posição de vida na associação do Grupo Itapucumi.

Do ponto de vista taxonômico, os fósseis de *Cloudina* são representativos da espécie *Cloudina lucianoi* e são comumente indivíduos inteiros, não fragmentados ou desarticulados, geralmente sem orientação preferencial e paralelos ou oblíquos ao acamamento. São fósseis tubulares ou levemente elípticos, retilíneos ou com curvatura pronunciada, apresentando comprimento entre 1,87 e 0,27 e largura variando entre mínimos e máximos de 0,10 e 0,35, respectivamente (Fig. 1, C, I e J). As estruturas mais diagnósticas visíveis são o arranjo das paredes em múltiplos pequenos cones encaixados (“*cone in cone*”) evidenciando simetria bilateral e presença de pequenas projeções das porções terminais dos cones indicando aumento de diâmetro para a extremidade externa (Fig. 1, D, E e F). Alguns exemplares apresentam preenchimento por calcita espática de granulação mais grossa que a da parede do tubo, sugerindo que a percolação e recristalização do carbonato tenha se dado com o corpo mole do organismo ainda dentro do esqueleto.

Os exemplares de *Corumbella* correspondem à espécie *Corumbella weneri*, e são representativos da porção exoesquelética de organismos possivelmente apresentando afinidade



com cnidários (35). Em geral, os espécimes descritos estão preservados como restos com provável composição quitino-fosfática (Fig. 1, G e H) e ocorrem como fragmentos desarticulados com comprimento entre 0,30 e 0,46 cm e largura variando entre 0,14 a 0,29 cm, ou como escleritos solitários sub-milimétricos. Os espécimes são caracterizados por tubos anelados aparentemente apresentando simetria radial, com pequena variação de diâmetro ao longo do eixo de maior comprimento. O espaçamento entre os anéis sempre é inferior a 0,18 cm.

O possível exemplar do gênero *Nimbia* ocorre concordante ao acamamento e é caracterizado por forma anelada com diâmetro de 0,66 por 0,86 cm, apresentando bordas em hiporelevo positivo e diâmetro de 0,17 cm. O anel semicircular apresenta alongação com razão entre os eixos maior e menor da ordem de 4:3 e tem uma pequena elevação elipsoidal na porção central de 0,38cm comprimento por 0,13 cm de largura (Fig. 1N). A forma semi-circular é interpretada como impressão de organismos de corpo mole, possivelmente gerada por pólipos de medusas (36, 37). O icnofóssil descrito é caracterizado por uma escavação horizontal, levemente curvilínea apresentando comprimento de 2,71 cm e largura variando desde mínimos de 0,25 cm em uma das extremidades até máximos de 0,53 cm na outra. Apresenta uma alongação em hiporelevo positivo que divide de maneira não simétrica a escavação em duas partes com relevo negativo sugerindo padrão bilobado (Fig. 1M). A forma não possui bifurcação ou ornamentação interna observáveis. Este exemplo de icnofóssil é interpretado preliminarmente como icnito de locomoção gerado por organismos alongados de corpo mole, vágeis bentônicos epifaunais, possivelmente anelídeos.

Estão também presentes fragmentos milimétricos e centimétricos não identificáveis depositados nas depressões entre as estruturas dômicas dos trombólitos. Em algumas destas concentrações, os bioclastos apresentam forma alongada tubular (Fig.1O), variação de espessura entre as porções intermediárias e apicais com paredes não ornamentadas sugerindo tratar-se de possíveis algas calcárias (28).

Os dados aqui apresentados constituem a primeira evidência inquestionável da assembléia *Cloudina-Corumbella* em plataformas carbonáticas associadas com recifes trombolíticos, inclusive apresentando grande quantidade de fosseis *in situ*. A ocorrência conjunta destes organismos, unicamente aventada para o Grupo Miette (14) é agora confirmada enriquecendo o conhecimento paleoecológico e biogeográfico das assembléias ediacaranas, à exemplo das distintas associações encontradas no Grupo Nama e nas formações Dengying e Wood Canyon (15, 20, 24). A presença de icnofósseis de locomoção e possíveis exemplares do gênero *Nimbia* oclusa sugere a coexistência de organismos ediacaranos de corpo mole e com exoesqueleto, como os gêneros *Cloudina* e *Corumbella*. Esta associação evidencia afinidades ecológicas entre estes tipos de animais e permite, a priori, questionar o suposto antagonismo

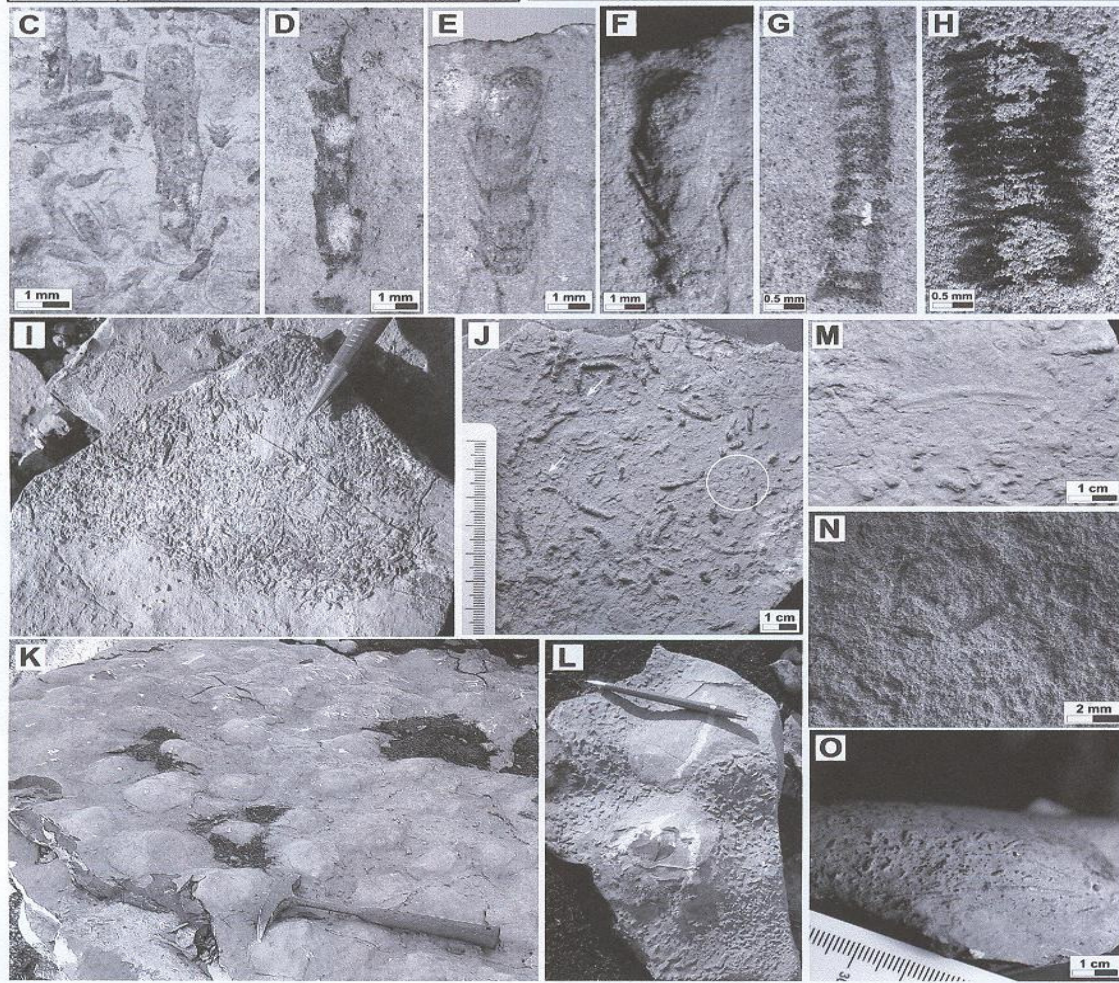
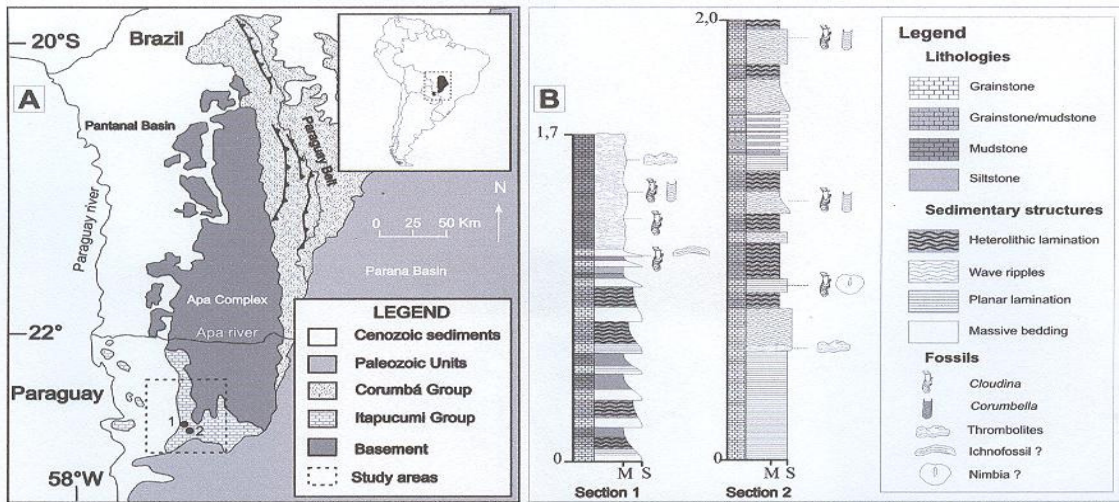


ambiental refletido nas sucessões faciológicas até então associadas a estes dois tipos de organismos. A inédita descrição no continente sul americano deste tipo de assembléia fóssil também constitui o mais completo e um dos mais importantes marcos bioestratigráficos da porção SW do supercontinente Gondwana, a exemplo das ocorrências anteriormente descritas no Brasil, Argentina e Uruguai (17, 28, 29).

## References and Notes

1. B.J.J. Embleton and G.E. Williams, *E. P. Sci. Let.*, **79**, 419 (1986).
2. J.L. Kirschvin, in *The Proterozoic Biosphere – A Multidisciplinary Study*, J.W.Schopf and C. Klein, Eds. (Cambridge, 1992), pp. 51-52.
3. A.J. Kaufman, A.H. Knoll and G.M. Narbonne, *Prec. Research*, **73**, 251 (1997).
4. P.F. Hoffman, *et al.*, *Science*, **281**, 1342 (1998).
5. P.F. Hoffman, *et al.*, *Terra Nova*, **14**, 129 (2002).
6. P.F. Hoffman, *Science*, **252**, 1405 (1991).
7. P.F. Hoffman, *J. of Afr. E. Sci.*, **28**, 17 (1999).
8. H.G. Cordani *et al.*, *Gond. Research*, **6**, 275 (2003).
9. N. Eyles. and N. Januszczak, *E. Sci. Rev.* **65**: 1 (2004).
10. N. Eyles. and N. Januszczak, *Bas. Research*, **19**, 179(2007).
11. J.P. Grotzinger *et al.*, *Science*, **270**, 598 (1995).
12. A.H. Knoll and S.B. Carroll, *Science*, **284**, 2129 (1999).
13. K. Grey *et al.*, *Geology*, **31**: 459 (2003).
14. H.J. Hofmann and E.W. Mountjoy, *Geology*, **29**, 1091 (2001).
15. J.P. Grotzinger *et al.*, *Paleobiology*, **26**, 334 (2000).
16. J.E. Amthor *et al.*, *Geology*, **31**, 431 (2003).
17. E.L. Yochelson and H.E. Herrera, *Ameghiniana*, **11**, 283 (1974).
18. S. Conway-Morris *et al.*, *Am. J. Sci.*, **290**, 245 (1990).
19. S.W.F. Grant, *Am. J. Sci.*, **290**, 261 (1990).
20. J.W. Hagadorn and B. Waggoner, *J. of Paleo.*, **74**, 349 (2000).
21. G.J.B. Germs, *Am. J. Sci.*, **272**, 752 (1972).
22. G.Hahn *et al.*, *Geol. Palae.*, **16**, 1 (1982).
23. R.A. Wood *et al.* *Science*, **296**, 2383 (2002).
24. H. Hong *et al.*, *Geol. J.*, **42**, 263 (2007).
25. G. Hahn and H.D. Pflug, *Lethaea*, **65**, 413 (1985).
26. M.F. Zaine and T.R. Fairchild, *Ana. Aca. Bras. Cie.*, **57**, 130 (1985).
27. M.F. Zaine and T.R. Fairchild, in 10th Congr. Paleo. Bras., Rio de Janeiro, Brazil, *Anais*, 797 (1987).
28. M.F. Zaine, *Unpublished Ph.D thesis* (Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil, 1991).
29. C. Gaucher, *Beringeria*, **26**, 1 (2000).
30. P.C. Boggiani and C. Gaucher, in 1<sup>st</sup> Symposium on Neoproterozoic - Early Paleozoic Events in SW-Gondwana, São Paulo, Brazil, *Extended Abstracts*, 13 (2004).
31. H.J. Harrington, in *Contribuciones Científicas Serie E Geologia*, Facultad de Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales de Buenos Aires, **82** (1950).
32. F. Wiens, *Clausthaler Geowissenschaftliche Dissertationen*, 19 (1986).
33. H. Putzer, *Geologie Von Paraguay* (Gebrüder Borntraeger, Berlin – Nikolassee, Germany, 1962).
34. F.F.M. Almeida, 1965, *Geologia da Serra da Bodoquena* (Mato Grosso), Brasil (Bol. de Geol. e Mineral. Depto. Nac. de Prod. Min., Brasília, Brazil, 1965).
35. L.E. Babcock *et al.* *Palaeog., Palaeocl, Palaeoe.*, **220**, 7 (2005).
36. M.A. Fendokin, *Paleontologicheskii Zhurnal*, **2**: 7 (1980).
37. M.A. Fendokin, in *Naukova Dumka*, V.A. Velikanov, E.A. Aseeva., M.A. Fendokin, Eds. (*Akademya Nauk Ukrainskoy SSR*, Vened Ukrainy: Kiev, USSR, 1983), pp. 128.







## Legend

**Fig. 1.** Locality map (A), stratigraphic sections (B) and fossils (C to O) from the Ediacaran-age Itapucumi Group, central-east Paraguay. (C to F) Close ups photographs of *Cloudina lucianoï* showing cone-in-cone pattern. (G, H) Close ups photographs of fragments of *Corumbella weneri*. (I) Outcrop photograph showing coquina of *C. lucianoï* in a shallow trough. (J) Photograph showing coquina of *C. lucianoï* whit *in situ* specimens indicated by arrows and circles. (K and L) Outcrop photograph of trombolites. Note the presence of small microbialite clasts in the irregular depression between domes and elevations. (M) Close up photograph of bed-parallel trace fossil associated whit *in situ* *C. lucianoï*. (N) Close up of discoid fossil with small ellipsoidal elevation at the central portion, similar to *Nimbia*. (O) Close up of conical tubular fossils fragments suggesting form affinities with calcareous algae.