unesp

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS E MEIO AMBIENTE

PALEONTOLOGIA DA PASSAGEM EDIACARANO-CAMBRIANO NA FORMAÇÃO TAGATIYA GUAZÚ, GRUPO ITAPUCUMI (GONDWANA OCIDENTAL), NE DO PARAGUAI

Lucas Inglez

Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Campus de Rio Claro

Rio Claro/SP
2023

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

"Júlio de Mesquita Filho"

Instituto de Geociências e Ciências Exatas

Campus de Rio Claro

LUCAS INGLEZ

PALEONTOLOGIA DA PASSAGEM EDIACARANO-CAMBRIANO NA FORMAÇÃO TAGATIYA GUAZÚ, GRUPO ITAPUCUMI (GONDWANA OCIDENTAL), NE DO PARAGUAI

Tese de doutorado apresentado ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas do Campus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Geociências e Meio Ambiente.

Orientador: Prof. Dr. Lucas Verissimo Warren

Rio Claro – SP

2023

I51p

Inglez, Lucas

Paleontologia da passagem Ediacarano-Cambriano na Formação Tagatiya Guazú, Grupo Itapucumi (Gondwana Ocidental), NE do Paraguai / Lucas Inglez. -- Rio Claro, 2023

278 f. : il., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro

Orientador: Lucas Veríssimo Warren

1. Paleontologia. 2. Bioestratigrafia. 3. Tafonomia. 4. Icnologia. 5. Ediacarano. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

IMPACTOS DA TESE

Esta tese discute temas relacionados às origens e padrões de diversificação inicial do Reino Animal, os quais ocorreram durante a passagem dos éons Proterozoico e Fanerozoico. Tal discussão é feita com base na avaliação da diversidade e distribuição paleoambiental de organismos fósseis e seus vestígios em um sítio paleontológico específico.

Esta pesquisa paleontológica faz uso de ferramentas fornecidas pelos campos da geologia, sedimentologia, estratigrafia, biologia sistemática, zoologia e paleoecologia, podendo ser incluída no campo das ciências básicas com uma abordagem histórica. Assim sendo, seus principais impactos são mais facilmente medidos em termos de suas implicações teórico-científicas, apenas tangenciando potenciais impactos sociais e não apresentando qualquer impacto econômico.

Dentre os impactos científicos pode-se incluir a caracterização dos padrões de distribuição estratigráfica (temporal) e faciológica (paleoambiental) dos organismos fósseis do sítio estudado. A primeira demonstrando o sugestivo caráter transicional (não abrupto) do processo de desenvolvimento dos primeiros ecossistemas marinhos dominados por animais. O segundo contribuindo com ideias relativas ao ambiente e modo de vida destes organismos. Assim sendo, esta tese deve ser de potencial relevância para pesquisadores interessados neste contexto paleobiológico.

Entre os potenciais impactos de cunho social, lista-se aqueles associados a produção de novos conhecimentos sobre a história da vida na Terra, os quais permitem que nos debrucemos sobre questões existenciais relacionadas às origens das formas de vida complexas (que incluem humanos). Além disso, ao fornecer vislumbres da diversidade da vida no passado geológico da Terra, e das trajetórias evolutivas trilhadas por distintas linhagens, estudos paleontológicos em geral, têm o potencial de fomentar na sociedade a percepção da importância de se preservar e recuperar a diversidade biológica do presente.

IMPACTS OF THE THESIS

This thesis discusses themes related to the origin and early diversification patterns of the Animal Kingdom, which took place during the period spanning the latest Proterozoic and earliest Phanerozoic eons. It approaches the issue by evaluating the diversity, and paleoenvironmental distribution of fossil organisms and their traces in one specific geological site.

This paleontological research utilizes tools provided by geology, sedimentology, stratigraphy, systematic biology, zoology, and paleoecology. It is included within a field of basic sciences with a historical approach. Thus, its main impacts can more easily be addressed in terms of their scientific effects, only indirectly touching potential social impacts, and not having any potential economic impact.

In terms of its scientific impacts, one may include the characterization of the stratigraphical (temporal) and faciological (paleoenvironmental) distribution of fossils in the study site. The first demonstrates a suggestive transitional (non-abrupt) signal regarding the process of development of modern-style, animal-dominated marine ecosystems. The latter contributes to insights into where (paleoenvironment) and how (paleoecology) these ancient animals lived. As such, this thesis may be of potential relevance to researchers interested in this particular paleobiological context.

Potential social impacts can be listed among those associated with the production of knowledge concerning the history of life on the planet we inhabit. This allows the assessment of existential questions on the topic of the deep-time origins of complex life (that includes humans). In addition, by providing a picture of past biological diversity and the paths different lineages trailed throughout their history, paleontological studies, in general, have the potential to further the appreciation of society for the preservation and recovery of present-day biodiversity.

LUCAS INGLEZ

PALEONTOLOGIA DA PASSAGEM EDIACARANO-CAMBRIANO NA FORMAÇÃO TAGATIYA GUAZU, GRUPO ITAPUCUMI (GONDWANA OCIDENTAL), NE DO PARAGUAI

Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas do Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Geociências

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Lucas Veríssimo Warren (presidente)

Prof. Dr. Thomas Rich Fairchild

Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

Profª Drª Renata Guimarães Netto

Profª Drª Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco

Conceito: Aprovado.

Rio Claro/SP, 28 de abril de 2023

A minha mãe, que tanto me incentivou, a minha irmã, quem admiro tanto, a minha tia-avó que tinha tantas enciclopédias, e a todas as professoras e professores, que me ajudaram a ver a beleza do mundo natural.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar gostaria de agradecer ao meu orientador o Prof. Dr. Lucas V. Warren, por todo apoio e parceria oferecida ao longo de todos os anos entre meu mestrado e doutorado. Em especial, agradeço a ele pelo treinamento técnico fornecido em termos do "*modus operandi*", inerente ao fazer científico, da forma como ele está estruturado.

Em segundo lugar, agradeço imensamente a todo suporte, amizade, parceria, apoio e incentivo da Dra. Juliana Okubo. Sem sua amizade e companheirismo, o processo de doutoramento teria sido ostensivamente mais árduo.

Agradeço também ao auxílio, avaliação crítica e orientação prestados pela Profa. Dra. Renata Netto, essenciais para a caracterização icnotaxonômica do material de estudo, e escrita do artigo em anexo nesta tese.

Pela ajuda com a coleta de dados de campo, agradeço ao Prof. Dr. Luciano Alessandretti, à Dra. Luana de Moraes, ao Prof. Dr. Bernardo de Freitas e ao Me. Gabriel Antunes. Mais importante, à *Indústria Nacional del Cemento* (INC) do Paraguai e em especial ao Engenheiro Alberto Arias, pelo acesso a área de estudo e todo suporte logístico e receptividade durante as atividades de campo.

Em termos técnicos, agradeço ainda ao Dr. Mitsuru Arai e ao Prof. Dr. Dimas Dias-Brito, pelo auxílio relativo ao uso dos microscópios petrográficos da UnesPetro. Ao técnico Nelson (Júnior), pela ajuda e paciência no processo de preparo de amostras para petrografia. Ao Prof. Dr. Marcello Simões e Me. Mariza Rodrigues, pelo auxílio com o registro fotográfico de parte dos icnofósseis. Ao Prof. Dr. Mário Assine pela permissão de uso de equipamentos do Laboratório de Estudos Estratigráficos (LESTE-DG, Unesp). E ainda, ao Dr. Bruno Becker-Kerber, pela ajuda com as análises de Espectroscopia Raman. Também agradeço à Rosângela (da secretaria da pós-graduação) e à Márcia (do setor de limpeza), por garantirem o funcionamento do prédio da pós-graduação (até o início de 2023), e por todo auxílio técnico e burocrático relativos ao uso do mesmo.

À Profa. Dra. Rosemarie Rohn, agradeço por nossas conversas, seus conselhos e agradáveis atividades de campo. O compartilhamento de sua experiência contribuiu não apenas com minha formação como paleontólogo, como também com minha experiência docente, a qual considero parte fundamental de minha formação como doutor.

Aos meus amigos e colegas, Marcela Aragão, Antônio Lima, Bernardo Peixoto, Silvia Real, Bruna Santos, Jeferson das Virgens e José Augusto, agradeço pelas conversas, apoio emocional e parceria durante diferentes etapas da minha pós-graduação. Neste sentido, e com especial destaque, agradeço a Marly Silva, companheira de luta e companhia inestimável em momentos de grande isolamento. Igualmente em lugar de evidência, agradeço a Natasha Marteleto, minha amizade mais antiga e que, mesmo do outro lado do mar, esteve presente em tantos momentos, com risadas, conversas e trocas científicas. Também agradeço às tantas conversas, elucubrações, discussões filosóficas, e vivências, possíveis graças à amizade de Nat. Ainda no início de meu doutorado, nossa parceria ressignificou muitas das minhas aspirações como pessoa e cientista.

Aos meus companheiros da República Noea, Moisés, Tainan, Victor Hugo, Marcos, Bruno, Vinícius Destefani, Vinícius Toledo e Murilo Pasking agradeço pelo acolhimento em uma das fases mais difíceis dos anos de 2020-2023.

Também, sem dúvidas à Alexandra Elbakyan, pelo auxílio com o acesso a diversas fontes bibliográficas.

Ainda, agradeço imensamente à minha mãe, Claudia Inglez e irmã, Mariana Inglez pelo apoio emocional e compreensão por todos os sacrifícios que tive de fazer para completar esta fase de minha formação acadêmica.

Por fim, segue abaixo meus agradecimentos às agências de fomento, as quais forneceram bolsas de doutorado (Capes e CNPq) e financiaram a coleta de dados em campo e análises laboratoriais (FAPESP e CNPq), expressos de acordo com o modelo exigido:

- Processo nº 2018/26230-6, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)
- Processo nº 153743/2019-0, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)
- O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

RESUMO

Os estágios terminais do Período Ediacarano (565-538 Ma) foram palco de profunda reestruturação ecossistêmica, associada a irradiação de organismos multicelulares e o aparecimento de animais bilatérios no registro fóssil. Dentre as importantes novidades evolutivas ocorridas durante a transição Ediacarano-Cambriano, tem-se o aparecimento de táxons bentônicos esqueletizados e o aumento na abundância e disparidade morfológica (denotando maior complexidade ecológica e comportamental) das estruturas de bioturbação. Neste contexto, e com idade mínima de 536 Ma, a Formação Tagatiya Guazú (FTG) (Grupo Itapucumi) no nordeste do Paraguai, contém abundante conteúdo fóssil esqueletal, bem como inédita assembleia de icnofósseis. Deste modo, esta tese tem por objetivos principais: 1) caracterizar a diversidade taxonômica da assembleia fóssil; 2) posicionar estratigraficamente as associações fossilíferas, caracterizando sua distribuição em distintas fácies e estilos preservacionais; 3) caracterizar as estruturas de bioturbação em termos de sua icnodiversidade e 4) discutir as implicações paleoecológicas e bioestratigráficas da assembleia. O detalhamento taxonômico permitiu o reconhecimento de *C. hartmannae*, *C.* cf. *carinata*, *Cloudina* sp., cf. *Zuunia chimidtsereni*, *Sinotubulites* sp. *Corumbella werneri*, cf. *Namacalathus hermanastes*, além de thalli de vendotaeniáceas e outros restos de macroalgas de afinidade incerta. Os fósseis ocorrem preferencialmente em fácies lagunares microbialíticas (depositadas em ambientes de inframaré rasa a inter- e supramaré) e, sua caracterização tafonômica qualitativa sugere preservação controlada por eventos de rápido soterramento, e precoce cimentação carbonática. Ambos os processos são indicados como essenciais para a alta qualidade de preservação de carapaças predominantemente orgânicas e delicadas, e de organismos de corpo mole como compressões carbonificadas. Em sentido ao topo do intervalo analisado foi notada expressiva diminuição na abundância e diversidade de táxons esqueletais, associada a mudança abrupta nos padrões de bioturbação. Enquanto na base, apenas estruturas suspeitas, irregulares e morfologicamente simples foram observadas, no topo são registrados níveis com abundantes icnofósseis (1-9% de índices de bioturbação nos planos de acamamento), com considerável icnodisparidade. Estes incluem icnotáxons atribuíveis a *Bergaueria hemisphaerica*., *Skolithos* isp., *Planolites* isp., cf. *Torrowangea* isp., *Treptichnus* isp., *Phycodes palmatus*, abundantes treptinideos e estruturas helicoidais (tipo-*Streptichnus*) além de raras pistas bilobadas rusophyciformes. Esta diversidade de planos arquiteturais sugere padrões de bioturbação mais típicos de ecossistemas terranovianos, do que aqueles reportados para o Ediacarano terminal. Assim, considerando 1) a ausência de hiatos estratigráficos expressivos na sucessão avaliada, 2) sua idade mínima de ~536 Ma, 3) a proximidade vertical de intervalos bioturbados e com abundantes fósseis tipicamente Ediacaranos, é reforçado o caráter proeminentemente gradacional das transformações faunísticas que marcaram a transição Ediacarano-Cambriano.

Palavras-chave: Limite Ediacarano-Cambriano, bioestratigrafia, tafonomia, icnologia, treptichnídeos, cloudinídeos

ABSTRACT

The terminal Ediacaran Period, spanning from 565-538 million years ago, was a time of significant ecological restructuring, linked to the emergence of diverse multicellular marine organisms, and the first appearance of bilaterian animals in the fossil record. Among important evolutionary novelties the Ediacaran-Cambrian Transition was marked by the appearance of skeletonized benthic taxa and the increase in abundance and disparity (denoting further ecological and behavioural complexity) of biotirbation structures. Within this context, the Tagatiya Guazú Formation (TGF) (Itapucumi Group) in northeastern Paraguay contains abundant fossil skeletal remains and an undescribed ichnofossil assemblage that date back to ~536 Ma ago. Thus, the main objectives of this thesis are to 1) characterize the taxonomic diversity of the fossil assemblage, 2) stratigraphically position the fossil associations, 3) describe the bioturbation structures, and 4) discuss their paleoecological and biostratigraphic implications. The taxonomic assessment of body fossils indicates the presence of *C. hartmannae*, *C.* cf. *carinata*, *Cloudina* sp., cf. *Zuunia chimidtsereni*, *Sinotubulites* sp., *Corumbella werneri*, cf. *Namacalathus hermanastes*, abundant thalli of vendotaeniaceans, as well as macroalgal remains of uncertain affinity. The fossils are predominantly distributed within microbialitic lagoonal facies (from shallow sub- to inter- and supratidal settings) and were preserved through events of rapid sedimentation and early carbonate cementation. Both processes are indicated as key for the high-quality preservation of both delicate, and predominantly organic carapaces, as well as for the soft tissues of macroalga as carbonaceous compressions. Towards the top of the stratigraphic interval a decrease in the abundance and diversity of body fossils is observed, along with an abrupt shift in the patterns of bioturbation. While the lower and middle parts of the succession display only morphologically simple and inconsistent structures, the uppermost interval contains abundant ichnofossils (Bedding Plane Bioturbation Indexes of ~1-9%), with considerable ichnodisparity. These include ichnotaxa such as *Bergaueria hemisphaerica*, *Skolithos* isp., *Planolites* isp., cf. *Torrowangea* isp., *Treptichnus pedum*, *Phycodes palmatus*, abundant treptichniids, potential helicoidal structures (*Streptichnus*-like), besides rare hypichnial bilobed rusophyciform burrows. The diversity of architectural designs suggests a bioturbation pattern more typical of Terraneuvian ecosystems than those reported for the terminal Ediacaran. Thus, given the 1) absence of stratigraphical hiatuses and sharp faciological shifts along the succession, 2) the recent geochronological data providing minimum age of ~536 Ma for the unit, and 3) the vertical association between trace fossil-bearing intervals and abundant typically Ediacaran skeletal metazoans, results reinforce the prominent gradational character of the major faunal turnovers that marked the Ediacaran-Cambrian Transition.

***Keywords*:** Ediacaran-Cambrian transition, bioestratigraphy, taphonomy, ichnology, trepitchnids, cloudiniids

ORGANIZAÇÃO DA TESE

O presente documento apresenta os resultados obtidos e discussões derivadas de pesquisas científicas iniciadas em 2018 pelo proponente desta tese. Esta é definida como preriquisito para obtenção do título de doutor, sendo organizada da seguinte forma:

O Capítulo 1 introduz brevemente o leitor ao tema de pesquisa, apresentando como a área de estudo se insere nas problemáticas da investigação.

O Capítulo 2 posiciona geograficamente a região de estudo, apresenta os objetivos da pesquisa e aborda em detalhe os métodos empregados para a obtenção e discussão dos resultados.

O Capítulo 3 resume o arcabouço teórico que contextualiza os objetos de estudo no quadro paleobiológico e evolutivo do intervalo de tempo estudado.

O Capítulo 4 apresenta o contexto geológico regional e local da área de estudo.

Os capítulos de 5 a 7 referem-se aos resultados da pesquisa, apresentando respectivamente os dados de paleontologia sistemática, estratigrafia, sedimentologia e tafonomia obtidos. A ordem dos capítulos foi estabelecida considerando a lógica de apresentação dos táxons fósseis (principal objeto de estudo), sua distribuição estratigráfica e faciológica, e aspectos específicos de sua preservação. Resultados referentes a icnologia são apresentados na forma de dois manuscritos escritos em língua inglesa, presentes nos anexos 1 e 2 deste volume.

O Capítulo 8 traz uma discussão integrada dos aspectos sedimentológicos, tafonômicos, paleoecológicos e bioestratigráficos. Estes permitiram a reconstituição paleoambiental do intervalo estratigráfico analisado e também suas implicações em termos bioestratigráficos.

Por fim, como Anexo 3, segue resumo expandido, publicado como "*short article*" na revista *Estudios Geologicos,* em 2019.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Localização e acesso à área de estudo. 14
Figura 2- Relação entre os registros fóssil e do relógio molecular dos principais grupos de Metazoa..... 26
Figura 3 – Representantes de corpo mole de assembleias fósseis ediacaranas 28
Figura 4 –Principais planos corporais e distribuições cronoestratigráficas simplificadas de organismos fósseis com esqueletos tubulares no intervalo de transição Ediacarano-Cambriano 33
Figura 5 – Alguns táxons consituintes da fauna esqueletal tubular do Ediacarano terminal. 39
Figura 6 – Mudanças evolutivas e padrões de bioturbação através da transição Ediacarano-Cambriano.. 41
Figura 7 – Icnofósseis e estruturas suspeitas do Ediacarano terminal.. 43
Figura 8 – Resumo das mudanças nos padrões de bioturbação ao longo da transição Ediacarano-Cambriano. 47
Figura 9– Contexto geológico da Faixa Paraguai.. 50
Figura 10 – Contexto geológico local e estratigrafia do Grupo Itapucumi. 55
Figura 11– Modelo deposicional proposto para o Grupo Itapucumi**.** 59
Figura 12 – Diversidade morfológica de *Cloudina hartmannae*.. 63
Figura 13 – *Cloudina hartmannae* com alto grau de sobreposição dos colarinhos..... 64
Figura 14 – *Cloudina* cf. *hartmannae* com proeminentes cristas longitudinais e deformação plástica. 66
Figura 15 *Cloudina* sp. com alta sinuosidade e possíveis ramificações. 71
Figura 16 – Possíveis espécimes de. *Zuunia chimidtsereni*.. 73
Figura 17 – Espécimes de cf. *Sinotubulites* sp.. 77
Figura 18 – Corte transversal de *Sinotubulites* cf. *baimatuoensis*..... 78
Figura 19 – Espécime inteiro de *Corumbella werneri* preservado achatado..... 81
Figura 20 – *Corumbella* cf. *werneri* com distintos estilos preservacioais.. 83
Figura 21 – Possíveis variantes preservacionais de *Corumbella werneri*. 85
Figura 22 – Espécimes com parede com estruturação tripartite em seção delgada (cf. *Corumbella werneri*).. 86
Figura 23 – Espécimes de cf. *Namacalathus hermanastes*. 89
Figura 24 – Possível fragmento de *Namacalathus hermanastes*. 92
Figura 25 – Metáfitas com morfologia em fita e possivelmente tubiformes. 95
Figura 26 - Metáfitas com morfologia em fita com evidência de ramificação. 96
Figura 27 – Morfotipos não identificados ou de identificação duvidosa.. 100
Figura 28 - Distribuição das localidades estudadas sobre mapa geológico e modelo digital de terreno (MDT)..... 103
Figura 29 – Depósitos de perimaré do intervalo basal a intermediário da Fm. Tagatiya Guazu.. 109
Figura 30 – Seção colunar SA (Localidade L1). 110
Figura 31 – Estruturas potencialmente evaporíticas e de exposição subaérea. 112
Figura 32 – Afloramentos da porção intermediária da Formação Tagatiya Guazú..... 114
Figura 33 – Depósitos de sub- a intermaré do intervalo intermediário a superior da unidade.. 117
Figura 34 - Seção colunar SB (Localidade L3). 118

Figura 35 – Níveis altamente bioturbados do topo da seção SB 119
Figura 36 – Assembleia de icnofósseis do topo do intervalo analisado.. 121
Figura 37 – Fácies de inter- a supramaré expostos na Localidade L4..... 123
Figura 38 - Fácies de sub- a supramaré expostos na Localidade L5. 125
Figura 39 – Depósitos de inter a supramaré expostos na localidade L2..... 126
Figura 40 – Tafofácies T1 e T2. 133
Figura 41 - Tafofácies T3.. 135
Figura 42 – Elementos autigênicos e de origem orgânica presentes na tafofácies T3. 137
Figura 43 - Análises de espectroscopia Raman em espécimes da T3. 138
Figura 44 – Tafofácies T5. 141
Figura 45 – Análises de espectroscopia Raman e MEV em macroalgas..... 143
Figura 46 – *Cloudina hartmannae* em pavimentos associados a Tafofácies T6. 145
Figura 47 – Detalhamento petrográfico da tafofácies T6.. 147
Figura 48 - Tafofácies T7.. 149
Figura 49 - Detalhamento petrográfico da tafofácies T7. A e B. 151
Figura 50 - Análises de espectroscopia Raman em espécimes da T7. 152
Figura 51 - Tafofácies T8.1.. 154
Figura 52 – Abundantes espécimes de *Corumbella* no topo de camada de Ml. 155
Figura 53 – Fósseis e microfósseis da tafofácies T8.1. 157
Figura 54 – Tafofácies T8.2. 158
Figura 55 – Proposta de correlação lateral entre as seções colunares analisadas. 163
Figura 56 – Modelo do sistema deposicionais com foco nos ambientes de sedimentação representados pela associação de fácies da Formação Tagatiya Guazú. 166
Figura 57 - Modelo taofaciológico e distribuição dos distintos depósitos fossilíferos ao longo das zonas de sub- a supramaré..... 175

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Identificação e localização de afloramentos estudados neste trabalho..... 15
Tabela 2 – Características morfológicas e composicionais dos principais táxons tubulares do Ediacarano terminal e início do Fortuniano. 35
Tabela 3 - Icnoguildas e icnotáxons representativos de estratos ediacaranos. 46
Tabela 4 Tabela de fácies da associação de perimaré da Formação Tagatiya Guazú. . 104
Tabela 5 – Tabela de tafofácies simplificada 130

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1: INTRODUÇÃO 10
CAPÍTULO 2: PERGUNTAS CIENTÍFICAS, MATERIAIS E MEIOS PARA RESPONDÊ-LAS 13
2.1. Localização e acesso a área de estudo 13
2.2. Objetivos da tese e perguntas científicas 15
2.3. Perguntas a serem respondidas 16
2.4. Material e métodos de trabalho 16
2.3.1. Trabalho de campo e análise de fácies 17
2.3.2. Paleontologia sistemática e caracterização taxonômica, morfotípica e composicional de elementos fósseis esqueletais e orgânicos 18
2.3.3. Análises tafonômicas 20
2.3.4. Análises icnológicas 22
CAPÍTULO 3: PALEOBIOLOGIA DA PASSAGEM EDIACARANO-CAMBRIANO 24
3.1 A origem e diversificação de Metazoa e as raízes Ediacaranas da 'Explosão Cambriana' 24
3.2. O Ediacarano terminal e a transição para ecossistemas dominados por eumetazoários 31
3.2.1. A ascensão das Faunas esqueletais Tubícolas 31
3.2.2. Diversificação das interações animal-substrato 40
CAPÍTULO 4: CONTEXTO GEOLÓGICO E ARCABOUÇO BIOESTRATIGRÁFICO 48
4.1. Faixas móveis e coberturas cratônicas neoproterozoicas da porção SW de Gondwana 48
4.1.1. Faixa Paraguai Sul e evolução sedimentar do Grupo Corumbá 51
4.1.2. Faixa Vallemi e evolução sedimentar do Grupo Itapucumi 53
CAPÍTULO 5: IDENTIFICAÇÃO E DIVERSIDADE MORFOLÓGICA DO CONTEÚDO FÓSSIL ESQUELETAL E DE CORPO MOLE 60
5.1. Cloudinídeos 60
5.2. *Sinotubulites* 74
5.3. *Corumbella* 78
5.4. *Namacalathus* 87
5.5. Metáfitas 93
5.6. Outros 98
CAPÍTULO 6: ANÁLISE DE FÁCIES E ESTRATIGRAFIA 101
6.1. Arcabouço estrutural e geológico básico da área de afloramento 101
6.2. Sucessão vertical e associação de fácies da Formação Tagatiya Guazú 104
6.2.1. Seções da porção basal e intermediária do intervalo analisado 107
6.2.3. Seções da porção intermediária e de topo do intervalo analisado 115

CAPÍTULO 7: CARACTERIZAÇÃO TAFONÔMICA 128
7.1. Depósitos de *grainstone* e *grainstone* oolítico a pisolítico..... 132
7.2. Depósitos de *mudstone* (M) e *mudstone* (Mi) impuro..... 134
7.3. Depósitos microbiais 143
7.3.1. Trombólitos 143
7.3.2. Lama peloidal, rica em fragmentos de esteira 148
7.3.3. Microbialitos estratiformes..... 152
CAPÍTULO 8: PALEOAMBIENTE, PALEOECOLOGIA E BIOESTRATIGRAFIA DA BIOTA TAGATIYA GUAZÚ 159
8.1. Interpretações paleoambientais e paleoecológicas 159
8.1.1. Definição do sistema deposicional, dos ciclos estratigráficos e correlação lateral dos perfis analisados..... 159
8.1.2. Controles sedimentológicos e diagenéticos para a preservação dos fósseis corpóreos 166
8.1.3. Inferências paleoecológicas..... 177
8.2. Implicações paleobiogeográficas e bioestratigráficas da assembleia fóssil 181
CAPÍTULO 10: CONSIDERAÇÕES FINAIS 184
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS 186
ANEXOS..... 207
Anexo 1: Artigo publicado 208
Anexo 2: Artigo em preparação..... 224
Anexo 3: Artigo publicado 275

CAPÍTULO 1: INTRODUÇÃO

Sucessões sedimentares do final do Neoproterozoico terminal e início do Paleozoico (630-~520 Ma) contêm o registro de profundas transformações paleoambientais e bióticas jamais ocorridas no planeta (Xiao & Kauman, 2006; Mángano & Buatois 2016; 2020; Darroch et al. 2021). Entre elas, destacam-se processos geotectônicos, como a fragmentação do supercontinente Rodinia (Hoffman 1991, Li et al. 2008), paleoclimáticos, associados a eventos de glaciação global (Embleton & Williams 1986, Hoffman & Schrag 2002) e paleobiológicos, relacionados à origem e diversificação de organismos metazoários (Knoll & Carroll 1999, McCall, 2006, Xiao & Laflamme 2008). No contexto dessas transformações, o Período Ediacarano (635-541 Ma, Knoll et al. 2006) destaca-se pelo aparecimento no registro fóssil das mais antigas assembleias de megafósseis atribuídos a organismos multicelulares. Essas incluem em sua maior parte organismos bentônicos de corpo mole das assembleias Avalon (575-560 Ma), White Sea (560-550 Ma) e Nama (549-538 Ma), com possíveis representantes de ramos basais de Eumetazoa (p. ex. *Rangea* e *Charnia*.) e possíveis membros basais de Bilateria (p. ex. *Kimberella*, *Spriggina, Yilingia*) (Waggoner 2003, Narbonne 2005, Bottjer & Clapham 2006, Hoyal-Cuthill & Han 2018, Chen et al. 2019; Dunn et al. 2019;). Com idades mais próximas à passagem para o Período Cambriano, a denominada Assembleia Nama é caracterizada pelo registro dos primeiros exemplos de formas com exoesqueletos fracamente biomineralizados, tais como os cloudinídeos (ou "cloudinomorfos" *sensu* Selly et al. 2019) e outros táxons de tubulares de afinidade incerta (p. ex. *Sinutubulites* sp. *Shaanxilithes* sp., *Corumbella* sp.), além de organismos com carapaças de morfologia complexa e ainda pouco compreendidas do ponto de vista composicional e estrutural como *Namacalathus* sp. e *Namapoikia* sp. (Wood et al. 2014, Zhuravlev et al. 2015; Shore et al. 2021).

A complexificação das relações ecológicas (Wood 2011), associada à diversificação de metazoários na passagem Ediacarano-Cambriano teve profundos impactos ambientais no contexto paleobiológico do Proterozoico, predominantemente dominado por comunidades microbiais. Entre os principais impactos incluem-se: 1) o aparecimento de metazoários pastadores que passaram a consumir esteiras microbiais, possivelmente contribuindo para o declínio dessas comunidades (Fedonkin & Waggoner 1997, Bottjer et al. 2000; Seilacher 1999, Buatois & Mángano 2011); 2) a diversificação de estratégias de exploração e ocupação de distintos ecoespaços, expressos em diferentes

profundidades da coluna d'água e do substrato (*tiering*) Clapham & Narbonne 2002, Wood 2011), e 3) a origem e diversificação de estruturas biomineralizadas (esqueletogênese) (Warren et al. 2012, 2013). Esse último aspecto evolutivo tem como consequência a introdução de uma nova classe de grãos sedimentares autigênicos (bioclastos), inovação que alterou de maneira significativa a dinâmica de sistemas deposicionais marinhos costeiros, especialmente em termos da evolução e arquitetura de plataformas carbonáticas (Pratt, 1982, Warren et al. 2013).

Nesse contexto, o Grupo Itapucumi, localizado no nordeste do Paraguai, representa uma extensa plataforma mista siliciclástica-carbonática depositada diretamente sobre o embasamento Paleoproterozoico do Cráton do Rio Apa (Warren 2011, Warren et al. 2019). Esta unidade caracteriza-se por uma estreita faixa de dobramentos e uma ampla área de cobertura cratônica (Warren 2011, Warren et al. 2019), constituindo uma sucessão de aproximadamente 400 m de espessura. Sua porção inferior é constituída por arenitos imaturos da Formação Vallemí, separados no topo por uma superfície erosiva com os depósitos de *grainstone* oolítico dolomitizados da Formação Camba Jhobo, estes lateralmente equivalentes a sucessão de cerca de 50m de calcários indeformados da Formação Tagatiya Guazú (Warren et al. 2019). A Formação Tagatiya Guazú é notavelmente detentora de assembleia fóssil típica do Período Ediacarano terminal (Assembleia *Nama*, Bottjer & Clapham 2006, McCall 2006), destacando-se pela presença de abundantes espécimes de *Cloudina* com reconhecido valor bioestratigráfico (Warren et al. 2011). Sugere-se assim idades de deposição para o intervalo fossilífero do Grupo Itapucumi entre 550 e 538.8 Ma (Grotzinger et al., 1995; Linnemann et al. 2018). Acima desta unidade, ocorrem os depósitos pelíticos e carbonatos impuros da Formação Cerro Curuzu, com zircões provenientes de níveis de tufo vulcânico com idades máximas de 498±19Ma (Warren et al. 2019, Warren et al. 2023), o que sugere, que a porção superior do Grupo Itapucumi, possa apresentar idades que ultrapassem o limite Ediacarano-Cambriano.

Estudos recentes apresentam um quadro sedimentológico e estratigráfico bastante detalhado para a Formação Tagatiya Guazú, com contribuições para a compreensão do modelo deposicional e paleobiológico da unidade (Warren 2011, Warren et al. 2011, 2012, 2013, 2017, 2019). Contudo, além da abundância e excelente qualidade preservacional reconhecida para esta assembleia fóssil, novas observações indicam maior diversidade paleobiológica (incluindo estruturas de bioturbação) do que aquela

anteriormente considerada. Dentro deste escopo, esta tese propõe o estudo paleontológico integrado da Formação Tagatiya Guazú, incluindo a caracterização da diversidade taxonômica de sua assembleia fóssil, seus aspectos tafonômicos e icnológicos. Com ênfase nos sinais paleoecológicos e evolutivos extraídos dos elementos fósseis, buscou-se então preencher algumas lacunas do conhecimento referente à paleobiologia da transição Ediacarano-Cambriano no Gondwana ocidental, oferecendo um recorte das transformações bióticas que marcaram o início do Éon Fanerozoico.

CAPÍTULO 2: PERGUNTAS CIENTÍFICAS, MATERIAIS E MEIOS PARA RESPONDÊ-LAS

2.1. Localização e acesso a área de estudo

A área de estudo localiza-se na região nordeste do território paraguaio, no Departamento de Concepción, próxima à confluência dos rios Apa e Paraguai (Fig. 1). O município fronteiriço de San Lázaro é o mais próximo da região de estudo, e os afloramentos mais ao norte da área distam 52 km do povoado de Puerto Vallemí, às margens do Rio Paraguai. As exposições rochosas mais ao sul da área encontram-se aproximadamente 70 km ao Norte da capital Concepción (Fig. 1A, B e 1C).

Partindo de Campo Grande, capital do Mato Grosso do Sul (MS), a região de estudo pode ser acessada pela rodovia MS-347, sentido sudoeste, até a saída a sul para o município de Nioaque (MS). A partir dessa localidade a rodovia BR-419 segue até o município de Jardim, onde a BR-267 (Rodovia Vital Brasil) pode ser acessada sentido a Porto Murtinho (MS), na divisa entre Brasil e Paraguai. Contudo, 166 km a partir de Jardim, deve-se deixar esta estrada por uma saída à sul para a rodovia MS-467, a qual deve ser seguida por 45 km sentido sul. Neste ponto, deve-se sair para oeste pela Rodovia não pavimentada MS-260, a qual segue para oeste-sudoeste e termina na localidade fronteiriça de Ingazeira (município de Porto Murtinho), às margens do Rio Apa. Neste local a travessia pode ser feita por barco e sendo que o passo internacional para o Paraguai é realizado pelo Posto de Fronteira de Porto Murtinho (MS). Do outro lado do Rio, em território Paraguaio, uma estrada não pavimentada (até novembro de 2022) segue paralela às margens do Rio Apa, até o povoado mineiro de Puerto Vallemí, no município de Sán Lázaro.

A partir de Puerto Vallemí, a área de afloramento do Grupo Itapucumi e que inclui a região de estudo pode ser acessada por rodovia pavimentada que sai desta localidade sentido à capital Concepción. A maior parte dos sítios paleontológicos analisados para caracterização de material sedimentar e fóssil localiza-se ao longo desta rodovia. Esses incluem cortes realizados durante ampliação e pavimentação da rodovia, pequenas pedreiras escavadas em suas laterais, ou cortes de pequenas estradas vicinais nas proximidades. Abaixo, a Tabela 1 apresenta a relação dos sítios estudados, sua identificação (utilizada para numeração das amostras) e das seções colunares caracterizadas, bem como as coordenadas UTM (Universal Transversa de Mercator) para cada um deles.

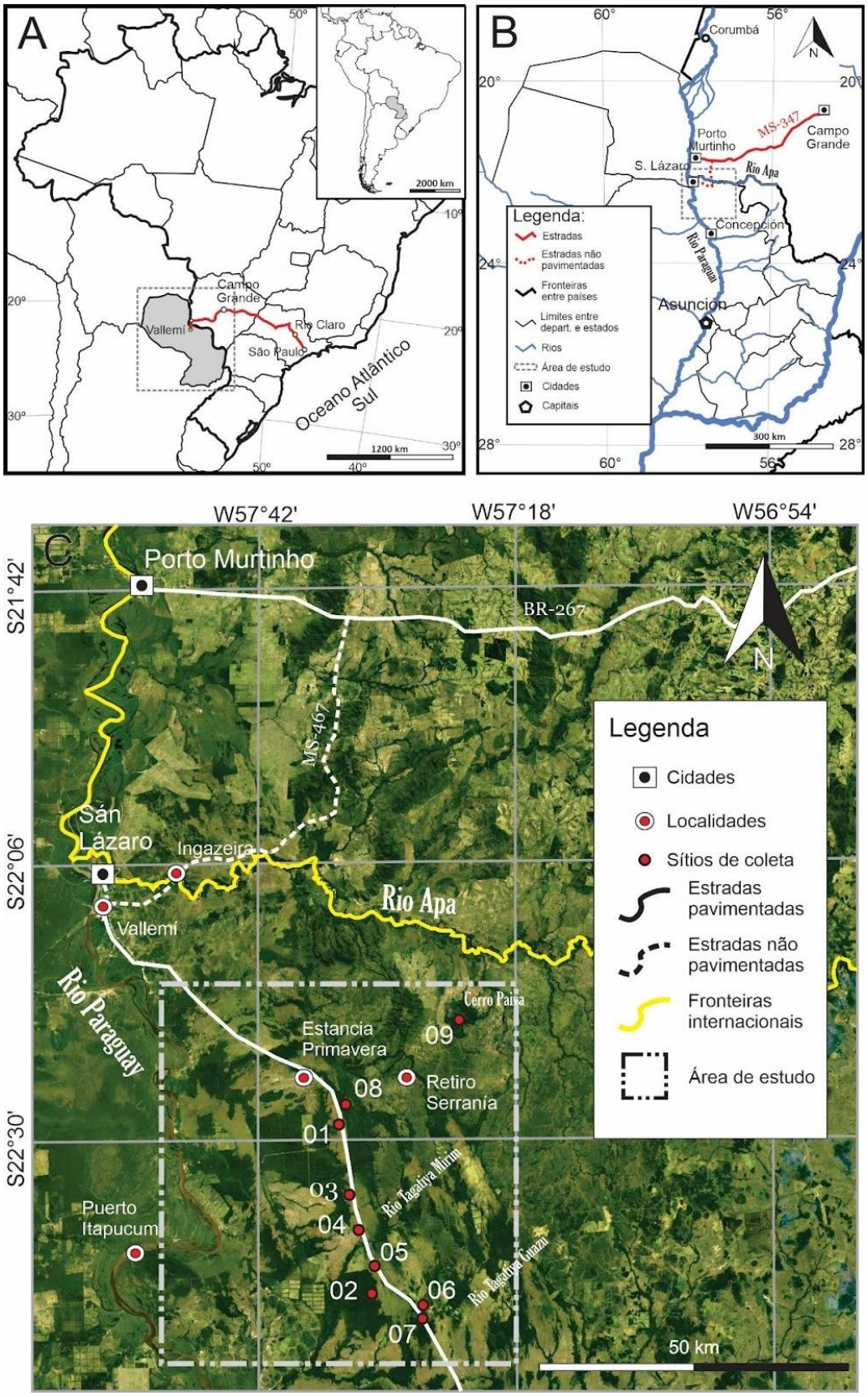


Figura 1 - Localização e acesso à área de estudo (imagem obtida no software GoogleEarth em 21-12-2021).

Tabela 1 - Identificação e localização de afloramentos estudados neste trabalho

Localidade	Identificação	Seção	Coordenadas		
			Zona	x	y
L1	PL-I	-	21 K	440985	7513889
L2	PL-II	SA	21 K	446520	7487469
L3	PL-III	SB	21 K	442819	7502667
L4	PL-IV	SC	21 K	444286	7497607
L5	PL-V	-	21 K	446815	7491849
L6	PL-VI	-	21 K	454503	7485077
L7	PL-VII	-	21 K	454502	7483763
L8	PL-0	-	21 K	442297	7517218
L9	51	-	21 K	458303	7532627

2.2. Objetivos da tese e perguntas científicas

O objetivo principal desta tese de doutoramento é o estudo paleontológico integrado da assembleia fóssil da Formação Tagatiya Guazu, Grupo Itapucumi, buscando caracterizar a passagem Ediacarano-Cambriano na porção SW do supercontinente Gondwana. Os objetivos específicos desta pesquisa são:

1 – Descrição de detalhe dos componentes das assembleias fósseis preservadas na Formação Tagatiya Guazú e prospecção de novos níveis fossilíferos em busca de material paleontológico não descrito, acessando assim sua paleobiodiversidade;

2 - Caracterização tafonômica da assembleia fóssil afim de descrever distintos padrões nas associações fossilíferas (tafofácies) e identificar os parâmetros paleoambientais, sedimentológicos e paleoecológicos responsáveis por sua formação, comparando-as com padrões descritos na literatura disponível para o Período Ediacarano e Paleozoico Inferior;

3 - Caracterização dos padrões de bioturbação presentes na sucessão de modo a compreender o significado etológico, paleoecológico, paleoambiental e bioestratigráfico dos icnofósseis;

4 - Integração dos dados paleontológicos, sedimentológicos e litoestratigráficos, contribuindo para a caracterização de um quadro paleoambiental adequado para a passagem Ediacarano-Cambriano na porção SW do Gondwana.

2.3. Perguntas a serem respondidas

Tendo como base os objetivos técnicos que visam a caracterização da sucessão estratigráfica e de seu conteúdo fóssil, em especial sua caracterização taxonômica e tafonômica, a presente investigação visa responder as seguintes perguntas científicas:

1 – Quais os parâmetros faciológicos responsáveis pela preservação e distribuição dos fósseis corpóreos e icnofósseis?

2 – É possível fazer interpretações paleoecológicas, em termos do uso dos ecoespaços por diferentes organismos, a partir da análise da distribuição estratigráfica?

3 – Quais informações em termos de bioestratigrafia e paleobiogeografia podem ser extraídas da diversidade taxonômica e dos padrões de bioturbação registrados?

4 – Quais controles ambientais atuaram durante o intervalo de transição Edicarano-Cambriano resultando na quase total substituição da fauna neoproterozoica?

2.4. Material e métodos de trabalho

O presente trabalho propõe a aplicação de distintas técnicas investigativas a fim de auxiliar na compreensão dos aspectos bioestratigráficos, tafonômicos, paleobiológicos e paleoambientais preservados na Formação Tagatiya Guazú, Grupo Itapucumi. Estas técnicas dividem-se em etapas de coleta de material e dados em campo e etapas laboratoriais e de escritório. Além das amostras obtidas ao longo do desenvolvimento deste projeto, somaram-se amostras da coleção científica do Departamento de Geologia do Instituto de Geociências da Unesp de Rio Claro (DG-Unesp). O processo de levantamento bibliográfico, parte fundamental do desenvolvimento deste trabalho, incluiu em grande parte a consulta de acervos digitais de periódicos científicos assinados pela universidade, mas também aqueles de acesso restrito. Livros, teses e dissertações também foram consultados, sendo estas últimas importantes fontes de informação não publicada, bem como de conjuntos de dados mais detalhados que auxiliaram na elaboração de determinados tópicos aqui apresentados.

2.3.1. Trabalho de campo e análise de fácies

A coleta de dados de campo constituiu-se de duas etapas 7 dias, e teve por objetivo a coleta de material paleontológico, a caracterização de afloramentos e a composição de seções colunares em escala de detalhe (1:50). Estas últimas forneceram importante ferramenta para a caracterização das fácies sedimentares e compreensão de seu significado deposicional. Para isso, a classificação dos diferentes litotipos presentes na sucessão estudada seguiu a proposta de Dunham (1962), posteriormente expandida por Embry & Klovan (1971). Quando pertinente, propostas de tradução de Tucker & Dias-Brito (2017) também foram indicadas. Em abordagem preliminar macroscópica, uma classificação mais abrangente das fácies microbiais seguiu a nomenclatura utilizada por Burne & Moore (1987). Em campo, a identificação de aspectos texturais dos grãos do arcabouço (elementos aloquímicos e bioclásticos) nem sempre pode ser realizada, bem como estruturas sedimentares diagnósticas do tipo de depósito, problema intrínseco ao estudo de carbonatos (Folk, 1968). Contudo, o uso de lupas de bolso auxiliou na identificação preliminar dos principais tipos de grãos constituintes. Com base nas caracterizações de campo, duas seções colunares foram obtidas, as quais acrescidas da caracterização de outros afloramentos isolados, permitiram a identificação das principais associações de fácies e suas possíveis variações verticais e laterais. A análise de fácies por sua vez considerou diferentes modelos deposicionais sugeridos para plataformas carbonáticas, tendo como base aqueles discutidos por Wright (1984), Jones & Desrochers (1992), Pratt et al. (1992), bem como propostas mais recentes incluindo às de Flügel & Munnecke (2010) e Lasemi et al. (2012), esta última voltada especialmente para o registro em plataformas carbonáticas precambrianas e da base do Paleozoico.

A caracterização das fácies e suas associações foi por sua vez complementada em laboratório, com a análise de fatias de rocha polida. Sua confecção a partir de amostras coletadas em campo e estratigraficamente posicionadas foi realizada com o auxílio de serra elétrica diamantada, e subsequente tratamento com abrasivo de carborundum em politriz elétrica. A confecção de seções delgadas também auxiliou sobremaneira a etapa do detalhamento de fácies e microfácies carbonáticas. Este levou em consideração os protocolos descritivos e atlas petrográficos de Folk (1980), Scholle & Ulmer-Scholle (2003) e Tucker & Dias-Brito (2017). O reconhecimento e caracterização dos ciclos estratigráficos (*sensu* Kerans & Tinker, 1997) foram feitos com base na integração dos

dados de campo e de petrografia, e se basearam nos modelos apresentados por Pratt et al. (1992), Kerans & Tinker (1997), Flügel & Munnecke (2010) e Lasemi et al. (2012).

2.3.2. Paleontologia sistemática e caracterização taxonômica, morfotípica e composicional de elementos fósseis esqueletais e orgânicos

A caracterização morfológico-composicional e classificação sistemática dos restos esqueletais e orgânicos presentes na Formação Tagatiya Guazu foi realizada com base em material fóssil coletado *in situ* durante esta pesquisa, bem como naqueles previamente depositados na coleção paleontológica do DG-Unesp. Ao todo, foram analisadas 82 amostras de carbonato e marga contendo elementos esqueletais diversos e 10 amostras contendo elementos incarbonizados (total = 92 amostras).

A caracterização morfológica dos exemplares esqueletais e incarbonizados foi feita inicialmente com o auxílio de lupa binocular convencional, a qual permitiu acesso a caracteres genéricos como plano corporal básico e estruturação externa geral dos exoesqueletos, além de outros elementos mineralizados ou incarbonizados. Complementarmente, a confecção de desenhos em grafite com o auxílio de câmara clara convencional acoplada a lupa binocular demonstrou-se útil para a percepção e caracterização de determinadas estruturas, em especial dos elementos preservados achatados.

Amostras contendo grande quantidade de espécimes (>50 indivíduos) foram seccionadas e polidas em serra elétrica diamantada e politriz com aditivo abrasivo para observação das estruturas em distintos cortes. Ao microscópio petrográfico, a análise de seções delgadas convencionais permitiu o acesso a propriedades estruturais e morfológicas de detalhe das carapaças, permitindo ainda acessar diversidade de formas que de outro modo não seriam avaliadas. Neste sentido, a utilização de luz não-polarizada se mostrou essencial para evidenciar componentes morfológicos não cristalinos, os quais foram desenhados digitalmente por meio do *software* CorelDraw®, quando necessário, para evidenciar determinados caracteres. Esta etapa permitiu também caracterizar os restos esqueletais em termos de sua composição mineralógica e química. Para isso, foram utilizadas análises de espectroscopia Raman, realizada em espectrômetro Renishaw inVia, acoplado a microscópio de luz transmitida, pertencente ao Laboratório de Astrobiologia (Astrolab) do Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas (IAG-USP), e localizado no Instituto de Qímica (IQ-USP). Análises pontuais foram realizadas utilizando laser com comprimento de onda de 532 nm, potência de 50%, 100

acumulações e tempo de exposição de 1 segundo. Áreas submilimétricas das amostras também foram mapeadas para bandas específicas do espectro Raman, realizados com laser com igual comprimento de onda, mesma potência, mas com apenas uma acumulação e tempo de exposição de 1 segundo. Com objetivo semelhante, também foram realizadas análises de espectroscopia por dispersão de energia (EDS), realizadas pontualmente e em área selecionada por meio de Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), pertencente a UnesPetro (IGCE-Unesp-Rio Claro). Estas análises foram realizadas em um equipamento BRUKER XFlash 6110, acoplado a microscópio petrográfico ZEISS EVO-NAIS, com feixe com potência de 20.000 kV. Ainda em seção delgada ao microscópio, foram obtidas medidas buscando mensurar aspectos morfológicos específicos de modo a complementar a caracterização dos distintos morfotipos. Nesta etapa, foram analisados 485 espécimes distribuídos em distintas fácies sedimentares e em distintos níveis estratigráficos. Os espécimes tiveram então seus diâmetros/largura e a espessura das carapaças mensuradas. De modo a diminuir os efeitos de corte que influenciam a obtenção destas medidas, foram consideradas os menores valores para ambos os parâmetros, evitando espécimes com claros efeitos de deformação rúptil/dúctil.

A caracterização em corte dos elementos esqueletais agrupados em morfotipos foi incorporada à descrição morfológica dos fósseis realizada em lupa binocular. Esta abordagem permitiu a comparação dos caracteres morfológicos gerais com àqueles associados a estrutura e constituição de estruturas específicas. A descrição e tentativa identificação taxonômica dos espécimes avaliados seguiram a nomenclatura e revisões recentes referentes aos distintos grupos estudados, incluindo Chen et al. (2008), Cortijo et al. (2010), Pacheco et al. (2015), Cai et al. (2014), Zhuravlev et al. (2015), Yang et al. (2016), Adorno et al. (2017, ver porém Becker-Kerber & Pacheco, 2018), Cai et al. (2017), Becker-Kerber et al. (2019), Selly et al. 2020, Shore et al. (2021), Yang et al. (2021), entre outros. A caracterização classificação do material também incluiu a comparação com suas descrições originais, bem como com suas ocorrências reportadas em diversas localidades (p. ex. Germs, 1972, Hahn & Pflug, 1985, Zaine, 1991, Grotzinger et al., 2000, Hagadorn & Waggoner, 2000, Hoffman & Mountjoy, 2001, Babcock et al., 2005).

Elementos esqueletais puderam também ser comparados com material previamente coletado proveniente dos grupos Nama (Namíbia) e Ibor (Espanha). Estes foram coletados ou doados para o orientador desta pesquisa pelos doutores Patricia

Vickers-Rich (*Monash University*) e Ivan Cortijo (*Universidade de Extremadura*), em campanhas de campo realizadas em 2018 e 2019, respectivamente. Adicionalmente, amostras contendo material esqueletal provenientes do Grupo Bambuí (Brasil), depositadas na coleção paleontológica do DG-Unesp, também foram analisadas para comparação. As comparações permitiram avaliar as variações morfológicas dentro de um espectro preservacional mais amplo, diminuindo assim potenciais vieses tafonômicos superpostos aos diversos grupos taxonômicos compartilhados entre distintos terrenos/províncias gondwânicos/as.

A caracterização das compressões incarbonizadas seguiu protocolo semelhante. Contudo, devido à restrição deste material aos planos de acamamento, foram considerados apenas caracteres morfológicos observados em lupa binocular. Adicionalmente, um espécime bem preservado foi imageado ao microscópio eletrônico, utilizando-se feixe de elétrons retroespalhados (*Backscattering*), o que permitiu o detalhamento de certos caracteres. Para a caracterização da assembleia, medidas de largura de elementos alongados também foram obtidas. Para seu agrupamento em tentativos morfotipos, foram utilizados termos descritivos e classificatórios introduzidos por Littler & Littler (1980) e Littler & Arnold (1982) e mais recentemente aplicados para materiais com idades proterozoicas por Xiao & Dong (2006), LoDuca et al. (2017), e Bykova et al. (2020).

2.3.3. Análises tafonômicas

Para a caracterização tafonômica da assembleia fóssil estudada focou-se primariamente em observações de macroescala. Estas incluíram feições descritas em campo, tais como densidade e arranjo textural dos bioclastos na matriz sedimentar, espessura das camadas com concentrações fossilíferas, suas relações verticais e horizontais de contato e seu posicionamento estratigráfico em seções colunares de detalhe. Com este procedimento *in situ*, pretendeu-se analisar a distribuição de assinaturas tafonômicas, estilos preservacionais e conteúdo taxonômico ao longo da sucessão e dentro do contexto deposicional da unidade como um todo.

A coleta de material fóssil em campo objetivou uma amostragem representativa das diversas fácies sedimentares contendo elementos fósseis. Em laboratório, objetivou-se refinar as observações feitas em campo, considerando o tamanho reduzido da maior

parte dos bioclastos analisados (com larguras/diâmetros inferiores a 2 mm), os quais só podem ser adequadamente descritos com auxílio de equipamento óptico. Assim, o conjunto de espécimes distribuídos nos planos de acamamento foram analisados categorizados em termos de sua concentração, orientação e graus de fragmentação.

O preparo das amostras seguiu protocolo semelhante aquele realizado para identificação taxonômica e morfotípica dos espécimes. Após limpeza, as amostras foram fotografadas e analisadas em lupa binocular com câmera digital acoplada. Amostras contendo concentrações bioclásticas foram serradas, polidas e digitalizadas em escâner de alta resolução, a fim de identificar parâmetros relacionados a graus de empacotamento, geometria e relações de contato de lentes, camadas e lâminas ricas em material fóssil. Do total de amostras coletadas (n=92), 41 seções delgadas foram confeccionadas, buscando-se a representatividade dos diferentes tipos de depósitos fossilíferos em distintos cortes e intervalos estratigráficos.

Devido ao tamanho bastante reduzido dos espécimes, esta etapa foi fundamental para a identificação de assinaturas bioestratinômicas. Para isso foram adaptados protocolos já existentes para a caracterização microtafonômica da assembleia fóssil (p. ex. Kidwell & Holland 1991, Simões & Ghilardi 2000, Wood et al., 2017, Becker-Kerber-et al. 2019). Foram também adotados critérios para quantificação das assinaturas bioestratinômicas (atentando para àquelas associadas aos processos sedimentares episódicos ou de fundo, *sensu* Speyer & Brett 1991), tais como seleção de tamanho, grau de fragmentação, de articulação (quando aplicável), deformação e preenchimento das carapaças, assim como aspectos ligados à fossildiagenênese (p. ex. recristalização ou substituições composicionais). Esta caracterização foi feita com uso de microscópio petrográfico com *charriot*, o qual permitiu a identificação ponto a ponto (1 ponto/mm²) e atribuição de caracteres tafonômicos qualitativos a cada um deles.

A classificação das tafocenoses observadas foi feita com bases qualitativas, considerando aspectos geométricos, texturais, faciológicos e diagenéticos. Estes parâmetros, confrontados com aspectos bioestratinômicos qualitativos que serviram de base para a formulação de um modelo tafofaciológico dos depósitos estudados. Vale ressaltar, que devido à natureza muitas vezes dispersa dos bioclastos e o carácter delgado das camadas fossilíferas, foi reconhecida a limitação da aplicação direta de protocolos preestabelecidos na literatura para a análise tafonômica de macroinvertebrados (p. ex.

Simões & Ghilardi 2000). Desse modo, em especial para certas tafocenoses, os aspectos qualitativos acabam por ser aqueles de maior relevância.

2.3.4. Análises icnológicas

Por se tratarem de estruturas sedimentares biogênicas, os icnofósseis foram prospectados em campo como parte da rotina de caracterização sedimentológica e estratigráfica dos depósitos estudados. Quando reconhecidos, os icnofósseis foram caracterizados preliminarmente tendo como base critérios toponímicos, os quais levam em consideração processos estratinômicos (relacionados a produção das estruturas) e tafonômicos (associados a alterações após o soterramento) (Frey & Pemberton 1985). Para isto, foram utilizados os esquemas de classificação de Seilacher (1964) e Martinsson (1970), os quais consideram as relações entre as estruturas e o sedimento em termos de sua orientação (topo ou base das camadas) e relevo (positivo, negativo ou relevo cheio).

Sempre que possível, amostras contendo icnofósseis foram coletadas *in situ* ou re-oriorientadas com base em indicadores geopetálicos independentes (relações de preenchimento parcial de porosidades primárias, relevo sinóptico em domos trombolíticos, bem como em certos casos as próprias estruturas de bioturbação). Em laboratório, espécimes foram caracterizados e fotografados com auxílio de lupa binocular, os quais foram classificados com base em suas principais icnotaxobases, seguindo os critérios de Bromley (1990), revisados por Bertling et al. (2006), Buatois & Mángano (2011) e Minter et al. (2016). Estes consideram de especial importância a forma, características da parede e revestimento, presença/ausência de ramificação, características do preenchimento e presença/ausência de *spreite* (laminação resultante do deslocamento e reajuste lateral ou vertical de túneis em escavações, como definido por Bromley, 1990).

A análise de espécimes fatiados e polidos também auxiliou na investigação de caracteres como morfologia, revestimento e preenchimento das estruturas, o que pôde ser detalhado pela análise de material selecionado ao microscópio. Uma vez identificadas, as icnotaxobases permitem inferências importantes quanto a função da estrutura e comportamento de seu produtor (Bromley 1990). Neste âmbito, classificações gerais em termos de significado etológico das estruturas foram feitas com base no esquema de Seilacher (1953), revisado por Bromley (1990) e Buatois & Mángano (2011). Quando possível, a identificação icnotaxonômica binomial foi feita de acordo com as propostas de Sarjeant & Kennedy (1973) e a revisão de Bertling et a. (2006). Quando impossibilitada por vieses tafonômicos, a identificação a nível de icnoespécie, deu-se

preferência para o uso de nomenclatura aberta, como sugerido por Bertling et al. (2006), seguindo Bengston (1988) ou ainda o sufixo ‘isp.’ (icnoespécie), *sensu* Bromley & D’Alessandro (1987).

Após etapa de classificação dos espécimes, inferência de seu significado etológico, as diferentes categorias arquiteturais (*sensu* Buatois & Mángano 2013, 2017) observadas puderam ser quantificadas. A identificação de relações de corte permitiu hierarquizar tentativamente as estruturas em termos do tempo de sua produção e relações de escalonamento. A avaliação da icnofábrica em termos dos índices de bioturbação (densidade de estruturas individuais por área de rocha exposta, de acordo com Taylor & Goldring 1994), associados a diferentes níveis estratigráficos foi realizada em laboratório com fotografias obtidas em campo e de amostras coletadas. Para isso, foram analisadas no plano de acamamento, seguindo o protocolo semiquantitativo de Miller & Smail (1997), assim como em seções polidas perpendiculares ao acamamento, adaptando o protocolo sugerido por Taylor & Goldring (1994). Em seções perpendiculares ao acamamento foi possível também observar os graus de obliteração das estruturas sedimentares primárias devido a bioturbação do substrato. Os resultados obtidos permitiram caracterizar a icnofábrica registrada na unidade, que ao ser comparada com parâmetros semelhantes característicos do final do Período Ediacarano e início do Cambriano, contribuiram para o quadro paleoecológico e evolutivo desse intervalo de tempo.

CAPÍTULO 3: PALEOBIOLOGIA DA PASSAGEM EDIACARANO-CAMBRIANO

3.1 A origem e diversificação de Metazoa e as raízes Ediacaranas da 'Explosão Cambriana'

A metade inferior do período Cambriano (ca. 541 a 530 Ma) é marcada ao redor de todo mundo pelo aparecimento no registro fóssil de representantes da maior parte dos filos extantes constituintes de Eumetazoa (Knoll & Carroll, 1999; Erwin et al. 2011). Considerando seu caráter abrupto no registro geológico, o fenômeno é comumente denominado de a "Explosão Cambriana da Vida", ou apenas de "Explosão Cambriana", evento que caracterizaria o mais intenso evento de irradiação adaptativa e aumento de disparidade morfológica na história evolutiva da vida complexa (Fortey et al. 1996; Knoll & Carrol, 1999; Erwin et al. 2011). O evento também é marcado pelo aparecimento simultâneo de esqueletos mineralizados em múltiplos filos animais, bem como pela expressiva infaunalização de comunidades bentônicas (Seilacher et al. 2005). Esta última responsável pela destruição de extensas esteiras microbiais que tipicamente recobriam substratos marinhos durante o Precambriano (*matgrounds*), resultando na homogeneização das camadas sedimentares superficiais (*mixed layers*) e intensificando as trocas de nutrientes entre a coluna de água e o substrato (Seilacher & Pflugger, 1994; Bottjer et al. 2000; Seilacher et al. 2005; Mángano & Buatois, 2014). No entanto, ressalta-se que desde os trabalhos pioneiros de Darwin, o qual se debruçou sobre a aparente ausência de fósseis em estratos precambrianos, argumenta-se que o registro fóssil seria resultante de um artefato geológico e tafonômico, associado à natureza intrinsecamente incompleta de sua preservação (Darwin, 1859). Assim sendo, a prospecção detalhada de rochas pré-cambrianas potencialmente revelaria, ao menos em tese, a presença de fósseis representantes das linhagens precursoras dos filos de animais modernos. Contudo, após um século e meio de estudos estratigráficos e paleontológicos e a descoberta de diversos táxons neoproterozoicos (incluindo depósitos do tipo *laggerstätte*), o rápido aumento na complexidade morfológica e comportamental e diversidade taxonômica documentado pelo aparecimento de representantes de grupos coroa de eumetazoa durante o Cambriano permanece como um fenômeno reconhecido mundialmente (Knoll & Carrol, 1999; Erwin et al. 2011, Wood et al., 2019).

Em termos filogenéticos, Metazoa abarca organismos eucarióticos multicelulares heterotróficos e inclui todos os representantes extintos e extantes de Ctenophora, Porifera,

Placozoa e Eumetazoa (Cnidaria e Bilatéria) (Fig. 2) (Whelan et al., 2015; 2017, dos Reis et al. 2015; Cannon et al. 2016). À parte da sistemática Lineana tradicional, a relação filogenética entre esses principais grupos, bem como o intervalo de tempo relativo que os separam de seus ancestrais comuns mais próximos são investigadas pela biologia molecular (Kumar, 2005). Com base na suposta uniformidade das taxas de evolução molecular em distintas linhagens, o total das diferenças genéticas observadas entre elas permite estimar o suposto tempo transcorrido desde sua divergência, o qual pode ser calibrado com auxílio do registro fóssil (Zuckerkandl & Pauling, 1965; Kumar, 2005; dos Reis et al., 2015). Denominada 'hipótese do relógio molecular', a técnica apresenta diversas limitações, em especial quando utilizada na investigação de grupos de alta ordem (p. ex. Reinos e Filos), cujas relações de parentesco ainda não estão totalmente resolvidas, e cujo registro fóssil é caracteristicamente incompleto (dos Reis et al. 2015; Cunningham et al. 2017).

De fato, questões como a parafilia ou monofilia de Porifera, ou posição de Ctenophora em relação aos demais metazoários, são ainda foco de discussão e investigação (Sperling et al. 2007; Pisani et al., 2015; Ma & Yang, 2016; Pett et al., 2019). De qualquer modo, a técnica permite estabelecer com algum grau de confiabilidade as idades mínimas para o aparecimento da maior parte dos clados, e seu uso indica que Metazoa teria divergido de um ancestral comum com Choanoflagellata entre o Toniano e o Criogeniano (ca. 870-650 Ma) (Peterson & Butterfield, 2005; Erwin et al. 2011; dos Reis et al. 2015) (Fig. 2). Por outro lado, relógios moleculares apontam a origem dos principais grupos de Eumetazoa e sua diversificação inicial como ocorridas entre o Criogeniano e o Ediacarano (ca. 634-604 Ma) (dos Reis et al. 2015; Cunningham et al. 2017). Atualmente, esta hipótese é reforçada pela identificação de moléculas do esteróide 24-isopropilcolestano em rochas criogeno-ediacaranas em Omã, sugerindo a possível presença de Porifera em ca. 635 Ma e, portanto, a divergência de Metazoa ainda no Criogeniano (Love et al., 2009; Gold et al. 2016, porém ver Bobrovskiy et al. 2021, cujos dados falseiam esse modelo).

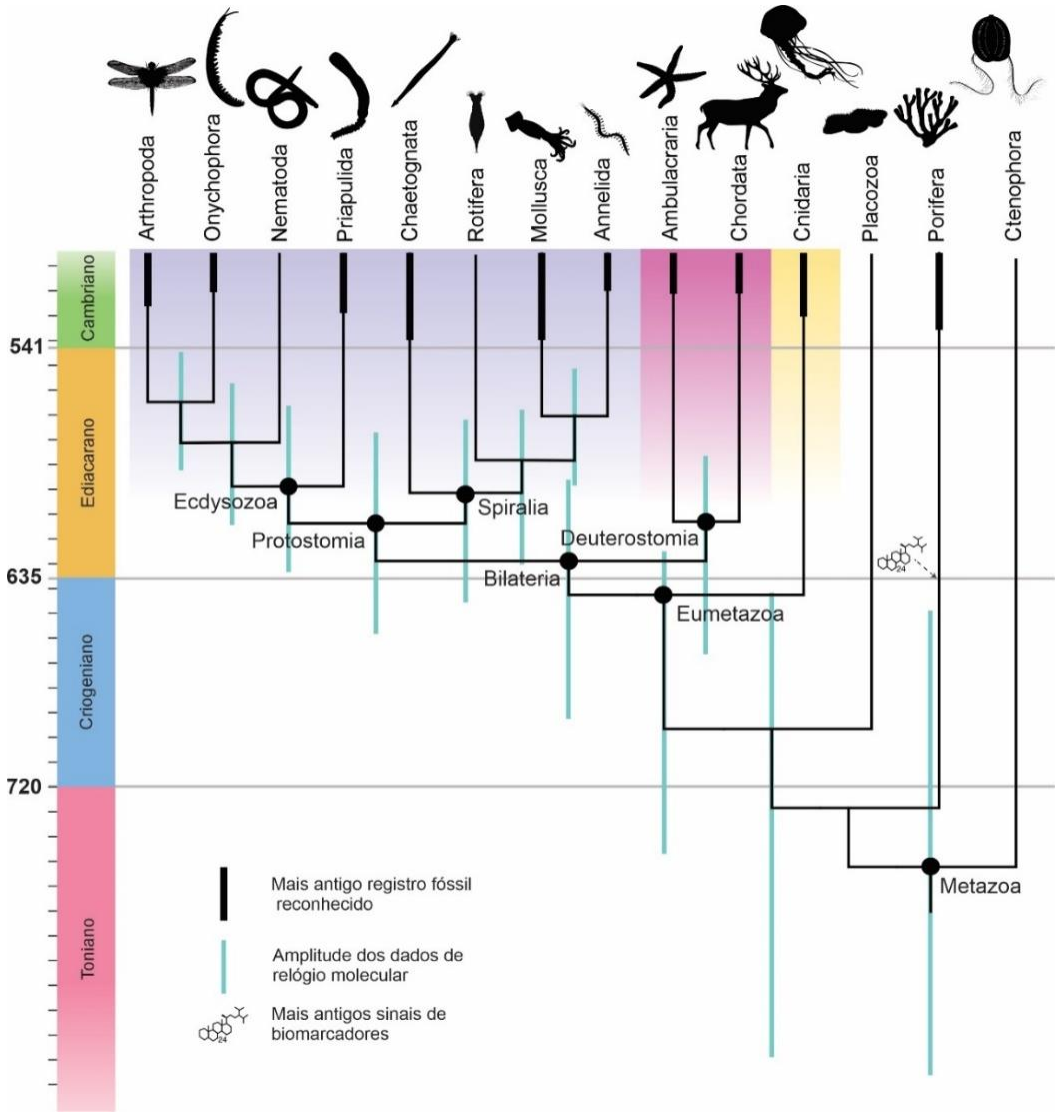


Figura 2- Relação entre os registros fóssil e do relógio molecular dos principais grupos de Metazoa. As relações filogenéticas de acordo com dos Reis et al. (2015), exceto para Ctenophora, cuja relação de parafilia com o resto de Metazoa é sugerida por Whelan et al., (2015; 2017). Modificado de Cunningham et al. (2016). Imagens representativas dos clados extraídas de phylopic.org.

Considerando que as análises de relógio molecular permitem estimar origens mais antigas para os filos de metazoários, temos que esta enfraquece, em certa medida, o caráter explosivo e pontual da irradiação cambriana (Cunningham et al. 2016). O aparecimento abrupto de inúmeros clados de alta hierarquia em estratos da base do Cambriano seria então reforçado como provável produto de um viés tafonômico, segundo o qual, os primeiros metazoários, por serem muito pequenos, ou não possuírem partes duras, não teriam sido frequentemente fossilizados (Blair & Hedges, 2005; Erwin et al. 2011; Cunningham et al. 2016).

Em termos de registro macrofossilífero, o período Ediacarano é predominantemente marcado por moldes e impressões de macroorganismos bentônicos

sésseis de corpo mole (Gehling, 1999; Waggoner, 2003; McCall, 2006). Classicamente estudados em seções do Reino Unido, Canadá, Austrália e Rússia, atualmente são reconhecidas ocorrências destes fósseis em quase todos os continentes (Waggoner, 2003; McCall, 2006; MacGabhann, 2014). Suas primeiras caracterizações incluem fósseis com morfologia discoide simples (p. ex. *Aspidella terranovica* Billings, 1872, Fig. 3D) e estruturas atualmente consideradas pseudofósseis por Menon et al. (2015; 2016), remontando ao final do século XIX em que se considerava os estratos abaixo do Cambriano como desprovidos de evidência de vida (Salter, 1856; Billings, 1872; Weston, 1891; Boyce & Reynolds, 2008). Entre as décadas de 1940 e 1960, estudos em seções no Reino Unido, Namíbia e sul da Austrália revelaram considerável diversidade de formas, incluindo planos corporais (*bauplans*) fractais, radiais e segmentados (Sprigg, 1947; 1949; Ford, 1958; Wade, 1969). A alta disparidade morfológica destes organismos, nos quais se ausentam muitas das sinapomorfias básicas de organismos multicelulares modernos, resultou historicamente em uma diversidade de propostas quanto à sua posição na árvore da vida (MacGabhann, 2014; Dunn et al., 2019; Runnegar, 2021).

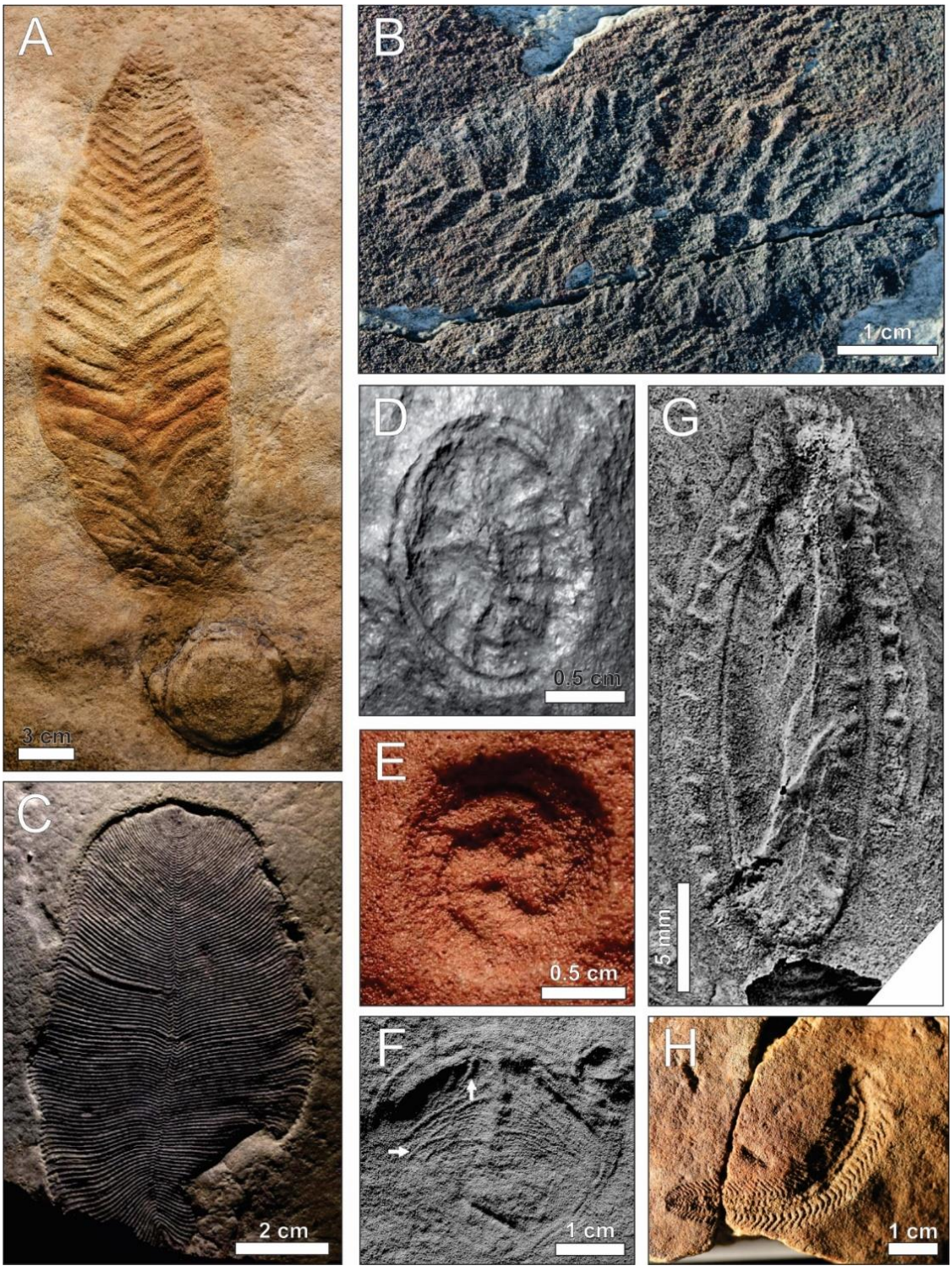


Figura 3 – Representantes de corpo mole de assembleias fósseis ediacaranas. A- *Arborea* (de Dunn et al. 2019); B- *Fractofusus* (de Mitchell et al. 2015); C – *Dickinsonia* (de Bobroviskiy et al. 2018); D - *Aspidella terranovica* (de Menon et al. 2013); E- *Tribrachidium* (de Hall et al. 2018); F – *Pavancorina*. Setas vertical e horizontal indicam a presença de cristas transversais e longitudinais, respectivamente na descrição de Paterson et al. (2017). G – *Kimberella* (de Ivantsov et al. 2010); H – *Spriggina* (de Pisani & Liu, 2015)

As primeiras hipóteses para a classificação destes organismos sugeriam afinidades com grupos coroa de eumetazoários, incluindo cnidários, anelídeos, artrópodes, moluscos e equinodermos (Sprigg, 1947; Glaessner, 1959; Gehling, 1991, Fedonkin & Waggoner, 1997). Entretanto, a partir das décadas de 1970 e 1980, estudos morfológicos ressaltaram as dificuldades em acomodar muitos desses organismos como clados coroa de Eumetazoa, propondo seu agrupamento em novos filos ou reinos (Pflug, 1972; Fedonkin, 1985; Seilacher, 1989). Destes, o Filo Petalonamae incluiria formas com padrões fractais de crescimento, como *Arborea*, *Fractofusus* (Fig. 3A e B) e *Rangea* (Pflug, 1972). O Filo Proarticulata por sua vez, incluiria organismos supostamente bilatérios como *Dickinsonia* (Fig. 3C), mas também gêneros como *Spriggina* e *Parvancorina* (Fig. 3F e H) (Fedonkin, 1985). Dentre as hipóteses mais arrojadas tem-se aquela proposta por Seilacher em 1989, na qual é sugerido o agrupamento de organismos (por ele interpretados como) compostos por múltiplas unidades 'acolchoadas', cuja disposição sugere crescimento pela adição alométrica de novos elementos de modo serial (p. ex. em dickinsoniomorfos), fractal (p. ex. em arboreomorfos e rangeomorfos) ou triradial (p.ex. em trilobozoários como *Tribrachidium*, Fig. 3E), em um Reino, denominado Vendobionta (Seilacher, 1989, Seilacher, 1992). Posteriormente o agrupamento foi re-conceitualizado como um Filo de Metazoa (Buss & Seilacher, 1994) ou ainda uma classe de protistas gigantes (p. ex. Xenophyophora) (Seilacher et al. 2003; Seilacher, 2007). Outros autores ainda sugeriram que alguns dos membros arquetípicos destas assembleias pudessem representar associações simbióticas como líquens (Retallack, 1994), estruturas vegetativas de fungos (Peterson et al., 2003) ou estruturas coloniais produzidas por microorganismos (Grazhdankin & Gerdes, 2007).

A tendência em se interpretar muitas das formas discoides, fractais e segmentadas ediacaranas como 'experimentos fracassados' (Seilacher, 1989; Gould, 1984) da evolução eucariótica multicelular (ou seja, sem contribuições significativas para as linhagens de metazoários modernos) permeou os estudos paleontológicos dessas assembleias até meados da década de 2010 (Dunn & Liu, 2019). Dava-se então força para o modelo do caráter 'explosivo' da irradiação cambriana de metazoários (Gould, 1984). Por um lado, esta visão parecia se adequar a uma compreensão alternativa da evolução, na qual os processos macroevolutivos seriam marcados por longos períodos de estase morfológica, pontuados por eventos de especiação (geologicamente) abruptos (Gould & Eldredge, 1977 Gould, 1989). Por outro, argumenta-se que este ponto de vista teria

dificultado o tratamento sistemático destes fósseis e o estabelecimento de seu real significado evolutivo (Dunn & Liu, 2019).

Pesquisas recentes, contudo, buscando a integração de dados de tafonomia e morfologia, associados a aplicação de novas técnicas analíticas (p. ex. microscopia eletrônica de varredura, espectroscopia Raman, microtomografia computadorizada, entre outras) têm trazido luz a questões fundamentais relacionadas a paleobiologia destas assembleias (p. ex. Schiffbauer et al. 2020; Yang et al. 2020, Dunn et al. 2021). Por exemplo, é demonstrado que a acentuada variabilidade morfológica de formas discoides, as quais representam em grande parte moldes de estruturas de ancoragem de formas frondosas, representam comumente artefatos tafonômicos (Gehling et al. 2000; Tarhan et al. 2010; 2015). Em relação a grupos como os rangeomorfos, novos dados de morfologia e a aplicação de análises filogenéticas baseadas em caracteres potencialmente homólogos têm recuperado arvores que acomodam organismos como *Charnia* em um clado caule de Eumetazoa (Dunn et al. 2021).

Esta mudança paradigmática quanto ao modo como se interpretam as afinidades dos macroorganismos ediacaranos vai de encontro com o panorama evolutivo estabelecido pelas análises de relógio molecular (Cunningham et al. 2016; Dunn et al. 2021). O surgimento de linhagens tronco de Eumetazoa ainda no Criogeniano torna-se em parte compatível com o aparecimento de comunidades complexas no registro fóssil ediacarano em ca. 570 Ma sob a luz das novas classificações (Cunningham et al. 2016; Pu et al. 2016; Dunn & Liu, 2019; Dunn et al. 2021). Entretanto, de acordo com os mesmos sinais moleculares, linhagens coroa de filos extantes de Eumetazoa não são esperadas até o início do Cambriano. Neste atual cenário, o Ediacarano seria caracterizado pela presença de linhagens tronco destes grupos (Cunningham et al. 2016), sendo palco dos primeiros pulsos irradiativos de Metazoa (Budd & Jensen, 2017; Zhuravlev & Wood, 2018).

Deste modo, é imperativo entender as distribuições temporal e espacial dos fósseis da transição Ediacarano-Cambriano, bem como compreender as possíveis relações ecológicas entre grupos caule e coroa por eles representados (Budd & Jensen, 2017). O modo como se deram as substituições bióticas registradas nesse intervalo, bem como os gatilhos e respostas ambientais e ecológicas associados a estes processos também constituem tópicos importantes de discussão (Laflamme et al. 2013; Budd & Jensen, 2017; Zhuravlev & Wood, 2018; Linnemann et al. 2019; Wood et al. 2019).

3.2. O Ediacarano terminal e a transição para ecossistemas dominados por eumetazoários

3.2.1. A ascensão das Faunas esqueletais Tubícolas

Dentre as questões fundamentais relacionadas à transição biótica ocorrida entre o Ediacarano terminal e a base do Cambriano (550-522 Ma) inclui-se a origem da esqueletização e da biomineralização a ela associada em diversos clados de Metazoa (Knoll, 2003; Maloof et al., 2010; Murdock, 2020). De fato, o aparecimento de táxons esqueletais (com "partes duras") é registrado em inúmeras unidades ao menos parcialmente coevas. Estas incluem o Grupo Nama (Namíbia) (Grotzinger et al., 2000), Formação Dengying (Sul da China) (Cai et al., 2010; Cortijo et al., 2015), Grupo Ibor (Espanha) (Cortijo et al., 2010; Vidal et al., 1994), Grupo Ara (Oman) (Joachim & Amthor et al., 2003), Plataforma Siberiana (Rússia) (Zhuravlev et al., 2012), Grupo Corumbá (Brasil) (Becker-Kerber et al., 2017; Zaine & Fairchild, 1985) e o Grupo Itapucumi (Paraguai), foco deste estudo (Warren et al., 2011).

O aparecimento contemporâneo destas assembleias em ca. 550 Ma coincide não apenas com a redução em diversidade das formas ediacaranas arquetípicas (representantes das assembleias tipo-White Sea), mas também com o aumento na abundância de icnofósseis produzidos por animais bilatérios (Laflamme et al., 2013; Muscente et al., 2019; Wood et al., 2019a). Ocorrências fósseis deste intervalo são tradicionalmente incluídas nas denominadas assembleias tipo-Nama (Bottjer & Clapham, 2006; Waggoner, 2003), agrupamento com significado paleocológico e bioestratigráfico reforçado por análises estatísticas de rede envolvendo o registro fóssil e paleoicnológico (Muscente et al., 2019).

Dentre os principais componentes fósseis desta Biozona do Ediacarano Terminal (*sensu* Muscente et al. 2019), táxons esqueletais caracterizam-se majoritariamente por carapaças tubulares milimétricas a submilimétricas (raramente centimétricas em comprimento), orgânicas ou levemente biomineralizadas (calcíticas ou aragoníticas) (Hua et al., 2005; Wood et al., 2017a, 2017b; Yang et al., 2020). Secretadas externamente aos tecidos moles destes organismos, em via de regra não preservado, estas carapaças possuem aspectos morfoestruturais e composicionais que ainda geram controvérsias quanto a suas afinidades filogenéticas (Hua et al., 2005; Martynov and Korshunova, 2022; Schiffbauer et al., 2016; Vinn & Zatoń, 2012; Yang et al., 2020). Em animais marinhos modernos, contudo, a construção de exoesqueletos tubulares fornece proteção contra

adversidades mecânicas tais como a ação de ondas (Kirtley & Tanner, 1968) e ataque de predadores (Kicklighter & Hay, 2007), funcionam como barreira física contra variações extremas na química e temperatura ambiental (Zbinden et al., 2003), além de dar suporte, permitindo a sustentação do organismo na coluna de água, facilitando a respiração, a captura e/ou tomada de alimento (Merz, 1984, 2015). Assim, a abundância destes organismos fósseis, sugere a importância de hábitos tubícolas e a ampla distribuição de faunas sedentárias a semi-sedentárias precedendo diretamente a irradiação de organismos esqueletais de hábitos pelágicos ao longo da base do Cambriano (Maloof et al., 2010; Martynov and Korshunova, 2022; Muscente et al., 2019; Schiffbauer et al., 2016).

Com base exclusivamente no padrão de construção dos tubos observados em diversos táxons esqueletais, é possível agrupá-los em quatro categorias básicas: 1 – tubos com construção funil-em-funil (Cloudinomorfos/"Cloudinídeos"); 2 – tubos com construção tubo-em-tubo ("Sinotubulitídeos"); 3 - tubos com parede orgânica única ("Sabeliditídeos") e 4 – tubos construídos pela articulação de estruturas anelares (aqui chamados tubos "anelados"). A morfologia geral de cada um deles, bem como sua distribuição temporal aproximada são ilustradas na Figura 4. Características gerais relativas à sua morfologia e composição original inferida de suas carapaças estão resumidas na Tabela 2. A sistematização, contudo, não considera organismos tubulares aparentemente orgânicos preservados como moldes e impressões de modo semelhante ao presente em assembleias fósseis mais antigas tipo-White Sea (p. ex. *Funisia*, *Wutubus* e *Somatohelix*) (Chen et al., 2014; Droser & Gehling, 2008; Sappenfield et al., 2011). A forma esqueletal *Feiyanella*, da base do Cambriano, considerada como de possível afinidade com outros cloudinídeos (Han et al., 2017; Park et al., 2021), também não foi inclusa na Tabela 2 por contensão, dada sua semelhança morfológica com a alga *Epiphyton*, da Formação Dengying (Ediacarano terminal da China) (Min et al., 2019b) apontada por Yang et al. (2021).

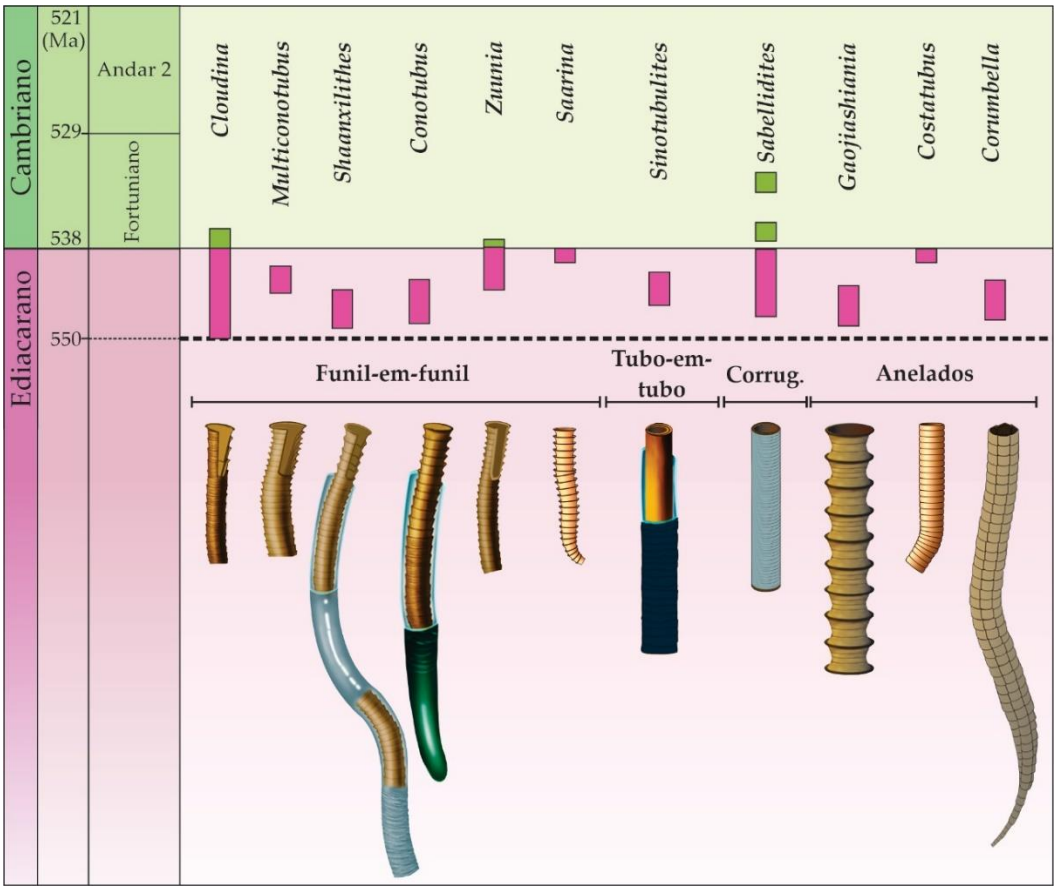


Figura 4 – Principais planos corporais e distribuições cronoestratigráficas simplificadas de organismos fósseis com esqueletos tubulares no intervalo de transição Ediacarano-Cambriano. Modificado de Wang et al. (2021). *Cloudina* (Cai et al. 2017, Linemann et al. 2018), *Multiconotubus* (Cai et al. 2017), *Shaanxilithes* (Wang et al. 2021), *Conotubus* (Cai et al. 2011), *Zuunia* (Yang et al. 2020, Topper et al. 2022), *Saarina* e *Costatubus* (Selly et al. 2019), *Sinotubulites* (Cai et al. 2015), *Sabellidites* (Moczydłowska et al., 2014), *Gaojiashania* (Cai et al. 2013), *Corumbella* (Pacheco et al. 2015).

Erigida por Hahn & Pflug (1985), a família Cloudinidae é comumente utilizada para acomodar seu gênero tipo, *Cloudina*, juntamente com outros organismos tubulares com construção dada pelo aninhamento de segmentos afunilados, cujas abas formam colarinhos espaçados (Cai et al., 2017; Cortijo et al., 2015; Park et al., 2021b; Yang et al., 2021, 2016). Contudo, dada a dificuldade em se estabelecer as relações e afinidades filogenéticas dentre táxons do mesmo morfogrupo, propostas recentes sugerem o uso do termo "cloudinomorfo" sem qualquer conotação filogenética (Selly et al., 2019). Alternativamente, sugere-se a retenção de "Cloudinidae" como um morfoclado (Yang et al., 2020), proposta adotada neste trabalho.

Apesar de compartilharem o plano corporal básico, os cloudinídeos apresentam inúmeras particularidades, incluindo sua distribuição faciológica e composição das paredes dos tubos, além da estruturação e arranjo dos seguimentos afunilados. Este espectro morfológico e preservacional sugere, se não uma diversidade

taxonômica/filogenética, certa plasticidade fenotípica e paleoecológica para o grupo (Schiffbauer et al., 2020, 2016; Wood et al., 2017a; Yang et al., 2020).

Cloudina (Fig. 5A-D) e *Conotubus* (Fig. 5E) caracterizam-se por tubos com sobreposição variável dos elementos em funil, porém apenas *Cloudina* é sugerida como ao menos fracamente biomineralizada (Cai et al., 2011; Hua et al., 2005; Yang et al., 2021). De modo semelhante, sugere-se que *Multiconotubus* também possuísse paredes calcáreas (Cai et al., 2017), contudo sua construção pelo aninhamento completo de sucessivos cones difere dos demais cloudinídeos, sendo necessários mais estudos taxonômicos e composicionais (Yang et al., 2021). Já táxons como, *Zuunia* (Fig. 5F), *Saarina* (Fig. G e H) e *Rajatubulus* apresentam espaçamento altamente regular dos colarinhos e composição original das paredes potencialmente orgânica (Selly et al., 2019; Yang et al., 2020, 2016). De modo parecido, o gênero *Shaanxilithes* (Fig. 5I) (recentemente reavaliado com construção funil-em-funil, Wang et al. 2021), também apresenta espaçamento regular dos colarinhos e composição original orgânica (Tarhan et al., 2014). Contudo, sua preservação como estruturas em fita, achatadas, alongadas e fortemente encurvadas, sugere um tubo altamente flexível, diferente do observado em demais táxons cloudinomórficos (Fig. 5I) (Tarhan et al., 2014; Wang et al., 2021; Weber et al., 2007; Xing et al., 1984). Além do mais, altos graus de desaninhamento (desencaixe sem quebra mecânica) dos elementos em funil sugere que estes fossem de certo modo articulados por tecidos mais facilmente decompostos (Wang et al., 2021).

Tabela 2 – Características morfológicas e composicionais dos principais táxons tubulares do Ediacarano terminal e início do Fortuniano, sistematizados em morfogrupos de acordo com seu plano corporal básico de construção. Modificada de Selly et al. (2019).

Grupo	Táxons	Forma externa	Largura (mm)	Construção	Espaçam. das unid. repetidas	Unid. repetidas fechadas/abertas	Extremidade apical fechada	Brotamento lateral	Feições externas	Feições internas	Composição original	Referências
"Cloudinideo"	*Cloudina* Germs 1972	Cônica	~0,1-5	Funis aninhados	Variável	Abertas	Sim	Sim	Anul. transv.a oblíquas e cristais long.	Lúmen liso	Org. a fracamente biomin. (calcária)	Cai et al. (2017), Yang et al. (2021)
	Conotubus Zhang et al. 1986	Cônica	0,1-12	Funis aninhados	Variável	Abertas	Sim	-	Anul. transversais a oblíquas	Lúmen liso	Orgânica	Cai et al. (2011)
	Zuunia chimidtsereni Yang et al. 2020	Cilíndrica	0,1-0,8	Funis aninhados	Uniforme	Abertas	-	-	-	Lúmen liso	Orgânica	Yang et al. (2020)
	Rajatubulus Yang et al. 2016	Cilíndrica	0,1-0,3	Funis aninhados	Uniforme	Abertas	-	-	-	Lúmen liso	Biominalizada (calcária)?/org.?	Yang et al. (2016)
	Saarina Sokolov 1965	Cônica	3-4,8	Funis aninhados	Uniforme	Abertas	Sim	-	Corrug. transv.	Lúmen liso	Orgânica	Selly et al. (2019)
	Shaanxilithes Xing et al. 1984	Cilíndrica?	<10,0	Funis parc. aninhados	Uniforme	Abertas?	-	-	-	Lúmen liso	Orgânica	Meyer et al. (2012), Wang et al. (2021)
	Multiconotubus Cai et al. 2017	Cônica	0,4-2,9	Cones total. aninhados	-	Ápice fechado	Sim	Sim?	-	Lúmen liso	Biominalizada (calcária)?	Cai et al. (2017), Min et al. (2019a)
"Sinotu-bulitídeo"	*Sinotubulites* Chen et al. 1981	Cilíndrica, prismática	0,4-5	Tubos aninhados	-	Aberta	-	-	Corrug. transv. e cristas long.	Lúmen liso	Biominalizada (calcária)	Cai et al. (2015)
"Sabelli-ditídeo"	*Sabellidites* Yanishevsky 1926	Cilíndrica	0,5-2	Tubo simples de parede fibrosa	Uniforme	-	-	-	Corrug. transv.	Lúmen liso	Orgânica	Moczydłowska et al. (2014)
"Anelado"	*Sekwitubulus* Carbone et al. 2015	Cilíndrica	3,0-5,0	Tubo com cristas anelares	Uniforme	Aberta	Sim	-	Cristas transv.	Lúmen liso	-	Carbone et al. (2015)
	Annulatubus Carbone et al. 2015	Cilíndrica	<15,0	Tubo com cristas anelares	Uniforme	Aberta	-	-	Cristas transv.	-	-	Carbone et al. (2015)
	Gaojiashania Yang et al. 1986	Cilíndrica	5,0-10,0	Anéis espaçados	Uniforme	Aberta	-	-	Anéis transv.	-	Orgânica	Cai et al. (2013)
	Costatubus Selly et al. 2019	Cilíndrica	<6,5	Anéis adjacentes	Uniforme	Aberta	-	-	-	Lúmen liso	Org. a fracamente biomin. (calcária)	Selly et al. (2019)
	Corumbella Hahn et al. 1982	Poliédrica piramidal quadrática	<5,0	Semi-anéis articulados de modo catafractário	Uniforme	Aberta	Sim	Sim?	Linhas medianas	Lúmen liso, septos?	Org. a fracamente biomin. (calcária)	Pacheco et al. (2015), Osés et al. 2022

Apesar de não compartilharem o modo de construção funil-em-funil, outros táxons tubulares são também marcados por seu caráter multiacamadado e/ou modular, possivelmente controlados pela forma de crescimento e/ou construção dos tubos. O gênero *Sinotubulites* por exemplo (Fig. 5J e L), é marcado por um ou dois tubos retilíneos a suavemente curvos, aninhados e formados por paredes multiacamadadas, sendo interpretado como ao menos fracamente biomineralizado (Cai et al., 2015; Chen et al., 2008). Podendo assemelhar-se a *Cloudina* em cortes transversais (Fig. 5L) (Yang et al., 2021), diferencia-se pela ausência de elementos afunilados, sendo sua parede externa marcada por corrugações transversais e ocasionalmente cristas longitudinais (Cai et al., 2015). Seu tubo mais interno é sempre circular em corte, contudo as paredes mais externas podem apresentar geometria circular ou poligonal triangular, pentagonal ou hexagonal, diagnosticando as quatro espécies conhecidas do gênero (Cai et al., 2015).

Também marcado por corrugações ou anelações transversais, Sabelliditídeos (Fig. 5M e N) são ocasionalmente reportados do intervalo de transição Ediacarano-Cambriano (Ebbestad et al., 2021; Landing et al., 1989). Seu tubo contudo, apesar de aparentar alguma resistência mecânica, parece constituído de uma única parede, formada por múltiplas camadas fibrolamelares e de composição orgânica (Moczydłowska et al., 2014).

Em outro espectro morfológico, encontram-se os táxons tubulares formados por múltiplos segmentos anelares, os quais parecem ter fornecido certa flexibilidade aos seus esqueletos (com a possível exceção de *Sekwitubulus* de Carbone et al. 2015) (Cai et al., 2013; Pacheco et al., 2015; Selly et al., 2019). Este morfogrupo de organismos é também marcado por serem relativamente maiores que outros tubos esqueletais, facilmente ultrapassando os 5,0 mm e podendo alcançar até 10,0 mm de diâmetro e frequentemente possuir comprimentos centimétricos (Cai et al., 2013; Carbone et al., 2015; Pacheco et al., 2015; Selly et al., 2019; Walde et al., 2019).

Esses organismos fósseis diferem-se uns dos outros pela geometria, arranjo e espaçamento dos elementos anelares. Por exemplo, tubos de *Gaojiashania* (Fig.5O) são constituídos por anéis de composição orgânica porém resistentes a compactação e degradação, sendo separados porém conectados por tecidos flexíveis, mais facilmente decompostos (Cai et al., 2013). *Costatubus* (Fig. 5P e Q) por sua vez, considerado por seus proponentes como uma variação do plano corporal cloudinomorfo (Selly et al., 2019), tem seu tubo possivelmente fracamente mineralizado, composto por segmentos adjacentes em forma de barril (Selly et al., 2019). Contudo, não é possível visualizar clara

sobreposição ou abertura afunilada formada por tais elementos, os quais podem ser facilmente descritos como anéis, e não funis (Fig. 5Q).

Por fim, o gênero *Corumbella* (Fig. 5R e S) é aquele com construção mais complexa, e cuja morfologia original e arranjo dos elementos anelares foi diversas vezes reinterpretados (Babcock et al., 2005; Osés et al., 2022; Pacheco et al., 2015; Walde et al., 2019). Comumente preservados achatados, espécimes tridimensionais indicam tubos formado por segmentos semi-anelares de parede dupla, articulados de modo catafractário (Fig. 5S), com arestas poligonais e unidos ao longo de uma linha mediana, resultando em um tubo piramidal de simetria quadrática (Osés et al., 2022; Pacheco et al., 2015).

A diversidade presente nas faunas esqueletais tubulares pode ser também descrita em termos paleoecológicos, expressos tanto em termos de sua composição original e seus modos de crescimento e reprodutivos variados, mas também por sua distribuição faciológica e estrutura das comunidades por eles compostas. Enquanto a maior parte dos táxons, quando preservados *in situ*, ocorre como espécimes isolados ou dispersos (Cai et al., 2011, 2010; Selly et al., 2019); *Cloudina*, e em especial sua espécie-tipo, *C. hartmannae* ocorre comumente com alta abundância de espécimes, formando pavimentos ou ainda como parte da trama microbial em trombólitos e microbialitos estratiformes (Álvaro et al., 2020; Penny et al., 2014; Warren et al., 2017; Warren et al., 2013; Wood et al., 2017; Wood, 2011). A alta densidade de espécimes, por vezes cimentados juntos durante a eodiagênese, sugere possivelmente hábito gregário para o táxon, caracterizando importante constituinte de comunidades recifais formados por biohermas e domos trombolíticos (Álvaro et al., 2020; Penny et al., 2014; Wood, 2011).

Em termos de suas relações filogenéticas e posicionamento na árvore de Metazoa, a maior parte dos táxons tubulares permanece muito pouco compreendida, em especial devido à ausência de caracteres anatômicos diagnósticos em suas carapaças (Zhang et al., 2022). Dentre os cloudinídeos, interpretações a favor de Porifera e Archaeocyatha foram refutadas em favor de Cnidaria e Bilatéria, as duas últimas mais frequentemente discutidas em tempos recentes (Grant, 1990; Hua et al., 2005; Park et al., 2021a; Schiffbauer et al., 2020; Shore et al., 2020; Vinn & Zatoń, 2012; Yang et al., 2020). Argumentos em favor de Cnidaria incluem mais frequentemente a presença de reprodução assexuada por brotamento lateral observados ocasionalmente em *Cloudina* (Shore et al., 2020; Vinn & Zatoń, 2012) e possivelmente em *Multiconotubus* (Min et al., 2019a). Também, recente análise filogenética sugere afinidade de cloudinídeos com

octocorais da base do Cambriano (Park et al., 2021). Por outro lado, a possível afinidade com Anellida tem sido há tempos considerada com base em comparações morfológicas (Glaessner, 1976; Hua et al., 2005). Análises recentes também apontam semelhanças ultraestruturais das paredes de cloudinídeos (*Zuunia chimidtsereni*) com aquelas de poliquetos siboglinídeos, não biomineralizados (Yang et al., 2020). Argumentos semelhantes também sugerem afinidades de Sabelliditídeos com poliquetos (Moczydłowska et al., 2014), contudo, a maior parte dos metazoários fósseis tubulares do Ediacarano permanecem classificados como *incertae sedis* (Cai et al., 2015, 2013; Carbone et al., 2015; Yang et al., 2021).

Em termos da presença de cnidários em estratos ediacaranos, o gênero *Corumbella*, tem sido tradicionalmente interpretado como um scyphozoário, acomodado em uma família própria (Corumbellidae, Babcock et al., 2005), ou com provável afinidade com conularídeos (Pacheco et al., 2015; Van Iten et al., 2016; Warren et al., 2012). Contudo, caracteres chave para a identificação destes organismos como parte de Cnidaria, como a presença de septos ou de papilas na superfície externa dos tubos (e típicas de conularídeos) sofrem de verificação em estudos mais recentes (Osés et al., 2022; Walde et al., 2019). Por outro lado, a presença de segmentos biomineralizados multiacamadados articulados de modo complexo (catafractário), sugerem comparações com lofotrocozoários como tommotiídeos, moluscos halkierídeos e braquiozoários (Osés et al., 2022).

Por fim, apesar das dificuldades ainda existentes em se estabelecer comparativos diretos entre as faunas do Ediacarano terminal e do Cambriano, é inegável a ampliação significativa dos conhecimentos relativos aos componentes esqueletais deste intervalo de tempo. De modo geral, sua ampla distribuição sugere a importância de hábitos tubícolas e a abundância de faunas esqueletais sedentárias a semi-sedentárias precedendo diretamente a irradiação de formas com hábitos pelágicos ao longo da base do Cambriano (Maloof et al., 2010; Martynov & Korshunova, 2022; Muscente et al., 2019; Schiffbauer et al., 2016).

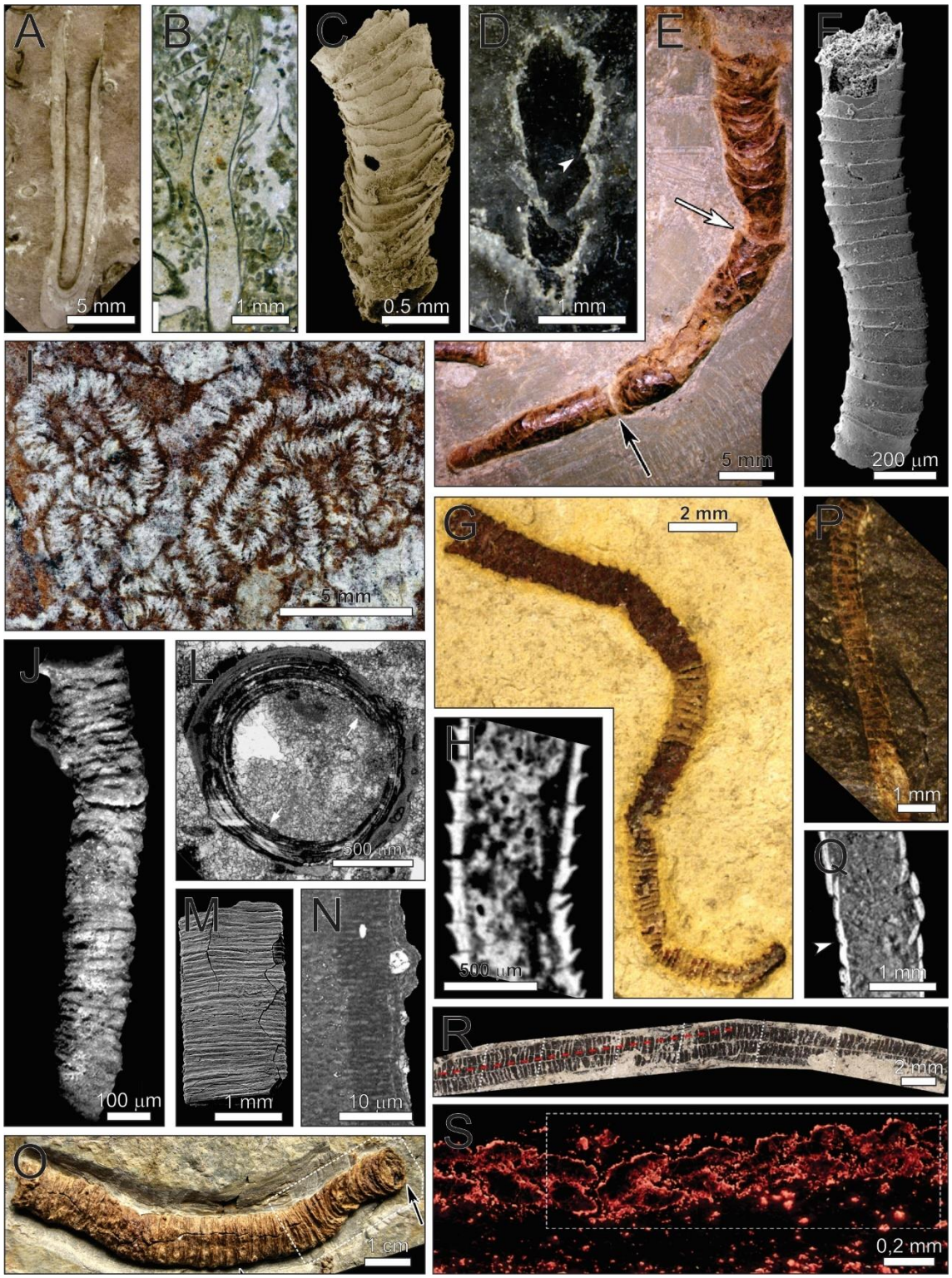


Figura 5 – Legenda na próxima página.

Figura 5 (página anterior) - Alguns táxons consituintes da fauna esqueletal tubular do Ediacarano terminal. A - Holótipo de *Cloudina hartmannae* (reilustração de Yang et al. 2021 de espécime de Germs 1972); B – *C. hartmannae* com disposição irregular dos funis (Yang et al. 2021); C – *C. hartmannae* com marca de predação (icnotáxon *Oichnus*) (reilustração de Mángano & Buatois, 2020, de espécime de Bengtson & Zhao, 1992); D – holótipo de *C. riemkeae* (sinonimizada com *C. hartmannae* e reislustrada em Yang et al. 2021 de espécime de Germs 1972); E – *Conotubus hemiannulatus* (Cai et al. 2015); *Zuunia chimidsereni* (Yang et al. 2020); G e H - *Saarina hagadorni*, com corte longitudinal de espécime microtomografado (H) (Selly et al. 2019); I – Múltiplos espécimes encurvados de *Shaanxilithes ningqiangensis* (Wang et al. 2021); J e L – *Sinotubulites baymatuoensis*, com corte transversal de espécime em lâmina petrográfica (Chen et al. 2008); M e N – *Sabellidites cambriensis* imageados ao microscópio eletrônico de varredura (MEV), com vista em corte da parede de composição única (Moczydłowska et al., 2014); O – *Gaojiashania cyclus* (Cai et al. 2013); P e Q – *Costatubus bibendi*, com com corte longitudinal de espécime microfotografado (Q) (Selly et al. 2019); R e S – *Corumbella werneri*, com corte longitudinal (tracejado vermelho em R), ilustrando o arranjo catafractário dos segmentos anelares (Osés et al. 2022).

3.2.2. Diversificação das interações animal-substrato

A icnologia tem demonstrado grande potencial para se compreender parâmetros evolutivos e paleoecológicos em assembleias fósseis Ediacaranas e da transição para o Cambriano (Seilacher et al. 2005, Jensen et al. 2006; Mángano & Buatois, 2016; 2020). Neste intervalo, o aparecimento de hábitos de infauna e subsequente intensificação e diversificação nos padrões de bioturbação marca um evento comumente denominado de "Revolução Agronômica do Substrato" (Fig. 6) (*sensu* Seilacher & Pflugger, 1994). Este seria caracterizado pela profunda reestruturação ecológica dos ambientes marinhos, sendo responsável pela transição de ambientes dominados por esteiras microbiais para substratos homogeneizados, controlando mudanças nos padrões de sedimentação e reciclagem de nutrientes (Seilacher & Pflüger, 1994; Bottjer et al. 2000). De fato, a presença de escavações complexas denotando comportamento sistemático expresso pelo aparecimento do icnotáxon *Treptichnus pedum* é utilizado como marcador da passagem do Ediacarano para o Cambriano (Brasier et al., 1994; McIlroy & Brasier, 2016; Buatois et al. 2018).

Icnofósseis são estruturas sedimentares produzidas como resultado da interação entre organismos e substratos diversos, sendo assim produto direto do comportamento de seus produtores em resposta a estímulos e condições ambientais (Bromley, 1990; Buatois & Mángano, 2011). Deste modo, incluem estruturas como pistas, trilhas, escavações e perfurações produzidas pela locomoção, morada, alimentação dentre outras possibilidades (Bromley, 1990; Buatois & Mángano, 2011; Vallon et al. 2016). Embora não seja possível, salvo raras exceções, identificar a entidade biológica (p. ex. ao nível de espécie) responsável por sua formação, icnofósseis fornecem informações essenciais de sua biologia, por exemplo, em termos de plano corporal e ecologia (Bromley, 1992).

Possíveis estruturas de bioturbação são ocasionalmente reportadas em estratos tão antigos quanto o Paleoproterozoico (p. ex. Bengston et al., 2007; El Albani et al., 2019). Contudo, sua geometria por vezes errática e variações morfológicas consideráveis geram debates quanto a sua biogenicidade ou mesmo em termos de seus possíveis produtores, os quais podem incluir análogos a protistas gigantes, organismos cenocíticos ou rudimentarmente multicelulares, ou mesmo objetos como fragmentos de esteiras algálicas (Javaux & Lepot, 2018, El Albani et al. 2019; Warren et al., 2020).

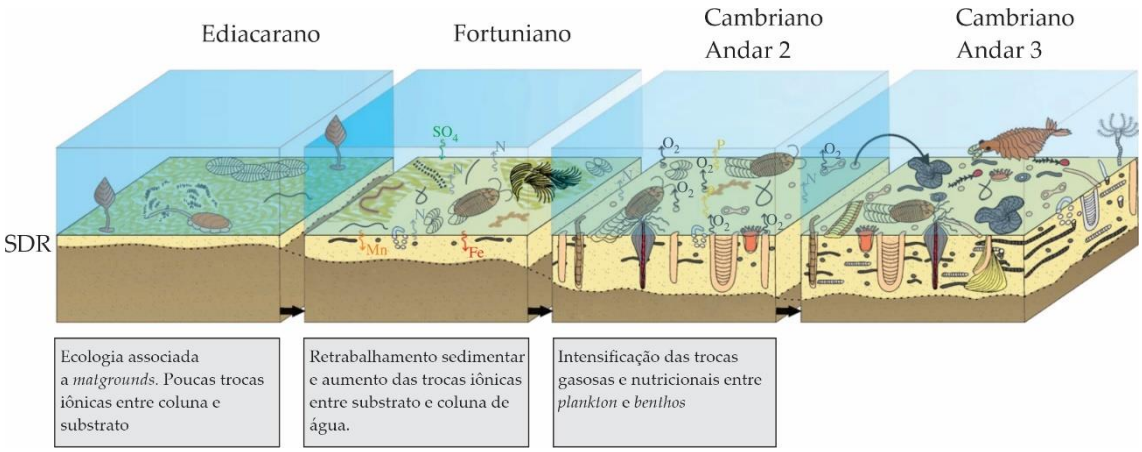


Figura 6 – Mudanças evolutivas e padrões de bioturbação através da transição Ediacarano-Cambriano. Extraída de Mángano & Buatois (2014). SDR – superfície de descontinuidade redox.

Estruturas de bioturbação relativamente grandes e com maior constância em seus parâmetros morfológicos como largura e geometria, indicam a atividade de organismos multicelulares com mobilidade, denotando diferenciação de tecidos e a presença de sistema nervoso e musculatura (Buatois & Mángano, 2011; Mángano & Buatois, 2016). Em outras palavras, são indicativos da atividade de organismos com planos corporais coerentes com eumetazoários (e ctenóforos, dependendo de seu posicionamento nas árvores filogenéticas recuperadas para Metazoa, ver Fig. 2).

Em estratos ediacaranos, a abundância de estruturas biogênicas problemáticas é historicamente reconhecida, resultando no passado em listas com extenso número de icnotáxons, com considerável diversidade morfológica (Crimes, 1987; 1994; Seilacher et al. 2005; Jensen et al. 2006). Nas últimas duas décadas contudo, a integração de estudos sedimentológicos e paleontológicos aumentou consideravelmente a compreensão do papel de esteiras microbiais no desenvolvimento de estruturas sedimentares complexas e seu papel na preservação de fósseis corpóreos (ou somatofósseis) e icnofósseis (Noffke,

1996; Hagadorn & Botjer, 1997; Gehling 1999; Gehling et al. 2000; Noffke et al. 2001 Jensen, 2003, Warren et al., 2020). Desta forma, de acordo com revisões recentes (p.ex. Buatois & Mángano, 2016, 2020), considera-se o período Ediacarano como expressivamente marcado por baixo número de icnotáxons (icnodiversidade), e pouca disparidade em relação aos planos arquiteturais ('*architectural designs*') ou '*bauplans*' reconhecidos (icnodisparidade) (Buatois & Mángano, 2013; Liu & McIlroy, 2015; Mángano & Buatois, 2016; 2020).

Dentre as mais antigas evidências de estruturas biogênicas produzidas pela interação entre organismos e substratos diversos, incluem-se estruturas discoides simples, abundantes em estratos ediacaranos com idades a partir de ca. 570 Ma (Gehling et al. 2000, Menon et al. 2013). Tais estruturas, muitas das quais podem ser incluídas no plexus *Aspidella*, representam, contudo, o resultado do preenchimento passivo *post mortem* de estruturas de fixação no substrato (*holdfasts*) de organismos bentônicos sésseis de afinidade diversa (Gehling et al. 2000, Tarhan et al. 2010, Macgabhann 2007). Assim sendo, tais feições são em sua maior parte classificadas como fósseis corpóreos e não icnofósseis, apesar de em muitos casos a distinção entre ambos não ser efetivamente clara. De fato, em sua localidade tipo, na Formação Fermeuse, em Newfoundland (Canadá), fósseis de *Aspidella* são reportados com evidência de locomoção horizontal (como pistas com cristas aninhadas em padrão crescente) (Fig. 7B) e vertical (estruturas de equilíbrio em resposta à agradação do substrato, ou Equilibrichnia, *sensu* Bromley, 1990) (Fig. 7C) (Menon et al. 2013). Tais observações permitem interpretar parte destas estruturas biogênicas como icnofósseis de descanso de organismos diploblásticos, com possível afinidade com o filo Cnidaria, semelhantes a icnotáxons como *Bergaueria sucta* (Menon et al. 2013, Mángano et al. 2020). Nesta mesma localidade, em estratos mais antigos da Formação Mistaken Point, também foram reportadas estruturas horizontais simples de origem supostamente biogênica interpretadas como produto da locomoção de organismos não identificados (Fig. 7A) (Liu et al, 2010; Liu et al., 2014). Contudo, hipóteses alternativas consideram-nas como prováveis *tool marks*, e assim, feições de origem abiótica (Retallack, 2010; Mángano & Buatois, 2016; Warren et al. 2020).

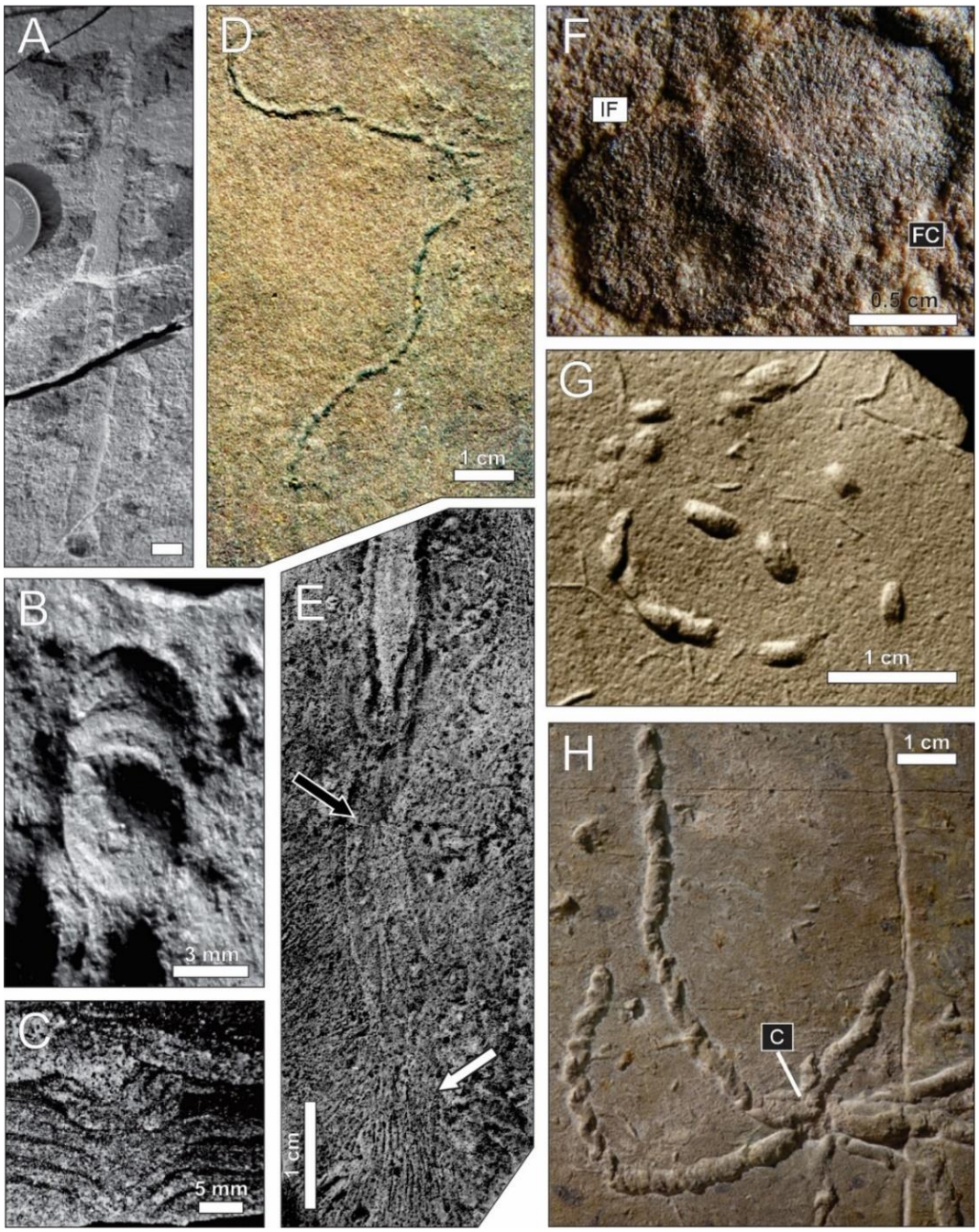


Figura 7 – Icnofósseis e estruturas suspeitas do Ediacarano terminal. A – Possível pista simples (Liu et al., 2010), ou marca de objeto (*tool mark*) (Warren et al. 2020); B e C – estruturas de locomoção (em epirelevo negativo em B) e de equilíbrio (em seção transversal em C) associadas a *Aspidella terranovica*, atribuíveis ao icnotáxon *Bergaueria sucta* (Menon et al. 2013); D - *Helminthopsis* em hiporelevo negativo (Mángano & Buatois, 2016); E – *Kimberichnus*/*Radulichnus* (seta branca) associado a preservação móldica de *Kimberella*. Possível estrutura de locomoção indicada pela seta preta (Ivantsov et al. 2019); F – *Epibaion* (IF – icnofóssil, em hiporelevo positivo) e molde externo de *Dickinsonia* (FC – fóssil corpóreo em hiporelevo negativo) (Evans et al. 2019); G – Seguimentos horizontais de treptinídeo (reproduzido em Mángano & Buatois, 2020 de Jensen, 2000); H - *Streptichnus narbonei* (reproduzido em Darroch et al., 2021 de Jensen & Runnegar, 2005). Centro de irradiação (ramificação?) das estruturas indicado pela letra "c".

Icnofósseis seguramente produzidos por metazoários bilatérios (triploblásticos) por outro lado são objeto de contensão para estudos envolvendo o Ediacarano (Buatois & Mángano, 2011, Mángano & Buatois, 2016). Estruturas alongadas simples

(*Helmminthopsis*), por exemplo, ou mesmo de morfologia complexa, semelhantes a helicoides (e.g. *Harlaniella*), ou pistas com meandros guiados (e.g. *Palaeopascichnus*) presentes em assembleias do tipo Avalon (ca. 570-565 Ma), têm sido reinterpretados como fósseis corpóreos de organismos tubulares ou protistas (Jensen, 2003, Seilacher et al., 2005, Shen, et al., 2007, Becker-Kerber et al. 2020).

Em assembleias fósseis mais jovens contudo, como as ocorrências tipo-White Sea (ca. 560-550 Ma), em depósitos marinhos rasos, icnofósseis tornam-se mais comuns e são mais confiantemente atribuídos a estruturas produzidas por animais possivelmente bilatérios (Mángano & Buatois, 2016). Pistas epiestratais e escavações muito rasas, possivelmente abaixo de esteiras microbiais, incluem icnotáxons como *Archaeonassa*, *Helminthopsis* (Fig. 7D), *Helminthoidichnites* e *Gordia* (Buatois & Mángano, 2012; Mángano & Buatois, 2016). Estes sugerem padrões de pastagem não especializados, sendo os icnofósseis mais comuns em assembleias com idades entre 560-550 Ma, ocorrendo em ambientes marinhos profundo e raso (Gehling, 1999; MacNaughton et al., 2000; Jensen, 2003; Jensen et al. 2006, Buatois & Mángano, 2012). Em depósitos marinhos rasos associados a assembleias tipo White Sea, na Rússia e Austrália, icnofósseis ocorrem diretamente associados a fósseis de organismos de corpo mole tipicamente ediacaranos. A presença de possíveis marcas de raspagem em esteiras microbiais associados a *Kimberella* (Fig. 7E) é interpretada como evidência de alimentação e locomoção associada a utilização de aparato bucal potencialmente esclerotizado (análogo à rádula presente em certos grupos coroa de moluscos) (Ivantsov, 2010; Gehling, 2014; Ivantsov et al. 2019). Apesar da natureza icnológica destas estruturas ter sido recentemente questionada (Antcliffe, 2019), a comparação com estruturas de raspagem fanerozoicas como *Radulichnus* apresenta-se como forte argumento para a afinidade de *Kimberella* com grupos tronco de bilatéria, ou ainda moluscos basais (Fedonkin, 2003; Ivantsov, 2010; Gehling et al., 2014; Ivantsov et al. 2019). Ainda, impressões corporais parcialmente sobrepostas distribuídas em série são por vezes identificadas em associação com fósseis de *Dickinsonia* e *Yorgia* (Ivantsov & Malakhovskaya, 2002; Ivantsov, 2011; Ivantsov et al., 2019). Tais estruturas atribuídas ao icnogênero *Epibaion* (Ivantsov & Malakhovskaya, 2002), são interpretadas como marcas transitórias de descanso, possivelmente associadas a alimentação por estes organismos (Fig. 7F) (Ivantsov et al. 2019; Evans et al. 2019). Complementando sinais fornecidos por biomarcadores (Bobrovskiy et al., 2019), a presença de mobilidade

direcional, diferenciação dorso-ventral reforçam a afinidade destes organismos com ramo extinto de Eumetazoa, possivelmente associado a linhagens tronco de Bilateria (Evans et al. 2019).

Dentre as demais categorias arquiteturais reportadas para o intervalo entre 560 e 550 Ma incluem-se escavações horizontais simples com preenchimento ativo, representadas por *Torrowangea*, indicando a presença de bilatérios sedimentívoros (com presença de cavidade interna e movimentos peristálticos) (Narbonne & Aitken, 1990; Seilacher et al. 2005). Escavações horizontais simples com preenchimento passivo (p. ex. *Palaeophycus*) e escavações tipo *plug-shape* (estruturas rasas, comumente associadas a marcas de descanso ou morada) também são registradas, contudo a distinção entre estas formas e fósseis corpóreos respectivamente tubulares e discoides não é trivial (Seilacher et al. 2005; Jensen et al. 2006, Grazhdankin, 2014; Mángano & Buatois, 2020). Ainda, possíveis formas horizontais com ramificações verticais são reportadas no Membro Shibantan da Formação Dengying (551-543 Ma) (Sul da China), bem como possíveis trilhas apresentando marcas preservadas de supostos apêndices (Chen et al. 2013; Meyer et al. 2014; Xiao et al. 2021). Neste caso específico, sua associação com assembleias de caráter intermediário entre as assembleias tipo-White Sea e Nama, sugerem idades mais próximas a ca. 550 Ma (Xiao et al. 2020), contudo, revisões recentes sugerem explicações alternativas para sua formação, lançando dúvidas quanto ao seu real significado etológico (Mángano & Buatois, 2016; 2020).

Em estratos dos últimos estágios do Ediacarano terminal, com idades entre 550-542 Ma, é reportada uma mudança nos padrões de bioturbação com o desaparecimento de estruturas como *Epibaion* e *Radulichnus*, associados a organismos de corpo mole e o aparecimento de novos planos arquiteturais, denotando inovações comportamentais significativas (Jensen et al., 2006; Buatois & Mángano, 2012; Mángano & Buatois, 2014; 2016). De fato, o intervalo próximo ao limite Ediacarano-Cambriano é marcado por expressiva diminuição na diversidade e abundância de formas de corpo mole e pelo aparecimento de formas esqueletais (Laflamme et al. 2013; Muscente et al., 2018; Wood et al. 2019). Associadas a esta última inovação, tem-se o aparecimento de estruturas de bioerosão (*Oichnus*) interpretadas como marcas de predação em carapaças de *Cloudina* (Fig. 5C) (Bengtson & Zhao, 1992; Hua et al. 2003; Mángano & Buatois, 2016). Novas categorias arquiteturais incluem escavações horizontais rasas com ramificações verticais e horizontais (treptinídeos, p. ex. *Treptichnus*, *Streptichnus*, Figs. 7G e H), e estruturas

horizontais complexas com preenchimento ativo (*Parapsammichnites*) indicando novos e mais complexos modos de exploração dos substratos pela fauna bentônica (Jensen, 2000; Jensen & Runnegar, 2005; Buatois et al. 2018). Seguindo o conceito de icnoguildas, o agrupamento das estruturas de bioturbação e bioerosão ediacaranas é ilustrada na Tabela 3, baseado na proposta de Mángano & Buatois (2016).

Tabela 3 - Icnoguildas e icnotáxons representativos de estratos ediacaranos (Mángano & Buatois, 2016). Modelos de interação com esteiras microbiais propostos por Seilacher (1999).

Icnoguildas	Descrição	Interações com esteiras microbiais	Icnogêneros/estruturas
Helminthopsis	Estruturas transitórias epiestratais ou muito rasas de pastagem produzidas por animais bentônicos vágeis.	*"Mat-grazing"* e *"undermat-mining"*	*Helminthopsis, Helminthoidichnites, Gordia, Archaeonassa*
Radulichnus	Estruturas transitórias epiestratais de alimentação, produzidas por animais vágeis raspadores de esteiras	*"Mat-scratching"*	*Kimberichnus/Radulichnus*
Epibaion	Estruturas transitórias epiestratais de alimentação, produzidas por animais vágeis digestores de esteiras	*"Mat-digesting"*	*Epibaion*
Palaeophycus	Estruturas transitórias a semi-permanentes rasas, de morada e/ou alimentação, produzidas por animais vágeis a semi-vágeis suspensívoros ou predadores	-	*Palaeophycus*
Torrowangea	Estruturas transitórias rasas, de alimentação, produzidas por animais vágeis sedimentívoros	-	*Torrowangea, Parapsammichnites, Planolites*
Bergaueria	Estruturas semi-permanentes a permanentes de morada ou descanso, produzidas por animais semi-vágeis predadores ou suspensívoros	-	*Bergaueria, Conichnus* e escavações *"plug-shaped"*
Treptichnus-Saerichnites	Estruturas semipermanentes rasas de alimentação, produzidas por animais vágeis a semi-vágeis detritívors, sedimentívoros ou predadores e	*"undermat-mining?"*	*Treptichnus, Streptichnus, Saerichnites,* e outros treptinideos
Oichnus	Estruturas de bioerosão transitórias rasas, produzidas por animais vágeis predadores	-	*Oichnus*

Considerando as distribuições temporais das distintas assembleias do Ediacarano à base do Cambriano, notam-se claros padrões de aumento na disparidade morfológica (planos arquiteturais), riqueza de icnotáxons bem como aumento da abundância de adensamento das icnofábricas ali representadas (Carbone & Narbonne, 2014; Mángano & Buatois, 2014; 2020; Buatois et al. 2018; Cribb et al. 2019, Darroch et al., 2021). Inovações comportamentais e anatômicas e o franco aumento nos índices de bioturbação marcam a passagem para o Fortuniano (Fig. 8), evidenciando evento de irradiação adaptativa significativa e a transição para ecossistemas dominados por grupos coroa de animais (Jensen et al. 2006; Mángano & Buatois, 2014).

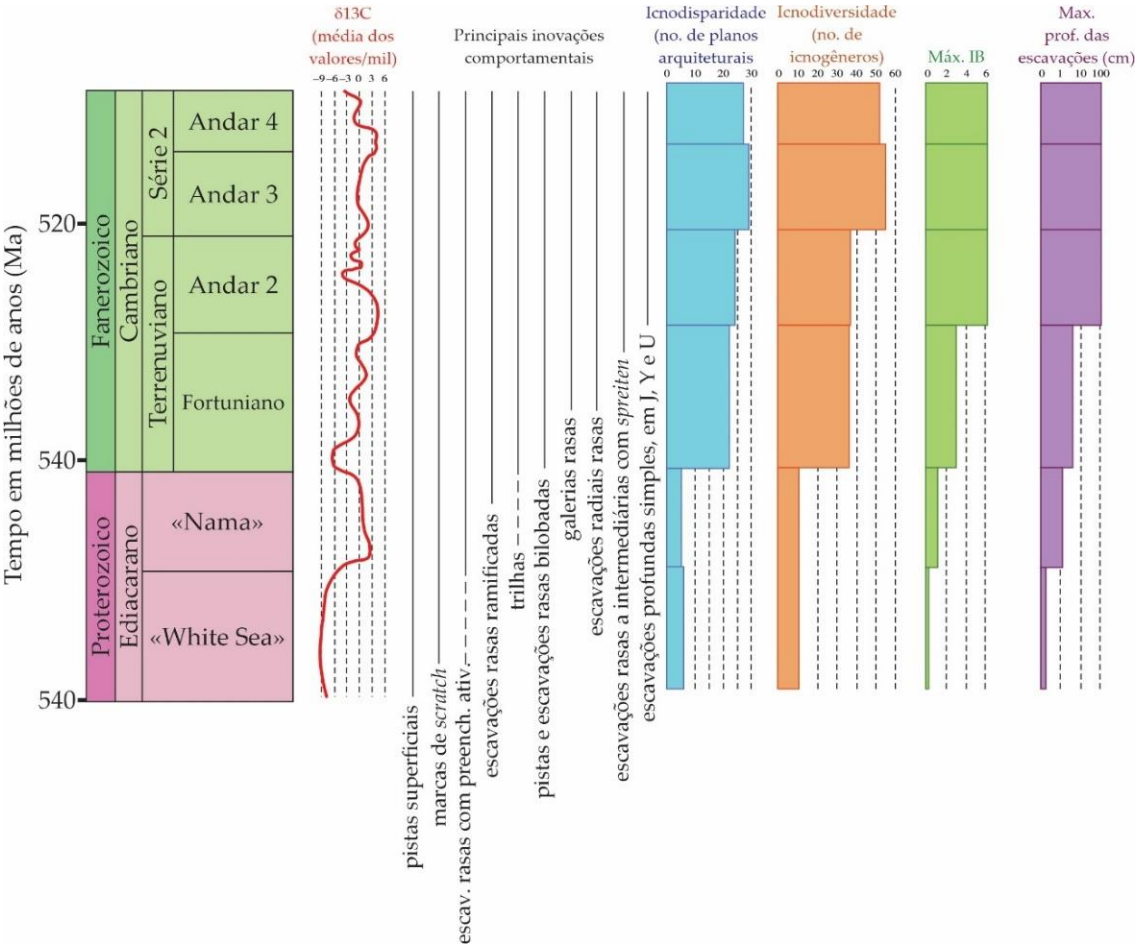


Figura 8 – Resumo das mudanças nos padrões de bioturbação ao longo da transição Ediacarano-Cambriano expressas por distintos parâmetros semiquantitativos. Barras verticais pretas indicam o primeiro aparecimento de inovações comportamentais e morfológicas expressas pelo registro icnológico. Baseada na revisão de Mángano & Buatois (2014). A presença de marcas de *scratch* no Ediacarano é associada a raspagem de estruturas tipo-rádula de *Kimberella*. O tracejado que estende o registro de trilhas ao intervalo de ocorrência das assembleias tipo-Nama refere-se a estruturas de locomoção com possíveis marcas de apêndices descritas por Chen et al. (2013).

CAPÍTULO 4: CONTEXTO GEOLÓGICO E ARCABOUÇO BIOESTRATIGRÁFICO

4.1. Faixas móveis e coberturas cratônicas neoproterozoicas da porção SW de Gondwana

A configuração do supercontinente Gondwana a partir da metade superior do Neoproterozoico (ca. 650-620 Ma) se deu por processos diacrônicos associados à fragmentação do supercontinente Rodínia e o fechamento de domínios oceânicos (Cordani et al. 2003, Tohver et al. 2006, Li et al. 2008). Este processo se deu pela colagem de sucessivos arcos vulcânicos e colisões de inúmeros núcleos cratônicos, compondo assim os últimos estágios deste ciclo de aglutinação continental da porção ocidental de Gondwana ocorridos já no Paleozoico (ca. 530 Ma) (Li et al. 2008, Tohver et al. 2010, 2012, Johansson et al. 2014). Esses eventos orogênicos envolveram a colisão dos núcleos cratônicos de Amazônia e Rio Apa com os componentes de Gondwana Oriental a leste (crátons São Francisco-Congo, Paranapanema, Rio de la Plata, Kalahari, Antártica, Índia, Austrália, entre outros blocos menores) e posteriormente com os blocos Arequipa-Antofalla e Pampeano a sudoeste (Fig. 9A, Litherland et al. 1986; Cordani et al. 2003; Campanha et al. 2010; Tohver et al. 2010; 2012; Tohver & Trindade, 2014). Dentre as expressões geotectônicas destes eventos, inclui-se o cinturão móvel Araguaia-Paraguai-Pampeano e a Faixa Vallemi, marcando o fechamento do proposto Oceano Clymene e a configuração final de Gondwana (Fig. 9A) (Campanha et al. 2010; Tohver et al. 2012; Tohver & Trindade, 2014; Warren et al. 2014).

Localizada na parte central deste domínio compressivo e marcada por um cinturão móvel alongado e curvo que margeia os blocos cratônicos Amazônico, Rio Apa e Paranapanema, a Faixa Paraguai se estende-se entre os territórios do Brasil, Paraguai e Bolívia (Almeida et al., 1981; Almeida et al. 1986). Do ponto de vista estrutural, esta província é composta por rochas sedimentares pouco ou não deformadas que se dispõem como coberturas sobre as áreas cratônicas. Em sentido à região marginal dos blocos cratônicos, as sucessões sedimentares indeformadas gradam para cinturões de dobramento e empurrão com vergência para oeste em direção ao interior cratônico e apresentando baixo grau de metamorfismo (não ultrapassando a fácies xisto-verde) (Almeida et al., 1986; Alvarenga & Trompette, 1993; Alvarenga et al. 2000). Ressalta-se que o metamorfismo regional da Faixa Paraguai apresenta picos datados entre ca. 528 e

ca. 490 Ma, evidenciando os estágios finais da dinâmica orogênica compressiva durante o início do Paleozoico (Tohver et al. 2010).

De modo geral, as unidades que compõem o cinturão se distribuem descontinuamente ao longo de um arco com orientação predominantemente NW-SE em sua região sul, curvando-se suavemente para direção NE-SW em sentido a sua porção norte (Fig. 9B, Almeida et al. 1986). Contudo, em sua região central, um domínio tectônico alongado ramifica-se em ângulo para oeste, compondo a Faixa Chiquito-Tucavaca em território Boliviano (Figs. 9A e B) (Litherland et al. 1986). Esta faixa é por vezes considerada como continuação em termos de evolução tectônica da Faixa Paraguai, separando o Cráton Amazônico dos blocos Pampia e Arequipa-Antofalla, a sudoeste (Litherland et al. 1986; Campanha et al. 2010; Schmitt et al. 2018). De fato, na região de Vallemí, no nordeste do Paraguai, ocorre considerável deformação tectônica expressa como um cinturão dobrado e com falhas de empurrão com vergência para leste, em direção ao bloco Rio Apa (Fig. 9B) (Campanha et al. 2010). A localização a oeste do Bloco Rio Apa da Faixa Vallemí, como foi denominada, sua orientação e relações geocronológicas são sugestivas de tectônica associada a colisão do núcleo cratônico Pampia a sudoeste (Campanha et al. 2010).

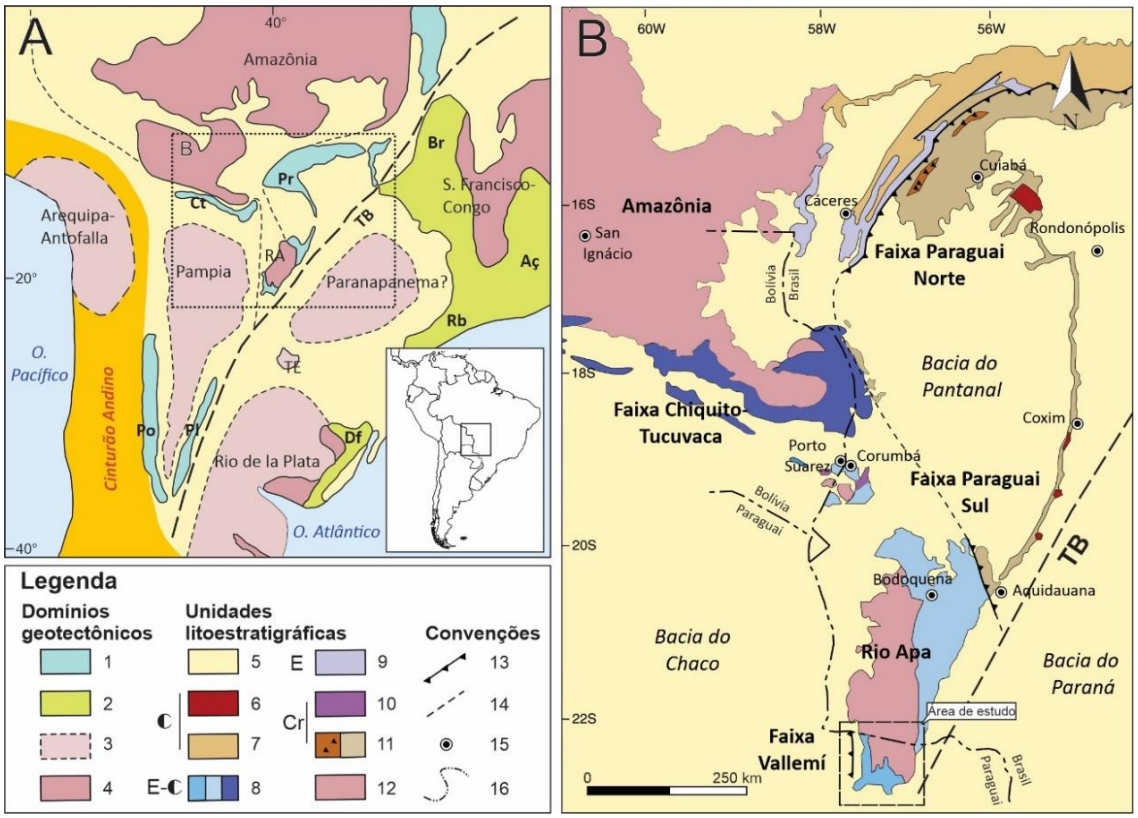


Figura 9– Contexto geológico da Faixa Paraguai. A – Esquema geológico-geotectônico da porção centro-oeste da América do Sul, evidenciando principais núcleos cratônicos e cinturões móveis, bem como coberturas sedimentares (modificado de Warren et al. 2019, baseado em Alvarenga & Trompette, 1993; Kröner & Cordani, 2003; Tohver et al. 2006; Campanha et al., 2010; Ramos et al. 2010; Warren 2011; Dragone et al. 2017). B – Mapa geológico simplificado da Faixa Paraguai e áreas adjacentes. Polígono tracejado a sul da área põe em evidência a área de exposição do Grupo Itapucumi, área de interesse deste estudo (modificado de Gaucher et al. 2010 e Babinski et al. 2013, baseado em Schobbenhaus et al. 1981; Litherland et al., 1986; Boggiani, 1998; Alvarenga et al., 2000). 1 – Faixas móveis Ediacarano-cambrianas; 2 – Faixas móveis brasilianas; 3 – Núcleos cratônicosnão expostos; 4 – Núcleos cratônicos aflorantes; 5 – Coberturas fanerozoicas; 6 – Suítes graníticas pós orogênicas; 7 – Grupo Alto Paraguai; 8; Grupos Itapucumi/Corumbá/ Murciélago e Tucuvaca, respectivamente; 9 – Grupo Araras; 10 – Grupo Jacadigo; 11 – Formação Puga/Grupo Cuiabá; 12 – Complexo Apa (embasamento cristalino); 13 – Falhas de empurrão; 14 – lineamentos tectônicos inferidos; 15 – municípios; 16 – fronteiras internacionais; C – Cambriano; E-C – Ediacarano/Cambriano; Cr – Criogeniano; Po – Faixa Pampeana ocidental; Pl – Faixa Pampeana oriental; Ct – Faixa Chiquito-Tucuvaca; Pr – Faixa Paraguai; Ar – Faixa Araguaia; Br – Faixa Brasília; Aç – Faixa Araçuaí; Rb – Faixa Ribeira; Df – Faixa Dom Feliciano; RA – Bloco Rio Apa; TE – Cráton Tebicuary; TB – Lineamento transbrasiliano; O. - Oceano. (Baseado e modificado de Gaucher et al. 2010; Warren 2011; Babinki et al. 2013).)

Devido a este caráter descontínuo de seus afloramentos, a Faixa Paraguai é comumente subdividida nas faixas Paraguai Norte e Sul, às quais é sugerida diacronicidade em termos de suas evoluções deposicionais e tectônicas (Babinski et al. 2018). De modo geral, as sucessões sedimentares, presentes tanto na faixa móvel quanto nas coberturas cratônicas, registram eventos de subsidência ocorridos nas margens dos blocos Amazônia, Rio Apa e Pampia durante fragmentação de Rodínia e a configuração da porção oeste de Gondwana (Fig. 9B) (Trompette et al. 1998; Warren et al. 2019).

4.1.1. Faixa Paraguai Sul e evolução sedimentar do Grupo Corumbá

Em direção ao sul, a Faixa Paraguai ocorre parcialmente encoberta por depósitos cenozoicos da Bacia do Pantanal, aflorando novamente na região próxima ao município de Corumbá, mais ao sul na Serra da Bodoquena e próxima à margem leste do Rio Paraguai, no nordeste do Paraguai. Em relação ao segmento norte, a direção do acamamento dos depósitos tectonizados sofre uma inflexão suave para direções NNW-SSE (Almeida et al. 1986; Tohver et al. 2012). Esta área de afloramentos é denominada de Faixa Paraguai Sul, apresentando sucessão sedimentar parcialmente correlata aos depósitos expostos a norte (Gaucher et al. 2010). A base da sucessão é marcada pelos depósitos glaciais da Formação Puga e ferro-manganesíferos do Grupo Jacadigo, este último com exposições locais em grandes elevações próximas ao município de Corumbá (Almeida 1945, 1946; Dorr II, 1945). Nesta região, os depósitos metalíferos ocorrem como preenchimento de um sistema de grábens assimétricos, possivelmente associados a fase rifte de evolução da bacia (Haralyi & Walde 1986; Trompette et al. 1998). A possível influência glacial na unidade de topo do Grupo (sugerida por Walde et al. 1981; Urban et al. 1992; Walde et al. 2007, entre outros, contudo questionada por Piacentini et al. 2007 e Freitas et al. 2011), sugere afinidade temporal entre as formações ferríferas e o evento glacial Marinoano registrado pela Formação Puga, associação faciológica semelhante ao observado em outras localidades (Klein & Beukes, 1993, Babinski et al. 2013).

Sobreposto discordantemente a sucessão criogeniana, o Grupo Corumbá marca a transição da fase rifte, com depósitos siliciclásticos na base para a fase *drift* de evolução da bacia, registrando evento transgressivo e o desenvolvimento de plataforma carbonática (Boggiani et al. 1993, 2010; Boggiani 1997, Gaucher et al. 2003). Este é subdividido da base para o topo nas formações Cadieus, Cerradinho, Bocaina, Tamengo e Guaicurus (Almeida 1965; Boggiani 1997).

A sucessão carbonática que se sobrepõe às unidades terrígenas basais (Cadiuéus e Cerradinho), caracteriza a maior parte do intervalo intermediário do Grupo Corumbá e é composta pelas formações Bocaina e Tamengo. A Formação Bocaina ocorre discordantemente sobre os depósitos da Formação Cerradinho, podendo ainda ocorrer sobre os depósitos do Grupo Jacadigo, ou ainda diretamente sobre o embasamento e Formação Puga (Boggiani 1998, Oliveira 2010; Freitas et al., 2011). Litologicamente, a Formação Bocaina é composta predominantemente por calcários estromatolíticos,

mudstone e fosforitos interpretados como depósitos de submaré (Boggiani 1997). Associados às fácies estromatolíticas, são reportados microfósseis vasiformes (*vase-shaped microfossils* – VSM), formas comuns em estratos neoproterozoicos mais jovens que ca. 750 Ma (Morais 2013; Morais et al. 2017, 2019). Idades de tufo vulcânico do topo da unidade indicam idades CA-ID-TIMS em U-Pb, de 555,18 ± 0,70 Ma para o final da sedimentação Bocaina, reforçando sua deposição já durante o Ediacarano (Parry et al. 2017). A Formação Tamengo, sobreposta, tem em sua base expressivos depósitos de brecha, ricos em clastos de calcário inferidos como provenientes da Formação Bocaina e também de rochas do embasamento (Boggiani 1997; Fernandes & Boggiani, 2021). Acima da brecha seguem-se entre 80 e 100 metros de calcários calcíticos carbonosos, dominados na base por *grainstone* com estratificação cruzada *swaley* e *mudstone* e folhelhos depositados em contexto de rampa média e externa, respectivamente (Oliveira et al. 2019). Nestes folhelhos, ocorrem fragmentos e elementos inteiros e dispersos de *Corumbella werneri* e *Paraconularia* sp., interpretados como Scyphozoa bem como de macroalgas com afinidade com vendoteniáceas (Babcock et al. 2005; Pacheco et al. 2015; Van Iten et al. 2016; Amorim et al. 2020, Becker-Kerber et al. 2021). Estes são sucedidos por pacotes métricos a decamétricos de *grainstone* bioclástico e oolítico, interpretados como bancos calcareníticos depositados na rampa interna (Oliveira et al. 2019), nos quais são comuns elementos retrabalhados de *Cloudina lucianoi* (Zaine & Fairchild 1985; Zaine & Fairchild 1991; Adorno et al. 2017; Becker-Kerber et al. 2017, interpretada como sinonímia júnior de *Cloudina hartmanae* por Yang et al., 2021). Carapaças com elementos morfológicos bem preservados são descritos em fácies de *mudstone* interpretados como depósitos de rampa interna, evidenciando ambiente protegido da ação de tempestades e correntes (Meira 2011; Becker-Kerber et al. 2017; 2019; Oliveira et al. 2019). A deposição da Formação Tamengo é limitada na base pela idade obtida para a Formação Bocaina (ca. 555 Ma), e valores de CA-ID-TIMS em U-Pb de 542±0,68 Ma em tufos vulcânicos do topo da Formação (Parry et al. 2017). Icnofósseis são raramente reportados em detalhe na unidade, porém observações recentes indicam a possível presença de galerias de meiofauna, com escavações verticais e obliquas interconectadas interpretadas como *Multina minima* (Parry et al. 2017). Tais icnofósseis são descritos em fácies pelíticas da base da Formação Tamengo e da base de depósitos pelíticos da Formação Guaicurus a esta sotoposta (Diniz, 2017; Parry et al. 2017; Amorim et al. 2020). Esta unidade encerra a sucessão sedimentar na região de Corumbá e da Serra da Bodoquena, representando espesso pacote de sedimentos terrígenos, marcando o

afogamento da rampa carbonática e deposição em condições de águas mais profundas (Boggiani 1997; Fazio et al. 2019). Além dos reportados icnofósseis, o registro paleobiológico da unidade restringe-se a elementos de *thalli* dos vendotenídeos *Eholynia corumbensis* e *Tawuia* sp., descritos em seu intervalo inferior (Gaucher et al. 2003).

A presença de assembleia fóssil típica do Ediacarano terminal presente na porção de topo do Grupo Corumbá permite sua correlação bioestratigráfica com inúmeras bacias e unidades, em diversas localidades (Warren et al. 2011, 2017 Campanha et al. 2013). Em território paraguaio, a Formação Tagatiya Guazú do Grupo Itapucumi, caracteriza-se como uma unidade cronocorrelata à Formação Tamengo e possivelmente à parte inferior da Formação Guaicurus do Grupo Corumbá (Almeida 1965; Boggiani & Gaucher, 2004; Warren et al. 2011; 2019).

4.1.2. Faixa Vallemi e evolução sedimentar do Grupo Itapucumi

Originalmente reconhecidas por DuGraty (1865) e Boetner (1947), e posteriormente denominadas "Série Itapucumi" por Harrington (1950), uma espessa sucessão de rochas carbonáticas e siliciclásticas aflora na região nordeste do território paraguaio, na província de Concepción. Distribui-se por uma estreita faixa de afloramentos que bordeja a oeste e a sul exposições graníticas do Complexo Rio Apa, e gnáissicas da Suíte Centurión, e metassedimentares do Grupo São Luís (Fig. 10A) (Wiens, 1986). A oeste as rochas do Grupo Itapucumi ocorrem encobertas pelos depósitos cenozoicos da Bacia do Chaco e a sul, pelos sedimentos paleozoicos da Formação Coronel Oviedo (Fig. 10A) (Fúlfaro 1996). Como cobertura metassedimentar, a unidade subdivide-se em dois domínios tectônicos distintos de faixa dobrada e falhada e cobertura cratônica (Warren et al., 2019). O domínio caracterizado por pacotes intensamente tectonizados apresenta deformação com vergência para leste e caracteriza o cinturão móvel denominado de Faixa Vallemí (Campanha et al. 2010; Warren et al. 2019), e ocorrem como morrotes com topo arredondado e escarpas nas proximidades dos municípios de Vallemí e Três Cerros, e ao longo da margem leste do Rio Paraguai, da foz do Rio Apa, até Puerto Itapucumí (Wiens 1986; Boggiani 1998; Warren 2011). O minínio a leste corresponde à cobertura cratônica sendo caracterizada por depósitos sem evidência de metamorfismo, com acamamento em mergulhos suaves para oeste na área de estudo, sugerindo estruturação em amplas dobras abertas (Wiens, 1986; Warren 2011; Warren et al. 2019a).

Somando aproximadamente 400 m de espessura, o Grupo Itapucumi é formado pela sucessão vulcanossedimentar da Formação Vallemí na base, seguida de espesso pacote de rochas carbonáticas e siliciclásticas das formações Camba Jhopo, Tagatiya Guazú e Cerro Curuzu (Fig. 10B) (Wiens 1986; Boggiani, 1997; Warren, 2011; Warren et al. 2019a). Esta subdivisão em quatro unidades distintas foi proposta por Warren (2011) e Warren et al. (2019), os quais constituem os trabalhos mais detalhados relativos à estratigrafia, sedimentação e tectônica da unidade.

De acordo com estes autores, os depósitos do Grupo Itapucumi representam três principais sequências sedimentares transgressivo-regressivas. Na base, as rochas siliciclásticas e vulcânicas da Formação Vallemí são interpretadas como uma sucessão de rifte continental, depositada em pequenos grábens ainda no contexto de fragmentação do supercontinente Rodínia. Separados por uma discordância regional, os depósitos das unidades sobrepostas representariam o desenvolvimento de uma rampa carbonática barrada, com abertura para o oceano à oeste (relativo à sua posição geográfica atual) (Fig. 11). Estes são representados por depósitos de rampa média e interna das formações Camba Jhopo e Tagatiya Guazú, respectivamente, sobrepostos por depósitos de rampa externa, da Formação Cerro Curuzu (Warren et al. 2019a).

Abaixo, segue um resumo dos aspectos litoestratigráficos e principais interpretações em termos dos ambientes deposicionais e contexto tectono-sedimentar para as unidades do Grupo Itapucumi.

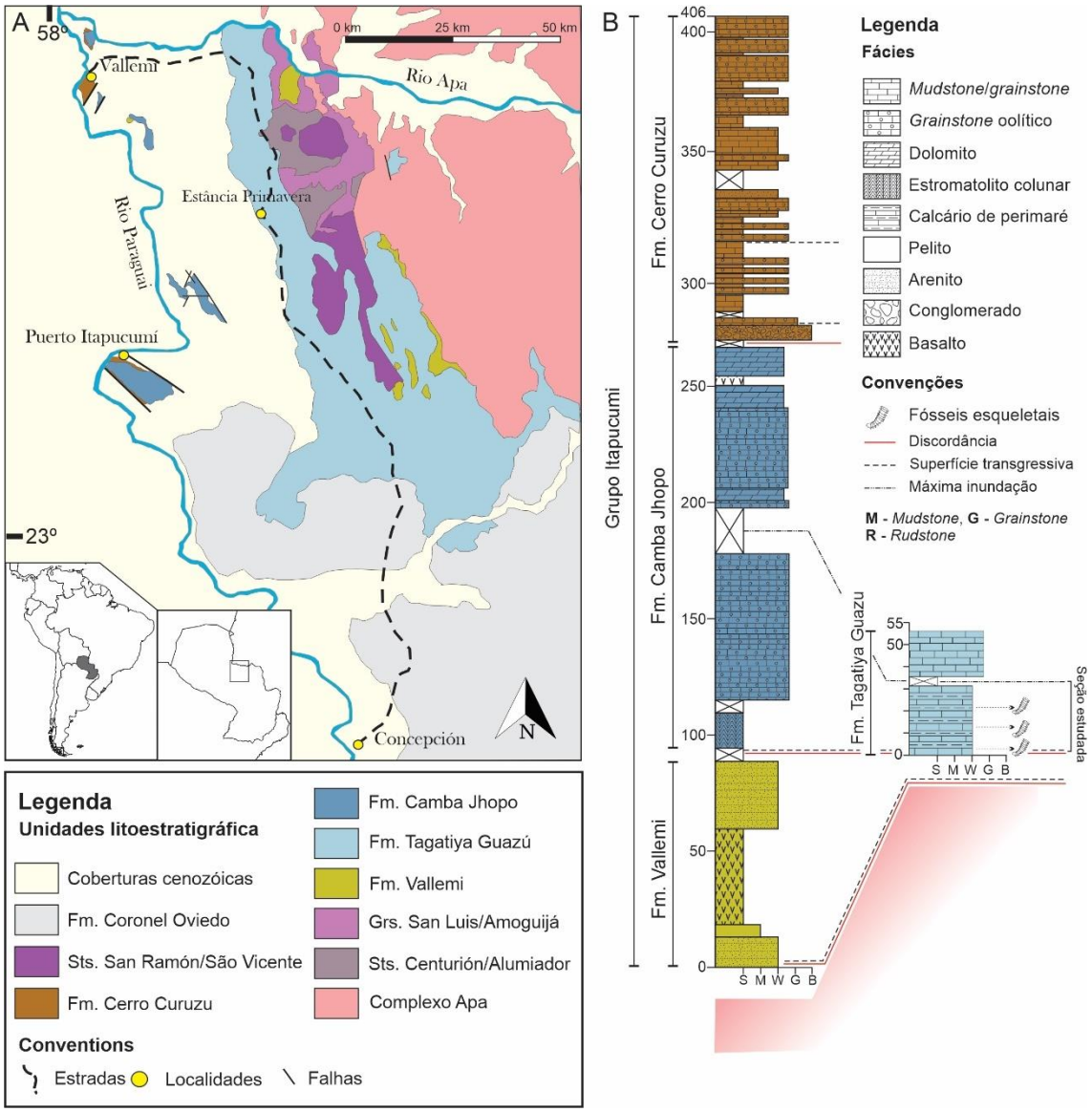


Figura 10 – Contexto geológico local e estratigrafia do Grupo Itapucumi. A - Mapa geológico simplificado da área de afloramento do Grupo Itapucumi na área de estudo; B –Coluna estratigráfica do Grupo Itapucumi, evidenciando superfícies estratigráficas importantes, proposta de correlação e posição da seção estudada. Fm – Formação; Sts. – Suítes; Grs. – Grupos. (Baseado em e modificado de Wiens, 1986; Warren, 2011; Warren et al. 2019a).

4.1.2.1 Formação Vallemí

A Formação Vallemí é bastante pouco exposta, ocorrendo em afloramentos pontuais no domínio da faixa móvel a oeste da área de estudo, bem como no domínio cratônico, encaixada em grábens com orientações NNW-SSE, diretamente sobre o embasamento cristalino (Wiens, 1986; Warren 2011; Warren et al. 2019a). Com aproximados 80 m de espessura, a unidade é caracterizada na base por arcóseos grossos, pacotes heterolíticos de arenito fino com laminação cruzada, siltitos avermelhados e lamitos maciços e laminados ricos em texturas microbiais (MISS) (Warren 2011; Warren

et al. 2019a). Com ca. 15m de espessura, estes depósitos, são interpretados como desenvolvidos em ambiente marinho raso, em contexto de sub-, inter- e supramaré, respectivamente (Warren 2011; Warren et al. 2019a). Acima seguem-se ca. 45 m de rochas básicas efusivas, localmente vesicular, marcando evento vulcânico possivelmente concomitante à sedimentação (Warren 2011; Warren et al. 2019a). Por fim, sucedem-se aproximados 20 m de arenitos finos e lamitos avermelhados, interpretados como possíveis *red beds* desenvolvidos em ambiente marinho raso e oxigenado (Warren et al. 2019a). Baseado no contexto tectono-sedimentar, com depósitos possivelmente continentais encaixados em grábens sobrepostos por *red beds* ricos em cimento de óxido de ferro, a Formação Vallemí foi tentativamente correlacionada ao Grupo Jacadigo e às Formações Cadieus e Cerradinho a norte (Warren et al. 2019). Deste modo, sua idade deposicional restringe-se a valores mínimos de 587 ± 7 Ma, dado por razões de $^{40}Ar/^{39}Ar$ em cristais de óxido de potássio e manganês (criptomelano) que indicam os primeiros eventos de alteração telodiagenética dos BIFs da Formação Banda Alta do Grupo Jacadigo, no lado brasileiro (Piacentini et al. 2013). Coerentemente, dados U-Pb SHRIMP preliminares em zircão detrítico na unidade sugerem idade máxima deposicional de 598 ± 13 Ma para a Formação Vallemi (Warren et al. 2019b).

4.1.2.2. Formação Camba Jhopo

Em discordância erosiva acima da sucessão vulcanossedimentar da Formação Vallemi ocorre uma espessa cobertura de calcários, subdivididos entre as formações Camba Jhopo, presente no domínio da faixa móvel, e Tagatiya Guazú, no domínio cratônico (Warren, 2011). A Formação Camba Jhopo, com ca. 120 m de espessura, apresenta localmente estromatólitos colunares em sua base, interpretados como depósitos de águas rasas em condições de submaré (Warren 2011). Estes gradam para o topo para intervalo dominado por intercalação de *grainstone* oolítico e intraclástico, com cruzadas tabulares, em baixo ângulo e cruzadas por onda depositados em ambiente costeiro praial e de cordão litorâneo (Warren et al. 2019). Além do intenso tectonismo e deformação, é reportada pervasiva dolomitização e recristalização dos carbonatos da unidade, tornando localmente difícil a caracterização de fácies sedimentares (Boggiani, 1998; Warren, 2011). Contudo, a associação de fácies presente indica deposição na porção média da rampa carbonática, em contexto de submaré a costeiro, sendo ainda reportada a presença esporádica de raros bioclastos como parte do arcabouço de *grainstones* oolíticos (Warren,

2011). A presença de possíveis fragmentos esqueletais na Formação Camba Jhopo foi sugerida como argumento justificando a correlação lateral entre essa e a Formação Tagatiya Guazú (Warren, 2011).

4.1.2.3. Formação Tagatiya Guazú

A Formação Tagatiya Guazú foi originalmente descrita com aproximados 108 m de espessura, sendo composta por depósitos tabulares e lateralmente contínuos carbonáticos pouco ou não deformados (Warren, 2011). Tal sucessão ocorre diretamente sobre o embasamento cristalino ou sobre os depósitos siliciclásticos da Formação Vallemí, situação identificada à leste da área de exposição do Grupo Itapucumi (Warren 2011). Do ponto de vista de suas fácies sedimentares, a unidade é composta na base por cerca de 30 m de uma intercalação rítmica de *grainstones* oolíticos e intraclásticos predominantemente marcados por cruzadas em baixo ângulo e por onda, com lamitos, *mudstones*, microbialitos estratiformes e trombolíticos associados a brechas de exposição (Warren 2011; Warren et al. 2019a). Nestes intervalos dominados por sedimentos mais finos, é comum a presença de pacotes heterolíticos, com a intercalação de camadas decimétricas de *grainstone* e *mudstone*/microbialito (Warren 2011; Warren et al. 2019a). De modo geral, a associação de fácies da unidade foi interpretada como depositada em ambientes de perimaré (Warren 2011; Warren et al. 2019a). Neste contexto, fácies de *grainstone* representam sedimentos costeiros praiais e de cordão litorâneo, bem como canais de submaré (Warren 2011; Warren et al. 2019a). Por sua vez, a associação de fácies de granulação fina e com texturas microbiais é interpretada como deposição em contexto de rampa interna, na qual se desenvolveu uma planície de maré adjacente a uma laguna (Warren, 2011).

A Formação Tagatiya Guazú contém importante conteúdo fóssil, caracterizado por pavimentos e associações parautóctones ricos em fragmentos esqueletais, de *Cloudina*, *Corumbella* e *Namacalathus*, além de outros elementos tubulares não identificados (Boggiani & Gaucher, 2004; Warren et al. 2011; 2013; 2017). Icnofósseis também foram reportados, sendo limitados, até o presente trabalho a possíveis pistas simples produzidas por animais pastadores (*Archaeonassa* isp., Warren et al. 2011) Esta associação fossilífera foi utilizada como forte indicador bioestratigráfico permitindo correlacionar os depósitos da unidade com estratos do Ediacarano superior e do

Cambriano inferior (550 – 538 Ma) de diversas localidades ao redor do mundo (Grotzinger et al. 1995; Linnemann et al. 2019).

Lateralmente a estes depósitos, são também reportados depósitos costeiros de *grainstone*, com cruzadas em baixo ângulo, e cruzadas por onda, indicando a provável migração da barra de cordão litorâneo sobre os depósitos lagunares (Warren 2011; Warren et al. 2019a). A espessura destes depósitos costeiros de topo é, contudo, questionada com base nas observações apresentadas neste trabalho (Capítulo 6). Este padrão de preenchimento é semelhante àquele observado para o domínio da faixa móvel, na Formação Camba Jhopo, sugerindo arquitetura retrogradacional para os depósitos de rampa média e interna (Warren, 2011).

4.1.2.4. Formação Cerro Curuzu

Encerrando a sedimentação do Grupo Itapucumi, a Formação Cerro Curuzu corresponde a aproximados 80 metros de espessura, aflorantes exclusivamente no domínio da faixa móvel, diretamente acima das rochas da Formação Camba Jhopo (Warren 2011; Warren et al. 2019a). Na base, a unidade é caracterizada por ca. 10 m de arenitos e conglomerados, ricos em clastos de calcário, apresentando localmente matriz oolítica (Warren 2011; Warren et al. 2019a). Tais depósitos incomuns são interpretados como de possível origem fluvial, indicando a exposição da plataforma carbonática devido à queda do nível de base e o caráter erosivo do contato entre a unidade e os depósitos sotopostos (Warren et al. 2019). Acima deste pacote, ou ainda diretamente acima dos depósitos de rampa média (Fm. Camba Jhopo), ocorrem aproximados 30 m de uma intercalação de *mudstones* betuminosos e lamitos com pacotes heterolíticos de *mudstone* e *grainstone* oolítico, interpretados como depósitos em contexto de águas profundas da rampa externa, dominado por processos de decantação de finos, em condições anóxicas, ocasionalmente afetadas por fluxos hiperpicnais (Warren 2011; Warren et al. 2019a). Por fim, acima destes ocorrem cerca de 50 metros de intercalações decimétricas a métricas de *grainstones* oolíticos, *grainstones* com cruzadas acanaladas e por onda e *mudstones* (Warren 2011; Warren et al. 2019a). Estes estruturam-se em dois ciclos de marcados pelo aumento da espessura dos pacotes de *grainstones* para o topo, sugerindo o caráter progradacional deste intervalo (Warren 2011). Idades U-Pb SHRIMP em grãos de zircão obtidos em depósitos de cinza vulcânica no topo da unidade sugerem idades máximas de 498 ± 19 Ma, com uma idade de concórdia de 545 ± 4.5 Ma (Warren et al. 2019b). Em

recente publicação (Anexo 2) desta tese, essas idades para o tufo da Formação Cero Curuzu foram recalculadas para 535.7 ± 5.2 Ma (Warren et al., 2023).

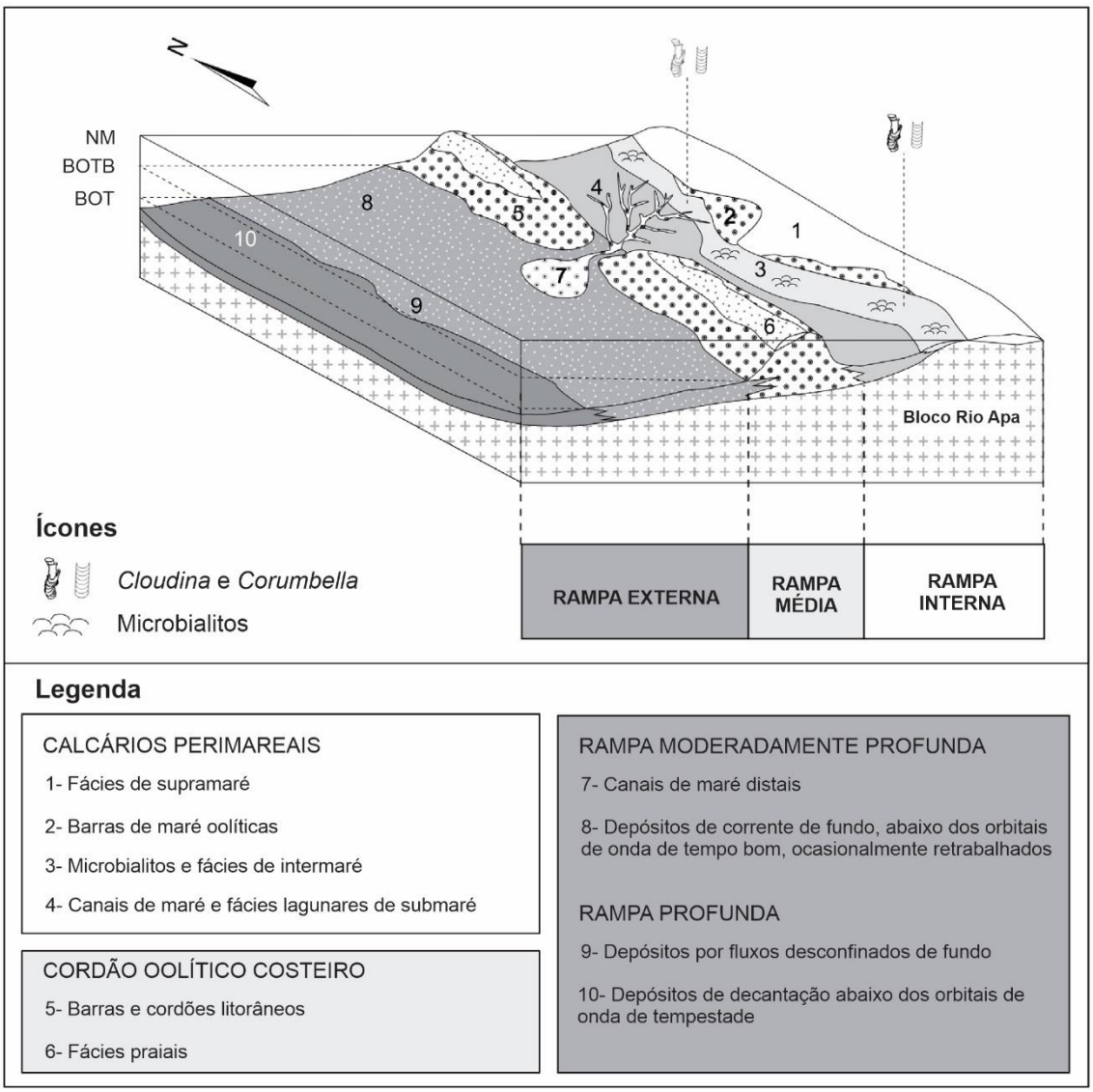


Figura 11– Modelo deposicional proposto para o Grupo Itapucumi (traduzido e atualizado de Warren et al. 2019)**.**

CAPÍTULO 5: IDENTIFICAÇÃO E DIVERSIDADE MORFOLÓGICA DO CONTEÚDO FÓSSIL ESQUELETAL E DE CORPO MOLE

Neste capítulo é apresentada a sistemática paleontológica e caracterização da diversidade taxonômica e morfológica da assembléia fóssil esqueletal, com paredes fracamente mineralizadas ou orgânicas, bem como das impressões de organismos de tecido mole. Quando pertinente, foi atentada a utilização de protocolo para descrição taxonômica padrão. Em outros casos, limitou-se a caracterização morfológica dos espécimes, com afinidades taxonômicas indicadas, quando justificável. A caracterização da assembleia de icnofósseis, por outro lado, é apresentada e discutida nos Anexos 1 e 2, na forma de artigos.

5.1. Cloudinídeos

Incertae sedis

Gênero *Cloudina* Germs, 1972

Espécie tipo *Cloudina hartmannae*, Germs, 1972

Diagnose original (traduzida literalmente de Germs (1972). *"Tubos calcários são sinuosos, compostos de cones aninhados organizados de tal forma que comumente concedem a aparência de uma estrutura composta contendo duas paredes. A parede externa apresenta cristas anelares e depressões. A parede interna é mais lisa, e, em alguns espécimes apresenta finas cristas anelares. Os tubos internos são comumente decentralizados em seção transversal. O ápice é quase sempre observado aberto, enquanto a extremidade terminal sempre é observada aberta. Duas espécies são reconhecidas, C. hartmannae e C. riemkeae."*

Diagnose emendada de Cai et al. (2017) e Yang et al. (2021). Carapaças tubulares a levemente cônicas, retilíneas a sinuosas com extremidades apertural aberta e apical por vezes observada fechada. Tubo composto por elemento apical cônico, seguido por sucessivos funis aninhados com abas que se projetam excentricamente em relação ao eixo do tubo em sentido a extremidade apertural, concedendo aspecto de múltiplos colarinhos, regular ou irregularmente espaçados. A extensão e área de sobreposição dos colarinhos é variável. Tubos com superfície interna lisa ou com finas anulações determinadas pela abertura basal dos funis suavemente contraída e projetada para o interior do tubo.

Superfície externa por vezes apresentando cristas longitudinais e anulações transversais a oblíquas. Paredes compostas por lâminas multi-acamadadas. Por vezes observada ramificação dicotômica dos tubos. Três espécies são reconhecidas, *C. hartmannae* e *C. carinata* e *C. xuanjiangpingensis*.

Cloudina hartmannae, Germs 1972

Material. Múltiplos espécimes nas amostras VLM-V1-III, VLM-V1-V, VLM-V3, VLM-V4, VLM-42-A, VLM-56-B, VLM-56-C VLM-56-E, VLM-56-H, VLM-86-A, VLM-86-B, VLM-86-C, VLM-86-D, PL-I/006, PL-I/004, PL-I/017, PL-I/026, PL-I/027, PL-I/028, PL-III-C, PL-II/008, PL-II/009, PL-II/010, PL-II/012, PL-II/014, PL-VII/002, PL-VII/003, PL-VII/004, PL-VII/005, PL-VII/006, PL-VII-007, PL-VII/008.

Diagnose adotada de Cai et al. (2017) e Yang et al. (2021). Carapaças cônico-tubulares retilíneas a sinuosas, compostas por sucessivos funis aninhados, com colarinhos longos cujo ângulo de projeção excêntrica aumenta com a distância do tubo. Área de sobreposição e distância entre os colarinhos variáveis. Seção transversal circular e parede interna lisa. Paredes compostas por múltiplas lâminas. De acordo com Cai et al. (2017), pode apresentar anulações sutis transversais a oblíquas na superfície externa dos funis.

Descrição. Carapaças tubulares, suavemente cônicas, curvas ou retilíneas, com extremidade apertural aberta e extremidade apical inferida como fechada (caractere que não pode ser totalmente confirmado com base na observação de seções). Tubos apresentam paredes internas lisas e são compostos por múltiplos elementos com geometria em funil aninhados. Os elementos em funil comumente projetam-se excentricamente em relação ao eixo longitudinal da carapaça, formando estruturas em colarinho ("*collared structures*") bem marcadas e apresentando áreas de sobreposição e projeção consideravelmente variadas (Fig. 12A-E). Por vezes, observam-se variações nesses parâmetros ao longo de um mesmo espécime, com diferentes ângulos de projeção dos colarinhos em distintos setores da carapaça (Fig. 12D).

Comumente, nota-se marcada assimetria na disposição dos colarinhos ao longo do eixo central do tubo, resultando na descentralização das paredes internas em relação às externas, vistas em cortes transversais (Fig. 12H). Esta característica parece em parte determinada pela sinuosidade dos tubos em certos espécimes (Fig. 12A), nos quais a curvatura do exoesqueleto é determinada pelo ângulo de desenvolvimento dos distintos elementos em funil. Contudo, espécimes retilíneos frequentemente apresentam a mesma

assimetria na extensão e/ou ângulo de projeção dos colarinhos (Figs. 12C, E e G, 13A-E). Em alguns espécimes, colarinhos proximais especialmente extensos tendem a recobrir total ou parcialmente colarinhos mais distais, resultante na aparente fusão das bordas destas estruturas por meio do aproveitamento ou economia de material (Fig. 13B). Nestes espécimes a disposição dos colarinhos é responsável pela formação de um envoltório, comumente assimétrico em relação ao lúmen central, fornecendo a aparência de múltiplas câmaras individualizadas (Fig. 13A-E). Em cortes transversais, a alta projeção dos colarinhos é inferida pela distância e número de elementos com arranjo concêntrico (Figs. 12H e 13B).

As paredes dos tubos são delgadas, comumente observadas compostas por duas lâminas, apresentando espessura média de 13 μm (n=144, desvio padrão=11,4), com valores mínimos de 3,2 μm e máximos de 41 μm. As medidas de espessura das paredes, contudo são consideravelmente afetadas por características diagenéticas dos fósseis, os quais muitas vezes ocorrem intensamente neomorfizados (Fig. 12F), ou ainda manteados por material micrítico, o qual tende a mesclar-se com os componentes esqueletais originais (Fig.12H). Deste modo, a exclusão de espécimes com evidência de intensa alteração diagenética resulta em espessura média de 9,5 μm (n=80, desvio padrão=4.1), demonstrando maior proximidade com as medidas obtidas para a espécie em outros estudos e localidades (Becker-Kerber et al. 2019; Cai et al. 2017; Shore & Wood, 2021; Yang et al. 2021).

Comumente são observados padrões de deformação irregulares nos colarinhos, sugerindo comportamento dúctil a dúctil-rúptil das paredes (Fig. 14E e F). Não foi observada possível correlação entre a presença de deformação dúctil e o diâmetro dos tubos. Contudo, a presença de cristas irregulares formadas pelo aparente dobramento das paredes externas, foi consistentemente observada apenas em espécimes maiores que ~1500 μm (Fig. 14E e F). Espécimes apresentam seções transversais comumente circulares, a suavemente elípticas, caso que pode ser resultante da compactação ou ainda da obliquidade dos cortes observados. Os diâmetros dos tubos apresentam média de 1024,60 μm (n=178, desvio padrão=762,2), variando entre 139,30 μm a 2974,84 μm. Nenhum espécime observado apresentou ramificações dicotômicas.

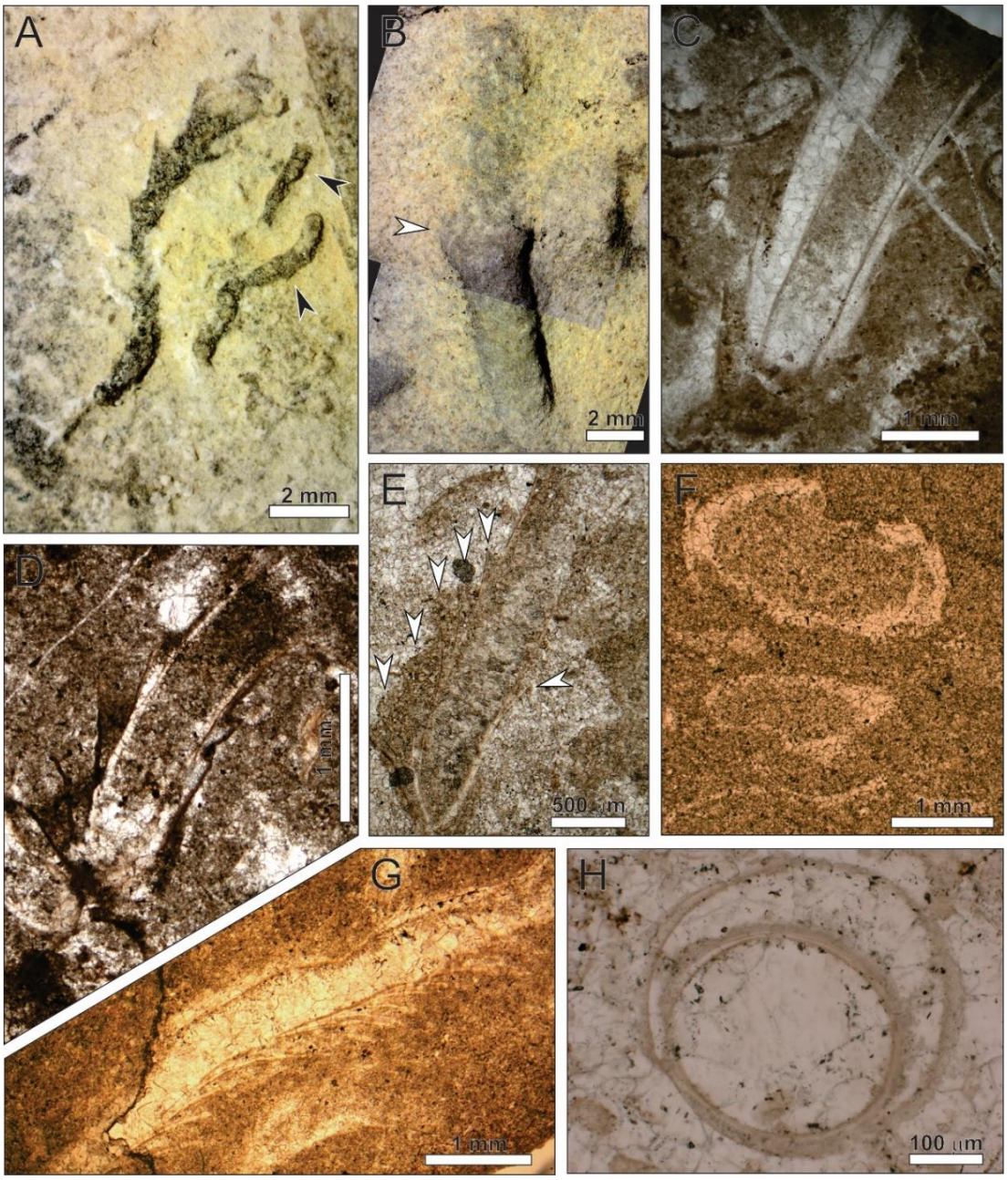


Figura 12 – Diversidade morfológica de *Cloudina hartmannae*. A – Espécime levemente sinuoso com espaçamento regular dos colarinhos (amostra VLM-87); B – Espécime de grandes dimensões, preservado como molde interno. Seta branca indica discreta projeção de um colarinho (amostra PL-II-008); C e D – seções longitudinais de espécimes com distintos padrões de sobreposição e espaçamento dos colarinhos (amostra VLM-86-C); E – Distribuição assimétrica de colarinhos (setas brancas) em espécime em corte longitudinal (amostra VLM-56-E); F – Seções transversais de espécimes altamente recristalizados (*Cloudina* cf. *hartmannae*, amostra PL-II-008); G – Corte longitudinal de espécime com colarinhos assimetricamente distribuídos, porém regularmente espaçados (amostra VLM-42-A); H – Disposição excêntrica de funis em espécime com paredes manteadas por material micrítico (amostra PL-I-017).

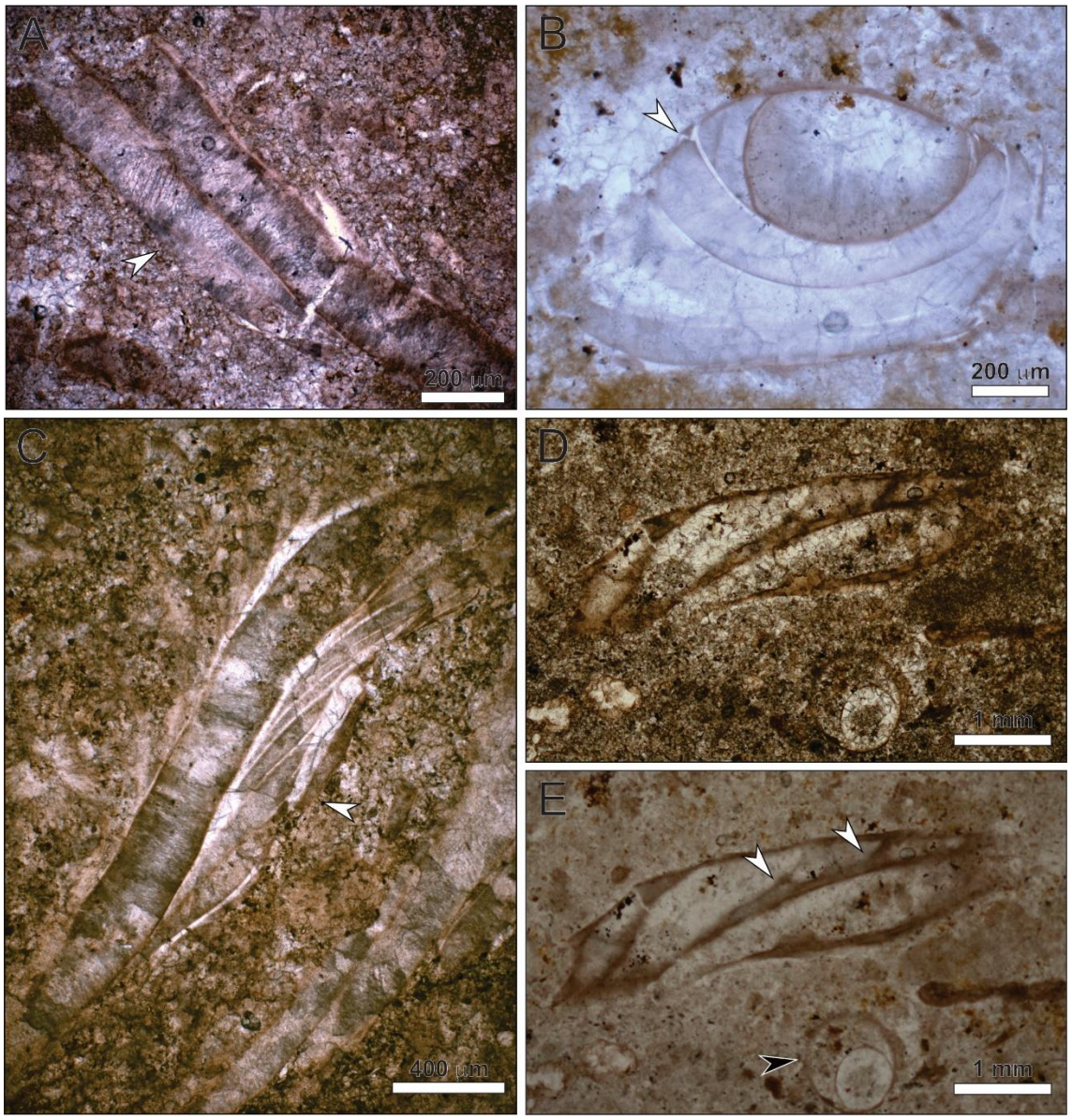


Figura 13 – *Cloudina hartmannae* com alto grau de sobreposição dos colarinhos. A – Espécime em que a sobreposição entre colarinhos é responsável pela formação de cavidades isoladas (seta branca) do meio externo, preenchidos por cimento calcítico fibroso, semelhante ao interior do tubo (amostra VLM-56-H); B – Corte transversal de espécime com aproveitamento de material na construção de distintos funis excêntricos (amostra VLM-56-H); C – Espécime com colarinho basal particularmente extenso, sobrepondo-se a colarinhos subsequentes (seta branca) (amostra VLM-56-H); D e E – Espécime com possível efeito do aproveitamento de material pela sobreposição de distintos funis (setas brancas em E) em luz polarizada (D) e dispersa (E) (amostra VLM-86-D).

Discussão. Espécimes de *Cloudina* das formações Tamengo (Grupo Corumbá) e Tagatiya Guazú (Grupo Itapucumi) foram tradicionalmente descritas como pertencentes a *Cloudina lucianoi* Beurlen & Sommer 1957 (p. ex. Zaine & Fairchild, 1987; Gaucher et al., 2003; Becker-Kerber et al. 2017, Warren et al. 2011). Originalmente designada *Aulophycus lucianoi* e considerada como possível macroalga calcária (Beurlen & Sommer, 1957), a espécie foi posteriormente incluída no gênero *Cloudina*, à época interpretado como um metazoário de afinidade incerta (Hahn & Pflug, 1985; Zaine &

Fairchild, 1987). Dado seu caráter morfologicamente indistinto, e sobreposição nas classes de tamanho, propostas recentes sugeriram o tratamento de *C. lucianoi* como sinonímia júnior de *C. hartmannae* (Yang et al. 2016) ou vice-versa (Adorno et al. 2017, ver porém Becker-Kerber & Pacheco, 2018; Becker-Kerber et al, 2019). Recente reavaliação do material originalmente descrito como *Aulophycus lucianoi* (=*C. lucianoi*) concluiu, contudo, que muitos dos espécimes da série-tipo podem ser potencialmente identificados como *Sinotubulites*, indicando assim a prioridade de *C. hartmannae* sobre *C. lucianoi* (Yang et al. 2021).

Seguindo esta proposta, os parâmetros morfológicos dos espécimes aqui avaliados condizem com as diagnoses originais e recentemente revisadas por Yang et al. (2021). Estas consideram a estruturação em funis aninhados com colarinhos excentricamente projetados com extensões e espaçamento comumente variáveis entre as diagnoses mais importantes da espécie.

Por vezes observadas em espécimes tridimensionais (Cai et al. 2017), nenhum dos espécimes aqui avaliados apresenta anulações transversais a oblíquas na superfície externa de seus colarinhos. Contudo, estas feições são raramente observadas em em espécimes recristalizados e preservados em calcários (Germs, 1972). Neste sentido considera-se aqui a diagnose proposta por Cai et al. (2017) como inapropriada para a definição da espécie, dado o espectro tafonômico predominante de sua ocorrência.

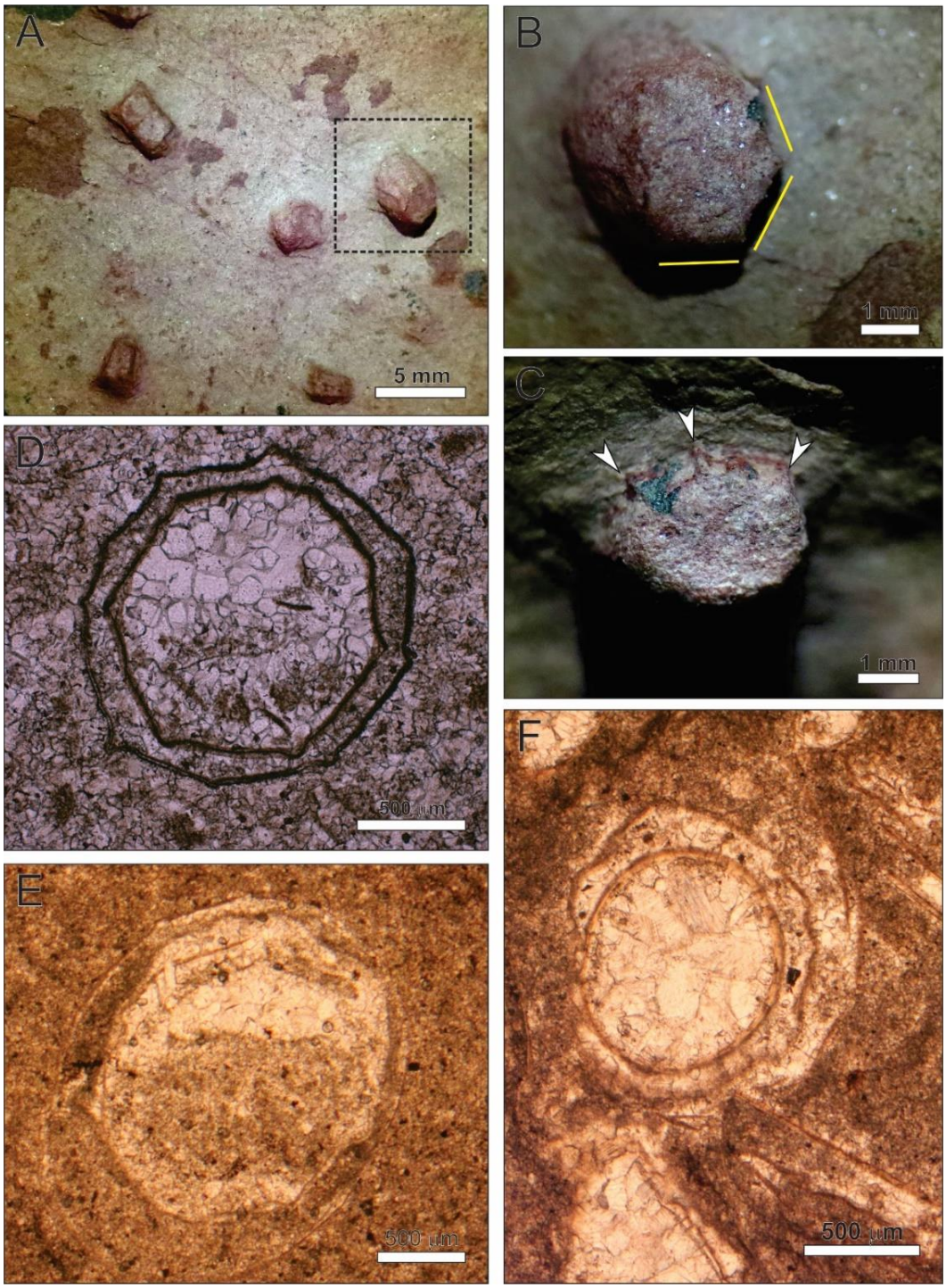


Figura 14 – *Cloudina* cf. *hartmannae* com proeminentes cristas longitudinais e deformação plástica. A-C – Moldes internos de funis desarticulados (amostra PL-III-C-2).; B e C – Espécime sob distintas perspectivas, no qual se observam fácies poligonais bem marcadas (retas amarelas em B) e cristas longitudinais (setas brancas em C); D – Seção transversal de espécime com padrão de cristas relativamente regular (amostra PL-III-C). E e F – Seções transversais com padrão de deformação irregular (amostra VLM-V3)

A presença de preenchimento por cimento espático do espaço entre funis de cloudinídeos é comumente reportada em espécimes do Brasil, da Espanha e Namíbia

(Beurlen & Sommer, 1957; Cortijo et al., 2010; Becker-Kerber et al. 2016; Shore & Wood, 2021). Para a origem deste cimento, é sugerido que a presença de material orgânico nesses espaços poderia ter impedido seu preenchimento por sedimento após o soterramento, facilitando a precipitação de fases minerais durante a diagênese precoce (Warren et al., 2011; Becker-Kerber et al. 2016). Alternativamente sugere-se que o preenchimento destes espaços poderia ocorrer com o organismo ainda vivo, o que potencialmente aumentaria a resistência mecânica do exoesqueleto (Grant, 1990; Shore & Wood 2021). A fusão dos colarinhos pelo aparente aproveitamento de material de funis mais antigos e o desenvolvimento de compartimentos (câmaras) (Fig. 13A-E) separados pelas paredes dos colarinhos (os quais funcionariam de modo análogo a septos), sugere adaptação para a manutenção desses espaços desobstruídos de material sedimentar. Interpreta-se que sua formação seria controlada pelo rápido crescimento dos colarinhos mais basais em estágios iniciais do desenvolvimento ontogenético. Este caractere, com sugestivo significado adaptativo, não é mencionado na diagnose original de *C. hartmannae*, ou em suas subsequentes revisões taxonômicas (Germs, 1972; Adorno et al. 2017; Cai et al. 2017; Yang et al. 2021). Contudo, a disposição dos colarinhos no espécime tipo (holótipo) designado por Germs (1972) é consideravelmente coerente com esta morfologia. Além disso a alta variação morfológica dos colarinhos reportada em *C. hartmannae* é sugestiva de que parâmetros ambientais e autoecológicos podem ter influenciado a geometria dos exoesqueletos (Cai et al. 2014; Shore & Wood, 2021). Neste sentido, a economia de material na construção dos colarinhos e o isolamento físico dos espaços entre eles poderia ser resultante do crescimento destas estruturas em espaço relativamente confinado devido, por exemplo, a variações na orientação dos tubos em relação ao substrato (hábito reclinado ou vertical), ou ainda ao hábito gregário/colonial destes organismos (Penny et al. 2014), com pouco espaço entre os indivíduos da comunidade. Por fim, dada dificuldade em se distinguir extensões primárias dos colarinhos, daquelas afetadas por processos tafonômicos, sugere-se aqui a inclusão dos espécimes com envoltórios compartimentados em *C. hartmannae*, emendando-se a diagnose para o gênero e espécie.

O padrão enrugado das paredes, o qual dá resultado a cristas longitudinais, regulares a irregulares é comumente observado em espécimes de *C. hartmannae*, especialmente na porção mais distal dos colarinhos de indivíduos relativamente grandes. Quando desenvolvidas de modo consistente e regularmente distribuídas, cristas

longitudinais são importantes na diagnose de *C. carinata* (Cortijo et al. 2010). Contudo, dado o gradiente morfológico entre o padrão enrugado observado em *C. hartmannae* e aqueles típicos de *C. carinata*, sua diferenciação pode por vezes ser problemática, em especial quando ausentes espécimes com preservação tridimensional. Dentro do espaço amostral analisado, apenas dois espécimes apresentam padrão de cristas relativamente consistente com o de *C. carinata*, (Fig. 14A-E) podendo ser preliminarmente identificados como tal. Como hipótese alternativa, a deformação das paredes pode ser resultado de processos bioestratinômicos ou diagenéticos (Becker-Kerber et al. 2019). Dada a espessura bastante delgada e pouco variável das paredes de *Cloudina*, com arcabouço de composição originalmente orgânica (Yang et al. 2020), é possível que o aumento em área desta estrutura resultasse em maior susceptibilidade à deformação em espécies maiores (>1 mm). Isso explicaria o motivo desta feição ser mais comum em espécimes maiores de *C. hatmannae* e naqueles de *C. carinata*, os quais ocupam os intervalos de maiores tamanho na escala total esperada para o gênero (Yang et al. 2021).

Cloudina sp. Germs 1972

Material**.** Centenas de espécimes nas amostras VLM-87-A, VLM-87-C, VLM-87-H, VLM-87-I

Descrição**.** Carapaças tubulares a suavemente cônicas, retilíneas, ou mais comumente curvas, com acentuado grau de sinuosidade, extremidade apertural aberta e extremidade apical inferida como fechada (Fig. 15A-D). Tubos são compostos pelo aninhamento de múltiplos elementos com geometria em funil (Fig. 15E e F). Funis apresentam extremidade apertural aberta, formando colarinhos curtos, regularmente espaçados e com ângulos de divergência muito baixos a nulos (Fig. 15D e E). Neste caso, as abas do funil ocorrem adjacentes a superfície do funil subsequente. Funis apresentam extremidade apical aberta, contudo, com abertura levemente contraída, produzindo pequenas extensões que se projetam para o interior do tubo, sugerindo a presença de cristas transversais internas (Fig. 15D e E). Observados comumente deitados, com eixo paralelo ao plano do acamamento, tubos ocorrem comumente dispostos em padrão sugestivo de ramificação dicotômica (Fig. 15A e B). Tubos apresentam diâmetro médio de 361,04 μm (n=81, desvio padrão=135,88), variando entre 165,70 μm e 773,66 μm. As paredes dos tubos são delgadas, comumente observadas compostas por duas lâminas,

apresentando espessura média de 5,09 μm (n=72, desvio padrão=1,157), com valores mínimos de 3,044 μm e máximos de 8,602 μm. Espécimes com evidência de deformação dúctil são raros, ocorrendo mais comumente indeformados, ou com indícios de deformação rúptil resultantes de compactação (Fig. 15G).

Discussão. Quando observados em cortes transversais, espécimes caracterizam-se por típica estruturação concêntrica resultante da disposição de elementos em funil, sendo indistinguíveis de exemplares do gênero *Cloudina*. Diferenciam-se de *Cloudina hartmannae* e outros cloudinídeos primariamente pela ausência de colarinhos bem desenvolvidos, com abas extensas e com área de sobreposição elevada. De fato, quando observados em cortes longitudinais, em amostras de mão, os tubos aparentam comumente caracterizar-se por tubos com parede externa lisa, ou marcada por contrações regulares. A presença de elementos em funil com extremidade apical discretamente contraída também difere esses espécimes do observado em *C. hartmannae*, cujo lúmen interno é sempre marcadamente liso e pouco influenciado pela morfologia, disposição ou distribuição dos funis (Germs, 1972; Yang et al. 2021). Tal caractere, contudo, foi descrito para espécimes parcialmente desarticulados e silicificados de *C. carinata* (Cortijo et al. 2010), sendo ausentes, contudo, cristas longitudinais típicas desta espécie. Os espécimes são semelhantes também a espécimes originalmente identificados como morfotipo β de *C. riemkeae* (=*C. hartmannae*, Yang et al. 2016) por Germs (1972). A espécie, contudo, foi diferenciada de *C. hartmannae* apenas com base em diferenças de tamanho, e o morfotipo β considerado como resultante de polimorfismo intraespecífico ou ainda de variações preservacionais (Germs 1972). A diferenciação entre espécies de *Cloudina* apenas com base em variações no diâmetro externo foi recentemente apontada como problemática por alguns autores (Yang et al. 2016; Wood et al. 2017; Becker-Kerber et al. 2019). Estes argumentam que a distribuição no tamanho dos espécimes pode ser resultante de variações nos níveis de oxigênio (Wood et al. 2017) ou ainda no regime sedimentar (tafonômico) (Becker-Kerber et al. 2019). A proposta de Yang et al. (2016) para sinonimização de *C. rimekeae* com *C. hartmannae* foi reforçada em recente revisão taxonômica do gênero (Yang et al. 2021).

Entretanto, considera-se que as diferenças observadas em cortes longitudinais são suficientemente significativas para assinalar estes espécimes como uma espécie individual, com forte semelhança ao morfotipo β de *C. rimkeae* Germs 1972. Sua diferenciação de *C. hartmannae* contudo, é assumidamente problemática quando apenas

cortes transversais são observados, sugerindo-se aqui a utilização de nomenclatura aberta em sua identificação, apenas a nível de gênero. A presença de associações monotípicas deste morfotipo em certos depósitos microbiais (apresentados nos capítulos 6 e 7), com pouca ou nenhuma evidência de transporte é sugestiva do caráter *in situ* deste material e de pouca influência tafonômica na seleção de tamanho destes espécimes como sugerido por Becker & Kerber et al. (2019). Nestas associações, o alto grau de sinuosidade dos tubos e a presença de inúmeros espécimes com possíveis ramificações dicotômicas também sugere uma população com características autoecológicas e hábitos reprodutivos consideravelmente distintos daqueles considerados para assembleias típicas de *Cloudina hartmannae*. Por fim, esta ocorrência compartilha semelhanças com espécimes recentemente reportados como espécie não determinada de *Cloudina*, em associações microbiais do Grupo Nama (Shore et al. 2020). Nesta ocorrência é sugerido que a presença de múltiplas ramificações torna menos provável sua afinidade com bilatérios, sendo mais típica de modos reprodutivos de cnidários hidrozoários (Shore et al. 2020). Assim sendo, não se descarta a possibilidade de convergência morfológica como anteriormente proposto (Selly et al. 2019) e de que estes morfotipos devam, no futuro, ser acomodados em outro gênero.

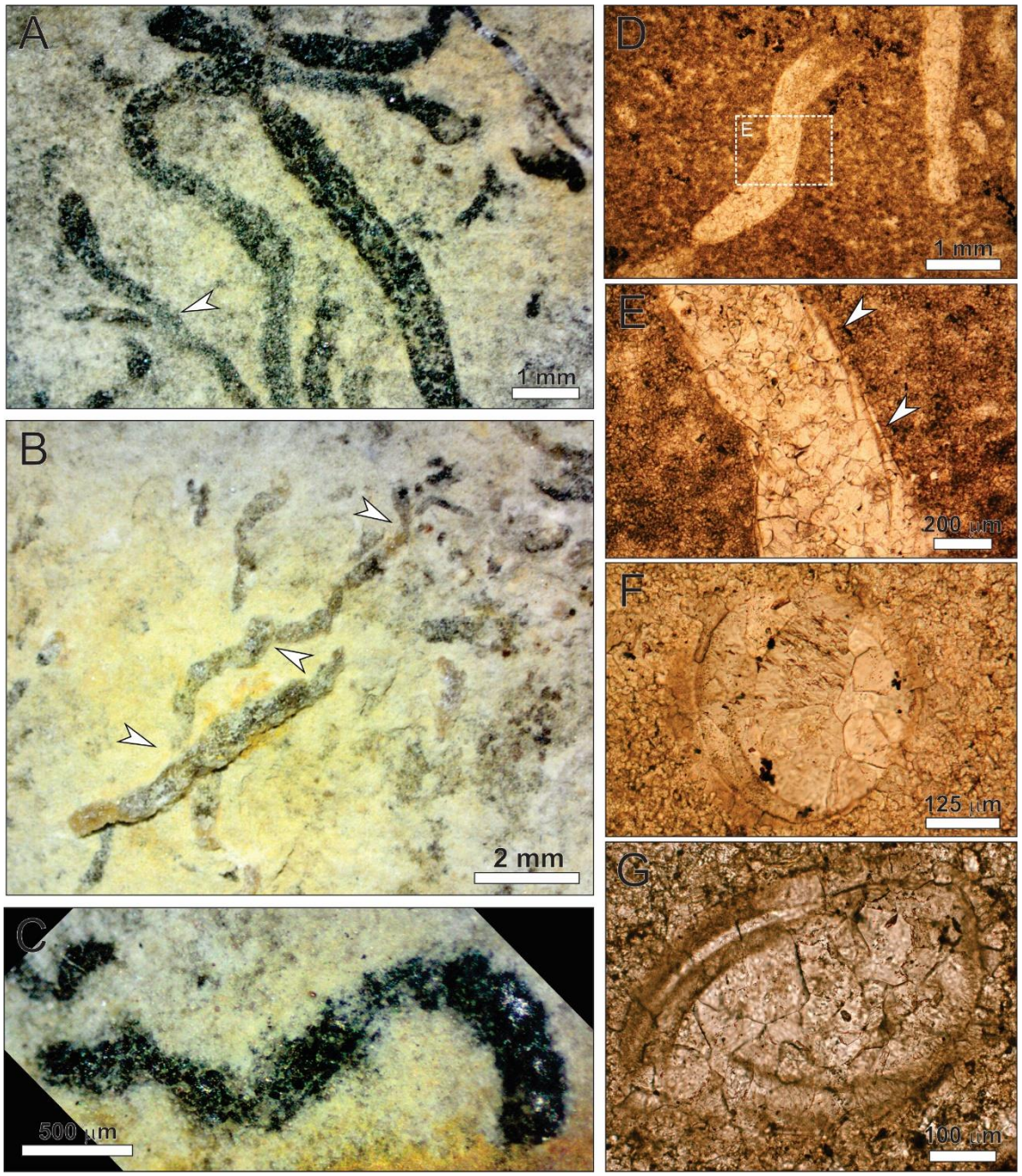


Figura 15 *Cloudina* sp. com alta sinuosidade e possíveis ramificações. A – Múltiplos espécimes sobrepostos altamente sinuosos. Seta branca indicando possível ramificação dicotômica; B – Espécimes parcialmente sobrepostos com disposição que sugere a presença de múltiplas ramificações (setas brancas); C – espécime altamente sinuoso; D e E – Corte longitudinal de espécime curvilíneo ressaltando o aspecto contraído na extremidade apical dos elementos em funil (setas brancas em E); F e G - Cortes transversais com estruturação concêntrica. Padrão de quebra em G sugerindo suave efeito de compactação.

Incertae sedis

Gênero *Zuunia* Yang et al. 2020

Espécie tipo**.** *Zuunia chimidtsereni* Yang et al. 2020

Diagnose. (Traduzida literalmente de Yang et al. 2020). "*Tubos estreitos com colarinhos pouco extensos, regularmente espaçados e com baixo ângulo de divergência em relação ao eixo longitudinal do tubo. Superfície externa às paredes apresenta ornamentações na forma de rugas transversais, enquanto a superfície interna é lisa. Tubo composto por múltiplas lamelas orgânicas compostas de fibrilas nanométricas.*"

cf. *Zuunia chimidtsereni*

Material**.** Um espécime em seção delgada na amostra VLM-86-C-III. Outro com afinidade suspeita na amostra PL-II/009.

Diagnose. A mesma que para o gênero.

Descrição. Um único espécime (amostra VLM-86-C) inteiro observado em seção delgada em corte longitudinal com largura máxima observada de 340 μm próximo a sua extremidade apertural e comprimento observado de 2,3 mm. Seu lúmen interno apresenta parede lisa, enquanto externamente o tubo é marcado por colarinhos regularmente espaçados com ângulos de divergência em relação ao eixo longitudinal entre 12,87-22,55°, sendo os maiores valores observados em setores da carapaça com curvatura convexa (Fig. 16A-B). Em certos setores, o fóssil apresenta contorno difuso, devido ao efeito de corte através do tubo sinuoso. Contudo, de modo geral o espécime ocorre preservado como material amorfo de coloração escura e aspecto orgânico (ver aspectos preservacionais da matéria orgânica na figura 42, da Seção 7.2), sendo a morfologia em parte ressaltada por película de material castanho que parece preencher o espaço entre os colarinhos (Fig. 16B). Em algumas porções, a parede do tubo parece preservada como uma ou mais lâminas micrométricas de coloração castanha, cuja espessura varia entre 5 μm nas regiões próximas a zona de divergência dos colarinhos e 16 μm em regiões de sobreposição entre funis adjacentes. Outros cloudinídeos observados dispersos no plano de acamamento em amostra de mão (PL-II/009) apresentam a mesma estruturação regularmente espaçada dos colarinhos, contudo análises em seções delgadas destes espécimes seriam necessárias para confirmar o caráter orgânico da carapaça. Ao microscópio óptico, este caráter é sugerido pela aparente ausência de fases minerais

diretamente associadas às paredes, por sua coloração escura e natureza amorfa de seus constituintes. Análise de espectroscopia Raman neste espécime particular pode trazer mais informações a respeito de sua composição. Por fim, devido a sua preservação como corte, características como ornamentação da parede externa, e estruturas fibrilares nas paredes orgânicas não puderam ser observadas.

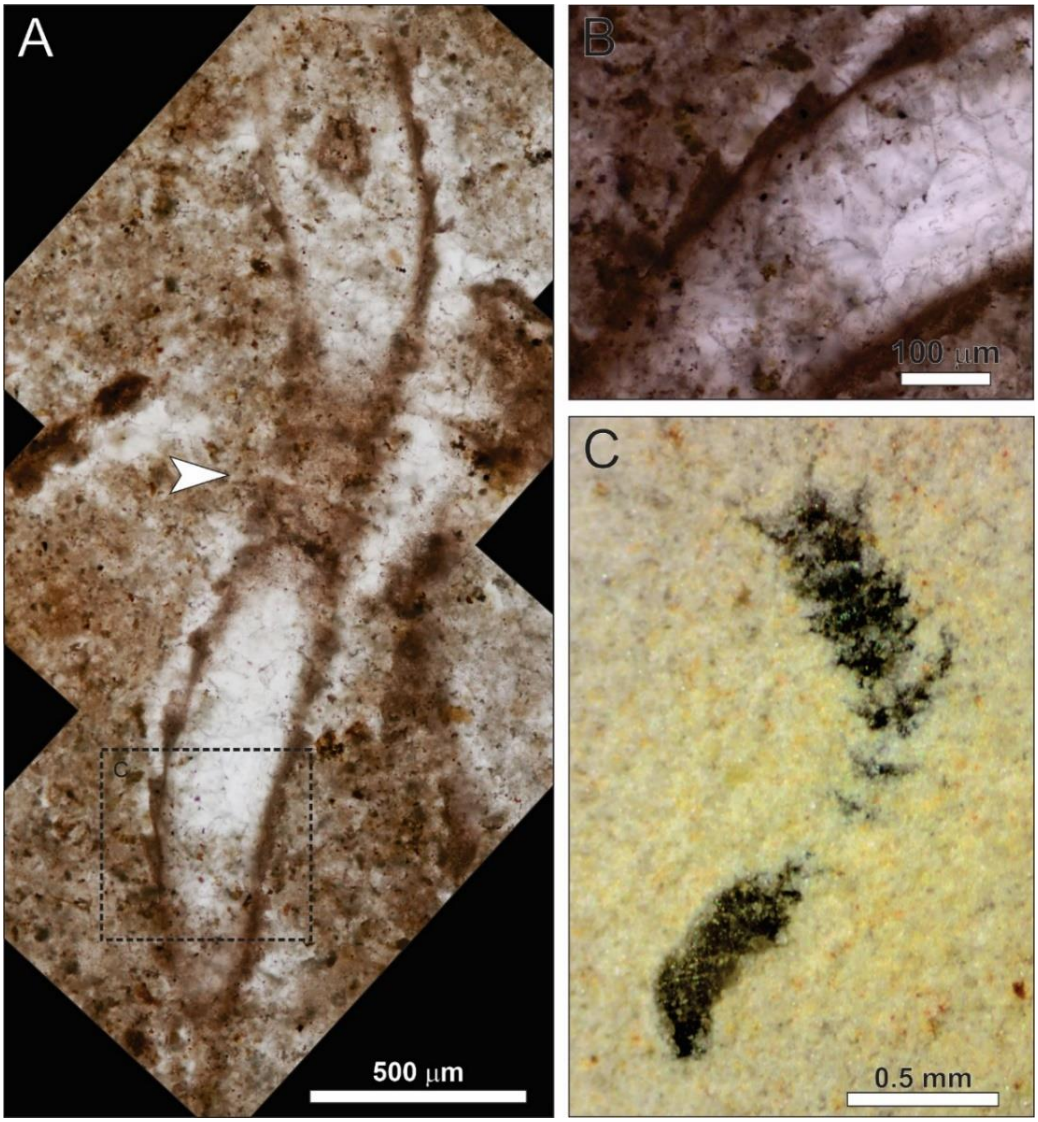


Figura 16 – Possíveis espécimes de. *Zuunia chimidtsereni.* A – Seção longitudinal do espécime visto ao microsópio sob luz dispersa. Notar caráter difuso e coloração castanha escura das paredes, em especial em trechos tangencialmente seccionados (seta branca) (amostra VLM-86-C); B – Detalhe de seguimento indicado por polígono tracejado em A. Notar espaçamento regular e padrão de imbricamento tipico de *Zuunia*; C – Cloudinídeo observado no plano de acamamento, com colarinhos pouco e regularmente espaçados, semelhante ao observado em *Zuunia* (PL-II-009).

Discussão. *Zuunia chimidtsereni* Yang et al. 2020 foi unicamente descrito na base da Formação Zuun-Arts do Ediacarano terminal da Mongolia fazendo desta sua segunda possível ocorrência. Apesar de seu modo de construção similar ao de outros cloudinídeos

(ou cloudinomorfos), com múltiplos elementos conotubulares aninhados, *Zuunia* distingue-se de outros fósseis pelo caráter altamente regular em termos da extensão, área de sobreposição e espaçamento destes elementos (Yang et al., 2020). Os gêneros *Saarina* e *Rajatubulus* assemelham-se em termos da regularidade no espaçamento dos colarinhos, contudo apresentam ângulos de divergência e projeção excêntrica de suas abas mais acentuados (Yang et al., 2020).

Em espécimes fosfatizados descritos em sua localidade tipo, o espaço entre os colarinhos é caracterizado por múltiplas lamelas orgânicas, em contraste com outros cloudinomorfos (p. ex. *Cloudina*) nos quais a mesma região é marcada por espaços vazios, comumente preenchidos por cimento espático. Contudo, o espécime aqui descrito não apresenta resolução tafonômica suficiente para confirmar a presença destas múltiplas lamelas. Deste modo, a presença de material orgânico entre as abas dos colarinhos é também sugerida por seu aspecto amorfo e de coloração escura. Dada a observação exclusivamente em corte longitudinal do espécime aqui apresentado, não é possível confirmar a presença de ornamentações na parede externa ou a presença de fibrilas nanométricas como componentes das paredes. Considerando a monotipia de *Zuunia chimidtsereni*, cujas diagnoses sugeridas são as mesmas que àquelas indicadas para o gênero, e dado o contexto tafonômico do espécime da Formação Tagatiya Guazú, indica-se a presença da espécie em nomenclatura aberta (cf. *Zuunia chimidtsereni*), ao invés de se propor uma emenda na diagnose do gênero, indicando-o apenas como *Zuunia* sp.

5.2. *Sinotubulites*

Incertae Sedis

Gênero *Sinotubulites* Chen et al. 1981

Espécie tipo. *Sinotubulites baimatuoensis* Chen et al. 1981

Diagnose. (traduzida da emenda de Yang et al., 2021). "*Fósseis tubulares retilíneos a curvos com diâmetros variados, decorados com corrugações, anulações transversas e cristas longitudinais discretas. Os anéis da ornamentação externa podem apresentar arranjos em forma de Y. A parede da carapaça é relativamente espessa e multiacamadada. Seção transversal dos tubos é circular ou poligonal irregular devido a*

presença de cristas longitudinais. Parede interna lisa e o contorno das paredes mais internas é sempre circular em seção".

cf. *Sinotubulites* sp.

Material. Múltiplos espécimes, predominantemente fragmentados, dispersos nas amostras PL-I/007, PL-I/017, PL-I/029, PL-I/030, PL-I/031 e VLM-V1.

Descrição. Tubos, cilíndricos, retilíneos a levemente curvos e com seção transversal predominantemente circular e raramente poligonal irregular, com geometria suavemente triangular a pentagonal. Observados em mesoescala originalmente como fragmentos de tubos simples não ornamentados e intensamente neomorfizados, alguns espécimes apresentam sugestivo padrão de corrugação da parede externa (Fig. 17A e B). Em seção delgada, são identificados como tubos de paredes compostas por múltiplas camadas com diâmetro médio de 706,68 μm e variando entre 174,6 e 2363 μm (n=38, desvio padrão=427,98). Camadas mais internas ocorrem levemente espaçadas, caracterizam-se por paredes delgadas com espessura média aproximada de 15,5 μm, variando entre 4,059 e 72,992 μm (n=38, desvio padrão=14,358). Camadas mais externas apresentam-se comumente parcialmente fundidas, caracterizando um envoltório de aspecto homogêneo rico em componentes não cristalinos (Fig. 18A-D). Em muitos espécimes, contudo, não é possível identificar a clara separação entre paredes internas e externas, sendo apenas marcados por múltiplas camadas delgadas com espessura aproximada de 4 μm. Espécimes comumente apresentam intensa deformação plástica, caso em que camadas internas e externas ocorrem descoladas e podem ser facilmente distinguidas entre si.

Em cortes longitudinais, não se observa a presença de colarinhos, mas sim uma parede tubular multiacamada sugerindo modo de estruturação tubo-em-tubo. Em nenhum dos espécimes observados nesta orientação, contudo, foi observada a presença de corrugações transversais.

Discussão. Apesar de raros quando comparados às carapaças de *Cloudina*, restos de *Sinotubulites* representam parcela considerável dos depósitos ricos em elementos esqueletais, constituindo ocasionalmente o morfotipo dominante em certos intervalos. Distinguem-se de espécimes de cloudinídeos pela ausência de estruturação funil-em-funil, sendo as paredes multiacamadadas sugestivas de estruturação tubo-em-tubo. Este

caractere, associado a ocasionais corrugações na parede externa, observadas em espécimes não seccionados sugerem similaridades com *Sinotubulites.* Espécimes com superfícies corrugadas (Fig. 17A e B) são especialmente similares aos espécimes silicificados da série tipo definida para *S. baimatuoensis* (Chen et al. 1981; Yang et al. 2021). Contudo, estes espécimes não foram observados em corte de modo a confirmar a presença de paredes multiacamadadas.

Espécimes com seções transversais aproximadamente pentagonais (Fig. 17C) ou triangulares (Fig. 17E), sugerem similaridades com *S. pentacarinalis* e *S. triangularis*, respectivamente (Cai et al. 2015). Entretanto, a baixa qualidade de preservação destes e de outros espécimes, marcada por intenso neomorfismo e possível compactação, impossibilitam a confirmação destes caracteres e a assinalação destes exemplares em nível de espécie. Tendo sido observados predominantemente como cortes transversais e longitudinais, não é descartada a possibilidade de que alguns dos espécimes também representem cortes de cloudinídeos com colarinhos extensos e baixos ângulos de projeção (p. ex. *Multiconotubus chinensis* Cai et al. 2017), ou ainda represem uma espécie ou gênero desconhecidos. Deste modo, fósseis tubulares, com estruturação sugestiva de construção tubo-em-tubo, com paredes multiacamadadas com ou sem corrugações externas são aqui atribuídos à cf. *Sinotubulites* sp.

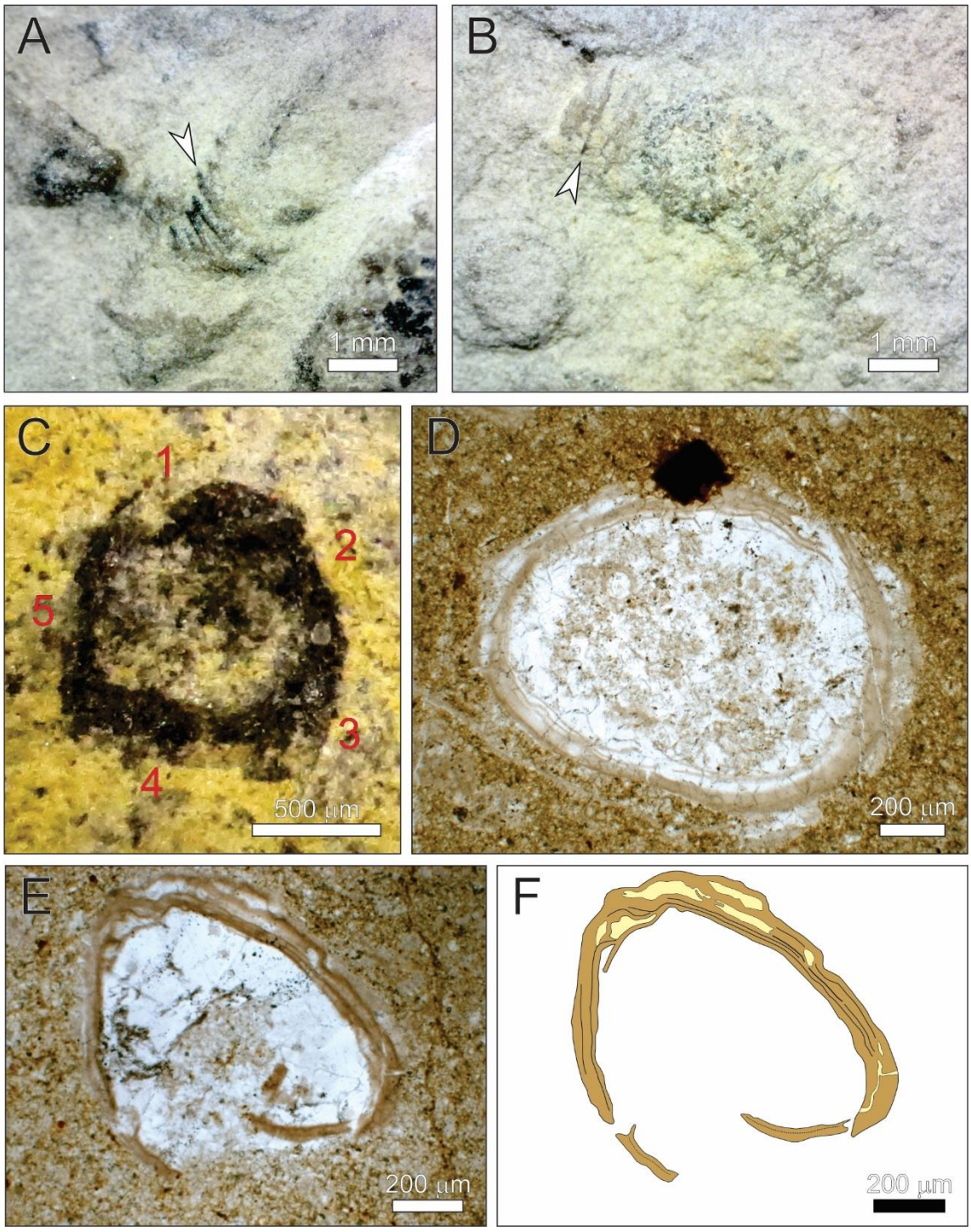


Figura 17 – Espécimes de cf. *Sinotubulites* sp. A e B – Corrugações transversais (setas brancas) na superfície externa em tubos parcialmente expostos nos planos de acamamento (amostra VLM-V1); C – Corte transversal com simetria aproximadamente pentagonal (lados indicados por números em vermelho) de espécime fortemente neomorfizado (amostra PL-I-029); D – Seção transversal circular observada sob luz dispersa (amostra PL-I-007); E – Seção transversal de espécime com simetria possivelmente triangular (amostra PL-I-007); F – Esquema interpretativo do espécime em E.

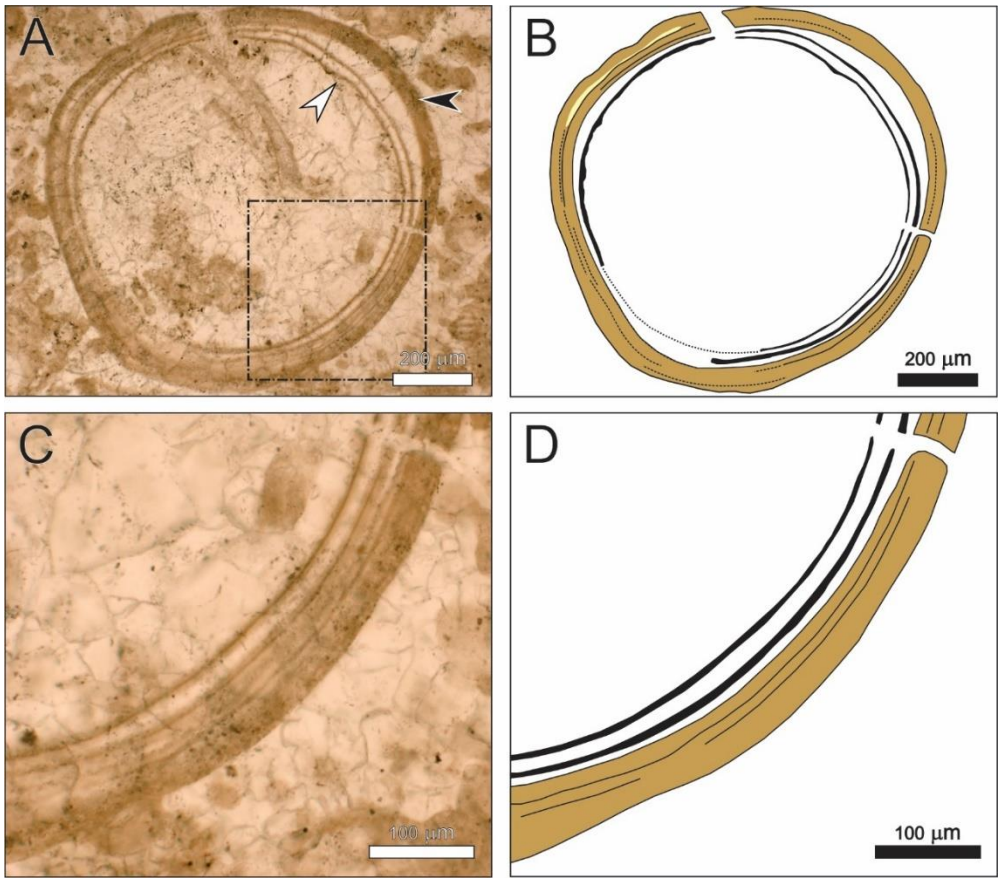


Figura 18 – Corte transversal de *Sinotubulites* cf. *baimatuoensis*. A – Seção circular observado em sob luz transmitida dispersa; B – Esquema interpretativo de espécime em A; C – Detalhe da parede de caráter multiacamadado; D – Esquema interpretativo da estrutura observada em C.

5.3. *Corumbella*

Incertae sedis

Família Corumbellidae Hahn et al. 1982

Gênero *Corumbella* Hahn et al. 1982

Espécie tipo. *Corumbella werneri* Hahn et al. 1982

Diagnose (emendada por Pacheco et al. 2015). Tubos alongados poliédricos, com septo interno formado pela junção alternada de anéis ao longo de uma linha mediana.

Corumbella werneri Hahn et al. 1982

Material. Amostras PL-I/004, PL-I/005, PL-I/006, PL-I/016, PL-I/017, PL-I/018, PL-I/032, PL-VII/001, VLM-86-C e VLM-86-D.

Diagnose (traduzida da emenda de Pacheco et al., 2015) *"Exosesqueleto (theca) alongado e piramidal, espesso, com diâmetro ao longo do tubo discretamente variável;*

Seção circular na porção basal, de outro modo quadrática adaperturalmente; linha mediana externa marcada por ranhura formada pela junção de anéis poligonais na apótema, contínua ao longo do tubo poliédrico; septo interno localizado internamente a linha mediana, quando presente; anéis são contínuos ao longo das arestas laterais, sendo ausentes carenas"

Descrição. Tubos alongados, comumente retilíneos a levemente curvos ou sinuosos, marcados por paredes com superfície interna lisa e superfície externa marcada por corrugações anelares regularmente espaçadas. Estas são comumente observadas como anéis ou seguimentos de anéis com largura média aproximada de 220,73 μm, variando entre 82 μm e 526 μm (n=111, desvio padrão=89,90). Em espécimes achatados, corrugações caracterizam-se por seguimentos de anéis unidos ao longo de um eixo central contínuo, formando uma linha de sutura comumente bem definida (Fig. 19A-C). Esta linha é observada em posição central ao tubo achatado, ou ainda levemente deslocada, por vezes ao longo de um mesmo espécime (Figs. 19B, 20A-F). Em cortes longitudinais observados nos planos de acamamento, são reconhecidos pelo carácter regularmente corrugado da parede externa (Fig. 20E), ou como moldes externos (côncavos) nos quais se observam os seguimentos dos anéis (Fig. 20F). Tubos preservados tridimensionalmente apresentam seção transversal circular a poligonal irregular, com arestas com comprimentos variados e distribuição comumente assimétrica (Fig. 21A-E). Estes ocorrem frequentemente preenchidos por calcário micrítico e paredes intensamente neomorfizadas (Figs. 20D e E, 21B, D, E-G). Em alguns destes espécimes observados nos planos de acamamento, nota-se a presença de sutil crista longitudinal, de material semelhante em termos composicionais a parede do tubo (Fig. 20D e E). Em outros exemplares, cristas são observadas e parecem marcar as arestas de um tubo poligonal (Fig. 21A-C, G e H) com número de faces variando entre 3 e 5. Observação em microscópio óptico de corte transversal de espécimes com seções pentagonais irregulares sugerem que as paredes do exosesqueleto são caracterizadas por duas camadas, respectivamente, interna (i) e externa (e) constituída por material não cristalino e de coloração castanha (Figs. 21C-D, F; 22A-F). Esta camada externa é aquela que determina o padrão de corrugação, determinado por variações regulares em sua espessura (Fig. 22A-F) As camadas interna e externa ocorrem separadas por uma camada mediana, de coloração clara e rica em cimento espático (Fig. 22D, E e F).

A mesma estruturação foi observada em inúmeros espécimes fragmentados ou observados em cortes transversais, com seção circular ou poligonal irregular (Figs. 21E e F; 22G e H). Em um espécime pequeno analisado em corte longitudinal, além desta estruturação em três partes, observa-se a presença de corrugações transversais de largura submilimétrica (Fig. 22A e B). O conjunto total de espécimes analisados apresenta espessura total média das paredes de 82 μm, variando entre 13 e 232 μm (n=27, desvio padrão=63,09). Espécimes achatados variam em largura entre 1600 e 3205 μm, com um valor médio de 2232,88 μm (n=4), enquanto espécimes tridimensionais apresentam diâmetro entre 269,01 e 2779,12 μm, com uma média de 1317,98 μm (n=36, desvio padrão=731,007). Nenhum espécime observado em corte apresenta evidências de septo interno à linha mediana ou descontinuidades regulares nas paredes.

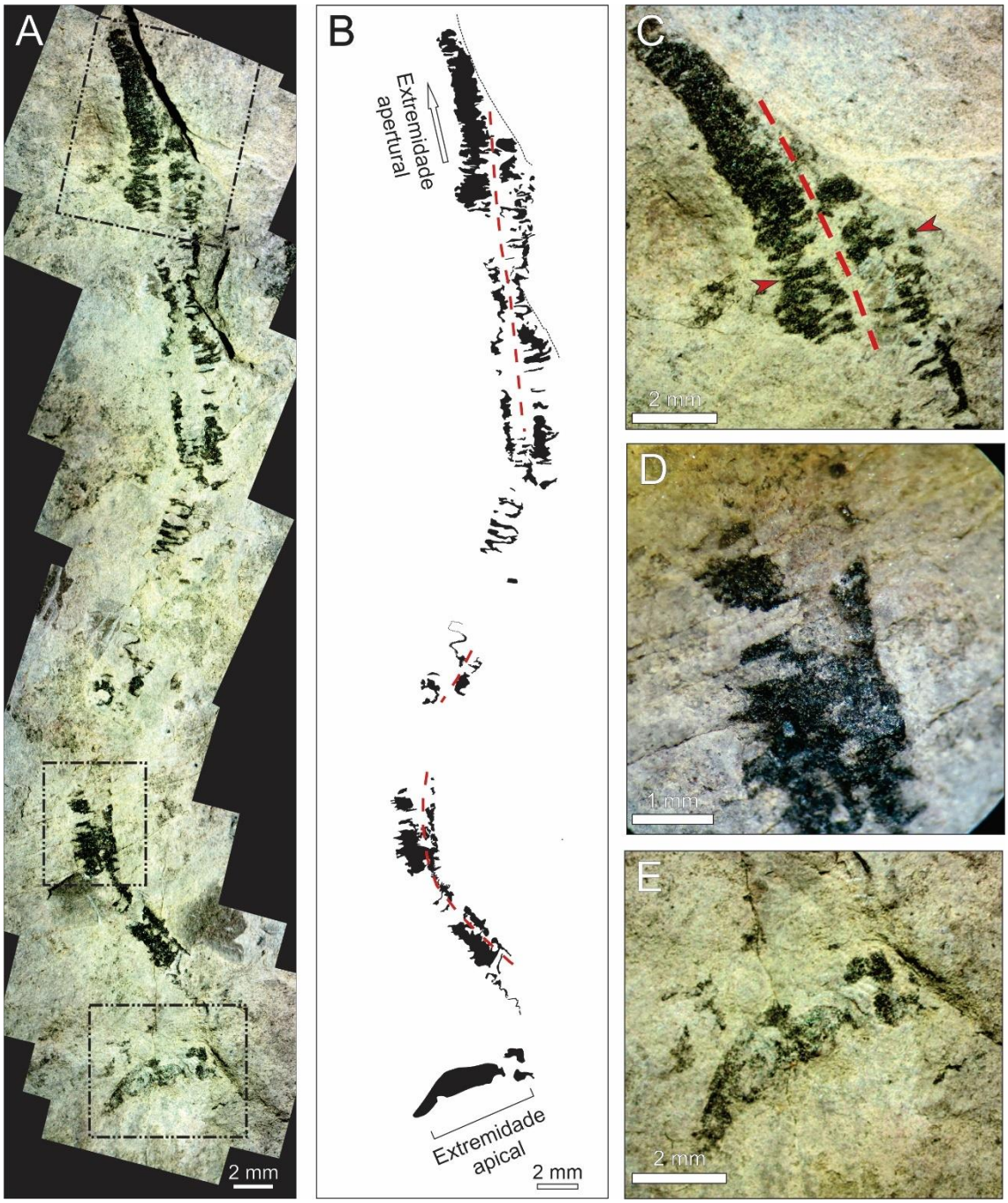


Figura 19 – Espécime inteiro de *Corumbella werneri* preservado achatado. B – Desenho interpretativo do espécime em A. Notar zona de sutura linear de seguimentos anelares de possível linha mediana (linha tracejada vermelha); C a E – Detalhes de distintos seguimentos do espécime, indicados por polígonos tracejados em A. Em C, detalhe da zona de sutura entre distintos seguimentos anelares (linha tracejada vermelha), na qual não é notado padrão alternado de união dos seguimentos (setas vermelhas).

Discussão. Originalmente descrita em depósitos de calcário impuro e pelíticos da Formação Tamengo (Grupo Corumbá, Brasil) (Hahn et al. 1982; Babcock et al., 2005), a presença de *Corumbella werneri* foi posteriormente reportada nas formações Wood Canyon (EUA) (Hagadorn & Waggoner, 2000; Pacheco et al. 2015) e Tagatiya Guazú (Grupo Itapucumi, Paraguai) (Warren et al. 2011; 2012; 2013; 2017). Possíveis

ocorrências do gênero foram ainda apontadas para a Série Kushk (Iran) (Viziri et al. 2018) e Grupo Nama (Shore & Wood, 2021). A análise do presente material permite agrupar os espécimes juntamente com aqueles anteriormente descritos com base na presença de seguimentos anelares, observados como corrugações regulares na parede externa dos tubos. Em espécimes achatados os anéis ocorrem preservados como seguimentos anelares, cuja união ao longo de uma sutura linear contínua é similar ao descrito como linha mediana em espécimes de *C. werneri* da Formação Tamengo (Pacheco et al. 2015). Este caractere foi recentemente questionado como parte integrante da morfologia original no animal e proposto que pudesse refletir possíveis artefatos tafonômicos associados ao achatamento pós-soterramento (Walde et al. 2019). Neste sentido, comparações com o gênero *Sinotubulites* foram também sugeridas indicando, se não a sinonímia entre estes táxons, o agrupamento de ambos na mesma família (Sinotubulitidae) (Walde et al. 2019; Yang et al. 2021). Contudo, o fato destas linhas de sutura (linha mediana) não acompanharem a mesma posição relativa ao longo do comprimento do tubo (Fig. 19B) enfraquece a ideia de uma zona de fraqueza determinada por aspectos morfológicos originais como na acepção de Walde et al. (2019). Ademais, é ausente o típico aspecto multiacamadado das paredes, típicos de *Sinotubulites*.

Por outro lado, apenas espécimes achatados são observados com linhas medianas bem marcadas. Espécimes tridimensionais apresentam comumente uma crista que parece marcar as arestas de um tubo com geometria poligonal (‘*lateral edges*’, *sensu* Pacheco et al. 2015). Contudo, a geometria poligonal apresenta-se fortemente variável nos espécimes tridimensionais analisados, raramente apresentando simetria quadrática típica de *Corumbella*. Por sua vez, nenhum espécime tridimensional foi observado com septos internos ou com regiões de sutura entre seguimentos anelares distintos (esperados para a região associada a linha mediana). O agrupamento artificial aqui proposto, baseado nas características estruturais externas das paredes das carapaças em espécimes em seção delgada, sugere ainda que espécimes podem também apresentar seção transversal circular.

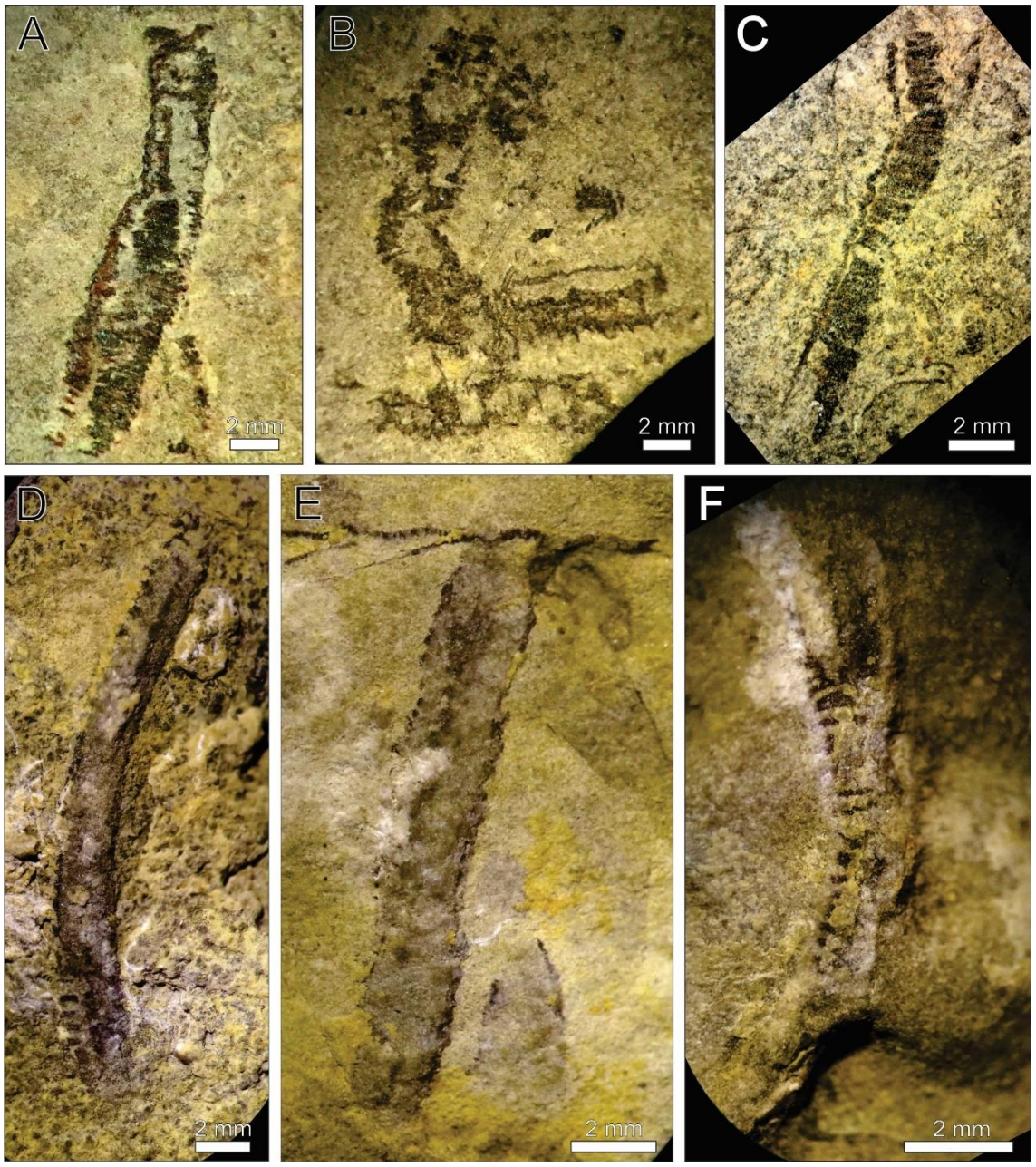


Figura 20 – *Corumbella* cf. *werneri* com distintos estilos preservacioais. A-C – Espécimes achatados (A e B, amostra PL-VII-001, C, amostra VLM-86-D); D – Espécime preservado tridimensionalmente; E - Espécime pouco achatado, em quebra natural no plano de acamamento; F – Fragmento parcialmente preservado como molde côncavo.

Considerados esses aspectos, hipotetiza-se que os espécimes da Formação Tagatiya Guazu possam representar variantes tafonômicos de *Corumbella*. *werneri*, não se descartando a possibilidade da existência de uma ou mais espécies dentro do espectro morfológico definido para o grupo. Chama-se a atenção para as similaridades presentes em espécimes achatados com séries paratípicas de *C. werneri* descritas para a Formação Tamengo, incluindo potencial linha mediana, morfologia geral dos tubos, disposição dos seguimentos anelares e dimensões aproximadas (Pacheco et al. 2015). Para estes

espécimes, sugere-se que sejam tratados como *Corumbella* cf. *werneri*. Espécimes tridimensionais, contudo, apresentam caracteres que divergem consideravelmente das diagnoses originalmente propostas originalmente para o gênero *Corumbella*. Em oposição à típica geometria piramidal quadrática, estes são caracterizados por tubos com diâmetro aproximadamente constante, com seções com geometria poligonal irregular. Esta parece ser fortemente determinada por parâmetros tafonômicos, em regime de deformação na interface entre o rúptil e o plástico que poderia ainda ser explicada pela quebra e deformação de material orgânico resistente intercalado ou que revestisse a matriz ou película orgânica interna ao tubo. Esta hipótese é reforçada por numerosos espécimes observados em corte apresentando seções transversais comprovadamente circulares. Anteriormente, seções circulares haviam sido apenas consideradas como típicas da região próxima à zona apical (Pacheco et al. 2015), contudo nenhum espécime tridimensional fora anteriormente ilustrado com a presença inquestionável desta variação morfológica ao longo do tubo.

O espécime ilustrado na figura 19, contudo, apesar de sua preservação achatada, apresenta região apical aparentemente desprovida de anéis ou seguimentos anelares, como sugerido para a diagnose emendada de Pacheco et al. (2015). Por fim, nenhum espécime parece preservar estruturas que poderiam ser identificadas como septos internos. A discussão recente de Walde et al. (2019), a qual propõe que muitos dos caracteres definidos como diagnoses para o grupo seriam na realidade artefatos tafonômicos, parece pertinenente para explicar os atributos morfológicos observados nos espécimes aqui estudados. Deste modo, sugere-se aqui a manutenção de uma nomenclatura aberta e o tratamento destes espécimes como *Corumbella* sp., e a emenda na diagnose do gênero para: Tubos alongados, retilíneos a levemente curvos, cilíndricos a piramidais poliédricos, com extremidade apical fechada e apertural aberta. Paredes do tubo espessas constituídas de três camadas, sendo a externa com corrugações anelares regularmente espaçadas. Esta diagnose diferencia-se daquela considerada para o gênero *Sinotubulites* sp. no qual as paredes dos tubos são marcadas por múltiplas camadas delgadas e estruturação tubo-em-tubo, além de corrugações consideravelmente irregulares da superfície externa.

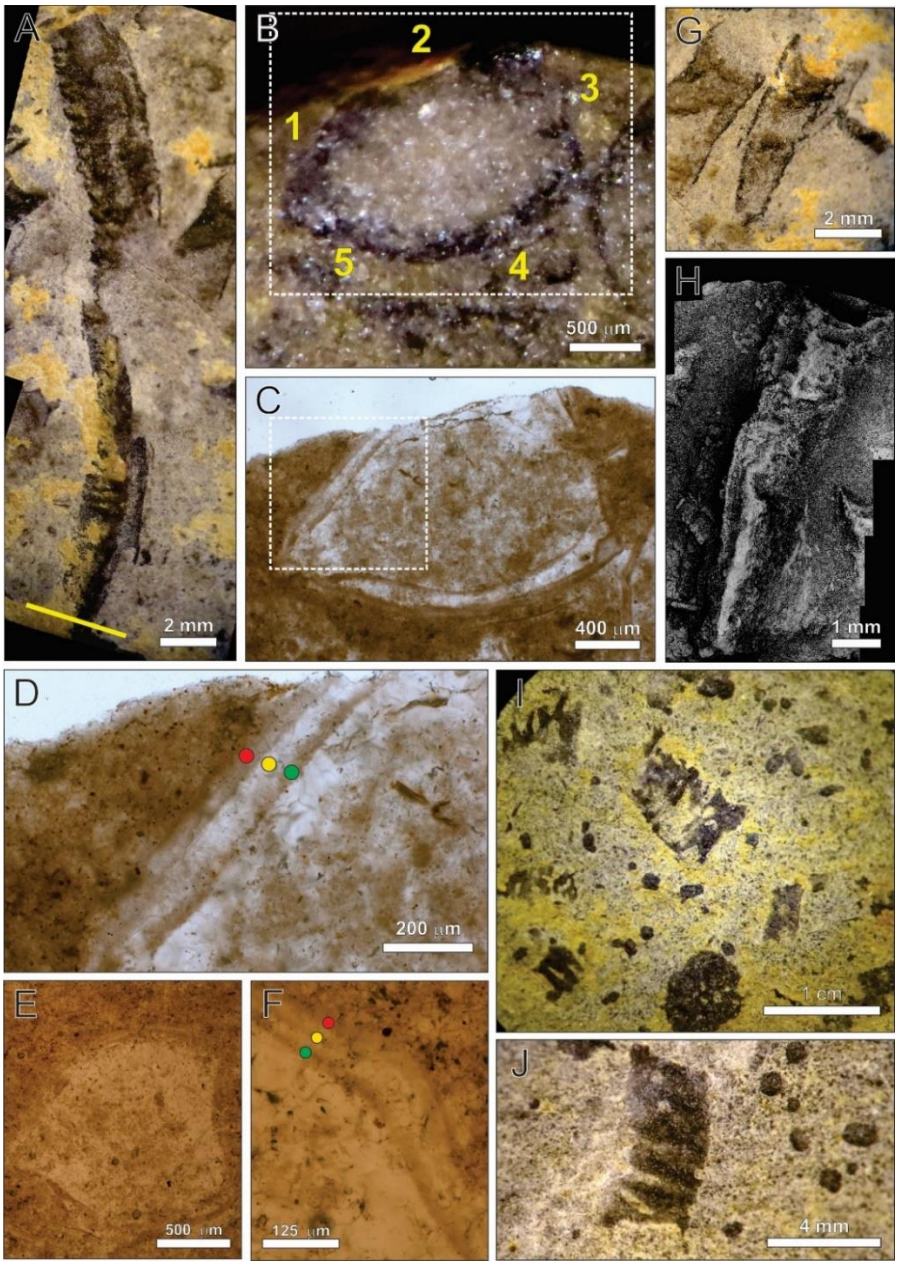


Figura 21 – Possíveis variantes preservacionais de *Corumbella werneri*. A-D – Espécime tridimensional com seção poligonal irregular e marcado por seguimentos anelares e cristas longitudinais. B - Corte transversal polido do espécime em A (indicado pela linha amarela em A). Notar caráter poligonal da seção marcada por 5 faces de tamanho e distribuição irregular; C – Mesmo corte em seção delgada observado em microscópio óptico com luz dispersa; D – Detalhe da parede do tubo indicado pelo polígono tracejado em C. Notar estruturação em três partes da parede (círculos coloridos); E – Corte transversal de espécime com simetria poligonal irregular; F – Detalhe da parede de tubo poliédrico, evidenciando estruturação tripartite (círculos coloridos). G e H – Espécimes com geometria poliédrica irregular. H – Imagem *backscatering* em MEV, ressaltando a presença de cristas longitudinais irregulares. I e J – Fragmentos de tubos segmentados dispersos no acamamento sedimentar. Círculo vermelho: camada externa; círculo amarelo: camada média; círculo verde: camada interna.

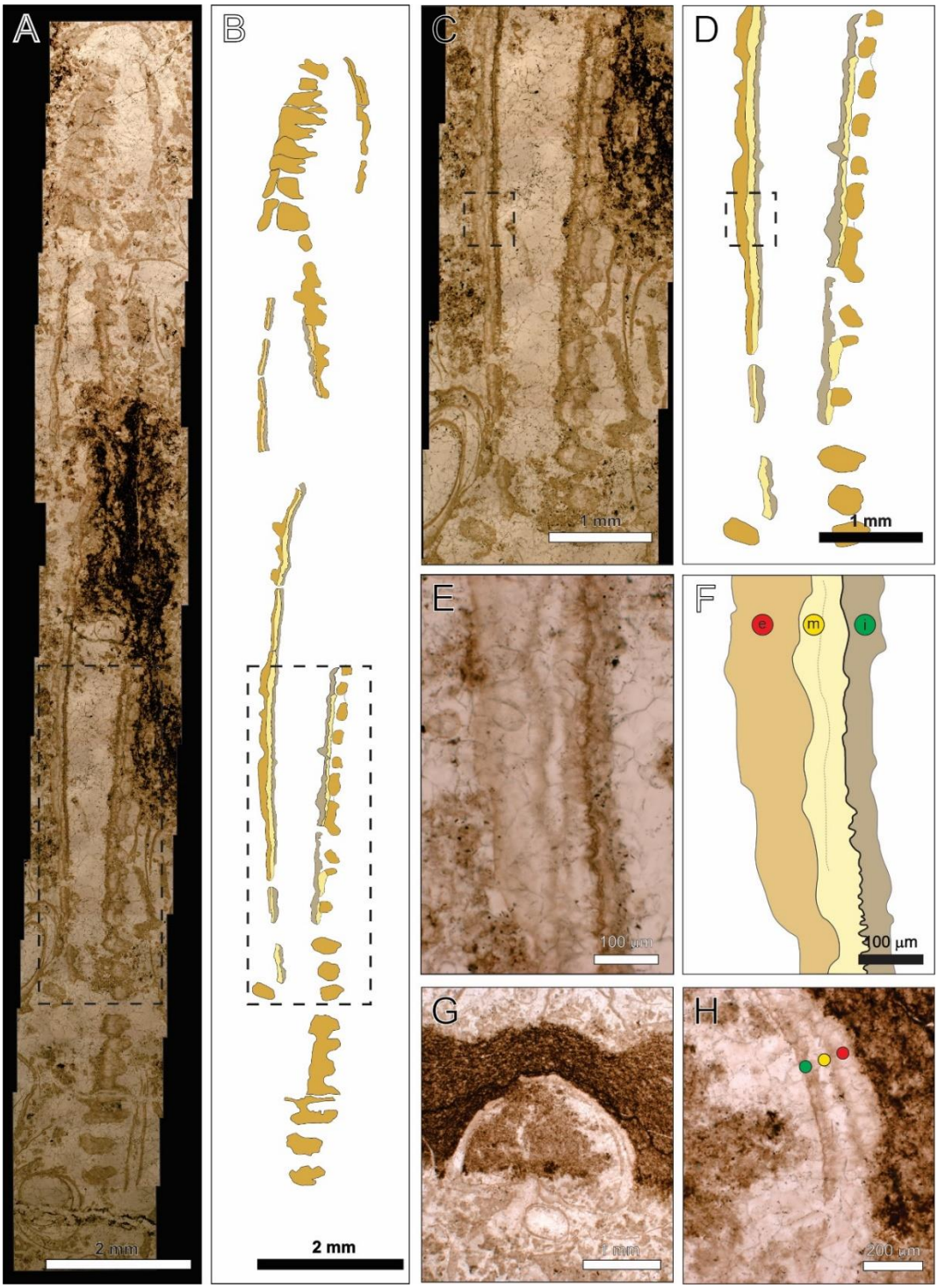
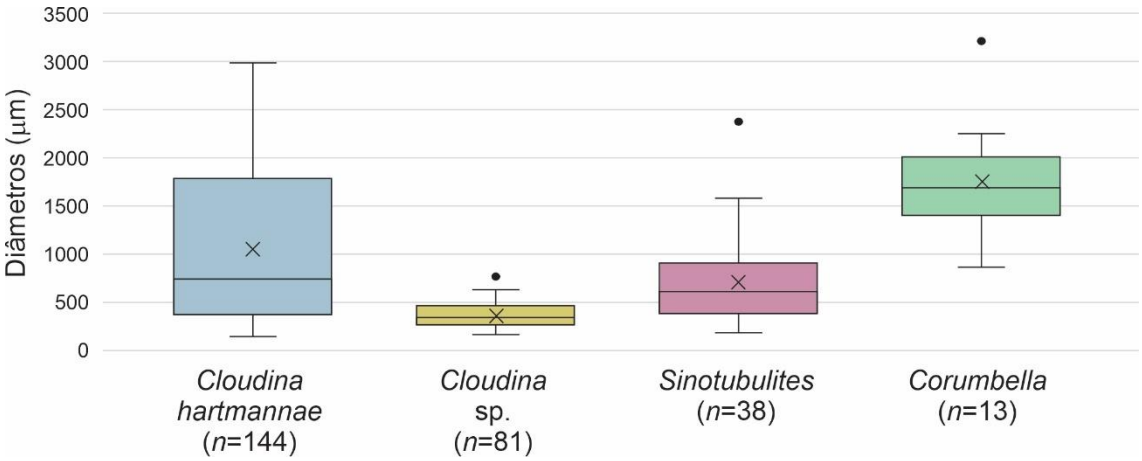


Figura 22 – Espécimes com parede com estruturação tripartite em seção delgada (cf. *Corumbella werneri*). A – Corte longitudinal de tubo com corrugações regulares; B – Esquema interpretativo de espécime em A; C – Detalhe do tubo indicado pelo polígono tracejado em A e B; D – Esquema interpretativo de espécime ilustrado em C; E – Detalhe de C, evidenciando estruturação tripartite da parede; F – Esquema interpretativo de E; G e H – Espécime incompleto, com estruturação tripartite com seção circular. Círculo vermelho: camada externa; círculo amarelo: camada média; círculo verde: camada interna.

Gráfico 1 – Diagramas de caixa (*box plot*) com a variação de diâmetros de diferentes táxons tubulares. Notar amplitude na variação de *C. hartmannae*, muito superior àquele aferido para *Cloudina* sp. Notar também a ausência de sobreposição nos tamanhos aferidos para *Sinotubulites* e *Corumbella*.



5.4. *Namacalathus*

Gênero *Namacalathus* Grotzinger et al. 2000

Espécie tipo. *Namacalathus hermanastes* Grotzinger et al. 2000

Diagnose (traduzida de Grotzinger et al. 2000, emendada a partir das observações de Zhuravlev et al. 2015; Penny et al. 2016 e Shore et al. 2021). Fósseis em forma de taça ou cálice com escala centimétrica, consistindo de paredes calcáreas com menos de 1 mm de espessura. Esta apresenta estrutura tripartite, com duas finas camadas laminadas externas (exterior e interior) limitando um espaço interno (camada interna), interpretado como de composição originalmente orgânica. Ambas as camadas interna e externa apresentam inflexões colunares perpendiculares a parede do esqueleto, apontando para seu interior. Uma haste basal aberta em ambas as terminações se conecta a estrutura quase esférica em forma de copo, perfurado por seis ou sete aberturas (lúmens) laterais. Estas apresentam margens levemente encurvadas e se distribuem regularmente em torno do cálice, separadas por paredes laterais. O cálice apresenta em sua parte superior uma abertura circular, com bordas encurvadas.

cf. *Namacalathus hermanastes*

Diagnose. A mesma para o gênero.

Material. Amostras VLM-86-A, VLM-86-B, VLM-86-C, VLM-86-D, VLM-42-A.

Descrição. Espécimes observados em seções polidas e lâminas delgadas caracterizados por tubos simples com largura comumente superior a 5 mm de diâmetro. Extremidades distal e basal são difíceis de diferenciar em cortes, contudo, ao menos uma delas foi sempre observada aberta (Fig. 23A). Associados a estes elementos, ocorrem alguns espécimes observados em corte como semicírculos ou ainda em forma de ferradura ou ponta de tenaz (Fig. 23B-D). Estes elementos interpretados respectivamente como partes desarticuladas de hastes e copos do exoesqueleto de *N. hermanastes* ocorrem por vezes como agregados sugestivos de ramificação associada a reprodução assexuada (*clonal budding*) (Fig. 23C). Em cortes normais ao acamamento, nota-se acentuado grau de deformação, com a geometria dos copos de difícil reconhecimento (Fig. 23E e H). Ao microscópio, as paredes destes elementos caracterizam-se por uma camada simples com espessura entre 50 a 200 mm, composta por um mosaico de cristais de calcita, com retículo associado a material de coloração castanha e comumente com inclusões de pseudomorfos aciculares, formando agregados de cristais dispostos radialmente (Fig. 23F, G e J). Outros espécimes com morfologia semelhante apresentam paredes simples, composta por material castanho de aspecto micrítico, cuja textura é marcada por cristais micrométricos de calcita (Fig. 23I). Pseudomorfos aciculares também são observados associados localmente a estes elementos, bem como a fragmentos isolados nas mesmas amostras. Em outros fragmentos, foram identificadas paredes compostas por três camadas distintas, com uma camada interna caracterizada por material microcristalino de coloração escura e aspecto micrítico ou preenchido por cristais de calcita espática (Fig. 24A-C). Esta camada com espessura entre 90 e 100 mm ocorre envolta ou contida por camadas com espessura entre 15-20 mm, com coloração também castanha escura e marcada por inflexões colunares, com eixo perpendicular às paredes da carapaça.

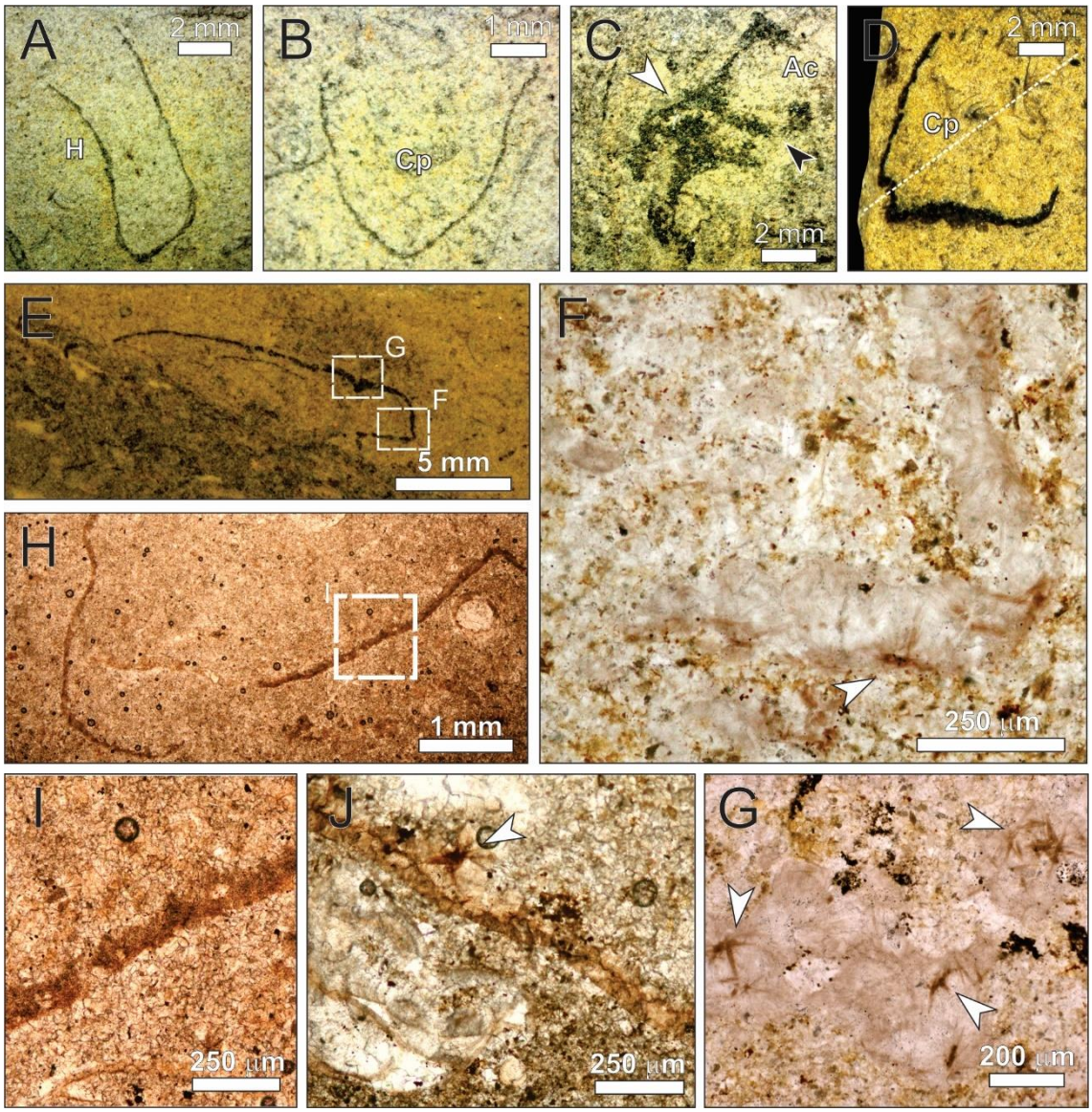


Figura 23 – Espécimes de cf. *Namacalathus hermanastes*. A - Possível seção longitudinal de haste basal; B – Seção longitudinal de copo com lúmen apertural; C – Possíveis espécimes com *clonal budding* (seta branca); D – Seção polida no plano de acamamento de possível copo com lúmen apertural; E – Seção polida perpendicular ao acamamento de possível fragmento de copo; F e G – Detalhe em seção delgada de setores da carapaça evidenciados em E por polígonos tracejados. Notar aspecto neomorfizado e coloração castanha do material e presença de pseudomorfos de hábito radial (setas brancas); H – Possível copo parcialmente preservado com evidencia de deformação plástica; I – Detalhe de setor da carapaça evidenciado por polígono tracejado em H. Notar aspecto escuro e amorfo do material. J – Detalhe em seção delgada de espécime semelhante ao ilustrado em I, preservado na mesma com pseudomorfos de hábito radial (seta branca).

Discussão**.** Descrito originalmente por Grotzinger et al. (2000), em associações recifais estromatolíticas-trombolíticas do Grupo Nama (Namíbia), o táxon foi posteriormente reportado em associações faciológicas semelhantes no Grupo Miette (Canada) (Hofmann & Mountjoy, 2001), Grupo Ara (Oman) (Amthor et al. 2003), Formação Raiga (Sibéria) (Kontorovich et al., 2008) e no Grupo Itapucumi (Paraguai) (Warren et al., 2017).

Em sua localidade tipo, no Grupo Nama, a análise morfológica de detalhe foi realizada com uso de fatiamento seriado de espécimes e reconstruções tridimensionais (Grotzinger et al., 2000), bem como recentemente por tomografia de raios-X computadorizada (Shore et al. 2021). Análises ultraestruturais realizadas MEV, com feixe de elétrons retroespalhados (*backscattering*), revelam a presença de paredes com estrutura tripartite, com camada interna (com provável composição original orgânica) revestida por paredes finas mutilaminadas e fracamente mineralizadas, com inflexões colunares normais à parede e apontando para o interior da carapaça (Zhuravlev et al., 2015). O caráter parcialmente orgânico dos fósseis é inferido pela deformação dúctil observada em inúmeros espécimes (Grotzinger et al., 2000; Zhuravlev et al., 2015), bem como pela presença de cimento espático na camada interna nas paredes, interpretada como uma cavidade originalmente produzida após a degradação de material orgânico não mineralizado (Zhuravlev et al., 2015). Espécimes parcialmente piritizados na mesma localidade sugerem ainda a preservação de tecido mole associados às paredes, bem como em possível cavidade gástrica em J ou U (Shore et al., 2020). A presença de ocasionais espinhos associados a superfícies externas às hastes basais e aos copos foi reportada em espécimes da localidade tipo (Zhuravlev et al. 2015) bem como por Hoffman & Mountjoy (2001) em espécimes do Grupo Miette. Contudo, fósseis desta e de outras localidades foram consideravelmente menos estudados, tendo sido avaliados em termos da semelhança morfológica de cortes transversais e longitudinais com a morfologia esperada para o táxon. Espécimes descritos em seções canadenses (Grupo Miette), apresentam diâmetros médios semelhantes àqueles reportados para a Namíbia e seções transversais dos copos são observadas comumente com descontinuidades regularmente espaçadas sugerindo a presença de lúmens laterais (Hofmann & Mountjoy, 2001). O mesmo ocorre para os espécimes anteriormente reportados para a Formação Tagatiya Guazú (Warren et al., 2017), cujos diâmetros médios se assemelham às assembleias de rampa externa do Grupo Nama (Penny et al. 2016).

Em termos de ultraestrutura e arranjo interno das carapaças, os espécimes originalmente avaliados em Warren et al. (2017) com base em parâmetros morfológicos foram investigados ao microscópio, não revelando qualquer indício de estruturação tripartite como diagnosticado por Zhuravlev et al. (2015) e Shore et al. (2020). Contudo fragmentos isolados com paredes apresentando essas características foram documentados apenas em espécimes morfologicamente semelhantes a *N. hermanastes* (Fig. 23A-C).

Desse modo, apesar de parâmetros morfológicos sugerirem fortemente a presença do táxon na Formação Tagatiya Guazú, como anteriormente reportado, o número baixo de espécimes e sua ocorrência exclusiva em uma quantidade pequena de amostras com posicionamento estratigráfico incerto, sugere-se que por hora a identificação deste morfotipo seja assinalado com nomenclatura aberta (cf. *Namacalathus hermanastes*). Em termos microestruturais e composicionais, o aspecto de granulação muito fina e estrutura maciça das paredes observadas assemelha-se por vezes a textura observada em intraclastos de micrita ou grãos micritizados. Em outros, a parede parece composta por cristais irregulares de calcita, com inclusões aciculares de hábito radial. No Fanerozoico, o processo de micritização é comumente associado às perfurações produzidas por algas endolíticas, as quais utilizam bioclastos como substrato para seu crescimento (Ge et al. 2020). Contudo, carapaças de *Cloudina hartmanae* são abundantes nos depósitos contendo cf. *Namacalathus hermanastes*, as quais não apresentam sinais de extensiva micritização, exceto por sutil envelopamento das paredes por filme micrítico (Fig. 23A). Haveriam diferenças composicionais entre esses dois elementos que favoreceriam processos de micritização com graus distintos? Espécimes cujas paredes ocorrem aparentemente substituidas por cimento espático poligonal sugerem ou: 1) a dissolução completa dos elementos esqueletais e subsequente cimentação do espaço vazio gerado durante a diagênese, ou ainda 2) o preenchimento de uma cavidade gerada pela degradação de um componente originalmente orgânico durante a eodiagênese.

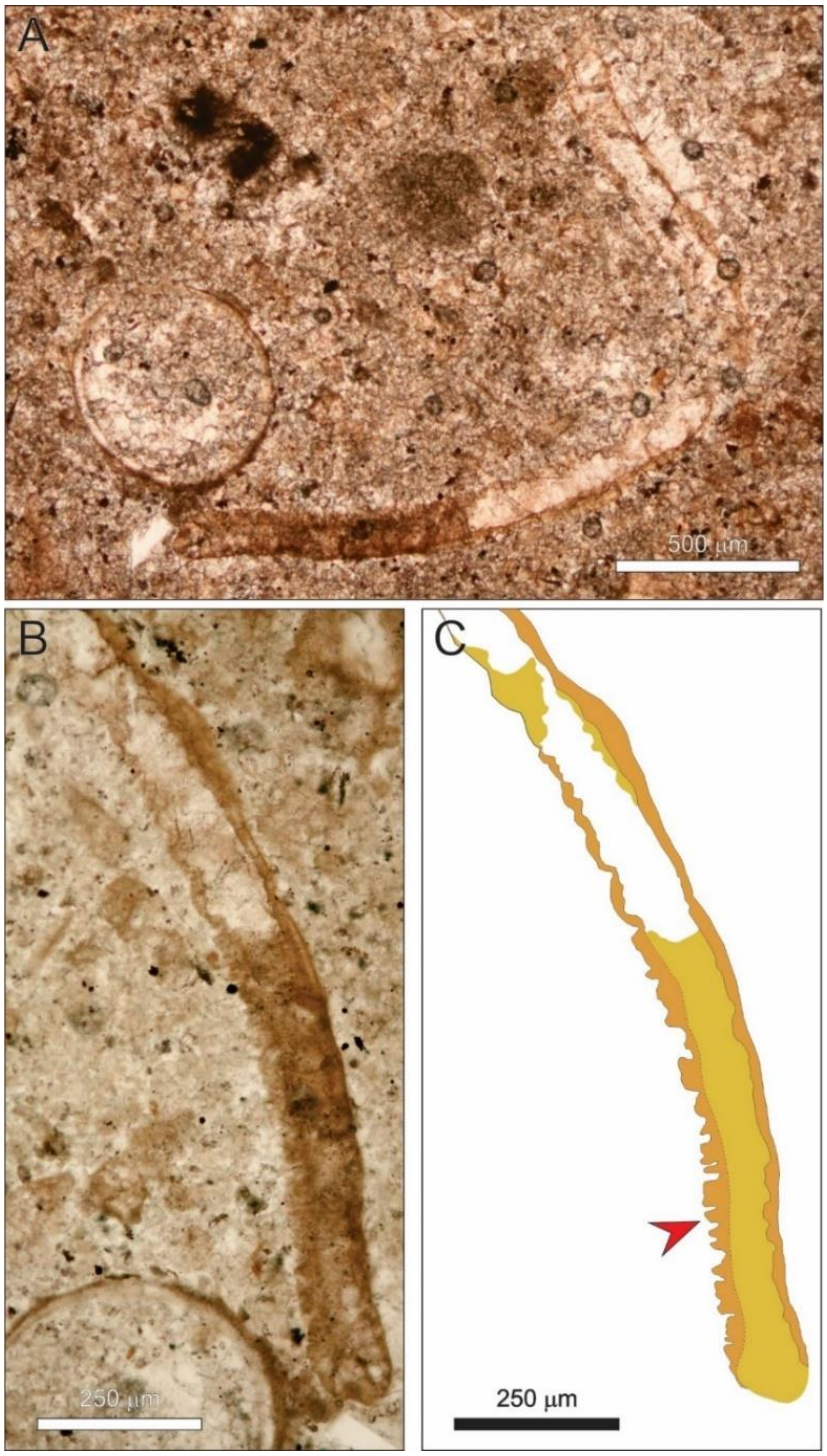


Figura 24 – Possível fragmento de *Namacalathus hermanastes*. A-C - Segmentos com paredes compostas por três camadas distintas, com uma camada interna caracterizada por material microcristalino de coloração escura e aspecto micrítico ou preenchido por cristais de calcita espática. Notar presença de discretas inflexões colunares (seta vermelha).

De todo modo, quando ausentes os caracteres morfológicos básicos que sugerem a presença de copos com ou sem lúmens laterais conectados ou não a hastes tubulares, características das paredes não puderam ser utilizadas em espécimes fragmentados para inferir a presença do táxon em outros intervalos estratigráficos. De fato, fragmentos

esqueletais com estruturação tripartite e possíveis involuções colunares, foram apenas ocasionalmente observadas em seção delgada. Assim, embora a presença do táxon na porção intermediária a superior da Formação Tagatiya Guazú (Warren, L., com. verbal) seja fortemente sustentada por parâmetros morfológicos observados em cortes (Warren et al. 2017), não foram observados espécimes confiavelmente assinaláveis a *Namacalathus hermanastes*.

5.5. Metáfitas

Elementos comprimidos dispersos nos planos de acamamento em determinados intervalos da unidade estudada (Fig. 18), foram agrupados em morfotipos de acordo com os caracteres observados. O tamanho e variedade de formas destes elementos são sugestivos de elementos desarticulados e fragmentos de algas macroscópicas (macroalgas ou metáfitas). Dentre os mais abundantes elementos encontram-se fragmentos achatados de *thali* ou lâminas (*blades*) alongadas com comprimentos e larguras submilimétricos a milimétricos (1,6 a 18,3 mm e 0,2 a 0,9 mm, respectivamente, n=16, ver Graf. 2) cujo padrão comumente flexionado e torcido sugere geometria original em fita (*ribbons*) (Fig. 25A, B e D). A maior parte destes elementos apresenta largura aproximadamente constante das lâminas, com terminações truncadas com geometria quase quadrática (Fig. 25D). Outros apresentam terminações com bordas em ângulos agudos, sugerindo a presença de lâminas subuladas a aproximadamente lanceoladas (Fig. 25A e B).

Dois espécimes (PL-I/001-A1 e A2) dispostos em ângulo aproximado de 60° caracterizam-se como aqueles em melhor estado de preservação, podendo ser observadas características sugestivas das texturas/estruturas histológicas originais (Fig.25C, E e F). Em termos morfológicos, o elemento maior possui largura de 0,48 mm e comprimento de 5,0 mm, apresentando geometria aproximadamente retilínea, largura constante e terminações truncadas. O elemento menor, com largura de 0,27 mm e comprimento de 3,0 mm, por sua vez apresenta geometria suavemente curva, cuja angulação em relação ao eixo mais longo do espécime maior aumenta discretamente com a distância em relação a ele (Fig. 25E). Ambos os elementos possuem superfícies com brilho vítreo e coloração preta, apresentando padrão de estriamento paralelo às suas bordas (retilíneas ou curvas) (Fig. 25C, E e F). Estas, em ambos os elementos parecem apresentar relevo positivo suavemente ressaltado (Fig. 25C). Tal feição pode sugerir discreto aumento na densidade do filme orgânico comprimido próximo às bordas, o que pode ocorrer em decorrência do

achatamento de uma estrutura originalmente cilíndrica (ou tubiforme) (Rex & Chaloner, 1983; Spicer, 1991). Não foi observada conexão física entre estes elementos, contudo sua disposição no plano de acamamento pode sugerir possível padrão de ramificação.

Ocorrências consideravelmente mais raras caracterizam-se por espécimes discretamente maiores, marcados por *thali* com larguras entre 0,4 e 1,9 mm e dimensões (ou comprimentos) máximas de até 26,8 mm. Um desses espécimes caracteriza-se por um agregado incompleto de *thali* com larguras entre 0,4 e 0,8 mm e comprimentos entre 4,5 e 11,1 mm (Fig. 26A e B). Terminações não ocorrem preservadas, porém observa-se um suave estreitamento dos *thali* em um único sentido (o topo do espécime ilustrado na Fig. 26A). Nota-se também um padrão em leque na disposição destes elementos, sendo que os *thali* mais centrais e basais são mais largos do que aqueles periféricos e supostamente mais apicais (Fig. 26A). Conexões físicas entre estes elementos também não foram observadas, sendo a relação entre eles marcadas ou por clara sobreposição total ou parcial entre os *thalli*. De modo análogo ao observado para os possíveis espécimes tubiformes (PL-I/001-A1 e A2, Fig. 26C, E e F), é possível que a disposição destes elementos seja indício de ramificações delicadas.

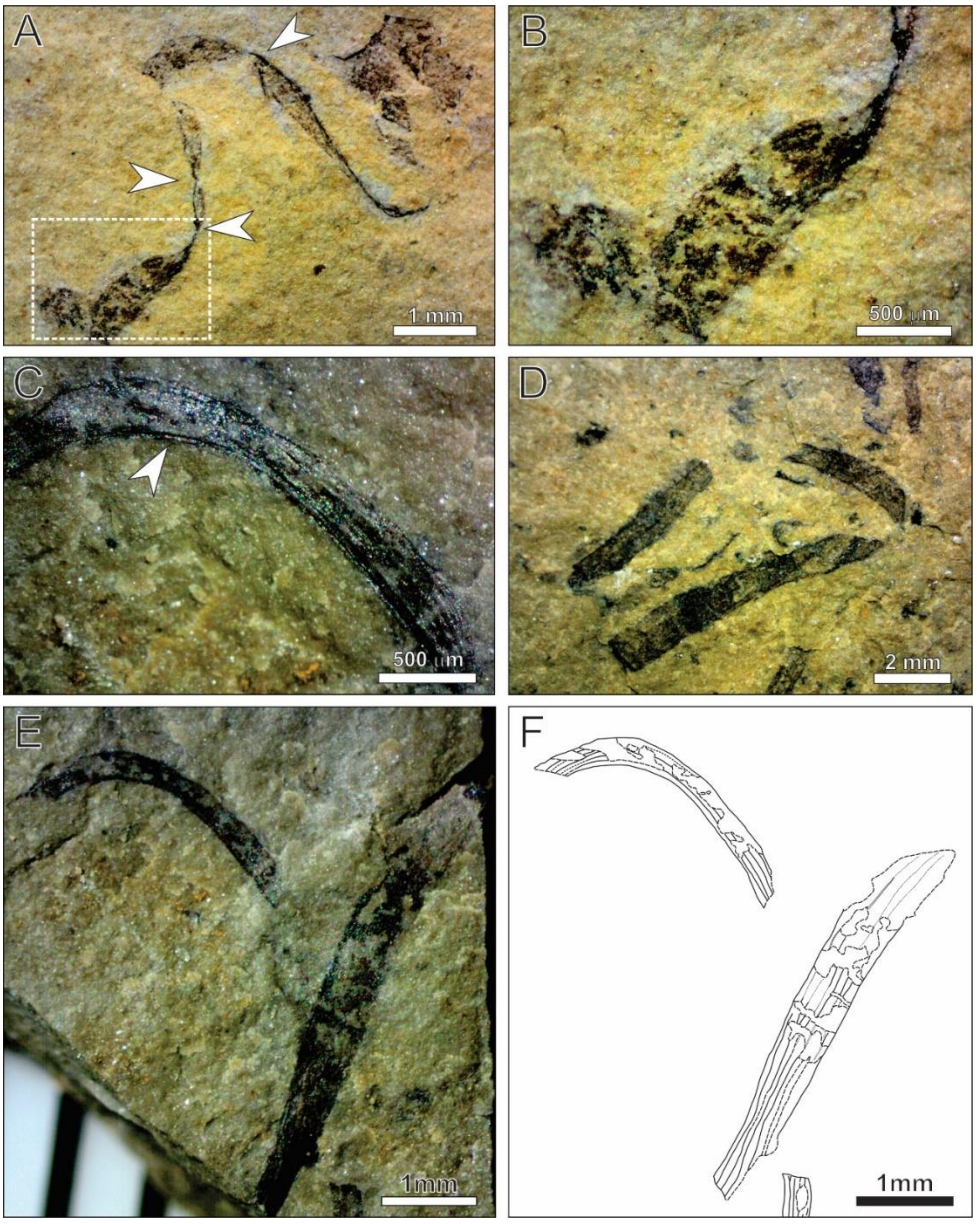


Figura 25 – Metáfitas com morfologia em fita e possivelmente tubiformes. A – Lâmina em fita com porção terminal sugestivamente lanceolada. Notar zonas de torção indicadas pelas setas brancas; B – Detalhe de porção mais larga do espécime em A, indicado pelo polígono tracejado; C – Espécime bem preservado com bordas ressaltadas (seta branca), possivelmente resultante de morfologia original em tubo; D – Espécimes em fita, fragmentados e dispersos no plano do acamamento; E – Espécime ilustrado em C, com disposição sugestiva de ramificação dicotômica delicada; F – Esquema interpretativo de E, ressaltando estrias longitudinais na superfície do fóssil.

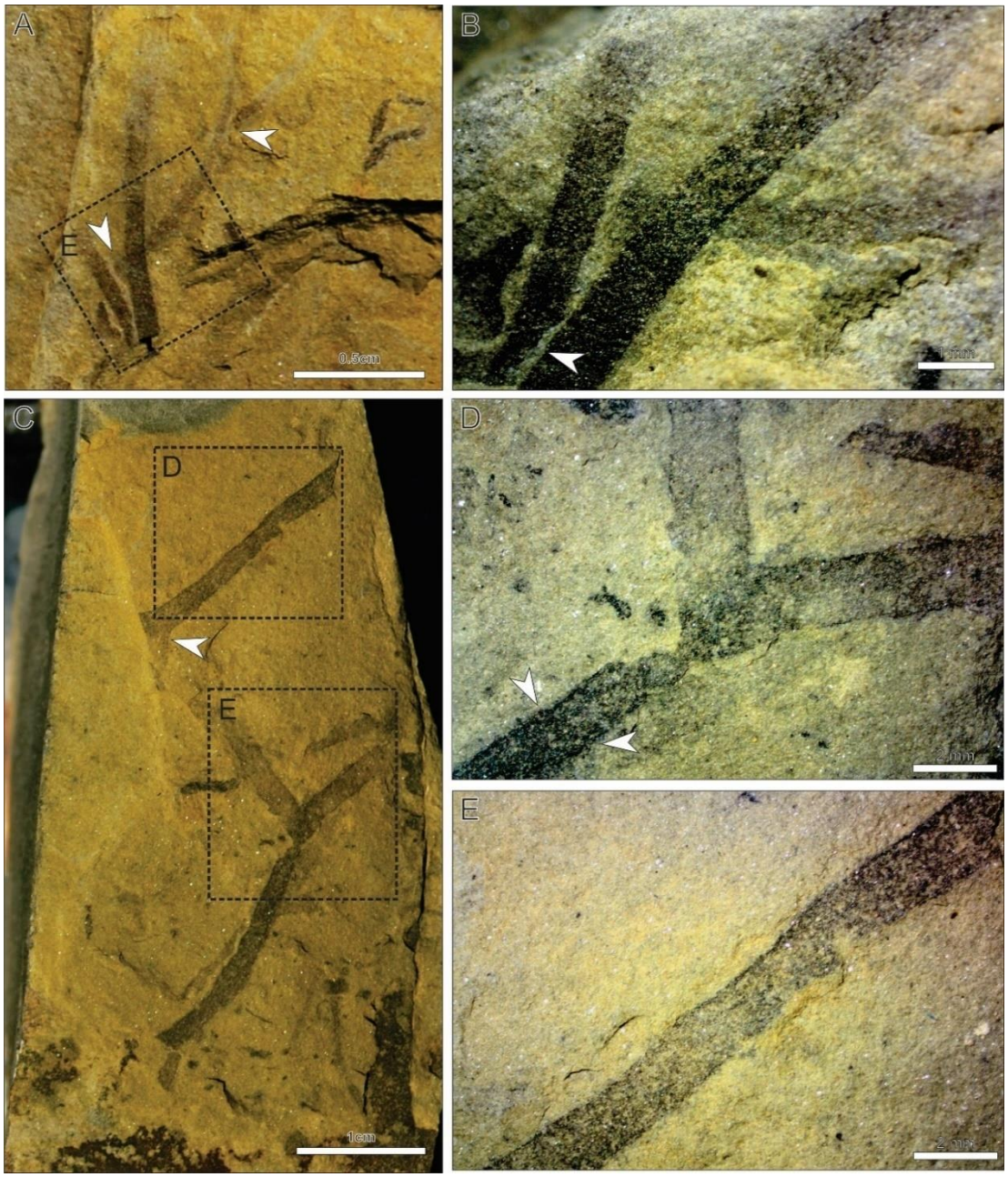


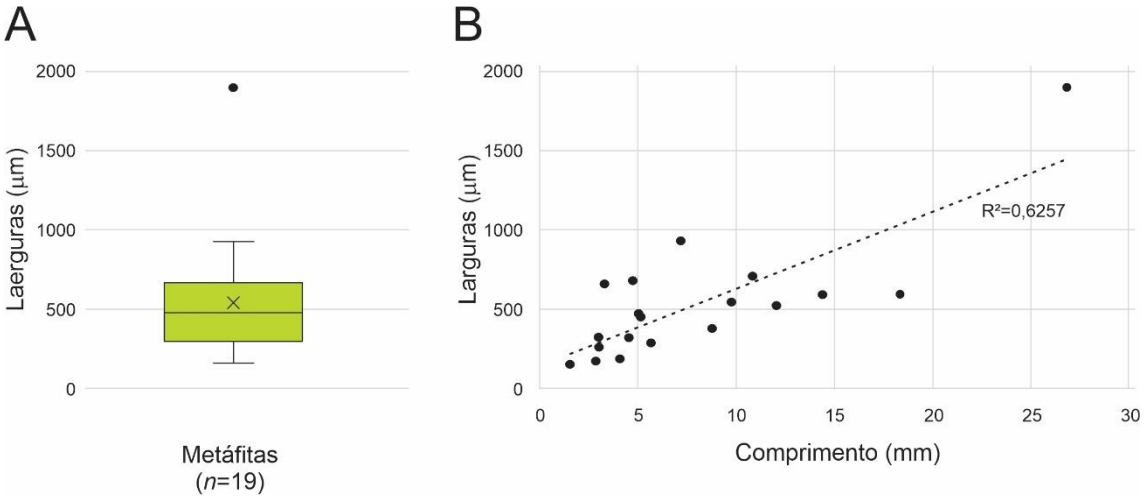
Figura 26 - Metáfitas com morfologia em fita com evidência de ramificação dicotômica. A – Agregado de *thalli* incompletos dispostos em padrão de leque, sugestivo de ramificação dicotômica delicada (indicadas pelas setas brancas); B – Detalhe da região do fóssil ilustrado em A, indicado por polígono tracejado. Notar padrão de sobreposição de elementos do *thallus*, separados por lâmina de sedimento (seta branca); C – Espécimes largos, parcialmente preservados (amostra Pl-I/001-D). Notar dicotomia no espécime na parte central da amostra, e região de aumento da largura no espécime da parte superior, indicando possível região de ramificação, não preservada (seta branca); D – Detalhe de setor do espécime ilustrado em A (polígono tracejado), com padrão de dicotomia em ângulo quase ortogonal. Notar região das bordas do espécime, discretamente ressaltadas (setas brancas); E – Detalhe de espécime ilustrado em A na parte superior da amostra (polígono tracejado). Notar semelhança em largura, geometria e preservação com espécime ilustrado em D.

Por fim, dois espécimes fragmentados (amostra PL-I/001-D) destacam-se pela largura apresentado as maiores dimensões dentro da assembleia analisada. Um destes caracteriza-se por elemento com clara ramificação dicotômica com ângulo de 89,3°.

Thalli apresentam larguras aproximadamente constantes variando entre 1,566 e 1,75 mm, medidos nos ramos mais distais (após a dicotomia) e 1,9 mm, medido em sua porção mais basal. Sua máxima dimensão (medida de comprimento acompanhando o eixo central do elemento que se ramifica até a projeção das extremidades mais distais, inferindo assim uma altura de dossel mínima, segundo LoDuca et al. 2017) foi medida em 26,8 mm. Preservado na mesma amostra, o segundo espécime apresenta largura aproximadamente constante, com valor máximo de 1,32 mm e comprimento observado de 17,274 mm. Em uma das extremidades da amostra, nota-se um discreto alargamento do *thalli*, interpretado como possível região de dicotomia, não preservada (Fig. 26D). Nestes dois elementos, semelhante ao observado para os espécimes PL-I/001-A1 e A2, nota-se um sutil espessamento das bordas, podendo ser reflexo de um *thallus* com geometria original também tubiforme (Fig. 26D). Contudo, não se descartam outras explicações para este caractere, o qual pode resultar de processos *post mortem* e diagenéticos.

Em termos de classificação dentro dos grupos morfo-funcionais (*Functional Form Groups*, FFG's) de Littler & Littler (1980) e Littler & Arnold (1982), *thalli* e lâminas em fita e possivelmente tubiformes acomodam-se na categoria FFG-1, podendo ser, a grosso modo, classificados como possíveis elementos desarticulados de algas vendotaeniáceas. Caso os espécimes PL-I-001-A1 e A2 representem um único elemento ramificado, este poderia ser incluído como representante do FFG2. Neste grupo, pode-se ainda incluir as formas estreitas, com ramificações delicadas interpretadas com base em sua disposição. Por último, os espécimes com larguras de até 1,9 mm e clara dicotomia, poderiam ser incluídos nas categorias FFG-2,5 ou ainda FFG-3, contudo a análise de mais espécimes seria importante para confirmar os padrões de dicotomia e a consistência de suas dimensões. De qualquer modo, até o ponto em que se avançou no conhecimento da diversidade taxonômica de macroalgas ediacaranas, estes dois espécimes não se enquadram nas descrições já reportadas, podendo ser possíveis representantes de um novo táxon, aqui referido como gen. nov. sp. nov. 1.

Gráfico 2 – A – Diagrama de caixa (*box plot*) com a variação das larguras aferidas para o conjunto total de espécimes de metáfitas. Notar *outlier*, representativo da medida de largura do espécime com dicotomia larga (PL-I/001-D). Restante das medidas relativas ao agrupamento de fitas e os dois espécimes possivelmente tubiforme (n_{total} =19). B – Gráfico de distribuição dos comprimentos (ou altura do dossel mínima, *sensu* LoDuca et al. 2017) em relação as larguras aferidas para os espécimes de metáfita.



5.6. Outros

A investigação das amostras ao microscópio óptico sob luz transmitida dispersa revela comumente uma grande diversidade de estruturas de origem potencialmente orgânicas. Em algumas fácies, grande proporção delas não podem ser agrupadas com confiança dentro dos táxons e morfotipos anteriormente apresentados. Dentre estas estruturas incluem-se seções circulares, inferidas como cortes de tubos de parede de aspecto orgânico. Em alguns espécimes as paredes são muito delgadas observadas como um único filme de coloração escura e espessura média aproximada de 3µm. Estas ocorrem dispostas em um padrão aproximadamente concêntrico, porém cujo aspecto geral é muito distinto daquele sugerido para cloudinídeos típicos (Fig. 27A). Outros, também com paredes muito delgadas e potencialmente orgânicas apresentam múltiplas sobreposições de aspecto irregular (Fig. 27B), porém diferindo daquele observado para *Sinotubulites* ou *Cloudina*, podendo potencialmente representar espécimes de *Multiconotubus* sp. (Cai et al. 2017) Tubos de parede simples, também bastante delgada, porém mais espessa do aquelas dos morfotipos anteriores, são comumente observados em fácies de microbialito estratiforme, na base do intervalo estudado. Ocorrem como seções circulares simples, comumente com evidência de deformação rúptil (Fig. 27C), e ocasionalmente com seções subtriangulares (Fig. 27D). Esta última simetria é compartilhada com anabaratídeos (p.

ex. *Anabarites trisulcatus*), comuns na base do Cambriano, contudo, estão ausentes padrões sugestivos de sulcos longitudinais.

Outros exemplares representam formas distintas, assemelhando-se a fibras, ou cutículas multiacamadadas de origem incerta (Fig. 27E), ou ainda elementos de aspecto desarticulado de geometria complexa (Fig. 27F).

No topo da seção SB (Fig.34), em níveis de *grainstone* peloidal rico em tubos de *Cloudina* ocorrem numerosos elementos retilíneos a suavemente curvos, com geometria inferida como placoide, porém de forma indeterminada, com marcadas ondulações sugerindo a presença de cristas (Fig. 27G-J). Os menores espécimes apresentam comprimento de 870 μm, e espessura de 10 μm (Fig. 27G e H). Os maiores alcançam 3,5 mm de comprimento e espessuras que variam de 13 μm na região dos vales a 66 μm na região das cristas (Fig. 27I e J).

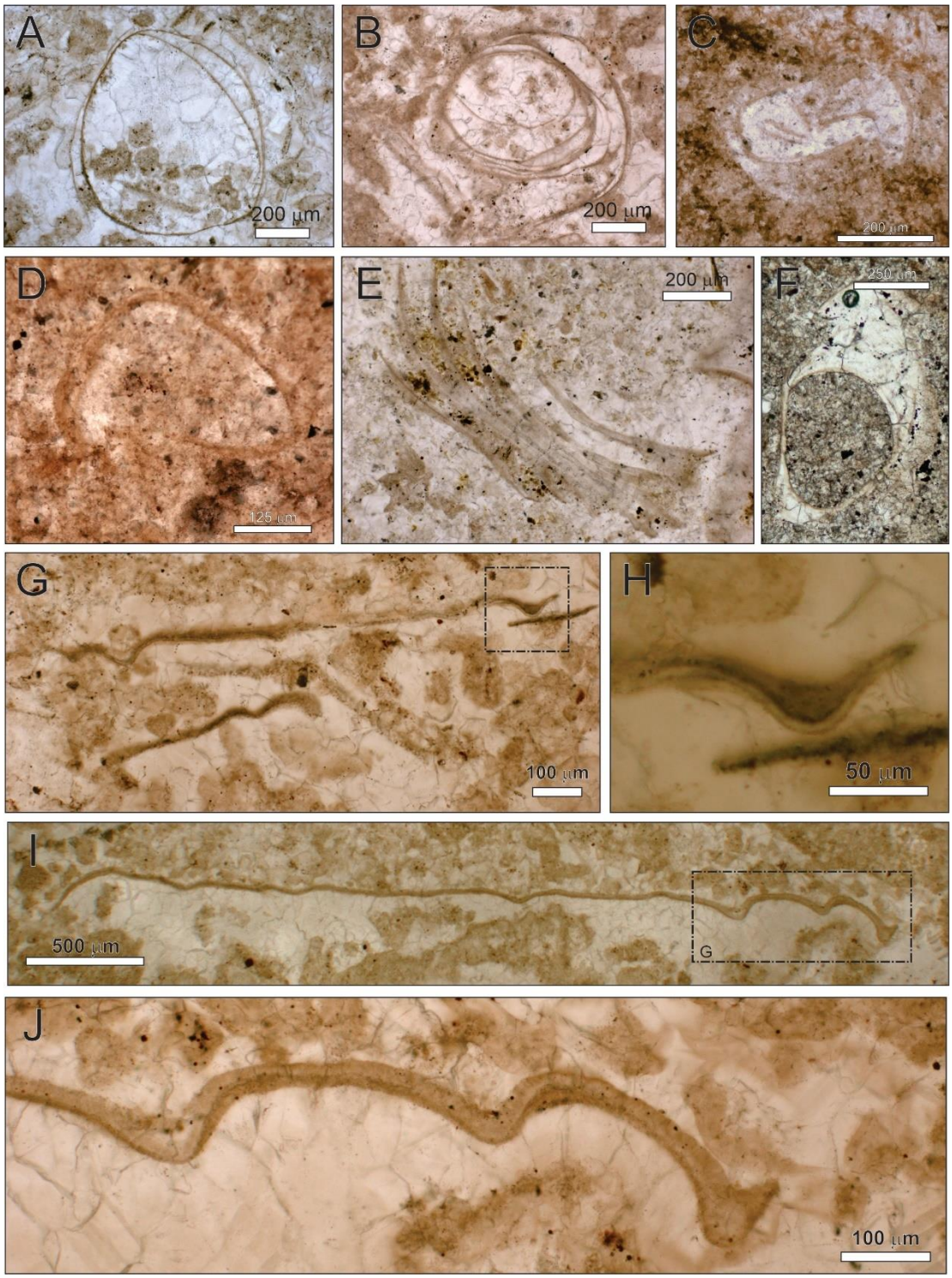


Figura 27 – Morfotipos não identificados ou de identificação duvidosa. A – Tubo orgânico de parede delgada; B – Tubo com disposição concêntrica de múltiplos elementos com paredes delgadas (aff. *Multiconotubus*); C – Tubo (?) simples parcialmente colapsado; D – Estrutura com seção subtriangular; E – Possível cutícula multiacamadada de afinidade incerta; F – Estrutura de morfologia complexa; G - J – Fragmentos esqueletais não identificados. Notar em G e H sutil manteamento de coloração escura e parede delgada de aspecto cristalino (em H). Notar em J detalhe da crenulação com variações na espessura em distintos setores da estrutura (cristas e vales).

CAPÍTULO 6: ANÁLISE DE FÁCIES E ESTRATIGRAFIA

6.1. Arcabouço estrutural e geológico básico da área de afloramento

A análise estratigráfica do intervalo fossilífero de interesse foi realizada com base na descrição de duas seções colunares (Seções SA e SB, ver figuras 30 e 34) e afloramentos isolados ao longo da estrada que conecta os municípios de Sán Lázaro (cidade de Vallemí) e Concepción. Uma terceira seção colunar caracterizada por Warren (2011) (Seção SC neste trabalho, denominada localidade 55 em Warren, 2011) foi utilizada para complementar o estudo e auxiliar na compreensão da variação lateral das fácies identificadas. Nessa área, a sucessão carbonática correspondente à cobertura cratônica do Grupo Itapucumi ocorre exposta no trecho que se inicia a 55 km de Vallemí, nas proximidades da Estância Primavera, estendendo-se nessa estrada por 38 km no sentido S-SE.

As exposições ocorrem em pedreiras de explotação de calcário da *Industria Nacional del Cemento* (INC) e afloramentos isolados associados a cortes realizados durante as obras de pavimentação e expansão da estrada Vallemí - Concepción. A área na qual ocorrem as exposições caracteriza-se por uma estreita faixa aflorante, com relevo relativamente plano, entre a planície de inundação do Rio Paraguai a oeste, e a área de afloramentos do embasamento cristalino (Suíte Centurión e Grupo San Luís) e da Suíte San Ramón a leste (Fig. 28A e B).

Ao todo foram estabelecidas oito estações de coleta de dados de sedimentologia e estratigrafia e amostras de material fóssil para descrição taxonômica e tafonômica. Adicionalmente, amostras provenientes de um nono sítio foram analisadas (localidade 51 de Warren, 2011) (Figs. 1C e 28A e B, Tabela 1). A caracterização das seções colunares permitiu a descrição detalhada do intervalo intermediário e superior da unidade, caracterizado em sua maior parte por associações de fácies de perimaré (supra-, inter- e submaré). Devido à natureza isolada dos afloramentos e a ausência de superfícies estratigráficas óbvias que possam ser usadas como *datum*, a correlação precisa entre as seções e afloramentos foi dificultada.

Contudo, dados estruturais coletados em campo e disponíveis na literatura (Wiens 1986, Warren 2011), permitiram estabelecer possíveis relações estratigráficas entre as distintas seções e afloramentos avaliados. Dados de atitude das camadas (S0) indicam mergulhos entre 08° e 15°para W-SW na faixa de afloramentos analisada. Esse padrão é também observado em Modelo Digital de Terreno (MDT) da área de estudo, o qual

ressalta sutis cristas no relevo, alongadas na direção aproximada NW-SE, as quais marcam parte dos planos de acamamento mais resistentes a erosão e intemperismo (aqui definida como potencial estrutura de correlação EC) (Fig. 28B).

Acompanhando esta estruturação (e considerando os dados estruturais de Wiens 1986, Warren 2011 e aqueles coletados neste trabalho) e considerando um perfil com orientação aproximada E-W, é possível inferir que na estreita faixa de afloramentos analisada, os depósitos mais basais da Formação Tagatiya Guazú devem estar expostos a E-NE da EC, onde devem fazer contato direto com o embasamento cristalino ou com os depósitos siliciclásticos da Formação Vallemí (Wiens 1986). Por outro lado, as porções intermediária e de topo devem estar expostas para W-SW da EC, nesta mesma faixa. Contudo, considerando as variações no mergulho do acamamento ao longo da área, a proximidade dos afloramentos observados, e o fato de estes estarem distribuídos ao longo de uma faixa aproximadamente paralela a direção do acamamento (*strike* da camada), é provável que as exposições representem em sua maior parte variações laterais dos depósitos intermediários e de topo da unidade (aproximadamente entre 35 e 48 m basais da unidade).

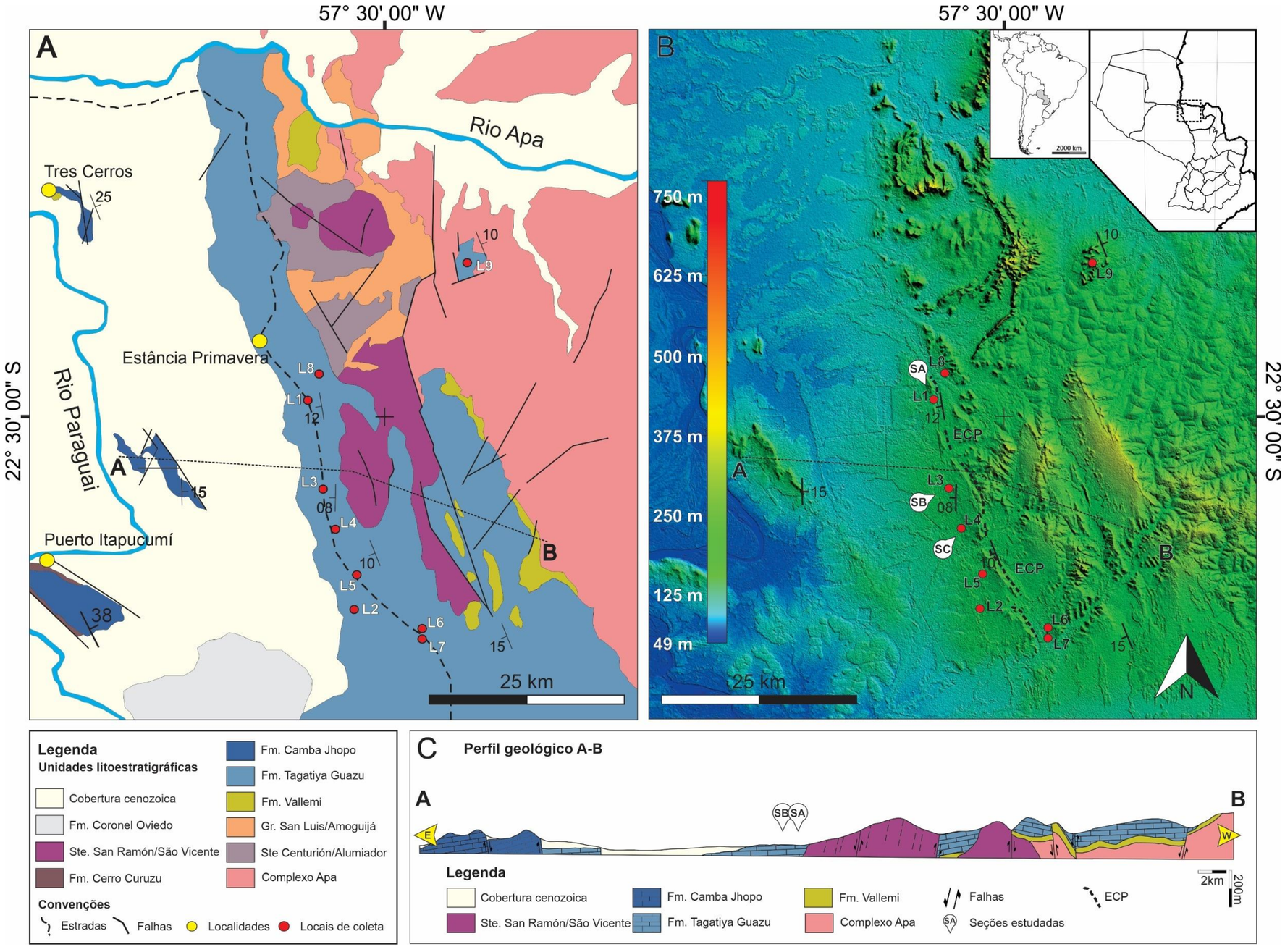


Figura 28 - Distribuição das localidades estudadas sobre mapa geológico e modelo digital de terreno (MDT) A - Mapa geológico da área de estudo modificado de Warren (2011) e Warren et al. (2019). B – Mapa ipsométrico da área com a distribuição das localidades (L1 a L8), da localidade da qual proveio parte das amostras (Localidade L9), e das seções analisadas (SA, SB e SC). Notar suave crista no relevo com alongamento NW-SE (linha tracejada) utilizada como possível intervalo de correlação. C – Perfil geológico A-B digitalizado de Wiens (1986, ilustrando as relações geológico-estratigráfica entre as distintas unidades aflorantes na área.

6.2. Sucessão vertical e associação de fácies da Formação Tagatiya Guazú

Os depósitos da Formação Tagatiya Guazu na área de estudo ocorrem com baixo grau de deformação, sem metamorfismo e com mergulhos máximos das camadas de 15º para W. Zonas com intensa recristalização ocorrem localmente nos depósitos, os quais são frequentemente seccionados por fraturas de espessura milimétricas a centimétricas, preenchidas por calcita espática. Alguns aspectos relacionados à diagênese, com enfoque na preservação dos fósseis estudados são apresentados no Capítulo 7.

As fácies observadas na área de estudo encontram-se sistematizadas na Tabela 4. Esta contém a descrição resumida de cada fácies individualmente, bem como aspectos interpretativos relacionados aos processos deposicionais inferidos. Na sequência, detalha-se a ocorrência das associações de fácies nas exposições estudadas, tendo como foco as relações de contato, espessura e geometria dos depósitos, bem como seu conteúdo fóssil.

Tabela 4 Tabela de fácies da associação de perimaré da Formação Tagatiya Guazú.

Código	Fácies	Descrição	Interpretação
Gc	*Grainstone* com estratificação cruzada acanalada.	Camadas decimétricas de grainstone comumente compostas por grãos carbonáticos na fração areia fina a média, com acamamento cruzado acanalado disposto em camadas tabulares. Bioclastos altamente fragmentados são localmente observados como inclusões em ooids, incluindo elementos reconhecíveis de cloudinídeos.	Migração frontal de dunas subaquáticas 3D sob ação de correntes.
Go	*Grainstone* com laminação cruzada por onda.	Camadas tabulares a lenticulares, de espessura decimétrica a métrica lateralmente contínuas de *grainstone* com granulação fina a muito fina, compostas por grãos de ooide, fragmentos carbonáticos e bioclastos altamente fragmentados e dispersos. Presença de laminação cruzada simétrica, comumente inferida pela ondulação preservada no topo das camadas, interpretadas como marcas de onda de pequena a grande amplitude.	Migração frontal e acreção vertical de marcas onduladas simétricas produzidas pela interação do sedimento com orbitais de onda de tempo bom.
Gb	*Grainstone* com estratificação cruzada em baixo ângulo.	Camadas tabulares lateralmente contínuas de espessuras decimétricas a métricas de *grainstone* composto por ooides, fragmentos carbonáticos e/ou bioclastos, caracterizando grãos nas frações areia fina a média. Internamente a fácies é marcada por acamamento apresentando truncamentos de baixo ângulo.	Migração de formas de leito de grande amplitude associadas ao topo de barras de canais de submaré.

Tabela 3 - Continuação

Código	Fácies	Descrição	Interpretação
Gp	*Grainstone* com estratificação plano-paralela.	Camadas centimétricas a decimétricas lateralmente persistentes de *grainstone* composto por grãos carbonáticos angulosos e intraclastos em granulação areia fina a média. Acamamento com estruturação plano paralela, determinado por pequenas variações no tamanho dos grãos. Por vezes rica em elementos esqueletais dispersos pouco fragmentados.	Migração lateral de formas de leito de grande amplitude produzidas em condições de fluxo superior.
Gf	*Grainstone* com estratificação em feixes de maré.	Camadas decimétricas de *grainstone* comumente compostas por grãos carbonáticos na fração areia fina a média, com acamamento cruzado acanalado intercalado por series de laminação cruzada cavalgante em sentido oposto.	Migração de dunas subaquáticas sob influência de fluxos unidirecionais. A alternância na direção de fluxo pode ser explicada pela alternância no sentido de correntes associado a marés enchentes e vazantes.
Gg	*Grainstone* intraclástico com gradação normal.	Camadas tabulares lateralmente contínuas de espessura centimétrica (5 a 10 cm) de grainstone fino a grosso, com gradação normal e base irregular erosiva. Composto predominantemente por grãos de ooide e oncoide, arcabouço sustentado na base e matriz sustentado no topo. Localmente rico em elementos esqueletais fragmentados. Fragmentos diminutos de cf. *Corumbella werneri* podem ocorrer dispersos como pavimentos nos topos das camadas. Em lâmina, grãos de ooide e oncoide ocorrem ocasionalmente nucleados por bioclastos altamente fragmentados.	Transporte e deposição de grãos carbonáticos provenientes da fábrica carbonática por fluxos de desaceleração desconfinados.
Mb	Marga	Camadas centimétricas de lamito terrígeno, com alta proporção de carbonato de cálcio. Aspecto maciço ou estratificado, de coloração castanho amarelada. Ricas em grãos de filossilicato e quartzo na fração areia muito fina a silte. Laminação marcada por sutil gradação normal. Ocasionalmente rico em fragmentos orgânicos milimétricos, filamentosos ou com geometria em fita dispersos no acamamento. Ocasionalmente ocorrem fragmentos de lâminas (*blades*) de macroalgas, preservadas como impressões.	Decantação de lama terrígena e calcárea associada a fluxos hiperpicnais na zona de intermaré entre canais de maré. Preservação de tecidos orgânicos não mineralizados sugerem condições de anoxia.

Tabela 3 - Continuação

Código	Fácies	Descrição	Interpretação
Mi	*Mudstone* impuro maciço a estratificado	Camadas centimétricas a decimétricas de mudstone impuro, de aspecto maciço ou laminado e coloração cinza escura a castanho clara. Composto por lama calcária com intercalações milimétricas com proporções variáveis de componentes siliciclásticos na fração areia fina e silte (grãos de quartzo anguloso e cristais de filossilicatos). Elementos dispersos de *Corumbella* sp. e cloudinídeos são ocasionalmente observados.	Decantação de lama calcária formada por precipitação autigênica associada a aporte de material terrígeno fino.
M	*Mudstone*	Camadas centimétricas a decimétricas de mudstone impuro, de aspecto maciço ou laminado e coloração cinza escura a castanho escura. Composto por lama calcária. Presença de elementos dispersos a concentrados de *Cloudina* sp. *Zuunia chimidtsereni* , *Corumbella werneri* , *Namacalathus hermanastes* e outros restos esqueletais não identificados	Decantação de lama calcária formada por precipitação autigênica
H	Camadas heterolíticas com intercalação de *grainstone* e *mudstone* impuro	Pacotes decimétricos, lateralmente contínuos, marcados pela intercalação de grainstone peloidal de granulação fina e mudstone em distintas proporções, com laminação plano-paralela a ondulada e irregular. Ocasionalmente, ocorre a presença de lentes descontínuas de espessura centimétrica de grainstone peloidal bioclástico. Localmente, nota-se a presença de camadas contendo domos achatados centimétricos, além de discreto grau de bioturbação e presença de numerosas pistas e escavações rasas de invertebrados	Alternância entre processos trativos e de decantação na zona de intermaré, com subordinada influência microbial. Em seção do topo da Fm.Tagatiya Guazu, a assembleia de icnofósseis é indicativa da atividade de metazoários bilatérios detritívoros, suspensívoros, e possívelmente predadores..
T	Trombólito	Camadas tabulares lateralmente contínuas com espessuras centimétricas a decimétricas de carbonato de coloração escura, sem estruturação interna, com base e topo irregulares. Topo comumente ondulado ou constituído por domos achatados interconectados com interstícios preenchidos por lama carbonática ou *grainstone* peloidal fino a médio por vezes contendo elementos esqueletais pouco fragmentados. Em lâmina, comumente se observa textura grumosa e alguma contribuição siliciclástica (grãos angulosos de quartzo, fração areia fina a silte).	Precipitação autigênica de carbonato induzida por atividade microbiana em batimetria reduzida da zona de intermaré, com eventual exposição subaérea.

Tabela 3 - Continuação

Código	Fácies	Descrição	Interpretação
Ml	Microbialito laminado	Camadas tabulares centimétricas a decimétricas, lateralmente persistentes de carbonato de coloração escura ou castanha, com acamamento estruturado em lâminas plano-paralelas submilimétricas a milimétricas, comumente crenuladas. Ao microscópio, nota-se que a laminação é comumente determinada pela intercalação com lentes e lâminas milimétricas de *grainstone* peloidal. Ocasionalmente as lâminas são marcadas por pavimentos contendoelementos esqueletais dispersos. Filamentos microbiais e outros microfósseis piritizados são comuns.	Precipitação autigênica de carbonato induzida por atividade microbiana em batimetria reduzida das zonas de intermaré a supramaré.
O	Oncólito	Lentes e camadas tabulares lateralmente contínuas de aspecto maciço compostas por grãos intraclásticos subarredondados a irregulares, com estruturação interna concêntrica com diâmetros centimétricos.	Retrabalhamento por correntes de maré vazante de comunidades microbiais desenvolvidas em condições de água rasa e agitada.
B	Brecha intraclástica	Camadas tabulares lateralmente contínuas de espessura decimétrica de brecha monomítica, clasto-suportada composta por fragmentos carbonáticos tabulares, subangulosos a arredondados de ~3mm até 5cm. Matriz comumente caracterizada por *grainstone* de granulação fina a média, podendo ocorrer lama micrítica.	Retrabalhamento de superfícies previamente gretadas devido à exposição subaérea na zona de supramaré.

6.2.1. Seções da porção basal e intermediária do intervalo analisado

Os depósitos interpretados como mais basais e intermediários do intervalo analisado da Formação Tagatiya Guazú foram observados nas localidades L1, L6, L7, L8 e L9 (Fig. 28). A localidade L8, considerada a exposição mais basal observada neste trabalho, caracteriza-se por afloramentos isolados de pequenas dimensões nas laterais da estrada de terra que conecta a Estancia Primavera ao Retiro Serranía (Fig. 1C). Neste local, ocorrem expostos calcários maciços de coloração cinza clara, com acamamento sub-horizontal e textura trombolítica (caracterizada por grumos interconectados de dimensões subcentimétricas). Pontualmente, foram observadas em campo carapaças tubulares de afinidade taxonômica incerta. Nesta mesma estrada, 2 km em sentido leste, exposições de calcário não são mais observadas, ocorrendo em seu lugar lajes de muscovita xisto com elevado grau de alteração o qual pertence ao embasamento da Ste. Centurión. Contudo, a natureza do contato entre os sedimentos da Formação Tagatiya Guazú e a unidade metamórfica não pôde ser observada.

Distante 3 km a sudoeste da L8, extenso afloramento em um corte da estrada principal pôde ser analisado, compondo 22,7 metros contínuos de depósitos com

acamamento suavemente deformado, e atitude local de 270°/12°. Esta exposição (L1), utilizada para a construção da seção SA (Fig. 30) é caracterizada por depósitos heterogêneos, compostos por camadas tabulares lateralmente persistentes e intercalação de pacotes decimétricos a métricos de *grainstone* comumente oolítico, com pacotes submétricos a métricos de fácies de granulação fina (incluindo depósitos de marga, *mudstone* e intercalações microbialíticas) (Fig.29A). Nota-se nesta intercalação um padrão de aumento na espessura dos pacotes de *grainstone* da base até a porção intermediária da seção (Fig. 30). Acima deste intervalo, ocorre expressiva diminuição na espessura dos pacotes de *grainstones* e franco predomínio de fácies de granulação fina, seguido de um novo aumento na espessura dos primeiros, indicado por pacote métrico de **Go.**

Depósitos carbonáticos na fração areia fina a média comumente correspondem a *grainstone* com estratificação cruzada em baixo ângulo (**Gb**) (Fig. 29B), os quais ocorrem intercalados com *grainstone* com laminação cruzada por onda (**Go**) e com estratificação plano paralela (**Gp**). Localmente, a parte superior das camadas de *grainstone* é marcada por séries decimétricas de estratificação cruzada acanalada intercaladas por séries de estratificação cruzada no sentido oposto (**Gf**) (Fig. 29C). Estas camadas são também localmente sucedidas por depósitos centimétricos de *grainstone* com grãos na fração areia grosa a grânulo, com base erosiva e gradação normal (arcabouço sustentado na base, e matriz sustentado no topo) (**Gg**), por vezes contendo cloudinídeos como elementos nucleadores de ooides (na base da unidade) ou fragmentos dispersos de cf. *Corumbella* sp. (mais acima na sucessão) (Figs. 29C, 30, 21I e J e 40F e G).

Camadas de granulação fina frequentemente marcadas por acamamento heterolítico representam as fácies dominantes da Seção SA. Estas são caracterizados pela intercalação de camadas centimétricas a decimétricas de *mudstone* maciço a estratificado (**Mi** e **M**), marga (**Mb**), trombólitos (**T**), além de microbialitos estratiformes (**Ml**). A base destes depósitos é comumente marcada pela intercalação de *mudstone* (**M** e **Mi**) e depósitos pelíticos ricos em constituintes terrígenos (**Mb**) (Fig. 29E). Estes contêm localmente impressões de fragmentos orgânicos associados a *thali* e lâminas de algas vendoteniáceas de afinidade incerta (Figs. 25, 26, 30 e 44). Tais intercalações de microbialito estratiforme, mudstone e pelitos ocorrem por vezes associadas a estruturas como *loop bedding*, superfícies com gretamento e lentes de brecha (**B**) com clastos ripiformes (Fig. 31A-C). Feições de *loop bedding* observadas em depósitos de **Ml** podem

ser interpretadas como produto do dessecamento de esteiras em condições supramareais (Noffke et al., 2001; Varejão et al., 2022). Em associação com níveis gretados e brechados, a ocorrência estabelece indícios de reduzida batimetria e ocasional exposição subaérea associada a estes intervalos.

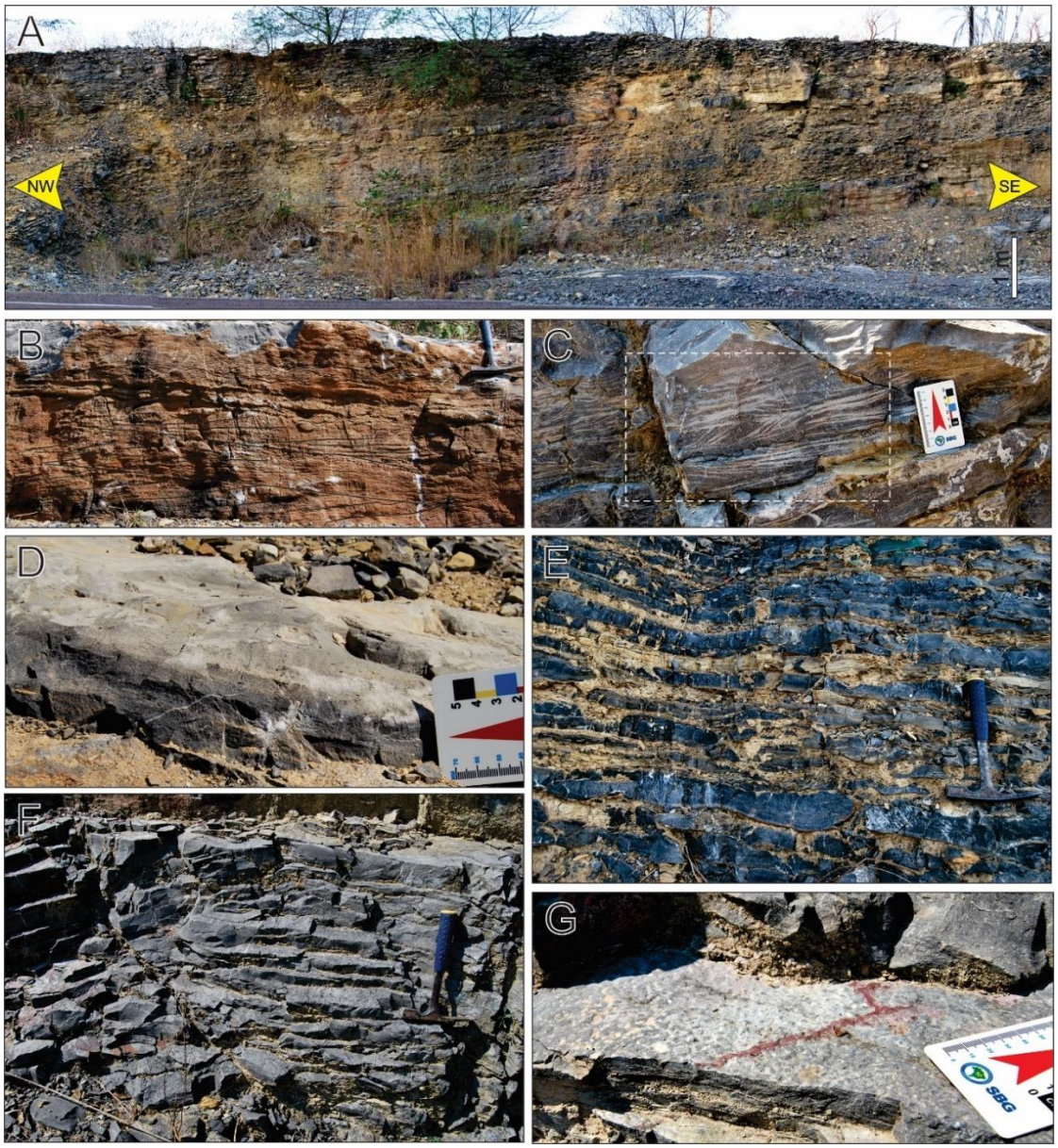


Figura 29 – Depósitos de perimaré do intervalo basal a intermediário da Fm. Tagatiya Guazu. A – Parte do afloramento na L1 (Seção SA) marcada por depósitos heterogêneos de inter a supramaré lateralmente persistentes; B – Detalhe da fácies **Gb**; C – Possíveis feixes de maré em *grainstone* fino (**Gf**); D – Camada decimétrica de *grainstone* de granulação grossa com gradação normal (**Gg**); E – Acamamento heterolítico com intercalação de **M** e **Mb**; F – Acamamento em calcáreo de granualação fina e textura homogênea marcado por padrão pustular de origem microbial; G – Detalhe em planta do padrão pustular observado em F.

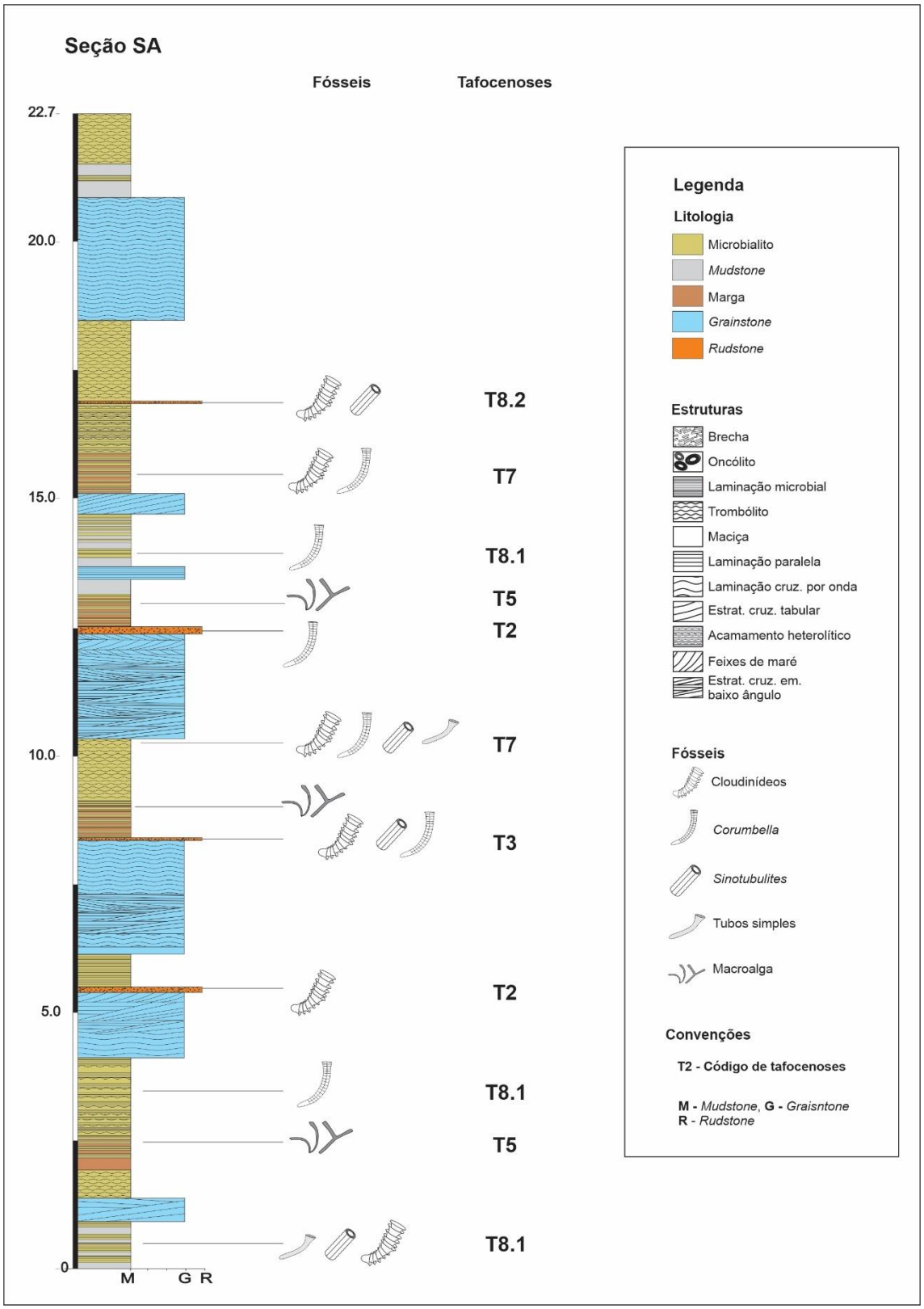


Figura 30 – Seção colunar SA (Localidade L1). Ilustração dos depósitos descritos, padrão geral de empilhamento e distribuição de fósseis na porção intermedirária da Formação Tagatiya Guazu. Siglas para as tafocenoses observadas são apresentadas na Tabela 5, no Capítulo 7.

Camadas de fácies microbiais da base da sucessão são particularmente pobres em fósseis, contudo, tubos simples com diâmetros submilimétricos foram identificados em lâmina associados à fácies **Ml** (Figs. 27C, D, 30 e 56B-D). Intercalações de camadas de **M** e **Ml** acima deste intervalo, por sua vez ocorrem intercalados com níveis centimétricos ricos em carapaças de cloudinídeos, bem como tubos com parede multiacamadada de cf. *Sinotubulites* sp. (Fig. 17C-F).

Acima na sucessão, camadas tabulares de **M**, **Ml** e **T** ocorrem comumente associados a lentes e camadas centimétricas, lateralmente descontínuas de *packstone* e *wackestone* ricas em intraclastos e ocasionais bioclastos. Tais fácies constituem a principal fonte de amostras fossilíferas, sendo ricas em restos com variado grau de fragmentação e desarticulação de cloudinídeos (*Cloudina hartmanae* e *Cloudina* sp.), *Sinotubulites* sp., *Corumbella werneri* e diversos elementos tubulares não identificados. Nas sucessões caracterizadas pela intercalação das fácies de **M** e **Ml** da porção intermediária da seção SA ocorrem ainda espécimes dispersos, inteiros ou pouco fragmentados achatados de *Corumbella werneri*. Um nível deste intervalo contudo, é marcado por densa distribuição de espécimes deste táxon, com pouco sinal de transporte e retrabalhamento (Fig. 53A e B). Na porção de topo da seção, pacotes de **Ml** ocorrem ocasionalmente intercalados com lentes de *wackestone* bioclástico com gradação normal, ricas em *Cloudina hartmanae* e *Sinotubulites* sp. pouco fragmentados.

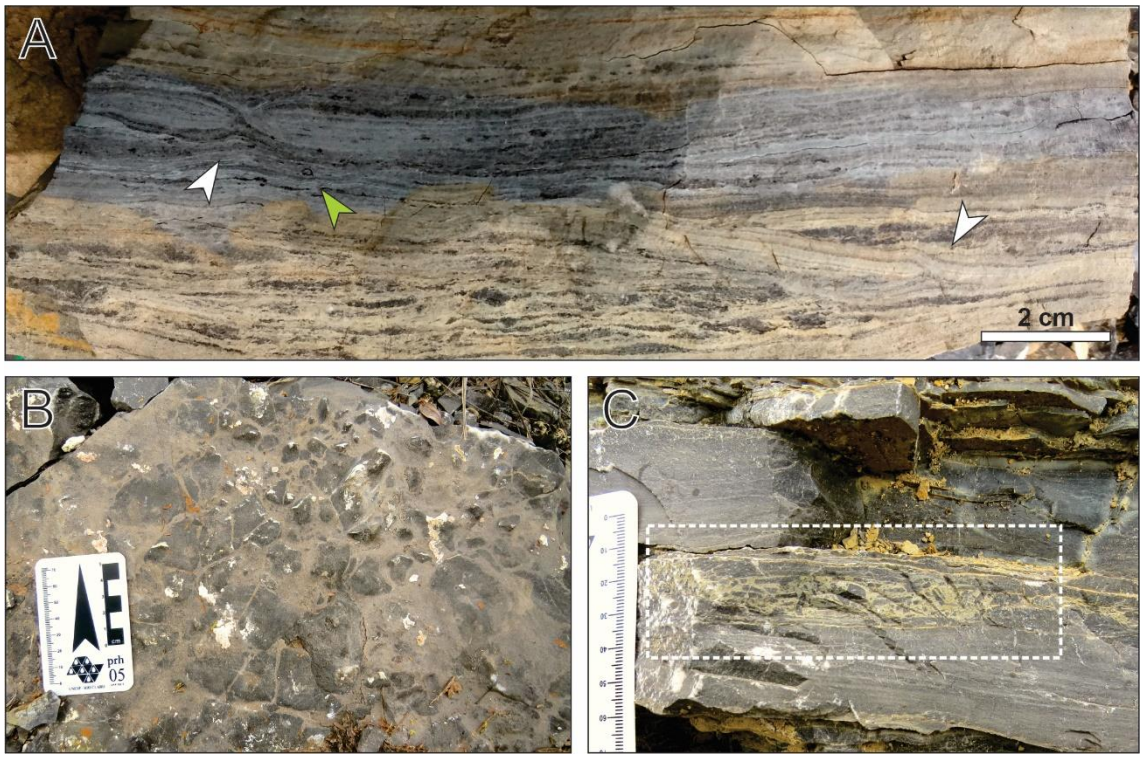


Figura 31 – Estruturas potencialmente evaporíticas e de exposição subaérea. A – *loop bedding* (seta branca na parte superior) associada a **Ml** na base de SA. Notar feição de truncamento em baixo ângulo (seta branca na parte inferior) e possível resto esqueletal tubular (seta verde); B – Plano de acamamento com feições de gretamento; C – Depósito de brecha (**B**) composta por clastos ripiformes imbricados em intercalação de **Mb** e **Ml**.

Na região mais a sudeste da área de estudo, na localidade L6, ocorre um afloramento isolado de pequenas dimensões de uma cava abandonada, provavelmente produzida para a extração de brita. O local caracteriza-se pela exposição de aproximados 2 m de depósitos tabulares, com predominância de pacotes decimétricos de *grainstone* fino sem estratificação reconhecível na base, os quais gradam para o topo para camadas com acamamento heterolítico, marcado pela intercalação de camadas centimétricas de **Ml**, **T** e **M** (Fig. 32A). Em uma das camadas de **Ml** na parte intermediária da sucessão foram observados elementos achatados, dispersos e pouco fragmentados de *Corumbella werneri*. Nos pacotes heterolíticos do topo, com intercalações de **T** e *grainstone* muito fino maciço ocorrem pavimentos ricos em elementos dispersos, inteiros e pouco fragmentados de cf. *Cloudina hartmanae* os quais gradam lateralmente para concentrações densas de elementos altamente fragmentados (Fig. 32B), sem assinaturas diagnósticas reconhecidas. Devido a sua localização consideravelmente a E da faixa de afloramentos reconhecidas em modelo digital de terreno, e ao suave mergulho para SW-W das camadas, concordante com as atitudes locais da unidade é provável que esta

exposição seja lateralmente equivalente a depósitos de perimaré mais próximos a base ou meio da unidade.

Distante cerca de 1 km ao sul desta exposição, próximo às margens do Rio Tagatiya Guazú, a localidade L7 caracteriza-se pela exposição de aproximados 13 m predominantemente marcados em sua base por camadas lateralmente contínuas e homogêneas de *grainstone* de granulação fina (Fig. 32C), subordinadamente intercaladas por camadas centimétricas de **Mi** e pelitos margosos (**Mb**). No topo do último terço desta sucessão (Fig. 32C), os depósitos tornam-se mais heterogêneos, sendo marcados pela intercalação de camadas decimétricas a métricas com geometria tabular de *grainstone* e camadas de espessura similar de **M**, **Mi** e **Ml** (Fig. 32C)**.** Na base deste intervalo heterolítico foi observado localmente um arqueamento da laminação microbial, formando uma estrutura com convexidade para cima, com aproximados 4 m de comprimento e 1, 5 m de altura. Apesar de sua geometria em três dimensões não ter sido acessada, dada sua semelhança morfológica é possível que esta feição possa representar uma bioherma local, formada por microbialitos coalescidos (Fig. 32D e E). Devido a atividade da frente de lavra, a prospecção de restos fósseis não foi feita em detalhe nesta localidade, contudo foram observados possíveis cloudinídeos e tubos simples associados a camadas de *mudstone* e *wackestone* no topo desta exposição.

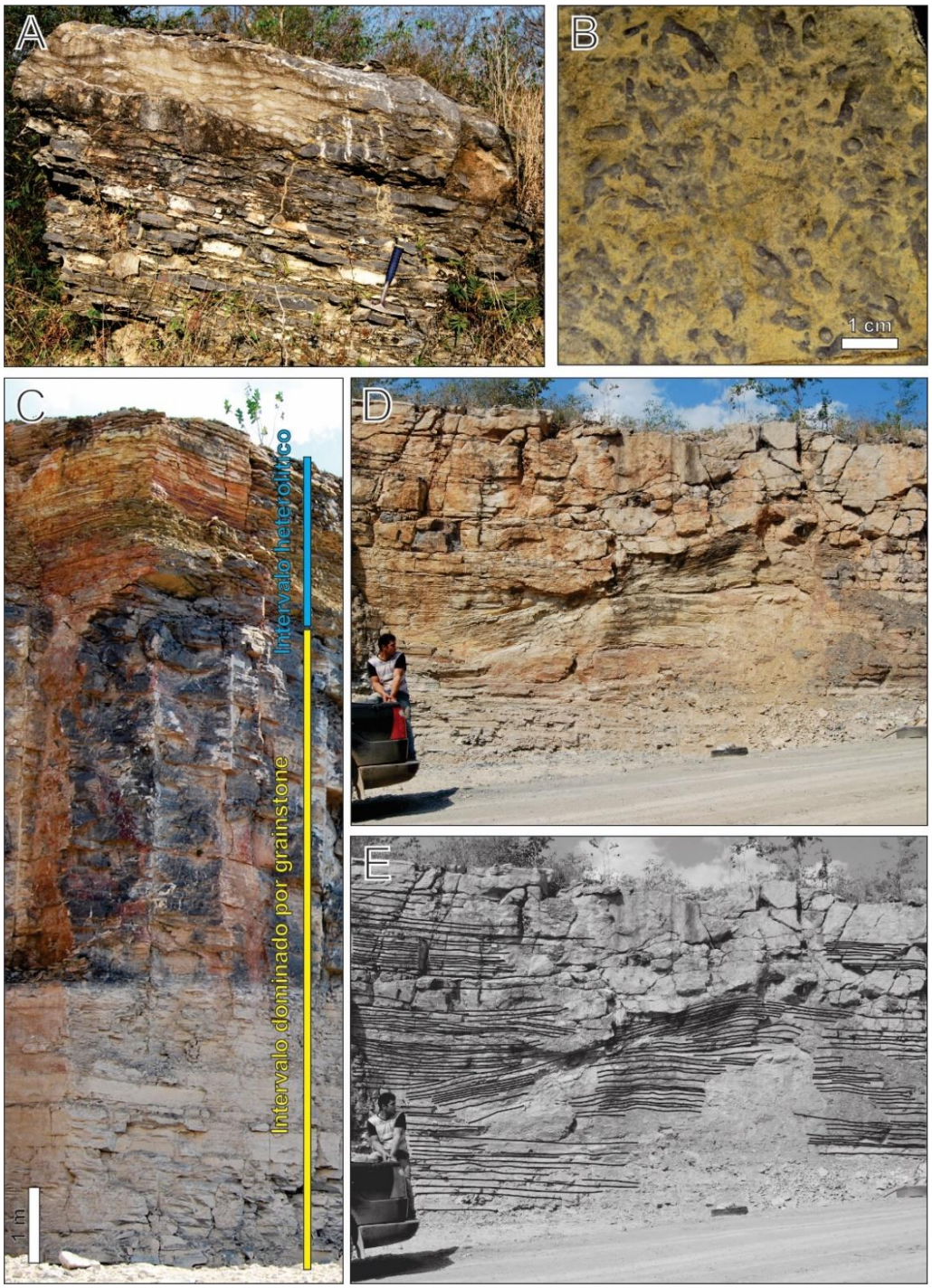


Figura 32 – Afloramentos da porção intermediária da Formação Tagatiya Guazú. A – Acamamento heterolítico, com intercalação de **Ml**, **T** e **M** (localidade L6). B – Pavimento rico em carapaças desarticuladas e fragmentadas de cloudinídeos (cf. *Cloudina* sp.); C – Padrão de empilhamento observado na pedreira na localidade L7, caracterizado por camadas heterolíticas sobrepostas a camadas homogêneas de *grainstone* de submaré; D e E – Exposição do topo da sucessão exposta na L7. Notar suave curvatura do acamamento (ressaltada na ilustração em E) com convexidade para cima de possível bioherma de dimensões métricas.

Como parte do intervalo mais basal da unidade, inclui-se o ponto L9 (ponto 51 de Warren, 2011), no qual ocorrem cerca de 7 m de seção caracterizada na base por pacote

métrico de **Go** de granulação fina, sucedido por camadas métricas de sedimentos finos heterogêneos, com intercalação de **H e Ml**, sucedidos por camadas de maior espessura de **Gc** de granulação média a grossa, intercaladas com camada centimétrica de microbialitos (**Ml**) (Warren, 2011). Apesar de reduzida espessura, nota-se sugestivo padrão de aumento na espessura dos pacotes de *grainstone* em relação ao de finos para o topo desta exposição, da qual são provenientes amostras ricas em *Cloudina* sp., associados a fácies de **Ml** (Figs. 15 e 52A-C, F e G). Sua posição na sucessão da Fm. Tagatiya Gauzu é inferida com base na possível presença de afloramentos da Formação Vallemí abaixo da sucessão carbonática da Formação Tagatiya Guazu, reportados por Weins (1986) nesta localidade.

6.2.3. Seções da porção intermediária e de topo do intervalo analisado

A sucessão interpretada como intermediária a de topo do intervalo estudado ocorre bem exposto em cavas localizadas às margens da estrada principal, na região mais central da área de estudo. Estas são representadas pelas localidades L3, L4, L5 e L2, as quais incluem exposições de modo geral a oeste das cristas suaves no relevo utilizadas para correlação (Fig. 28B).

Este intervalo foi analisado em maior detalhe na localidade L3, onde 26 metros de seção colunar contínua puderam ser caracterizados em frente de lavra desativada, escavado às margens da estrada principal pavimentada (Figs. 1C, 28A e B, 33 e 34). Dada sua espessura e posicionamento em relação a EC, é provável contudo que, boa parte dos depósitos exposto em L3 sejam lateralmente equivalentes àqueles expostos na L1. Nesta seção colunar, (seção SB, Fig. 34) a atitude do acamamento indica mergulho suave para oeste (275°/8°) e, semelhante ao observado na localidade L1 (distante 11,4 km a NW), os depósitos são caracterizados pela intercalação de camadas de *grainstone*, com espessuras entre 0,1 e 4,86 m e camadas heterolíticas dominadas por **M**, **Mb**, **Ml** e **T**, com espessuras entre 0,2 e 1,6 m. Nota-se predomínio de depósitos na fração areia fina a média, em comparação com aqueles de granulação fina (**M**, **Mb**, **Ml**, **T**). Este predomínio de fácies de *grainstone* é particularmente observado na porção inferior desta seção, na qual camadas homogêneas de *grainstone* alcançam as maiores espessuras (até 4,86 m). Na parte intermediária e novamente no topo da sucessão, as fácies de inter a supramaré são também mais recorrentes (Fig. 33A).

Exceto pela espessura média notavelmente maior, os depósitos de *grainstone* na seção SB assemelham-se àqueles observados na Seção SA, sendo marcados pela

intercalação de fácies **Go**, **Gc**, **Gb** e mais raramente **Gf** (Fig. 33C), as quais formam camadas lateralmente contínuas, apresentando contatos abruptos com as fácies de granulação fina adjacentes (Fig. 33B). Estas são caracterizadas predominantemente por **Ml**, **Mi** e **Mb** (Fig. 33B, D e E). Depósitos de **T** ocorrem com menos frequência nesta exposição, e quando observados ocorrem como camadas centimétricas a decimétricas intercaladas com camadas de igual espessura de **Mb** (Fig. 33D). Brechas intraclásticas (**B**), compostas por clastos ripiformes a subarredondados, centimétricos a decimétricos são comuns, formando camadas tabulares de espessura decimétrica localmente associadas ao topo de camadas de *grainstone*, ou menos frequentemente a níveis de **Ml**.

Em relação a espessura dos pacotes de *grainstone*, representativos de fácies de inframaré, nota-se um padrão geral de adelgaçamento destes da base para a porção intermediária da Seção SB. Neste intervalo do meio, predominam fácies microbiais e de granulação fina, com camadas decimétricas de **B**. Acima, camadas de *grainstone* aumentam novamente de espessura, e para o topo, ocorrem intercalados com camadas heterolíticas compostas por depósitos centimétricos a decimétricos de **Ml** e **T**, os quais intercalam-se com níveis pelíticos margosos (**Mb**), de coloração avermelhada, ricos em grãos de quartzo e filossilicatos na fração areia fina (Fig. 33D).

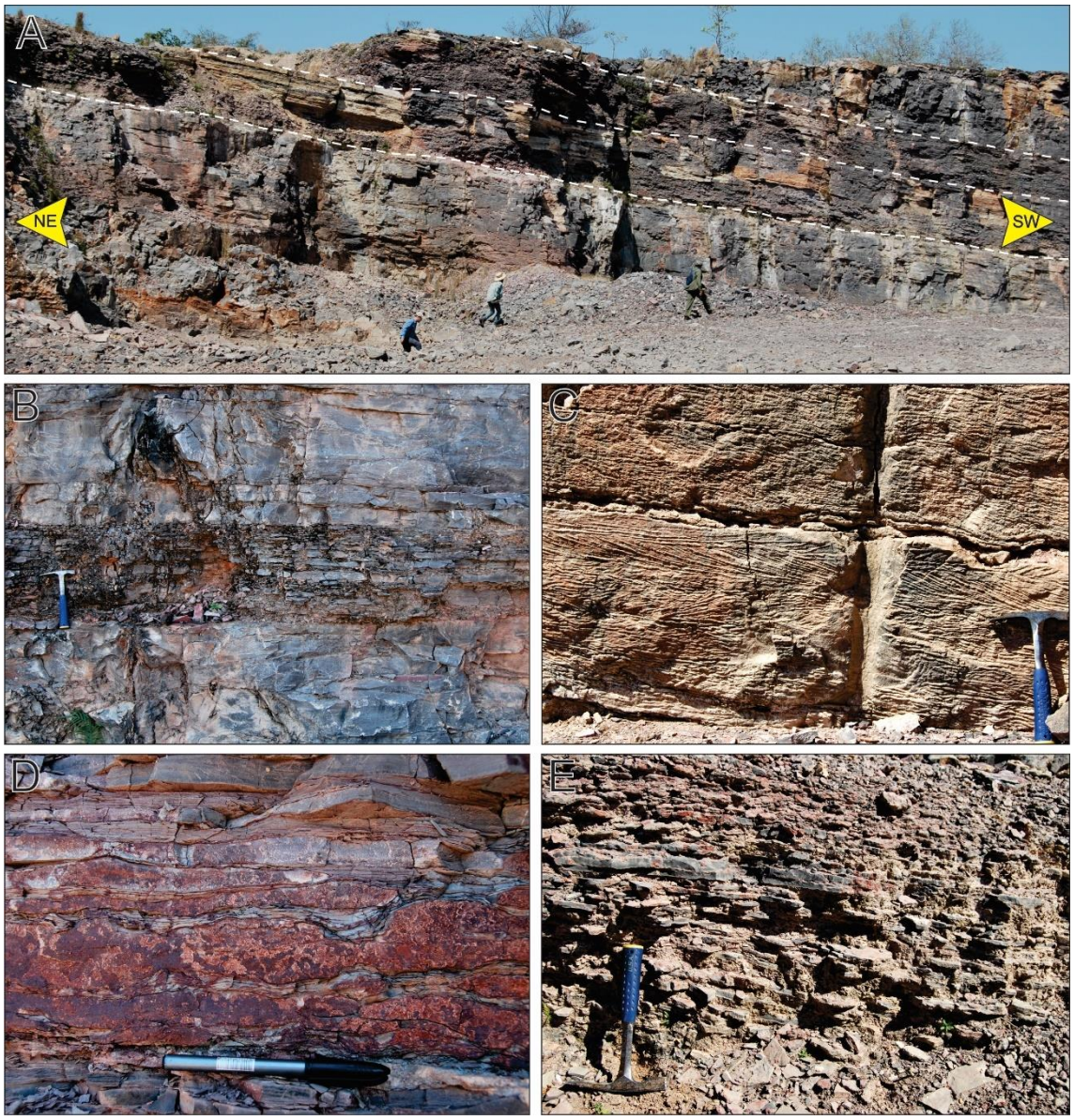


Figura 33 – Depósitos de sub- a intermaré do intervalo intermediário a superior da unidade. A – Intervalo do topo da seção SB (localidade L3) marcada por depósitos heterogêneos lateralmente persistentes de depósitos de sub a supramaré; B – Camadas métricas tabulares e com topo ondulado de *grainstone* maciço intercaladas por intervalo de acamamento heterolítico, com intercalações decimétricas de **M** e **T**; C – Pacote de *grainstone* com estratificação cruzada formando possíveis feixes de maré (**Gf**); D e E – Depósitos do topo da seção com intercalações centimétricas a decimétricas de **T** e **Mb** (D) e intercalações centimétricas de, **Ml, Mb** e *grainstone* peloidal de granulação fina a média, com reduzido a moderado índice de bioturbação.

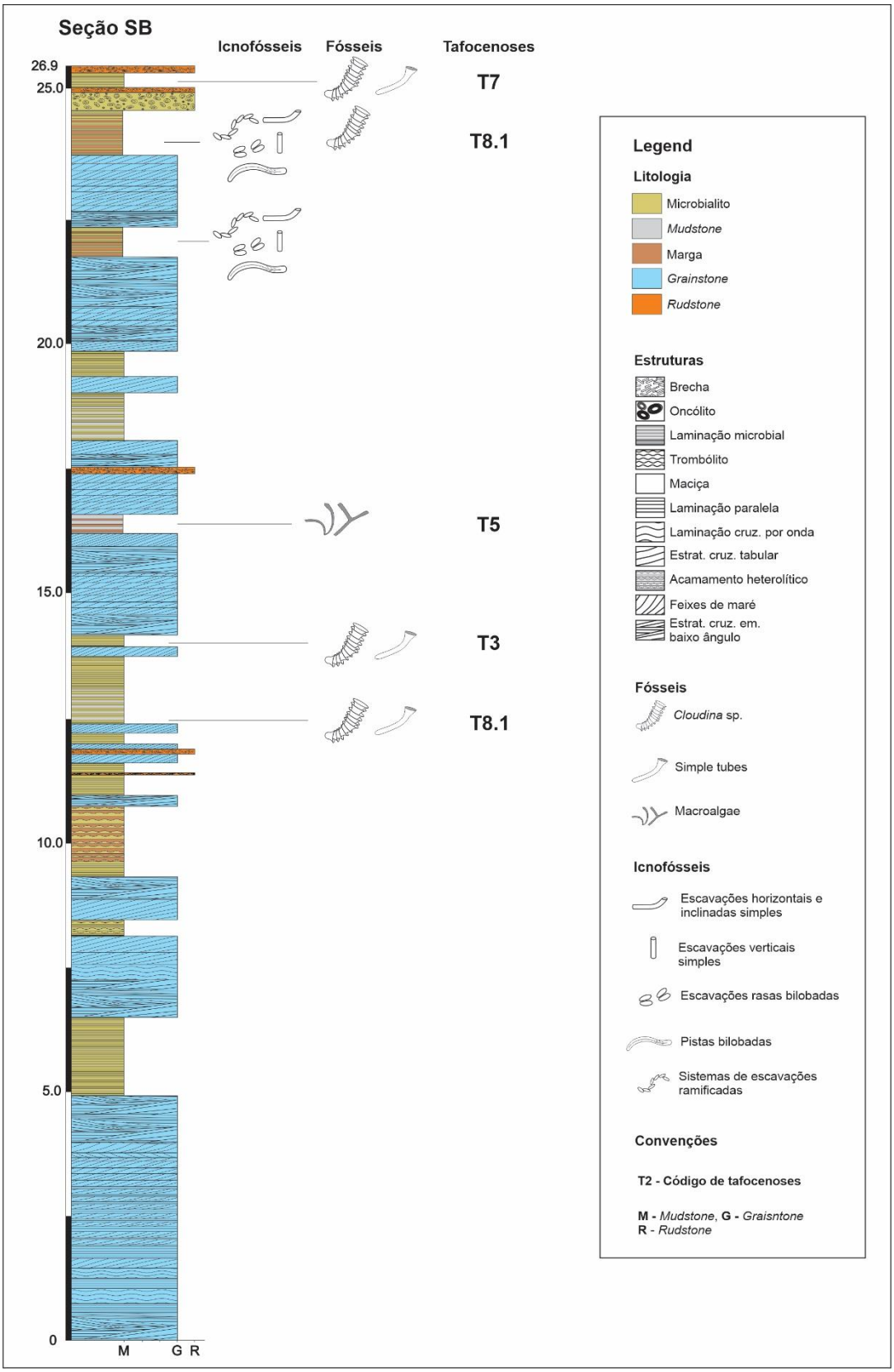


Figura 34 - Seção colunar SB (Localidade L3). Ilustração dos depósitos descritos, seu padrão de empilhamento e a distribuição de fósseis na porção intermediária a superior da Formação Tagatiya Guazú. Siglas para as tafocenoses observadas são apresentadas na Tabela 5, no Capítulo 7.

Esta intercalação heterolítica no topo da Seção SB (Fig. 33D), é ainda caracterizada por abundantes icnofósseis, os quais ocorrem como feições em semirelevo ou relevo cheio na base e no topo das camadas. Frequentemente observados na interface litológica entre os calcários e depósitos terrígenos, as estruturas formam uma icnotrama esparsa ou relativamente densa, com índices de bioturbação nos planos de acamamento (*Bedding Plan Bioturbation Index, sensu* Miller & Smail, 1997) de até 9,71% (Fig. 35A-C).

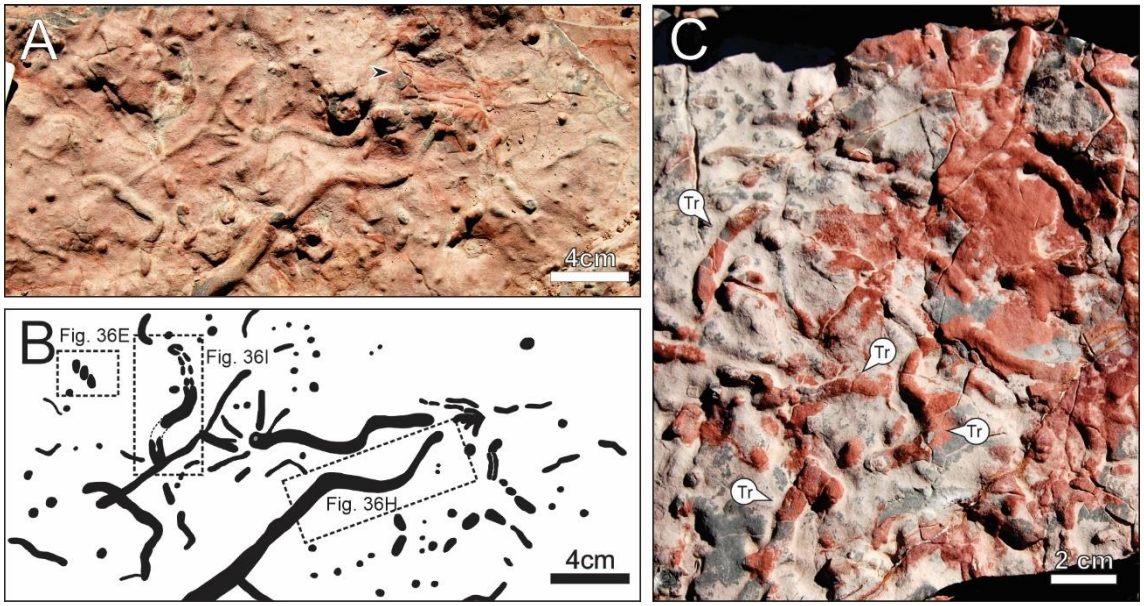


Figura 35 – Níveis altamente bioturbados do topo da seção SB. A – Supefície rica em estruturas horizontais e verticais associadas a base de camada trombolítica e intrface com nível de **Mb**; B – desenho interpretativo ressaltando a morfologia das estruturas mais evidentes na superfície bioturbada. Polígonos tracejados indicam espécimes ilustrados na figura 36; C – abundantes treptinídeos associados ao topo de intercalação centimétrica de **Ml**, **Mb**

Entre as estruturas observadas, encontram-se escavações verticais rasas do tipo *plug-shape* (*Bergaueria* isp.) (Fig. 36A), escavações verticais a inclinadas de preenchimento passivo (cf. *Skolithos* isp. e *Palaeophycus* isp.) (Fig. 36B e C) e horizontais de preenchimento ativo (*Planolites* isp. e possivelmente *Torrowangea* isp.) (Fig. 34H), além de pistas simples e bilobadas e escavações rasas bilobadas (rusophyciformes) (Fig. 36F, I e J). Por fim, tem-se abundantes sistemas de escavações horizontais complexas, com mudanças abruptas de orientação sugerindo comportamento de sondagem e que podem ser atribuídas a treptinídeos e estruturas helicoidais (tipo - *Streptichnus*) (Fig. 36D e E) (a descrição completa da assembleia de icnofósseis é apresentada no Anexo 1).

Fragmentos dispersos de cloudinídeos ocorrem associados a esta ocorrência e, intervalos não bioturbados acima deste pacote ocorrem com abundantes restos esqueletais. Estes ocorrem em pavimentos no topo de camadas ou dispersos como parte do arcabouço de depósitos de *mudstone* peloidal. Nestes níveis foram observados *Cloudina* sp., cf. *C. carinata* (Fig. 14A-D), elementos tubulares não identificados (Fig. 27A) além de abundantes bioclastos de afinidade incerta (Fig. 27 G-J).

Entretanto, em comparação com os depósitos observados na Seção SA, os depósitos expostos na SB são notavelmente pobres em restos fósseis reconhecíveis em campo. Um pavimento particularmente rico em carapaças tubulares com diâmetros variados ocorre na porção intermediária da Seção SB, associada a um intervalo em que ocorre predominância de fácies **Ml** e diretamente acima de camada decimétrica *grainstone* com estratificação cruzada tabular de **Gc** (Fig. 34). Neste pavimento, foram observados abundantes cloudinídeos e tubos simples não identificados. Acima deste depósito, raros elementos incarbonizados de prováveis macroalgas foram reconhecidos em níveis pelíticos de coloração escura e acentuado odor de enxofre, intercalados com *grainstone* muito fino.

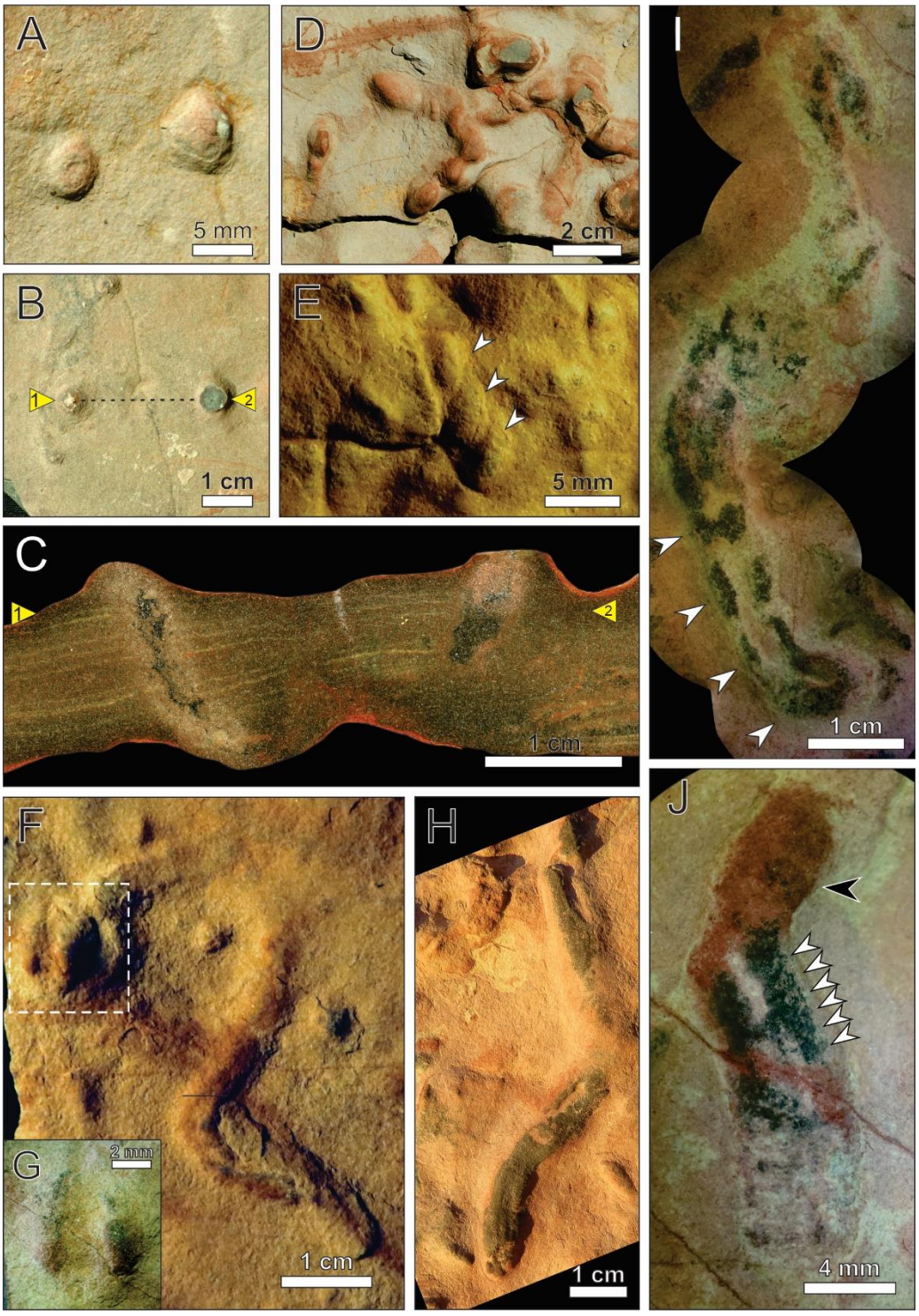


Figura 36 – Assembleia de icnofósseis do topo do intervalo analisado. A – *Bergaueria* isp. comumente distribuída em duplas; B-C – Escavações verticais tipo-*Skolithos* isp. suavemente inclinadas (vistas em corte em C); D – Estrutura helicoidal tipo-*Streptichnus* isp. E - Seguimento curto de *Treptichnus* isp. (escavações curtas de sondagem indicadas por setas brancas); F – Pista bilobada não identificada em hiporelevo positivo; G – Detalhe de porção terminal da pista em F, com escavação rusophyciforme; H – cf. *Torrowangea* isp.; I – Escavações bilobadas alinhadas (setas brancas) similares a *Rusophycus* isp.; J – Escavação bilobada alongada, com corrugações transversais (setas brancas) terminando em possível segmento de treptinídeo (seta preta).

A localidade L4, diante 5,5 km da localidade L3 e da Seção SB (Fig. 28B), caracteriza-se por um pequeno corte às margens da estrada principal, com aproximadamente 100 m de extensão lateral e exposição de aproximadamente 4 m de depósitos (Fig. 37A). Estes caracterizam-se por camadas tabulares, com nível de **T** com topo brechado na base (Fig. 37B, C e D), gradando para níveis de **Gc** intercalado com níveis de brecha com clastos ripiformes ou levemente arredondados. Raros cloudinídeos foram observados associados a lentes cetimétricas de *wackestone* bioclástico intercaladas às camadas de **T** da base (Fig. 37E e F).

Dada sua localização, supõem-se que esta exposição seja parcialmente equivalente à seção adquirida no ponto 55 de Warren (2011), (Seção SC, reilustrada na Figura 56). Em Warren (2011), esta seção foi caracterizada como correspondendo a 30 metros de sucessão dominada por depósitos de *grainstone* finos com estratificação cruzada acanalada (**Go**), os quais gradam para pacotes heterolíticos (**Ml**, **Mb**) e trombolíticos (**T**). Na base desta sucessão, foram coletados espécimes de *Cloudina*, *Corumbella werneri* e *Namacalathus hermanastes* (Warren et al., 2012, 2013 e 2017). A parte intermediária da seção é caracterizada novamente por camadas de *grainstone* com estratificação cruzada acanalada e com possíveis feixes de maré os quais são sucedidos por trombólitos ricos em bioclastos (incluindo espécimes de *Cloudina* e possivelmente *Namacalathus*) (Warren et al. 2012, 2017). O topo desta seção é marcado pela intercalação de **T** e *grainstone* fino, com uma camada métrica de oncólito (**O**).

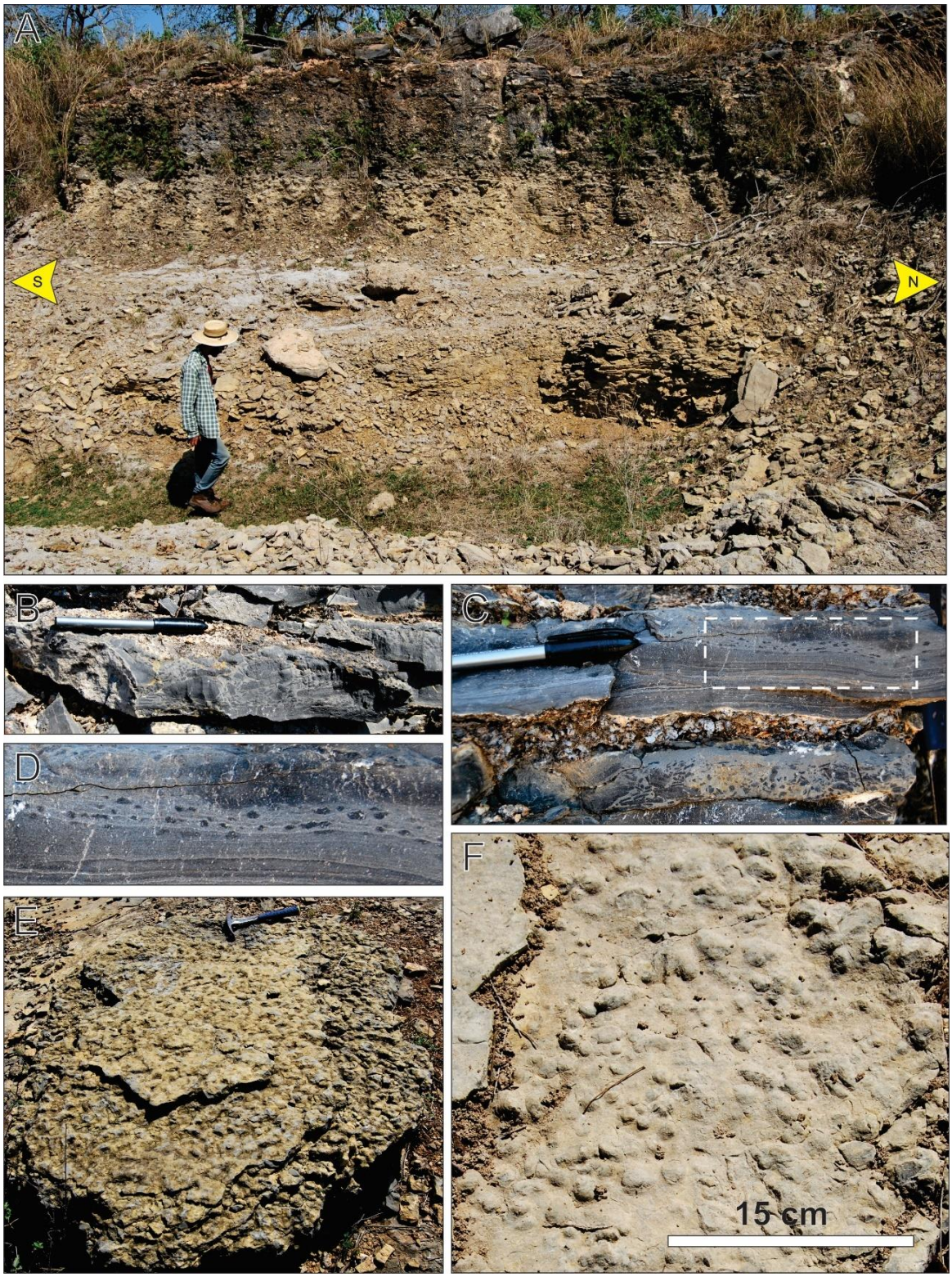


Figura 37 – Fácies de inter- a supramaré expostos na Localidade L4. A – Visão geral do afloramento; B – Intraclastos subarredondados no topo de camada de **T**; C - Textura grumosa associada a depósitos de **T**; D – Detalhe da camada indicado pelo polígono tracejado em C; E e F – Acamamento com textura marcada por pequenos domos e pústulas característicos da fácies **T.**

Com posição estratigráfica possivelmente análoga a das localidades L3 e L4 e distante desta última em aproximados 6,4 km ao sul, a localidade L5 caracteriza-se por uma frente de lavra desativada com aproximadamente 25 metros de depósitos expostos. Estes são marcados em sua base por intervalos submétricos heterolíticos, com alternância de **M**, **Mb**, **Ml** e **T** (Fig. 38A)**,** e lentes centimétricas de wackestone bioclástico (Fig. 38E), intercalados com camadas métricas de *grainstone* (**Gc**, **Gb**, **Go**) (Fig. 38D). Camadas métricas de **Ml** ocorrem por vezes intercaladas com **B** neste intervalo (Fig. 38B). Na parte intermediária da seção, camada de espessura métrica e topo ondulado caracteriza-se por marcada laminação microbial (Fig. 38C). Tal morfologia em corte, sugere a presença de estromatólitos dômicos com amplitude submétrica, os quais gradam em direção ao topo para **Ml** típico, com geometria estratiforme. Os últimos 9 m da sucessão são francamente dominados por fácies de *grainstone*, incluindo **Gb**, **Gf** e **Go**, estes últimos com feições sugestivas de estruturas tipo *swaley*, formada pela ação de ondas de tempestade.

Ainda, na parte basal desta exposição, associadas ao topo de camadas de **M,** na interface com níveis pelíticos, ocorrem raras estruturas horizontais cilíndricas, retilíneas a levemente sinuosas com até 10 cm de comprimento e 1cm de largura, os assemelham-se a escavações do tipo *Planolites* (Fig. 38F e G). Dada a raridade de espécimes e a inconsistência morfológica de alguns deles, contudo não é possível confirmar sua natureza icnológica.

Por fim, como parte da associação de fácies de inter a supramaré, a localidade L2 caracteriza-se por uma pequena cava para extração de brita desativada e parcialmente alagada e atualmente utilizada como bebedouro por animais de pasto, no interior de uma propriedade rural (Fig 39A). Neste local, ocorrem expostos aproximados 1,5 m de seção, que, apesar de parcialmente encobertos, são caracterizados na base pela intercalação de camadas decimétricas de *grainstone* e *mudstone* maciço.

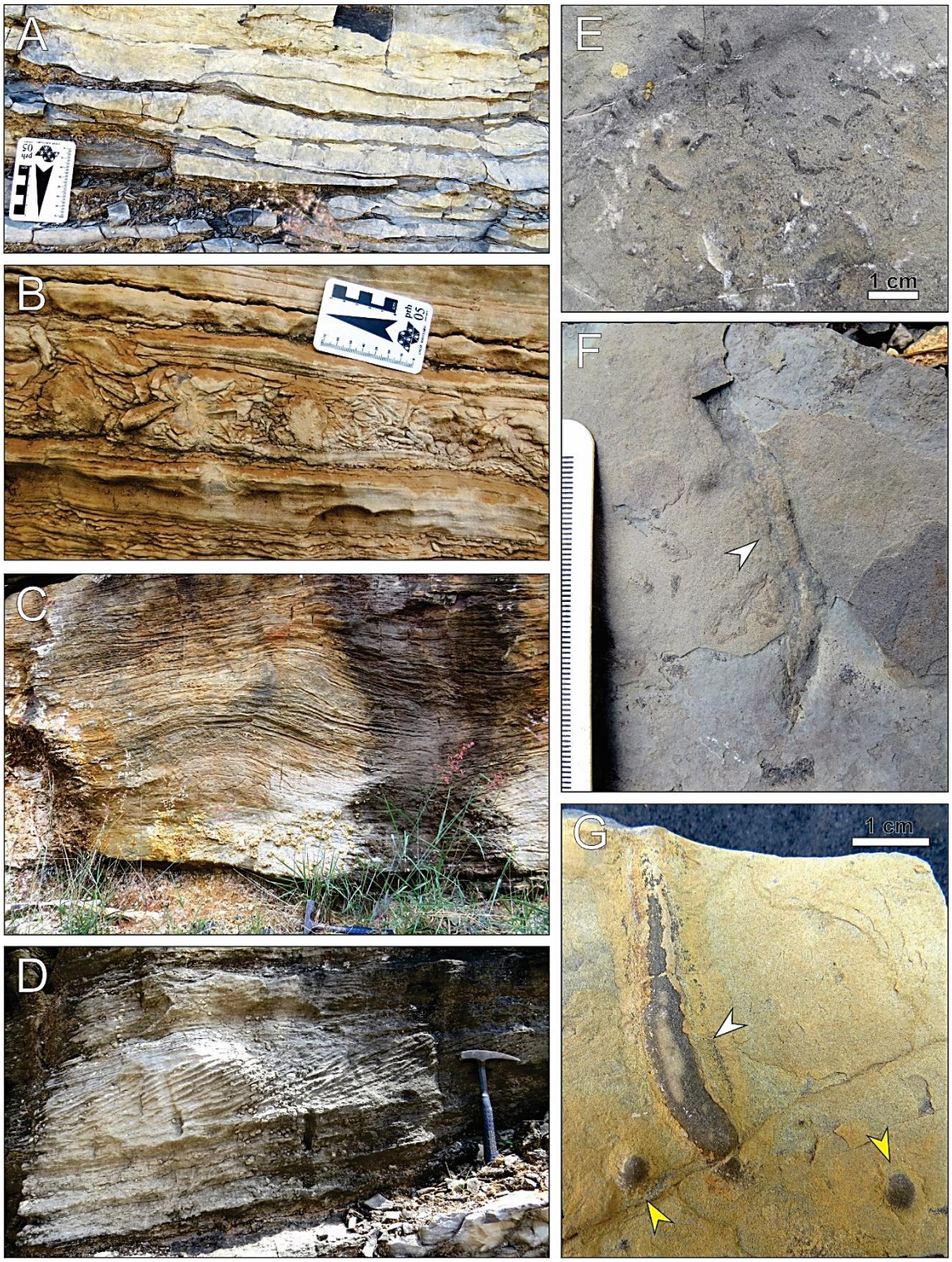


Figura 38 - Fácies de sub- a supramaré expostos na Localidade L5. A – Intercalação de **M** e **Mb** na base da seucessão exposta; B – Camada da fácies **B**, associada a intervalo de **Ml**; C – Estromatólito dômico; D – Estratificação cruzada tabular em *grainstone*; E – *Wackestone* bioclástico rico em restos de cloudinídeos e potencialmente outros elementos esqueletais tubulares; F e G – Possíveis escavações horizontais (setas brancas) e verticais (?) (setas amarelas) preservadas em epirelevo positivo na parte inferior da sucessão.



Figura 39 – Depósitos de inter a supramaré expostos na localidade L2. A – Vista geral de parte do afloramento; B – Bloco remobilizado de **T** com abundantes domos decimétricos de geometria irregular no topo e espaço entre os domos preenchidos por *packstone* intraclástico; C – Clastos tabulares a ripiformes em depósito de **B**; D - Pavimento rico em tubos desarticulados de cf. *Cloudina hartmanae*, preservados como moldes internos.

No topo desta intercalação, ocorre camada de microbialito de aspecto brechado, composto por fragmentos irregulares na fração grânulo. Espécimes de *Cloudina hartmanae* são abundantes nestes depósitos. O topo da exposição é marcado por pacote decimétrico de **T**, com intercalações centimétricas de **B** (Fig. 39B e C), as quais

caracterizam-se por clastos irregulares, ripiformes a subarredondados com dimensões centimétricas. Intercalados aos pacotes de **T**, ocorre ainda uma camada centimétrica de *wackestone* bioclástico (Fig. 39D), com base irregular e aparente gradação inversa, marcado por concentração relativamente densa de moldes de tubos de *Cloudina* pouco fragmentados e com alto grau de desarticulação ou "desaninhamento". Este último termo referente ao aparente desencaixe dos elementos em funil dos tubos, sem quebra rúptil observada na carapaça.

CAPÍTULO 7: CARACTERIZAÇÃO TAFONÔMICA

Como detalhado no capítulo referente à caracterização taxonômica, o registro fóssil da Formação Tagatiya Guazu inclui formas esqueletais, impressões de tecidos moles associados a metáfitas, bem como estruturas de bioturbação. Este capítulo busca sistematizar as diferentes tafocenoses observadas ao longo das seções analisadas de acordo com as associações de fácies nas quais ocorrem. Assim, com base em características tais como textura e arranjo dos fósseis em relação ao arcabouço e a matriz, seu grau de fragmentação e desarticulação, como de compactação e feições diagenéticas, tentativamente foi feito o agrupamento destas ocorrências em distintas tafofácies (*sensu* Brett & Baird, 1986).

Aspectos referentes à preservação de fragmentos achatados de metáfitas fósseis também são aqui caracterizados, bem como aspectos diagenéticos qualitativos que controlaram a preservação de tecidos não mineralizados em diversos táxons. A preservação dos icnofósseis e sua relação com as associações de fósseis esqueletais e concentrações bioclásticas é caracterizada em maior detalhe no Anexo 2, referente à icnologia dos depósitos estudados. Contudo, reporta-se aqui pontuais estruturas de bioturbação associadas aos depósitos ricos em elementos esqueletais.

Ressalta-se que, de modo geral, os fósseis são predominantemente observados nas associações de fácies indicativas de condições de baixas energia e taxa de sedimentação, tais como **M**, **Mi**, **Ml**, **T** e **Mb**, associadas às zonas de submaré proximal a intermaré inferior. Contudo, a distribuição dos fósseis nestes depósitos não ocorre de maneira homogênea, sendo comuns que intervalos dominados pelas mesmas características litofaciológicas difiram significativamente em termos de abundância e diversidade de seu conteúdo fóssil.

De acordo com a presente proposta, categoriza-se as assembleias fósseis do intervalo estratigráfico analisado em 8 distintas tafofácies, as quais são

descritas a seguir de acordo com agrupamentos faciológicos e microfaciológicos genéricos. Na sequência o mesmo agrupamento é apresentado simplificado e sistematizado na Tabela 5, com indicação de parâmetros bioestratinômicos baseados em estimativa visual e quantificação por contagem e caracterização de indivíduos fósseis. Estes parâmetros incluem a densidade dos elementos fósseis, seu grau de desarticulação, de fragmentação e de recristalização/dissolução. Estes são indicados em quatro categorias: 1-muito baixo; 2-baixo; 3-alto, e 4-muito alto (Tabela 5). Como nota, o termo desarticulação foi utilizado para caracterizar o "desaninhamento" sem quebra de elementos em funil, comumente observado em tafocenoses ricas em cloudinídeos.

Tabela 5 – Tabela de tafofácies simplificada. Legenda: Den: Densidade de elementos fósseis; Des. Grau de desarticulação; Frag. Grau de fragmentação; Rec./diss; Grau de recristalização ou dissolução das paredes. ZTA: Zona Tafonomicamente Ativa; - muito baixa; ⮟ - baixa; ▽ - alta; △ - muito alta. ▲

Litofácies associadas	Tafofácies descritivas	Descrição	Emp.	Des.	Frag.	Rec. /Dis.	Táxons	Interpretação
Gb	***T1***	Bioclastos altamente fragmentados em fácies de *grainstone* oolítico, preservados como 1) componentes dispersos no arcabouço ou ainda como 2) elementos nucleadores em ooides.	⮟	▲	▲	⮟	Cloudinídeos indeterminados	Retrabalhamento pela ação de onda de elementos esqueletais provenientes da região lagunar em ambiente costeiro praial. A precipitação de carbonato como envoltório nos grãos bioclásticos durante a formação de ooides é determinante para este estilo preservacional, permitindo transporte e redeposição em canais de maré aumentando consideravelmente o tempo de residência na ZTA.
Gg	***T2***	Camadas decimétricas de *grainstone* a *wackestone* pisolítico com base erosiva e gradação normal. Bioclastos dispersos e altamente fragmentados, ocorrem como 1) elementos nucleadores de ooides e pisoides ou 2) dispersos em pavimentos no topo das camadas	▽	▲	▲	⮟	Cloudinídeos indeterminados, ?*Corumbella werneri*	Deposição episódica por fluxos de desaceleração, com transporte de material proveniente de ambiente costeiro praial e lagunar. Fósseis como inclusão em ooides e pisoides denotam alta mistura espacial e temporal, enquanto elementos dispersos em pavimento no topo das camadas sugerem rápida deposição de material esqueletal orgânico, com baixa mistura temporal.
Mi/M	***T3***	Camadas de *wackestone* a packstone bioclástico intercaladas a camadas de **Mi** e **M.** Concentrações moderadamente densas de fósseis esqueletais e orgânicos com alta diversidade taxonômica em lentes de espessura centimétrica. Possível presença de estruturas de bioturbação.	▲	⮟	⮟	⮟	*Corumbella werneri* , *Cloudina hartmannae* , *Cloudina* sp., cf. *Zuunia chimidtsereni* , *Sinotubulites* sp. , cf. *Namacalathus hermanastes,* outros indeterminados	Associação autóctone a parautóctone de organismos esqueletais, em condições de baixa energia na zona de submaré rasa, alternadas com eventos episódicos de rápida deposição de lama calcária e siliciclástica (condições óxicas?). Baixa mistura temporal e espacial.
Mi/M	***T4***	Elementos pouco fragmentados e desarticulados dispersos em camadas de **M,** ou em pavimentos, comumente na interface com camadas de **Mi**.	⮟ ▽	▽	⮟	⮟	*Cloudina hartmannae* , *Corumbella werneri*	Associação parautóctone de organismos esqueletais, em condições de baixa energia na zona de submaré rasa, alternadas com eventos episódicos de rápida deposição de lama e soterramento de elementos esqueletais em pavimentos.
Mi/Mb	***T5***	Ocorrências associadas a intercalações decimétricas de **Mi** e **Mb**. Fósseis esqueletais ocorrem como raros elementos dispersos e não fragmentados. Depósitos de marga e *mudstone* impuro ocorrem por vezes com abundantes elementos orgânicos achatados.	⮟ ▽	△	▽	▽	Cloudinídeos indeterminados, macroalgas	Eventos episódicos de deposição rápida de lama calcária e siliciclástica em condições de anoxia, associadas a zona de submaré. Baixa mistura temporal e certa mistura espacial das macroalgas.
T	***T6***	Depósitos de *packstone* a *wackestone* bioclástico marcado por alta densidade de funis desarticulados de *Cloudina e* direta associação com trama microbial trombolítica. Ocorrem intercalações de boundstone bioclástico rico em tubos de cloudinídeos bem preservados.	△ ▲	▲ ▽	▽	△ ▲	*Cloudina hartmannae* , *Cloudina* sp., cf. *Sinotunulites* sp.	Acúmulo e retrabalhamento *in loco* de grãos elementos esqueletais autóctones a parautóctones em condições de baixa energia na zona de submaré rasa a intermaré inferior. O predomínio de carapaças desarticuladas e fragmentadas na base e pavimentos com alta densidade de carapaças bem preservadas (incluindo possíveis moldes de tecidos moles) sugere eventos de rápido soterramento durante eventos episódicos. Baixa mistura espacial e temporal.

Tabela 4 - Continuação

Litofácies associadas	Tafofácies descritivas		Descrição	Emp.	Des.	Frag.	Rec. /Dis.	Táxons	Interpretação
T/M/Ml	***T7***		Lentes e camadas centimétricas a decimétricas intercaladas a depósitos de **T**, **M** e **Ml**. Apresentam arcabouço aberto e mal selecionado, composto por intraclastos, fragmentos de microbialitos com morfologia irregular, peloides e bioclastos. Estes ocorrem com moderado a baixo grau de fragmentação, porém com frequente deformação plástica das paredes, apresentando comumente alta diversidade taxonômica. Ocasionalmente, bioclastos ocorrem como inclusões em intraclastos e fragmentos de *mudstone* .	△	△ ▲	▽	▲	*Corumbella werneri* , *Cloudina hartmannae* , *Cloudina* sp., *Cloudina* cf. *carinata* , *Sinotubulites* sp, outros indeterminados	Retrabalhamento *in loco* de fragmentos de esteiras microbiaise grãos autigênicos na zona de sub- a intermaré em contexto de baixa energia. A presença de abundantes carapaças orgânicas bem preservadas sugere pouco transporte e retrabalhamento e rápido soterramento de uma assembleia parautóctone. Baixa mistura temporal ou espacial.
Ml	***T8***	***T8.1***	Camadas e pavimentos associados a laminação microbial estratiforme. Fósseis ocorrem como 1) elementos isolados e pouco fragmentados ou 2) elementos pouco fragmentados e dispersos a concetrados em pavimentos	△ ▼	▼	▽	▼	*Corumbella werneri* , *Cloudina* sp., e outros indeterminados.	Associação de elementos esqueletais autóctones a parautóctones associados a esteiras microbiais na zona de submaré rasa. Preservação associada ao rápido crescimento da comunidade microbial bentônica e litificação precoce do sedimento autigênico. Muito baixa mistura espacial e temporal.
		T8.2	Intercalação de **Ml**, rico em bioclastos fragmentados e achatados, e camadas subcentimétricas de *wackestone* bioclástico com elementos esqueletais pouco fragmentados por vezes associadas a padrão de gradação normal.	△	▽	▽	▼	*Cloudina hartmannae* , *Cloudina* sp., *Sinotunulites* sp. e outros não indeterminados	Concentrações bioclásticas formadas pela influência de fluxos de desaceleração e eventos de *obrution* associados a tempestades distais na zona de submaré rasa a intermaré. A presença de carapaças supostamente orgânicas sugere pouco transporte e retrabalhamento. Baixa mistura espacial e temporal.

7.1. Depósitos de *grainstone* e *grainstone* oolítico a pisolítico

Fósseis esqueletais distribuídos nas associações de fácies de submaré dominadas por *grainstone* oolítico a pisolítico (**Gc**, **Gb**, **Gp** e **Gg**) foram agrupadas nas tafofácies **T1** e **T2** (Tabela 5). Estas ocorrências são pouco expressivas e difíceis de serem identificadas em campo, dada a raridade dos restos esqueletais e seu caráter altamente fragmentado. Foram identificadas, contudo, em seção delgada em amostras coletadas na porção basal e intermediária da seção SA.

Em depósitos da fácies **Gb**, correspondentes a tafofácies T1, os restos fósseis ocorrem altamente dispersos como parte do arcabouço, identificados apenas por seu aspecto delgado e padrão laminar a arqueado sugestivo de seções incompletas de prováveis tubos de afinidade incerta (Fig. 40A). Mais raro, foram observados bioclastos como elementos nucleadores de ooides; cujas seções transversais circulares, com paredes dispostas concentricamente, sugerem tratar-se de fragmentos de cloudinídeos.

Facilmente identificadas em campo, depósitos decimétricos de *grainstone* oolítico a *wackestone* pisolítico com gradação normal da tafofácies T2 (agrupados na fácies **Gg**, Tabela 4) apresentam maior quantidade de restos esqueletais. Dois destes intervalos foram identificados na parte intermediária da seção SA associados ao topo de camadas de *graisntone*, sendo sucedidos por depósitos de **M** e microbialitos.

A presença de matriz micrítica e a gradação normal (Fig. 40B-D) desta fácies sugere deposição por fluxos em desaceleração, possivelmente associados a eventos distais de tempestade. Fósseis são mais abundantes do que aqueles presentes na fácies **Gb**, ocorrendo fragmentos de cloudinídeos e seções incompletas de tubos sempre como núcleos em ooides e pisoides (Fig. 40C e D). Em uma das ocorrências desta tafofácies, foram observados abundantes fragmentos de bioclastos com parede espessa e corrugações transversais atribuídos à *Corumbella werneri* (Fig. 40E-G).

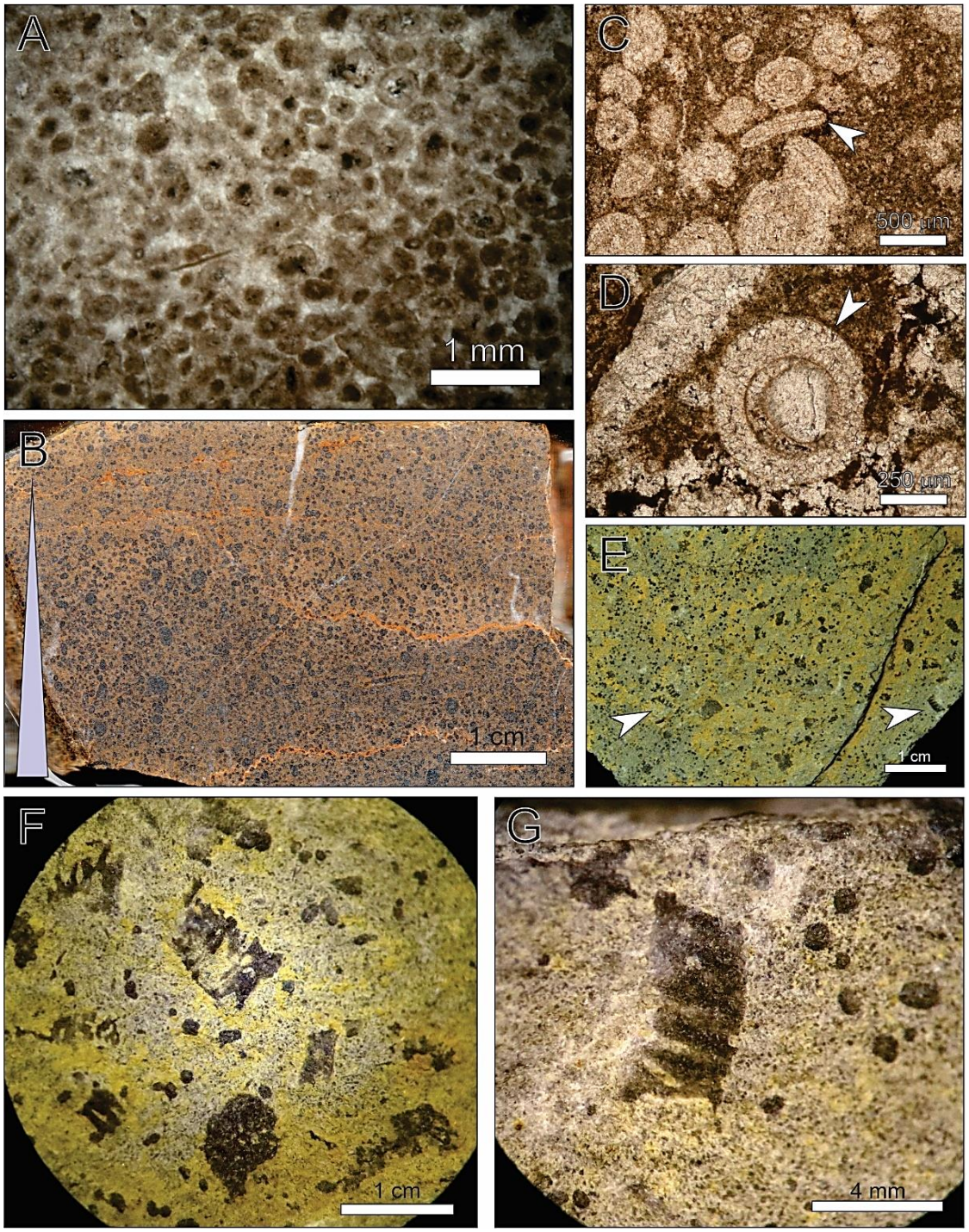


Figura 40 – Tafofácies T1 e T2. A – Bioclastos dispersos no arcabouço oolítico da tafofácies T1. B – Depósito pisolítico intraclástico com gradação normal da tafofácies T2; C – Pavimento no topo da camada ilustrada em B, com fragmentos esqueletais de *C. werneri* (setas brancas); D e E – Ooides e intraclastos com bioclastos como elementos nucleadores (setas brancas). Notar em E seção circular com sugestiva concentricidade semelhante a cortes de *Cloudina*; F e G – Detalhe do pavimento ilustrado em C, com fragmentos achatados compostos por seguimentos anelares típicos de *C. werneri*

7.2. Depósitos de *mudstone* (M) e *mudstone* (Mi) impuro

Comumente observadas na parte basal de intervalos dominados por intercalação de camadas centimétricas a decimétricas de *mudstone* (**M**), *mudstone* impuro (**Mi**) e microbialitos (**Ml**, **T**), por vezes diretamente acima de depósitos de *grainstone*. As associações fossilíferas foram diferenciadas em três distintas tafofácies, denominadas T3, T4 e T5.

A tafofácies T3 caracteriza-se por camadas centimétricas de *wackestone* a *packstone* de estrutura comumente maciça a levemente estratificada e ricas em fósseis esqueletais e restos orgânicos não identificados. Esses ocorrem com densidade moderada a elevada, comumente suspensos em matriz de lama micrítica, composta por grãos autigênicos e prováveis fragmentos de esteiras (Fig 41A-D). Por vezes, a matriz é entrecortada por estruturas de geometria possivelmente tubular (alongadas em corte paralelo ao acamamento e circulares em cortes perpendiculares) e orientadas horizontal a sub-horizontalmente (Fig. 41A-D). No topo de um dos níveis analisados, na interface com camada de marga sobreposta, há a presença de estruturas retilíneas a levemente curvas em semirelevo positivo (Fig. 41E). Estas sugerem a presença local de estruturas de bioturbação, com algumas destas estruturas podendo representar escavações diminutas de preenchimento ativo (*Planolites* isp.) (Fig. 36D). Um dos espécimes observados no topo da camada, marcado por uma estrutura bilobada caracterizada por um par de cristas separadas por uma ranhura mediana discretamente sinuosa, compartilha semelhanças com icnogêneros tais como *Psammichnites* isp. e *Archaeonassa* isp. (Fig. 36E).

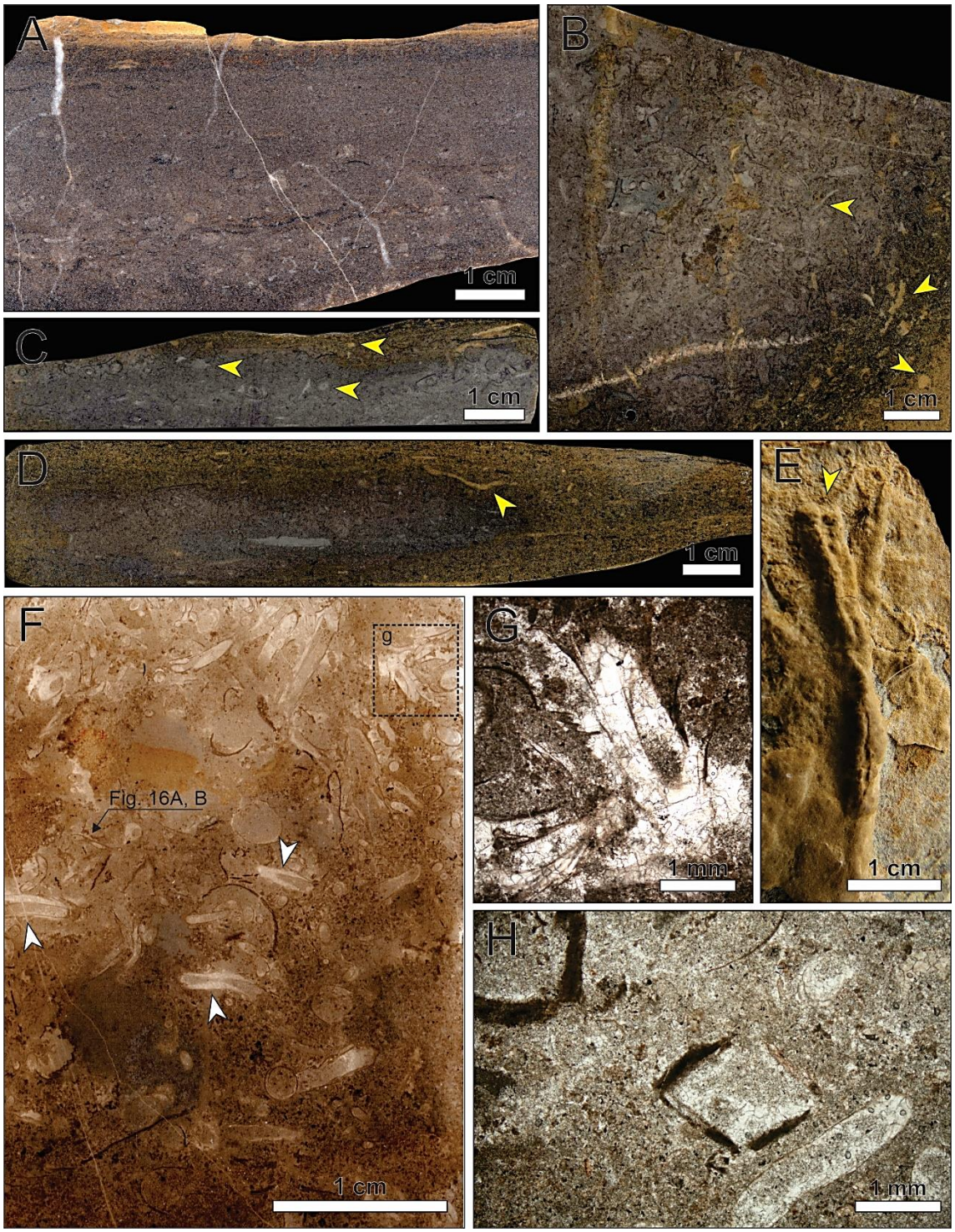


Figura 41 - Tafofácies T3. A - D – Cortes polidos perpendiculares (A, C e D) e paralelos ao acamamento. Setas amarelas indicam possíveis estruturas de bioturbação (*Planolites* isp.); E – Possível escavação do tipo *Archaeonassa* isp. (epirelevo positivo) associado a interface litológica no topo da camada; F – Seção delgada paralela ao acamamento da amostra ilustrada em B. Notar densidade da trama bioclástica e abundância de tubos de *C. hartmannae* preenchidos por calcita espática; G – *C. hartmannae* com colarinhos bem preservados e preenchida por cimento espático; H – Carapaça não identificada com simetria tetrâmera e paredes de aspecto micritizado e coloração escura.

Tubos de *Cloudina hartmannae* (Fig. 41F e G) dominam a assembleia, ocorrendo ainda elementos como *Cloudina* sp., cf. *Zuunia chimidtsereni*, outros cloudinídeos não identificados, cf. *Sinotubulites* sp., bem como elementos fragmentados de *Corumbella werneri* e cf. *Namacalathus hermanastes*. Inúmeros outros elementos de afinidade incerta também foram observados, incluindo formas com geometria quadrática (Fig. 41H). A presença de descontinuidades nas paredes destes fósseis posicionadas nas arestas e não nas fácies poligonais impedem, contudo, comparações com linhas medianas descritas para *C. werneri*, limitando comparações com este táxon.

Formas tubulares ocorrem majoritariamente horizontalizadas em relação ao acamamento e de modo geral com graus de desarticulação, fragmentação e compactação baixo a muito baixo (Fig. 41F). Tubos de *Cloudina* ocorrem com o lúmen ou ainda os espaços entre os funis frequentemente preenchidos por calcita espática e espécimes de *C. hartmannae* apresentam colarinhos com abas extensas e muito bem preservadas (Fig. 41G). Por vezes foi notado a presença de cimento com textura acicular preenchendo parcialmente o interior das carapaças (Fig 42ª). Em outros casos, o espaço do lúmen e entre funis de cloudinídeos ocorre com abundantes frambóides de pirita (Fig 42B e C).

Em termos de textura e morfologia dos elementos que compõem a matriz micrítica, chama a atenção o aspecto coagulado deste material, o qual é também rico em elementos muito possivelmente orgânicos assemelhando-se a filamentos ou aglomerados esféricos (microorganismos calcificados?) (Fig. 42E e F). Também estão presentes estruturas alongadas e delgadas de aspecto orgânico e estruturas circulares compostas por elementos aciculares de coloração castanha, radialmente dispostos (Fig. 42G e H). Por último, ocorrem grãos de morfologia potencialmente esférica, e estruturação interna concêntrica, finamente laminada, com superfície suavemente denteada, que em corte conferem aspecto de uma flor a estrutura (Fig. 42I e J). Assemelham-se a ooides cerebroides ou ooides com kegelstruktur, de origem autigênica e possivelmente microbial (Batchelor et al., 2018; Xiao et al., 2021). Elementos similares, também laminados foram observados aparentemente encrustados no interior ou superfície de grãos esqueletais, assemelhando-se morfologicamente a colunas estromatolíticas em escala micrométrica vistas em corte (Fig 42K).

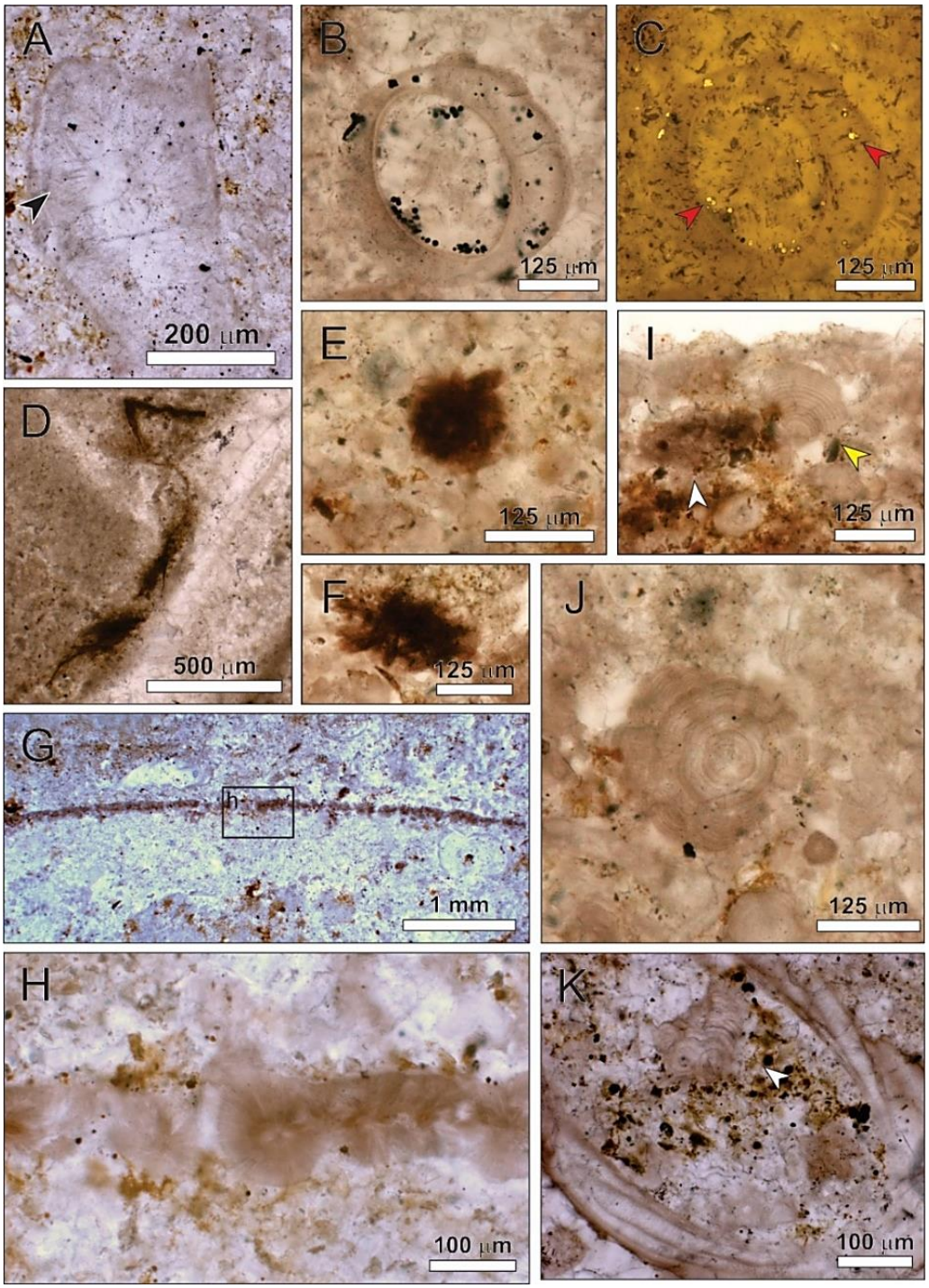


Figura 42 – Elementos autigênicos e de origem orgânica presentes na tafofácies T3. A – Carapaça tubular parcialmente preenchida por pseudomorfos aciculares (seta preta); B e C – *Cloudina* preenchida por calcita espática e com esférulas de pirita acumuladas na porção inferior do lúmen interno e espaços entre-funis; D – Filamento possivelmente orgânico; E e F – Possíveis aglomerados de microfósseis parcialmente micritizados; G-H – Estruturas alongadas compostas por aglomerados circulares com textura fibroradiada e feições circulares, I e J – Grãos de possível origem microbial semelhantes a ooides cerebroides; K – Possível estrutura microbial incrustada no interior de carapaça não identificada.

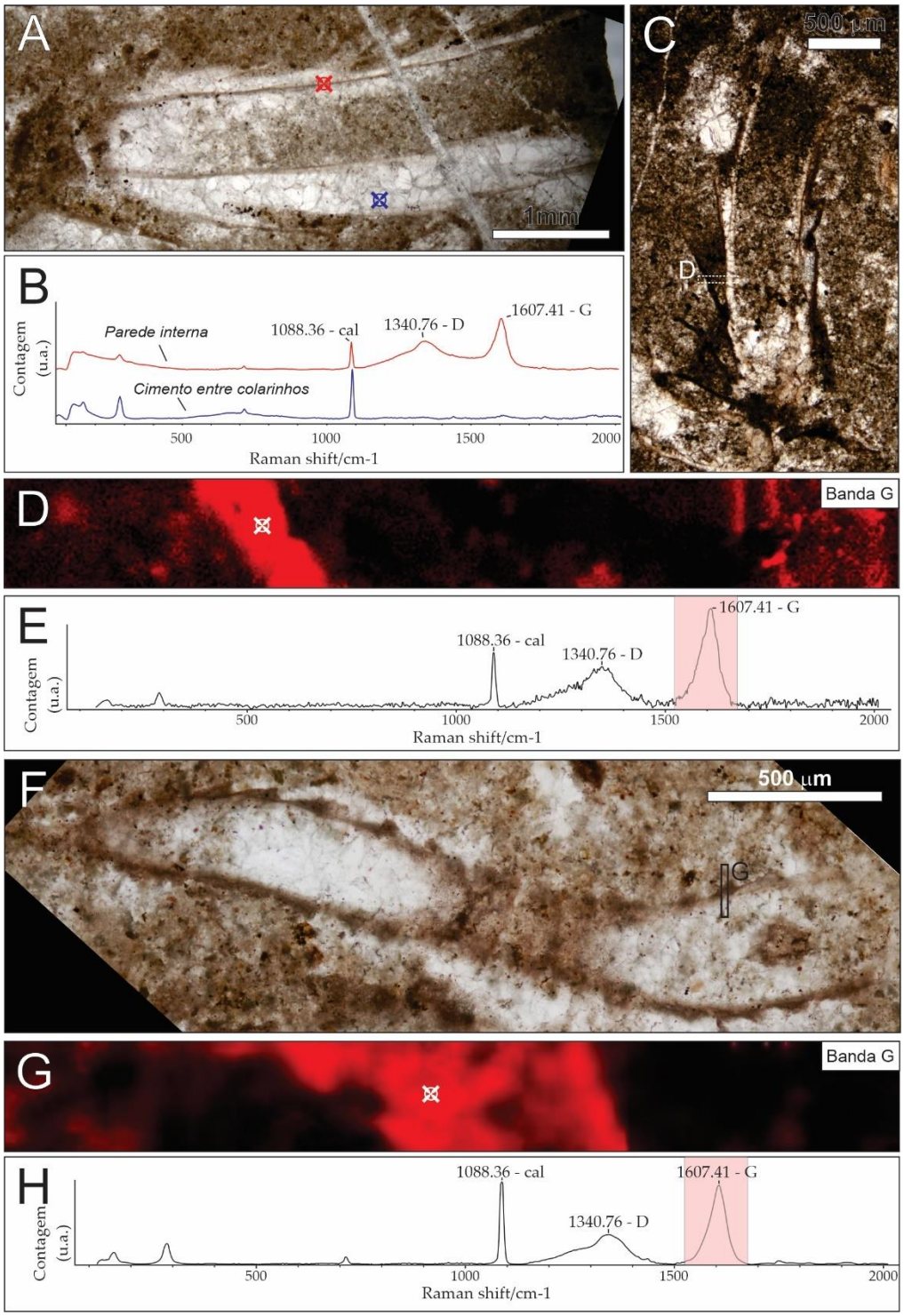


Figura 43 – Análises de espectroscopia Raman em espécimes da T3. A – B – *Cloudina hartmannae* analisada (A) e curvas obtidas (B) a partir de focos do laser na parede do tubo (vermelha) e no cimento formado entre os colarinhos (azul); C – *Cloudina* com paredes do tubo analisada por mapeamento Raman; D – Região mapeada do colarinho do espécime em C (indicada por polígono branco tracejado), ressaltando em vermelho, respostas positivas para a Banda G do querogênio; E – Curva Raman obtida no mesmo colarinho ilustrado em D (cruz branca), indicando sinal positivo para querogênio (bandas D e G) e calcita; F – H – Mesmas análises realizadas em espécime de cf. *Zuunia chimidtsereni*.

Análises de espectroscopia Raman realizadas em espécimes desta fácies indicam proeminente preservação de constituintes orgânicos associados às paredes de *Cloudina hartmannae* (Fig. 43A-E) e de cf. *Zuunia chimidtsereni* (Fig. 43F-H). Seu conteúdo orgânico é espresso pela presença das bandas D e G do querogênio, espressos pelos picos 1340 e 1607 do espectro Raman respectivamente, os quais aparecem bem delimitados quando comparados com análises realizadas no cimento espático presente entre os colarinhos (Fig. 43B). Nesta região, apenas o pico principal da calcita (1088) e possíveis picos secundários deste mineral podem ser identificados (Fig. 43B). Do mesmo modo, as concentrações relativamente altas de querogênio nas paredes de *C. hartmannae* e *Z. chimidtsereni* quando comparadas àquelas do cimento preenchendo o espaço entre colarinhos e o lúmen dos organismos podem ser visualizados em área em mapas que identificam o sinal da banda G (Fig. 43D e H).

Inserida na mesma associação tafofaciológica, determinados intervalos dominados por depósitos de *mudstone* (**M**) apresentam-se pobres em restos fósseis. Estes depósitos, definidos como a tafofácies T4, é marcada por restos esqueletais muito dispersos, comumente isolados, observados em cortes em amostras polidas (ver Fig. 41E), ou ainda em pavimentos observados na interface litológica entre camadas finamente laminadas de *mudstone* e *mudstone* impuro. Nestes pavimentos, observa-se elementos isolados, articulados e com baixo grau de fragmentação de *Cloudina* sp., *Cloudina hartmannae* e *Corumbella werneri.*

Diferentemente da tafofácies T3, na tafofácies T4, o sedimento micrítico tende a ser consistentemente monótono em termos de microestruturas e texturas, caracterizando-se petrograficamente apenas como um carbonato microcristalino de coloração castanha. Espécimes de *Cloudina* são observados dispersos e isolados e apresentam poucos sinais de fragmentação ou compactação, ocorrendo por vezes preenchidos por cimento espático. Dispersos em pavimentos no topo de camadas de **M**, tubos de *Corumbella werneri* ocorrem parcialmente desarticulados ou incompletos, estando ausentes setores da carapaça associadas a porções apicais (ver espécimes na Fig. 20E e F). Estes tubos também ocorrem comumente preenchidos por *mudstone*, assinatura esta que denota algum grau de transporte dos mesmos.

Por fim, intercalados às camadas de wackestone, packstone e mudstone bioclásticos (tafofácies T3 e T4), em depósitos de mudstone impuro e marga (Mi e Mb) restos esqueletais são extremamente raros, e ocasionalmente representados por tubos

simples com diâmetro micrométrico (Fig. 44E). Por outro lado, além dos potenciais icnofósseis observados na interface entre fácies siliciclásticas e carbonáticas no topo de camadas dominadas pela tafofácies T3, depósitos de marga foram comumente observados contendo restos achatados de metáfitas e estruturas orgânicas não identificadas (Figs. 25, 26 e 44A-C) Nestes depósitos, definidos como tafofácies T5, as camadas ocorrem finamente laminadas, estando ausentes quaisquer estruturas sugestivas de bioturbação. Macroalgas vendoteniáceas achatadas ocorrem dispersas na matriz rica em terrígenos, concentradas em pavimentos, podendo, contudo, ser também observados espécimes dispersos em depósitos de calcário intercalados à marga. De modo geral são marcados por elementos desagregados de *thalli* e lâminas, encurvadas e retorcidos (Fig. 44B-D). O predomínio de elementos isolados de metáfitas, e a ausência de feições atribuíveis a estruturas de fixação no susbtrato (*holdfasts*) sugere algum grau de transporte e rápida sedimentação por correntes de fundo. Nestes depósitos, restos esqueletais são praticamente ausentes, ocorrendo apenas esporadicamente e caracterizados por tubos de diâmetro micrométrico de afinidade taxonômica incerta (Fig. 44E).

Nesta associação de fácies, nas quais foram observadas as tafofácies T3, T4 e T5 estão ausentes feições que sugiram exposição subaérea, como gretas de contração, *tepees* e níveis carbonáticos brechados. O predomínio de fácies de deposição autigênica, possivelmente mediada por processos microbiais e por processos de decantação de material em suspensão, sugere ambiente de sedimentação de baixa energia e com pouca influência de ondas ou correntes.

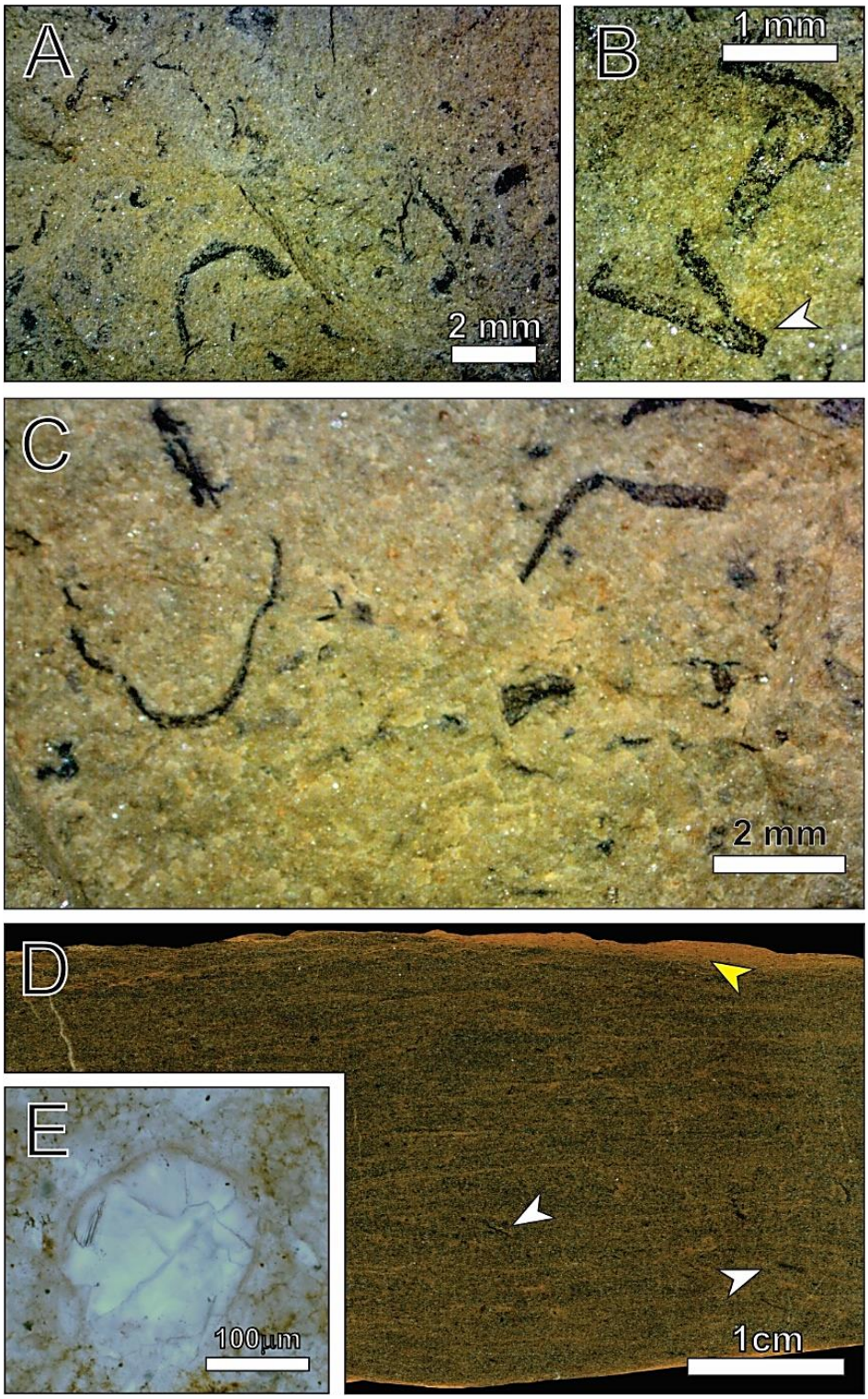


Figura 44 – Tafofácies T5. A - C – Fragmentos desagregados de *thalli* e possíveis lâminas (*blades*) atribuíveis a vendoteniáceas; D – Seção polida de amostra de *mudstone* impuro verticalmente adjacente a depósitos de marga ricos em restos orgânicos achatados. Notar laminação marcada por alternância de coloração. Estruturas alongadas de coloração escura (setas brancas) marcam possíveis fragmentos orgânicos. No topo da amostra (seta amarela), é possível visualizar parte da camada predominantemente terrígena sobreposta; E – Corte transversal de tubo esqueletal presente em **Mi**.

Para as associações da tafofácies T3, as assinaturas tafonômicas observadas nos fósseis esqueletais e abundância de estruturas orgânicas e grãos autigênicos com texturas extremamente delicadas reforçam esse modelo. Assim, sustenta-se que estes depósitos tenham se formado em condições de baixa energia na zona de submaré (em domínio lagunar). A alternância de depósitos de Mb, e Mi, porém com abundantes fragmentos orgânicos desagregados, sugere a entrada periódica na bacia de componentes siliciclásticos e que a deposição deste material tenha sido influenciada por fluxos e marcados por rápido soterramento dos restos orgânicos delicados.

Análises *in situ* de fósseis observados como impressões ou filmes de coloração escura confirmam a preservação de matéria orgânica associada a este material (Fig. 45A e B). De modo semelhante aos depósitos de *packstone* e *wackestone* bioclástico da tafofácies T3, o espectro Raman de espécimes de vendoteniáceas responde com relativa intensidade as bandas D e G do querogêneo, quando comparada à resposta dada pela matriz sedimentar (Fig. 45A e B). A presença de querogêneo na matriz, expressa pelas mesmas bandas pode ser explicado por alguma interferência do sinal provinda de espécimes em subsuperfície, ou ainda de matéria orgânica disseminada nestes depósitos (Fig. 45B).

Ainda em termos da preservação dos fósseis de organismos de corpo mole, mapas composicionais obtidos em MEV para um espécime (Fig. 45C) indicam algum enriquecimento relativo dos elementos Fe, Ca e Al nos fósseis, em relação à matriz sedimentar (Fig. 45D, E e G). Os mesmos dados indicam por sua vez que esta é relativamente mais enriquecida em K e Si (Fig. 45F e H), elementos que podem estar associados à sua mineralogia silicosa, com quartzo e argilominerais, já sugerida pela petrografia óptica.

Enquanto o elemento Ca ocorre de modo difuso, não aparentando controle significativo da morfologia original em sua distribuição (Fig. 45E), a distribuição pontual do elemento Fe (Fig. 45D), parece estar particularmente presente, acompanhando o padrão de corrugações longitudinais no espécime (ilustrado completo na Fig. 25E). Apesar de observações petrográficas não terem indicado a presença significativa de pirita em amostras destes depósitos, a presença de Fe pode ser indicativa desta fase mineral.

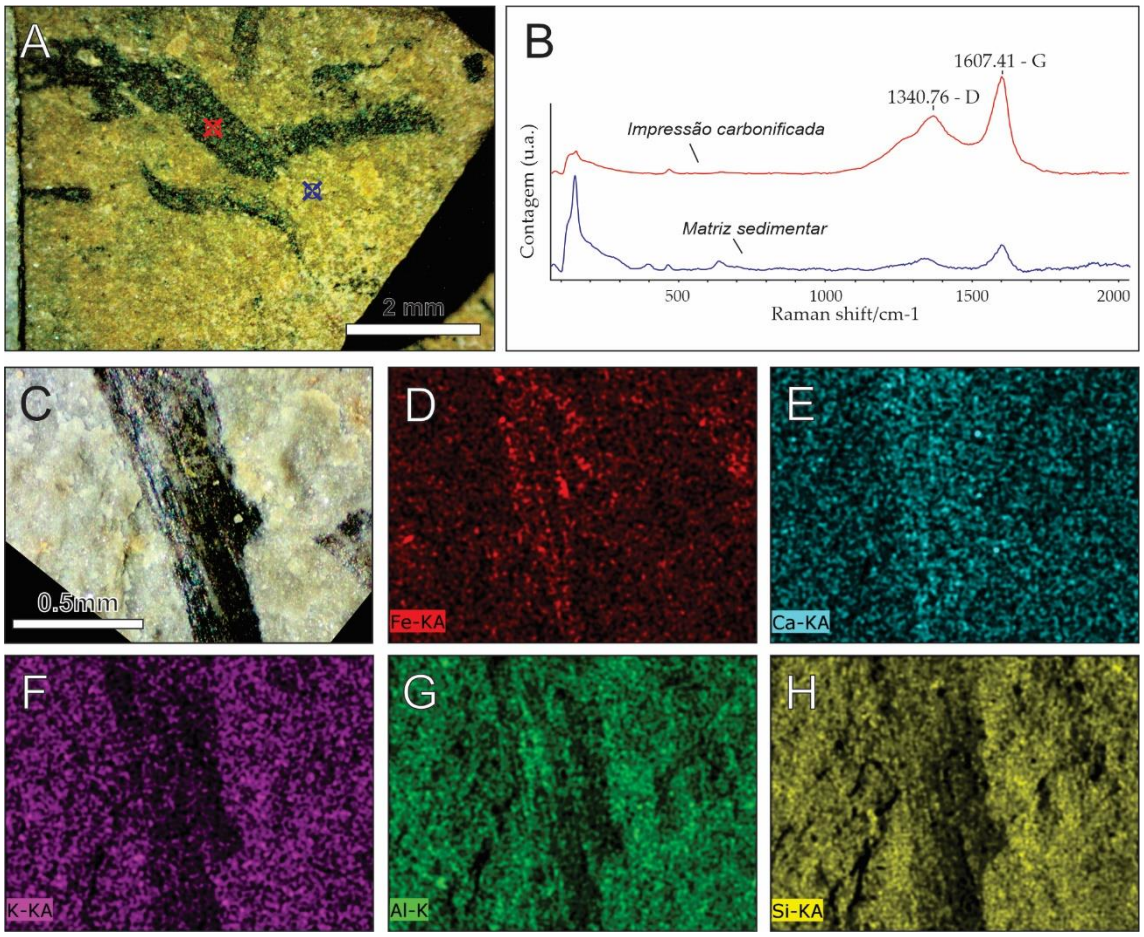


Figura 45 – Análises de espectroscopia Raman e MEV em macroalgas. A – Espécime de vendotinácea com região analisada do filme orgânico (vermelho) e da matriz (azul); B – Curvas Raman obtidas para o espécime (vermelho) e para a matriz (azul). Notar a diferença na intensidade dos picos D e G do querogênio no espécime comparados ao da matriz; C - H – Mapas composicionais obtidos por sensor EDS em MEV, mostrando a concentração relativa dos elementos Fe, Ca, K, Al e Si, no fóssil e na matriz.

7.3. Depósitos microbiais

7.3.1. Trombólitos

Camadas trombolíticas foram frequentemente inferidas em campo com base na presença de camadas maciças com topo ondulado, ou ainda com domos decimétricos, de topo suavemente achatados, ou ainda pela presença de elevações centimétricas dômicas pústulares, ou grumos semelhantes à coágulos (clotted texture) observados com auxílio de lupa. Não foram observados fósseis diretamente associados aos domos trombolíticos bem desenvolvidos, contudo, são abundantes em camadas de calcário maciço verticalmente adjacentes. Em seções polidas, e ao microscópio, estes depósitos, dominados por mudstone maciço de coloração castanha, apresentam localmente textura coagulada, por vezes formando lâminas de aspecto “anastomosado”, sugerindo a influência microbial durante a deposição.

Ocorrências fósseis nestes depósitos foram definidas como tafofácies T6, caracterizando-se majoritariamente por associações monoespecíficas de *C. hartmannae* frequentemente desarticulados, dispersos a concentrados (Fig. 46A-C, E e F), sendo frequentemente sustentados por matriz micrítica homogênea, local ou pervasivamente associado a textura grumosa trombolítica (Figs. 46B, D, H e 47A). Nestes depósitos caracterizados como *boundstone*, *wackestone* a *packstone* bioclástico, as carapaças tubulares ocorrem sempre preenchidas por sedimento micrítico e comumente apresentam acentuado grau de recristalização e dissolução (Fig. 47A-E), não sendo observada orientação preferencial na disposição dos eixos das carapaças em relação ao acamamento (Fig. 46A).

Estes depósitos são comumente sucedidos ou intercalados por pavimentos e camadas centimétricas de *wackestone* bioclástico, nos quais ocorrem abundantes *C. hartmannae*, cloudinídeos e outros tubos não identificados bem como raros indivíduos atribuídos à cf. *Sinotubulites* sp. (ver Fig. 17A e B). Estas concentrações são predominantemente maciças, não sendo observados padrões de gradação ou estratificação. O contato com níveis sotopostos é comumente difuso (Fig. 46H e I), podendo em alguns casos sugerir possível base erosiva (Fig. 46B). Nestes níveis bioclásticos, são abundantes fragmentos de tubos não identificados, possivelmente cloudinídeos associados a espécimes relativamente grandes de *C. hartmannae*, com colarinhos extensos muito bem preservados (Fig. 46G), e com lúmen preenchido por cimento espático (Figs. 46G e 47F-H).

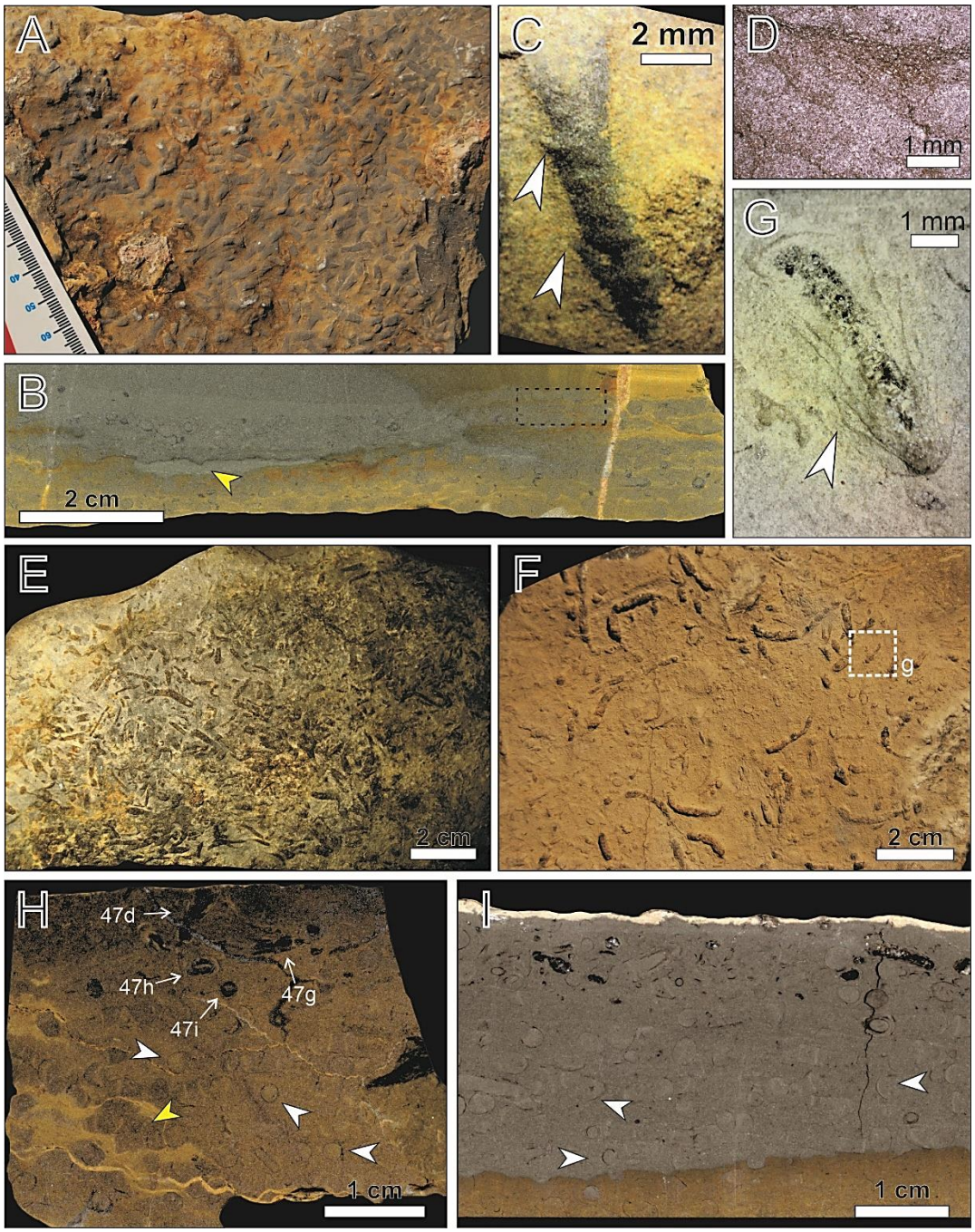


Figura 46 - A – Amostra solta com abundantes espécimes desarticulados de cf. *Cloudina hartmannae* preservados como moldes internos, ressaltados pela dissolução diferencial da superfície. B - Seção polida da amostra ilustrada em A, com camada rica em restos esqueletais com relação de contato erosiva (seta amarela). C – Molde interno de espécime parcialmente articulado de *C. hartmannae*. Notar preenchimento do espaço entre os funis, marcando a estrutura aninhada típica do táxon (setas brancas); D – Estrutura coagulada de origem microbial associada a nível bioclástico indicado em B; E e F – Topo de camadas subcentimétricas rica em carapaças de *Cloudina hartmannae* preenchidas por cimento espático. Notar diferença no grau de empacotamento e densidade do arcabouço bioclástico; G – *C. hartmannae* indicada em F com colarinhos bem preservados (seta branca) e preenchida por cimento espático. H e I – Seções polidas de *boundstone* com bioclastos ricas em textura coagulada e grumosa tipicamente trombolítica (seta amarela em H) e tubos de *Cloudina* preenchidos por micrita na base (setas brancas) e preenchidos por cimento espático no topo.

Anteriormente, essas feições foram indicadas como importantes assinaturas tafonômicas indicativas de rápido soterramento de indivíduos potencialmente com vida (Warren et al. 2011). Neste modelo, a presença de tecidos moles ainda no interior das carapaças teria impedido a entrada de sedimento na estrutura, sendo o espaço vazio resultante da degradação do material orgânico rapidamente preenchido por cimento espático durante a eodiagênese (Warren et al. 2011). Como evidência a favor desta hipótese, observam-se inúmeros espécimes com um preenchimento multifásico no interior do lúmen central (Fig. 47I-K). Este caracteriza-se pela presença de um preenchimento de micrita coagulada, com textura fenestral irregular, o qual é envelopado por um filme ferruginoso (Fig. 47I e J), rico em esférulas de prováveis pseudomorfos de pirita framboidal. Acima deste preenchimendo e separado por superfície oxidada, ocorre outro preenchimento de micrita homogênea e por vezes um terceiro caracterizado por cimento espático (Fig. 47I). Além de importante indicador geopetálico, sugere-se que esta feição indique a presença de um compartimento de composição orgânica no interior dos tubos.

A intercalação com depósitos apresentando mistura de espécimes com excelente grau de preservação e fragmentados, bem como de espécimes com tamanhos muito diferentes, parecem indicar a presença de eventos episódicos, com rápido soterramento e algum grau de mistura temporal e espacial.

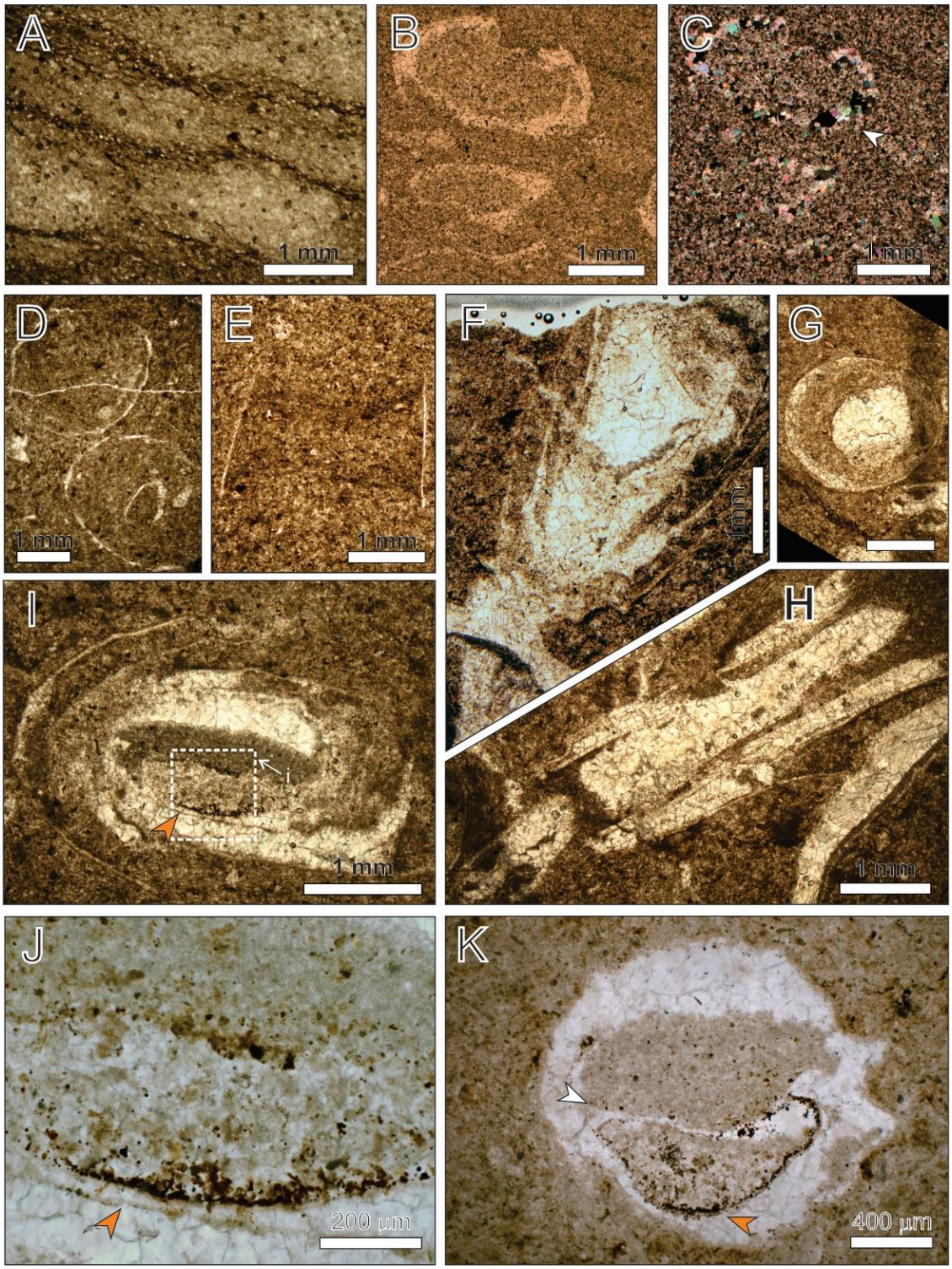


Figura 47 – Detalhamento petrográfico da tafofácies T6. A – Textura grumosa trombolítica; B e C – Carapaças de *Cloudina* da amostra ilustrada na figura 39A e B, com paredes substituídas por cimento calcítico. Notar em C, aspecto espático do cimento destacado pela luz polarizada e nicóis cruzados (seta branca); D e E – Carapaças altamente recristalizadas da porção inferior da amostra ilustrada na figura 39H; F - H – *Cloudina hartmannae* com preenchimento por calcita espática; I – K – Preenchimento multifásico (setas laranjas) em tubos de *Cloudina*, sugerindo o preenchimento de tecidos moles no interior do lúmen central.

7.3.2. Lama peloidal, rica em fragmentos de esteira

Também associados a depósitos heterolíticos, com intercalação de *mudstone* impuro (**Mi** e **Mb**) e *mudstone* (**M**) ou depósitos microbiais, ocorrem camadas tabulares e lateralmente contínuas de calcário, com estrutura maciça ou laminada. No topo destas camadas foram observados abundantes restos esqueletais com baixo grau de fragmentação e alto grau de desarticulação, sendo frequentes elementos associados a *Corumbella werneri*, cf. *Sinotubulites* sp., *Cloudina hartmannae* e abundantes cloudinídeos e outros fósseis não identificados (Fig. 48A e B).

Definida como tafofácies T7, estes depósitos caracterizam-se por arcabouço composto por nódulos de micrita mal selecionados (peloides) (Figs. 48G e 49A-F), arredondados a angulosos, bem como fragmentos irregulares de *mudstone*, por vezes contendo restos esqueletais parcial ou totalmente inclusos (Figs. 48C, D, F). O contato com camadas verticalmente adjacentes é comumente abrupto, marcado por superfícies de dissolução (estilólitos) (Fig. 48C), ou ainda potencialmente erosivo, sobre *mudstone* e microbialitos estratiformes (Fig. 48E).

Ao microscópio, a fácies é marcada por trama aberta, com grãos micríticos ou bioclásticos comumente sustentados por cimento de calcita espática, em textura fenestral irregular bem desenvolvida (Fig. 48G). Por vezes, essa porosidade é observada em cortes perpendiculares ao acamamento por um arranjo circular a semicircular de nódulos de micrita e possíveis grãos de peloides (Fig. 49A). Por vezes esta feição parece sugerir a presença de fenestras tubulares, ou ainda formas reliquiares de alguma estrutura bioconstruída de afinidade incerta (p. ex. tubos aglutinantes) (Fig. 49B e E). Restos fósseis esqueletais são abundantes nestes depósitos, ocorrendo dispersos como parte do arcabouço, e marcados por alta diversidade taxonômica. Tubos de cloudinídeos (Fig. 49A e C) e potenciais *Sinotubulites* (Fig. 49F), ocorrem comumente com intensa deformação plástica e graus de fragmentação baixo a relativamente alto (Fig. 49B).

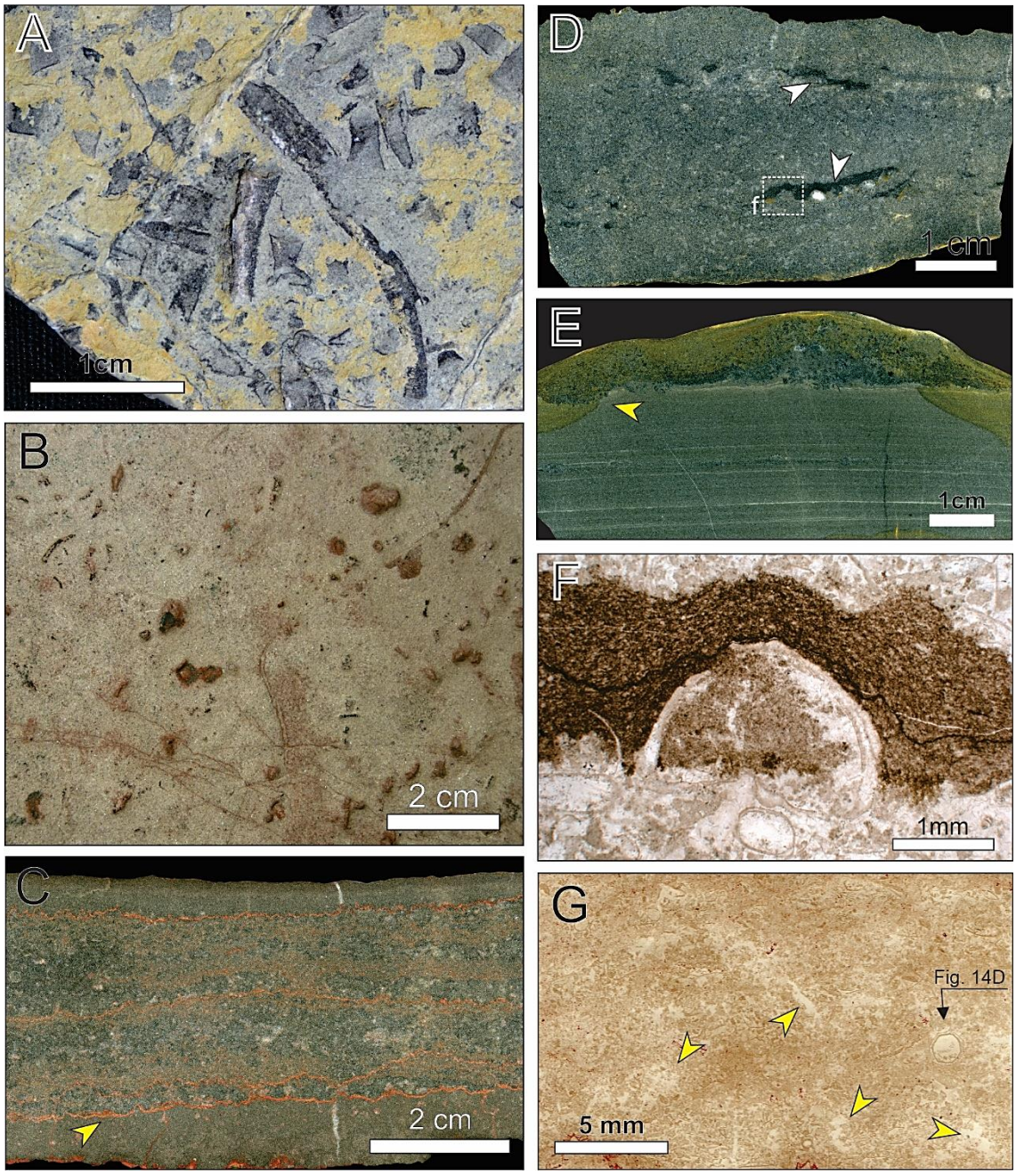


Figura 48 - Tafofácies T7. A e B – Pavimentos ricos em restos esqueletais pouco fragmentados e desarticulados; C - E– Seções polidas perpendiculares ao acamamento, evidenciando textura micronodular depósito. Contato com camada de *mudstone* sotoposta marcada por superfície de dissolução em C (seta amarela) e erosiva em E (seta amarela). Notar em D, presença de fragmentos de *mudstone* com carapaças aderidas; F – Detalhe em seção delgada de carapaça de cf. *Corumbella werneri* aderida a fragmento de *mudstone*; G – Textura nodular a grumosa, com fenestras irregulares a alongadas (setas amarelas).

Ocorrências associadas ao topo do intervalo estratigráfico analisado (topo da seção SB, Fig. 15), apresentam nível de diversidade consideravelmente mais baixo, ocorrendo apenas *Cloudina* e outros cloudinídeos, bem como tubos não identificados (ver espécime da Fig. 27A), e elementos retilíneos e ornamentados que não parecem representar fragmentos de tubos (ver espécimes nas Figs. 27G a J e 49D). Neste intervalo,

em intercalações milimétricas de *mudstone* com aspecto coagulado, ocorrem estruturas submilimétricas com seções circulares a alongadas, marcadas por limites abruptos, definidos por superfície escura de aspecto oxidado e apenas parcialmente preenchidas por micrita homogênea (Fig. 49G e H). Seu aspecto diminuto e raridade deixam abertas as possibilidades de que se tratem de: 1) moldes de carapaças tubulares, cujas paredes foram degradadas ou dissolvidas, ou ainda 2) escavações simples, passivamente preenchidas produzidas por organismos de meiofauna (e.g. *Palaeophycus*).

A presença de fragmentos de *mudstone* (Fig. 48D e F), acentuada fragmentação de parte da assembleia, o desenvolvimento de pavimentos com elementos desarticulados e base possivelmente erosiva, denota a atuação de algum retrabalhamento dos elementos fósseis nesta tafofácies. Contudo, chama a atenção a presença de abundantes carapaças com deformação plástica e paredes muito delgadas de aspecto orgânico (Fig. 49A-F). De fato, analises pontuais de espectroscopia Raman também indicam assinaturas orgânicas, inclusive para espécimes com paredes robustas e multiacamadadas, sem evidência de deformação plástica como cf. *Sinotubulites baimatuoensis* (Fig. 50A-C) e tubos com corrugações anelares de cf. *Corumbella* (Fig. 50D-F). Em alguns destes espécimes é possível observar o cimento espático no lúmen com marcada mudança textural que parece indicar o preenchimento drusiforme de uma porosidade original (Fig. 50E).

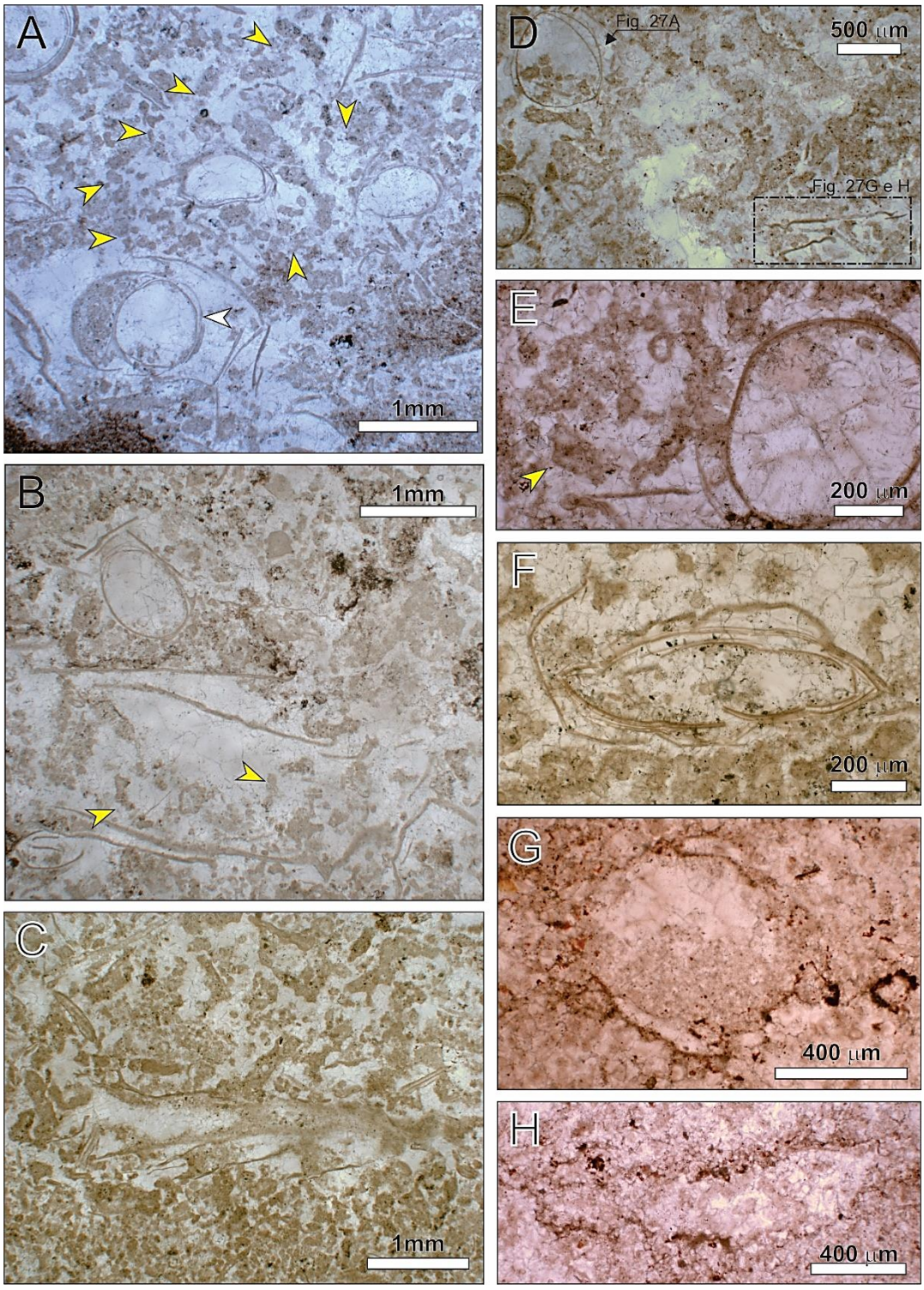


Figura 49 - Detalhamento petrográfico da tafofácies T7. A e B – Trama de arcabouço relativamente aberto composto por peloides mal selecionados e carapaças tubulares. Notar arranjo dos grãos carbonáticos em seções subcirculares (setas amarelas); C – Cloudinídeo com paredes possivelmente orgânicas plasticamente deformadas; D e E – Detalhe do arcabouço sustentado por cimento espático. Notar em E seção claramente circular marcada pelo arranjo de grãos carbonáticos (seta amarela); F – cf. *Sinotubulites* sp. achatado; G e H – possíveis seções transversais (G) e longitudinal (H) de escavações produzidas por organismos de meiofauna.

Assim, os nódulos de micrita (peloides) podem representar fragmentos micritizados de esteiras microbiais, possivelmente oriundas de pequenos domos e elevações desagregadas pela ação de correntes na zona de submaré proximal a intermaré. Nestes ambientes de baixa energia, elementos da fauna bentônica representariam espécimes parautóctones, com pouco transporte. Por sua vez, a preservação de estruturas orgânicas delicadas parece estar relacionada a cimentação precoce dos depósitos, anterior a compactação. O preenchimento de espaços anteriormente ocupados por mucilagem microbial por cimento espático pode ter evitando o colapso de estruturas delicadas (como ilustrado na Fig. 49A e B).

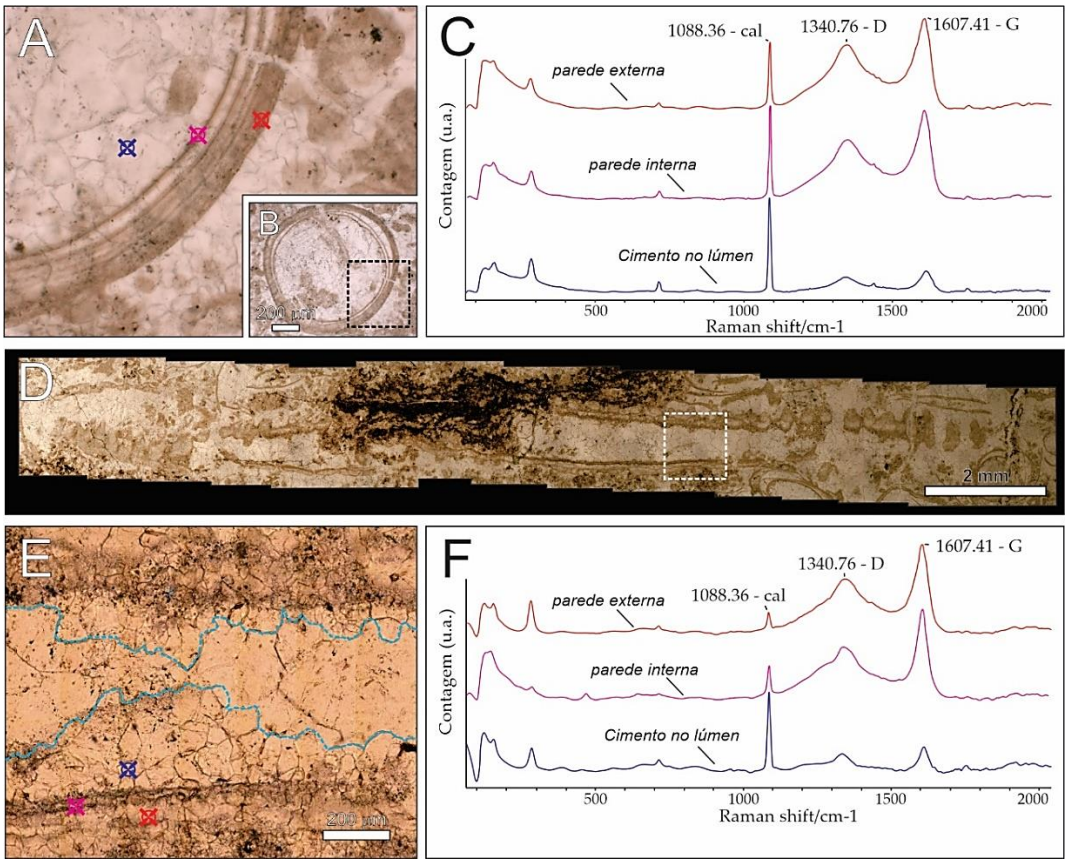


Figura 50 - Análises de espectroscopia Raman em espécimes da T7. A - C – *Sinotubulites* sp. analisado (A e B) e curvas obtidas (C) a partir de focos do laser na parede externa (vermelha) e interna (magenta) do tubo e no cimento formado no lúmen (azul); D - E – Possível *Corumbella* (D) e detalhe do espécime (E), com região do foco do laser em sua parede externa (vermelho), interna (magenta) e no cimento do lúmen (azul); F – Curvas Raman para cada região apontada em E. Notar diferença na intensidade dos picos das bandas D e G do querogênio nas paredes dos tubos e no cimento calcítico em ambos os espécimes.

7.3.3. Microbialitos estratiformes

Ocorrências fósseis observadas em associação com depósitos microbialíticos com marcada laminação paralela a ondulada ou crenulada, foram definidas como tafofácies T8. De modo geral representam associações consideravelmente heterogêneas, em termos

de conteúdo taxonômico e assinaturas bioestratinômicas, podendo ser dividida em duas subcategorias, T8.1 e T8.2, com base neste último critério.

A categoria T8.1 presente em depósitos homogêneos de **Ml**, caracteriza-se por associação monoespecífica de abundantes espécimes de *Cloudina* sp., (ver Capítulo 5, Fig. 15), inteiros a pouco fragmentados, dispersos em pavimentos (Fig. 51A e B). Amostras com esta associação são provenientes da base da unidade (localidade L9, equivalente ao ponto 55 de Warren, 2011), não tendo sido reconhecidas no intervalo analisado neste trabalho.

Neste material, tubos com alta sinuosidade ocorrem majoritariamente preservados deitados, acompanhando a laminação microbial (Fig. 51F), ou ainda dispersos na matriz micrítica entre distintas lâminas (Fig. 51G). São ainda abundantes espécimes posicionados inclinados, ou encurvados para o topo, sugerindo preservação em posição de vida (Figs. 51F e 52D). Carapaças ocorrem ainda predominantemente preenchidas por cimento espático, ou mais raramente parcial ou totalmente, por sedimento micrítico idêntico à matriz (Fig. 53A-D). Quando observados, os espaços entre os funis ocorrem comumente preenchidos por cimento espático limpo (Fig. 53A), ou ainda com coloração escura (Fig. 53B).

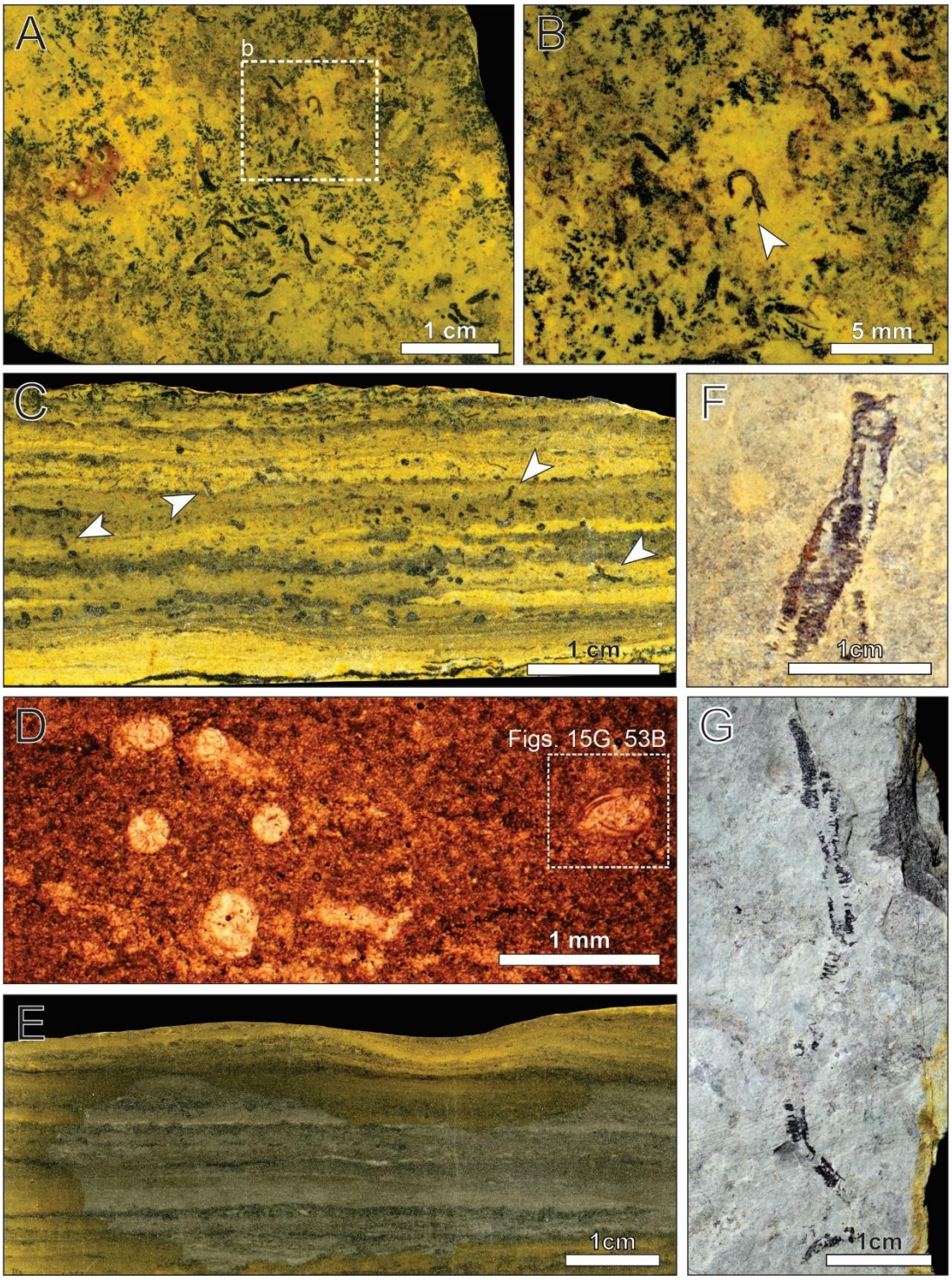


Figura 51 - Tafofácies T8.1. A – Seção polida paralela ao acamamento com abundantes tubos de *Cloudina* sp.; B – Detalhe indicado em A com espécime com possível ramificação dicotômica (seta branca); C – Seção perpendicular ao acamamento da amostra ilustrada em A e B. Notar abundantes espécimes diminutos de *Cloudina*, sendo alguns possivelmente em posição de vida (setas brancas); D – Detalhe ao microscópio de espécimes preenchidos por calcita espática e dispersos em matriz micrítica; E – Laminação microbial pobre em restos esqueletais; F e G – Espécimes de *Corumbella werneri* preservados achatados no topo de depósitos microbialíticos. O espécime em F provém da mesma superfície da amostra ilustrada em E.

Ocasionalmente, e semelhante ao observado na tafofácies T3, estruturas micrométricas laminadas são por vezes observadas na superfície externa das carapaças (Fig. 53C). O depósito é também abundante em estruturas possivelmente orgânicas (Fig. 53E), ou ainda microfósseis distribuídos em pequenos aglomerados ou em filamentos dispostos paralelamente ao acamamento (Fig. 53G e H). Na porção basal a intermediária das seções analisadas, camadas da fácies **Ml** com as mesmas estruturas microbiais (Fig. 51C) apresentam pouca quantidade de restos fósseis, sendo observadas apenas carapaças achatadas inteiras a parcialmente desarticuladas de *Corumbella werneri* (Fig. 51D e E). Comumente, espécimes de *C. werneri* ocorrem isolados, contudo, um nível foi recuperado contendo dezenas de espécimes achatados inteiros, com alto grau de sobreposição entre eles (Fig. 52A e B).

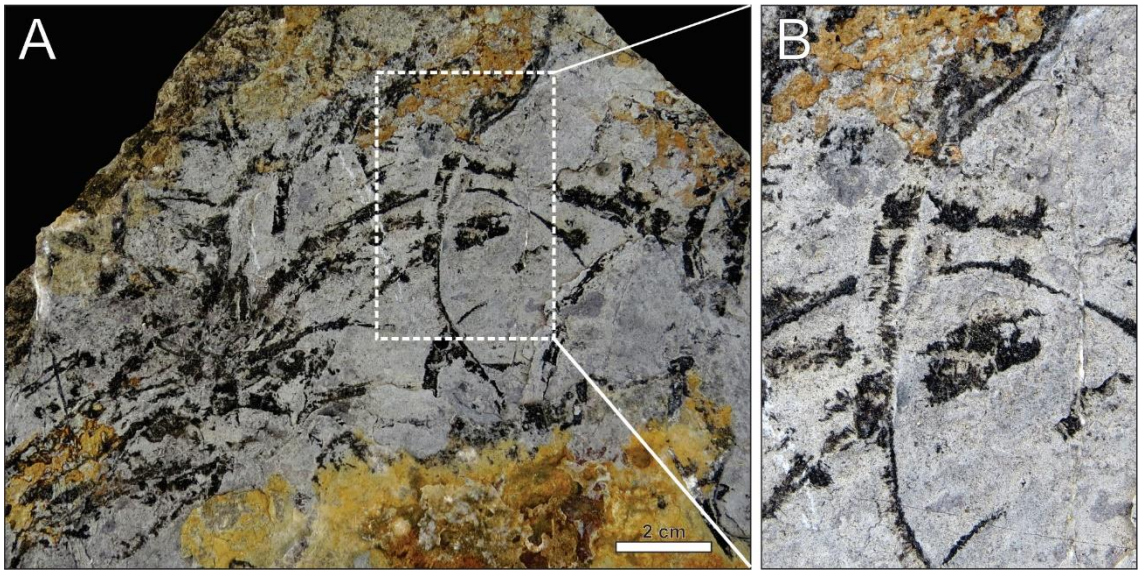


Figura 52 – Abundantes espécimes de *Corumbella werneri* no topo de camada de Ml. A – Agregado de tubos inteiros com alto grau de sobreposição; B – Detalhe de espécimes ilustrados em A, com evidentes segmentos anelares preservados em exemplares sobrepostos.

Diferentemente, em outras ocorrências, definidas como a subcategoria T8.2, depósitos de microbialitos estratiformes ocorrem associados a concentrações subcentimétricas de carapaças de *C. hartmannae*, cf. *Sinotubulites* sp. e outros restos esqueletais tubulares com baixo grau de fragmentação (Fig. 54A, E-G). Em intervalo na base da seção S1, tais concentrações caracterizam-se por camadas de *wackestone* bioclástico, sendo que tubos de parede multiacamadada (cf. *Sinotubulites* sp.) representam os elementos dominantes (ver espécimes na Fig. 24C-F), ocorrendo dispersos na matriz micrítica (Fig. 54A). A laminação microbial adjacente por sua vez é

pobre em restos fósseis, sendo observados apenas pontualmente seções transversais circulares de prováveis carapaças tubulares de dimensões submilimétricas (Fig. 54B-D).

Nestes depósitos, filamentos compostos por séries alinhadas de microfósseis esféricos são comumente observados orientados subverticalmente ao acamamento (Fig. 54H). No topo da mesma seção (Seção colunar SA, Fig. 30), microbialitos estratiformes foram observados com laminação marcada por superfícies ricas em restos esqueletais achatados, ou altamente fragmentados, associados a nódulos de micrita (peloides) (Fig. 54I-K). Esta laminação é intercalada a lentes e camadas subcentimétricas a centimétricas nas quais é notada discreta gradação normal do arcabouço, com trama marcada pela diminuição na densidade e empacotamento dos bioclastos da base para o topo (Fig. 54F e G). Nestas camadas, abundantes carapaças de *C. hartmannae* e ocasionais cf. *Sinotubulites* sp. ocorrem pouco fragmentadas, sendo que espécimes de *C. hartmannae*, ocorrem frequentemente com discreta deformação plástica associada (Fig. 54L e M). Em um espécime, os espaços entre funis ocorrem totalmente preenchidos por esférulas micrométricas de aspecto oxidado (Fig. 54L).

O baixo grau de fragmentação dos grãos esqueletais presentes em lentes e camadas gradadas contudo, sugere que este tenha se dado em condições pouco energéticas. Contudo, a presença de maior proporção de grãos esqueletais e camadas com concentrações destes com gradação normal, sugere a atuação de eventos episódicos associados a desaceleração do fluxo, com pouco transporte e rápido soterramento das carapaças.

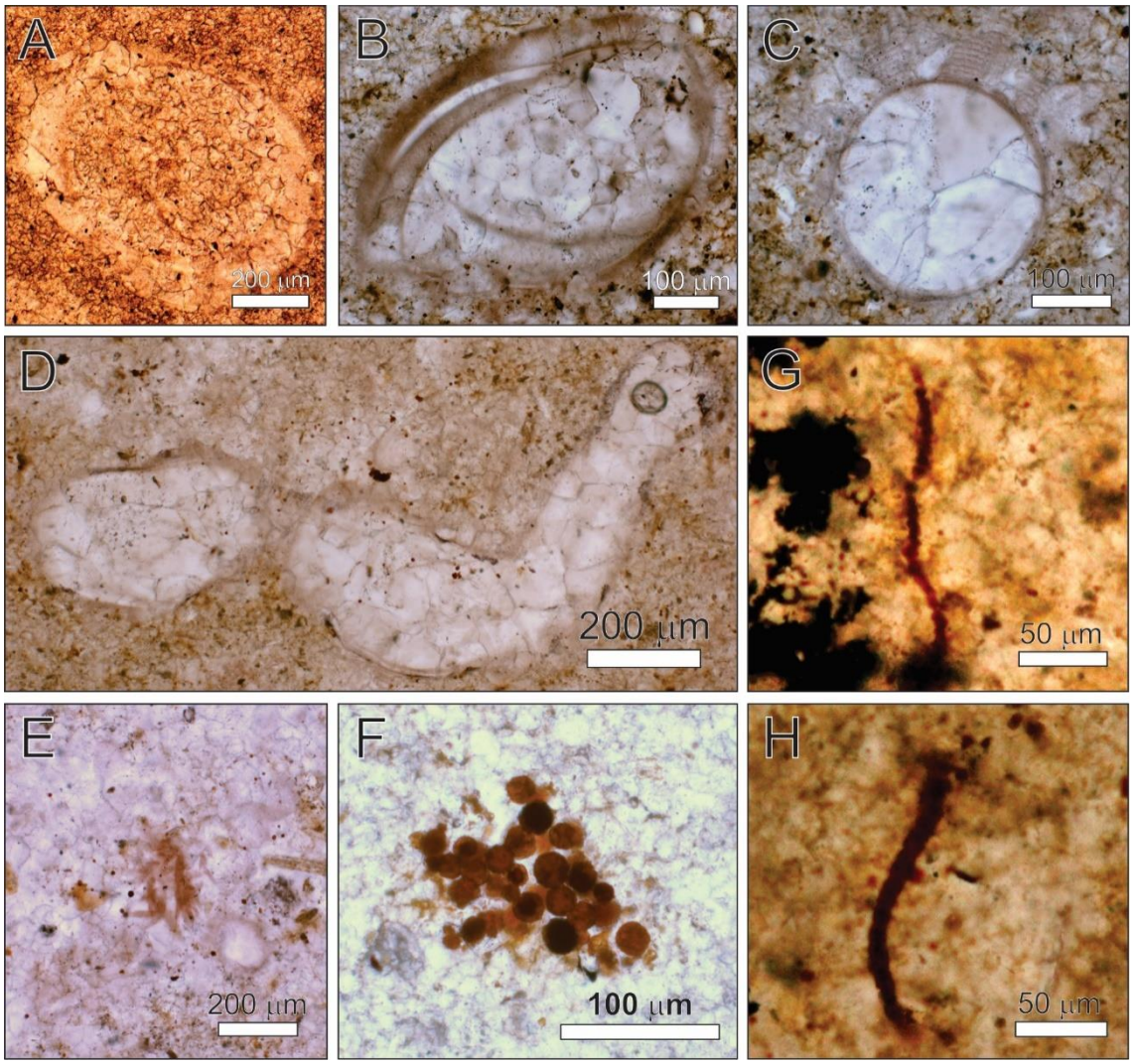


Figura 53 – Fósseis e microfósseis da tafofácies T8.1. A – *Cloudina* sp. com lúmen central preenchido por lama micrítica e espaço entre os funis preenchidos por cimento espático; B e C – Espécimes totalmente preenchidos por calcita espática; D – Carapaça tubular com curvatura em alto ângulo em sentido ao topo da camada; E – Possível aglomerado de estruturas orgânicas; F – Possível aglomerado de células cocóides. G e H – Possíveis filamentos de cianobactérias vistos em corte paralelo ao acamamento.

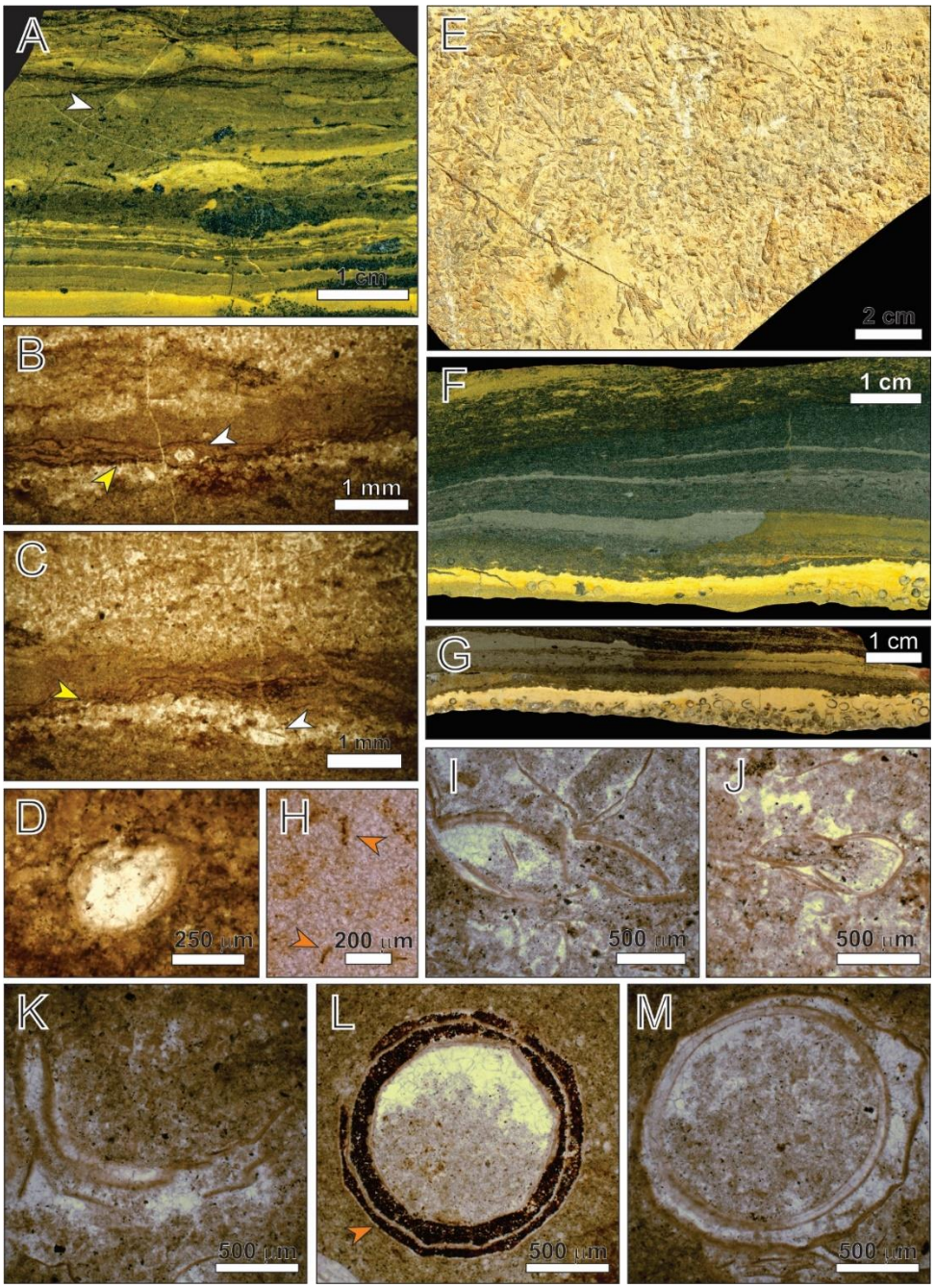


Figura 54 – Tafofácies T8.2. A – intercalação de laminação microbial com camada centimétrica de *wackestone* bioclástico (seta branca); B e C – Detalhe da laminação microbial, marcada por lâminas de coloração escura e níveis de micrita peloidal (setas amarelas). Notar diminutas carapaças (setas brancas); D – Detalhe de carapaça possivelmente tubular em associação a laminação microbial; E - Base de camada rica em carapaças. G – *Wackestone* bioclástico com gradação normal na base de camadas com laminação microbial; H – Possíveis filamentos de cianobactéria verticalizados (setas laranjas), presentes na amostra ilustrada em A; I e J – Espécimes de cf. *Sinotubulites* sp. (I) e de afinidade incerta (J) achatados; K – Elemento esqueletal altamente fragmentado associado a laminação microbial; L e M – Espécimes de *C. hartmannae*, com paredes discretamente deformadas. Notar em L preenchimento do espaço entre os funis por esférulas de prováveis pseudomorfos de pirita framboidal (seta laranja).

CAPÍTULO 8: PALEOAMBIENTE, PALEOECOLOGIA E BIOESTRATIGRAFIA DA BIOTA TAGATIYA GUAZÚ

8.1. Interpretações paleoambientais e paleoecológicas

8.1.1. Definição do sistema deposicional, dos ciclos estratigráficos e correlação lateral dos perfis analisados

Observações de campo e petrográficas demonstram que os depósitos de *grainstone* nas seções analisadas evidenciam processos trativos de sedimentação, predominando aqueles associados a migração de formas de leito por fluxos unidirecionais. A presença de estratificação cruzada acanalada (**Gc**), laminação por onda (**Go**) e estratificação plano-paralela (**Gp**) nestas fácies evidencia a atuação de processos costeiros envolvendo a ação de ondas e correntes de maré. Deste modo, o predomínio de depósitos gerados em canais, associados a presença local de possíveis feixes de maré (**Gf**) e a ausência de intercalações de sedimento fino, sugere que a deposição destes intervalos tenha ocorrido em contexto de submaré. O retrabalhamento pela ação de ondas em contexto de barra e cordão litorâneo, por sua vez, pode explicar a formação de fácies como **Go** e **Gp**.

Camadas de sedimento das fácies **T** e **Ml,** que se intercalam aos depósitos de *grainstone*, ocorrem comumente associadas a feições de origem microbial. Nestas incluem-se o relevo sinóptico em domos em pacotes de **T** com textura coagulada a bem desenvolvida, laminação em **Ml**, além da presença de filamentos de bactérias cocoides preservadas em posição de vida (Figura *55*). A esta associação faciológica ocorrem pontualmente associados depósitos que evidenciam exposição subaérea (**B**) e dessecação parcial de esteiras microbiais (*loop bedding*), indicando, ao menos localmente, condições de reduzida lâmina de água nas zonas de inter- a supramaré. Tais feições não são comuns em muitas das localidades avaliadas, possivelmente devido ao baixo potencial de preservação de fácies de supramaré, facilmente erodidas em momentos de queda no nível eustático (Pratt et al., 1992; Tucker, 1985). Na localidade L3, brechas intraclásticas ocorrem por vezes associadas ao topo de pacotes de *grainstone* com laminação cruzada. É provável que estas ocorrências indiquem retrabalhamento por tempestades de clastos de microbialitos na zona de submaré (Kazmierczak & Goldring, 1978).

Ainda neste contexto de pequena batimetria, depósitos de **M**, **Mi e Mb** não apresentam qualquer evidência de exposição, sugerindo sedimentação em zonas permanentemente alagadas da plataforma carbonática, em contexto lagunar da zona de

submaré superior. Nestas regiões, processos de decantação ou precipitação autigênica de micrita (**M** e **Mi**) alternaram-se com momentos de franca contribuição siliciclástica, responsável pela formação de depósitos pelíticos margosos (**Mb**).

Em plataformas carbonáticas, o caráter misto dos depósitos é por vezes explicado como resultado do rebaixamento do nível de base durante flutuações no nível relativo do mar (Wilson, 1967). Assim, durante condições de mar baixo, a exposição e erosão das áreas emersas contribuiriam significativamente com o aporte de material siliciclástico na bacia (Harris & Saller, 1999; Yose & Heller, 1989). Contudo, em contexto carbonático em rampa, como interpretado para o Grupo Itapucumi (Warren 2011, Warren et al. 2019), devido ao seu baixo gradiente topográfico, mesmo pequenas oscilações no nível do mar são responsáveis pela migração lateral de distintos elementos deposicionais (Tucker, 1985). Neste contexto, modelos sugerem que a deposição de material terrígeno possa estar associada a intervalos transgressivos de afogamento da plataforma, durante os quais a ação de correntes permitiria a distribuição mais eficiente de sedimento siliciclástico (Harper et al., 2015; Zeller et al., 2015). O aporte deste material pode ainda ser fortemente controlado por processos extrínsecos ao sistema deposicional, como variações climáticas e tectônicas (Zeller et al., 2015).

Interessantemente, a intercalação heterolítica associada a depósitos ricos em componentes terrígenos no intervalo analisado ocorre comumente sucedendo intervalos de *grainstone* e abaixo de intervalos dominados por fácies rasas microbialíticas, fortalecendo o modelo de sua deposição em condições relativamente profundas, provavelmente lagunares e em condições de submaré. Considerando-se assim que as fácies de sedimento fino se formaram em contexto de baixa energia e lâmina de água pouco espessa, e cuja deposição foi dominada pela precipitação autigênica de carbonato, é coerente visualizar um contexto deposicional de plataforma carbonática barrada, comparável a modelos discutidos por Tucker (1985), Pratt et al. (1992), Flügel & Munnecke (2010) e Lasemi et al. (2012) e reforçando as interpretações já consideradas por Warren (2011) e Warren et al. (2019).

Dentro da diversidade faciológica observada, é de especial interesse para a reconstituição paleoambiental estabelecer comparativos com sistemas deposicionais análogos em ambientes modernos. Nesse sentido, plataformas carbonáticas nas Bahamas têm tradicionalmente servido de análogos à sedimentação carbonática em ambiente marinho raso sob clima tropical (Ginsburg & Planavsky, 2008; Schlager & Ginsburg,

1981). Por outro lado, durante o Pre-Cambriano, a ampla distribuição de esteiras microbianas e construções biogênicas a elas associadas (estromatólitos e outros depósitos microbialíticos) e a ausência (ou baixa expressividade) de grãos esqueletais desempenharam importante papel nos padrões de sedimentação (Grotzinger & James, 2000; Lasemi et al., 2012; Warren et al., 2013).

Assim sendo, apesar de presentes na plataforma carbonática das Bahamas, construções microbialíticas (estromatólitos colunares e estratiformes) ocorrem localmente e restritas a contexto de inter- a supramaré, por vezes associadas aos diques marginais de canais de submaré (Ginsburg & Planavsky, 2008). Por outro lado, depósitos modernos formados na Lagoa de Hamelin, na Baía de Shark (Oeste da Austrália) representam um modelo potencialmente mais interessante para plataformas carbonáticas com deposição sedimentar fortemente influenciada por processos microbiais (Jahnert & Collins, 2013; Suosaari et al., 2019). Nesta localidade, a circulação restrita de águas marinhas cria condições ecologicamente estressantes, em especial a hipersalinidade da lagoa, limitando a ocupação do ambiente por organismos eucarióticos, e permitindo o amplo desenvolvimento de comunidades microbiais (Jahnert and Collins, 2011; Suosaari et al., 2022). Assim, uma extensa região da zona de submaré (>20% do total) é dominada por depósitos microbialíticos, sendo que aproximados 75% destes constituem-se por pavimentos microbiais (Jahnert & Collins, 2012; Suosaari et al., 2019) que ocorrem em faixas com lâmina de água de até 6 m de profundidade. Estes depósitos incluem formas planares internamente laminadas, ou maciças, com textura coagulada, desenvolvendo depósitos criptomicrobialíticos, todos com importante contribuição de peloides e lama micrítica em sua constituição (Jahnert & Collins, 2012).

As ocorrências da Lagoa de Hamelin compartilham muitas das texturas e morfologias observadas nos depósitos microbialíticos da Formação Tagatiya Guazú, incluindo: 1) a morfologia planar ou com pequeno relevo sinóptico (observados em fácies de **Ml** e **T)**; 2) a abundância de peloides como parte da trama microbial ou como lentes intercaladas de material transportado (como na microfácies contendo a tafocenose T7), e 3) o caráter maciço de depósitos de micrita com textura coagulada (observados em **T**). Adcionalmente, considera-se plausível que depósitos de *mudstone*, *wackestone* e *packstone* com matriz micrítica e por vezes ricos em restos esqueletais das tafocenoses T3 e T4 tenham sido também influenciados por processos microbiais, caracterizando-os como potenciais criptomicrobialitos. A raridade de estruturas biogênicas com maior

relevo sinóptico na unidade estudada é, contudo, um fator que a diferencia de contextos deposicionais semelhantes. Apenas ocorrências locais de potencial biohermas foram observadas em campo (Fig. 32D e E, e 38C). Enquanto fatores como batimetria e hidráulica exercem reconhecido controle no desenvolvimento dessas estruturas, é possível que a entrada cíclica de material siliciclástico na bacia tenha limitado localmente o crescimento de estromatólitos colunares e dômicos no intervalo analisado.

Com base nessas interpretações e comparações com potenciais análogos, é possível resumir o contexto paleoambiental e deposicional da Formação Tagatiya Guazú, em que variações litológicas representam produtos de distintos regimes hidráulicos presentes em distintas batimetrias: regiões mais distais da zona de submaré seriam mais fortemente influenciadas por canais de submaré, ocasionalmente retrabalhados pela ação de ondas em contexto de cordão litorâneo; por outro lado, regiões protegidas da ação de ondas e com menor batimetria seriam caracterizadas por depósitos lagunares mistos com intercalação de processos microbiais e de decantação de finos, que por sua vez gradariam em direção a linha de costa para depósitos microbialíticos das zonas de inter- e supramaré.

Neste cenário, a repetição rítmica das fácies com camadas métricas de *grainstone* sucedidas por intervalos de sedimento fino pode ser interpretada como produto de sucessivos ciclos de raseamento ascendente (Pratt, 1992, Kerans & Tinker, 1997) de alta frequência (4ª ou 5ª ordem). Nesta escala, a progradação de fácies lagunares e da planície de maré sobre depósitos de canais provavelmente decorre do preenchimento sedimentar do espaço de acomodação disponível e da migração lateral dos diferentes subambientes presentes na plataforma (Sevillano et al., 2020; Skompski et al., 2008). Nestes termos, esta intercalação litológica é sugestiva da heterogeneidade em área do paleoambiente em termos de batimetria, regime de fluxo e tipos de substrato.

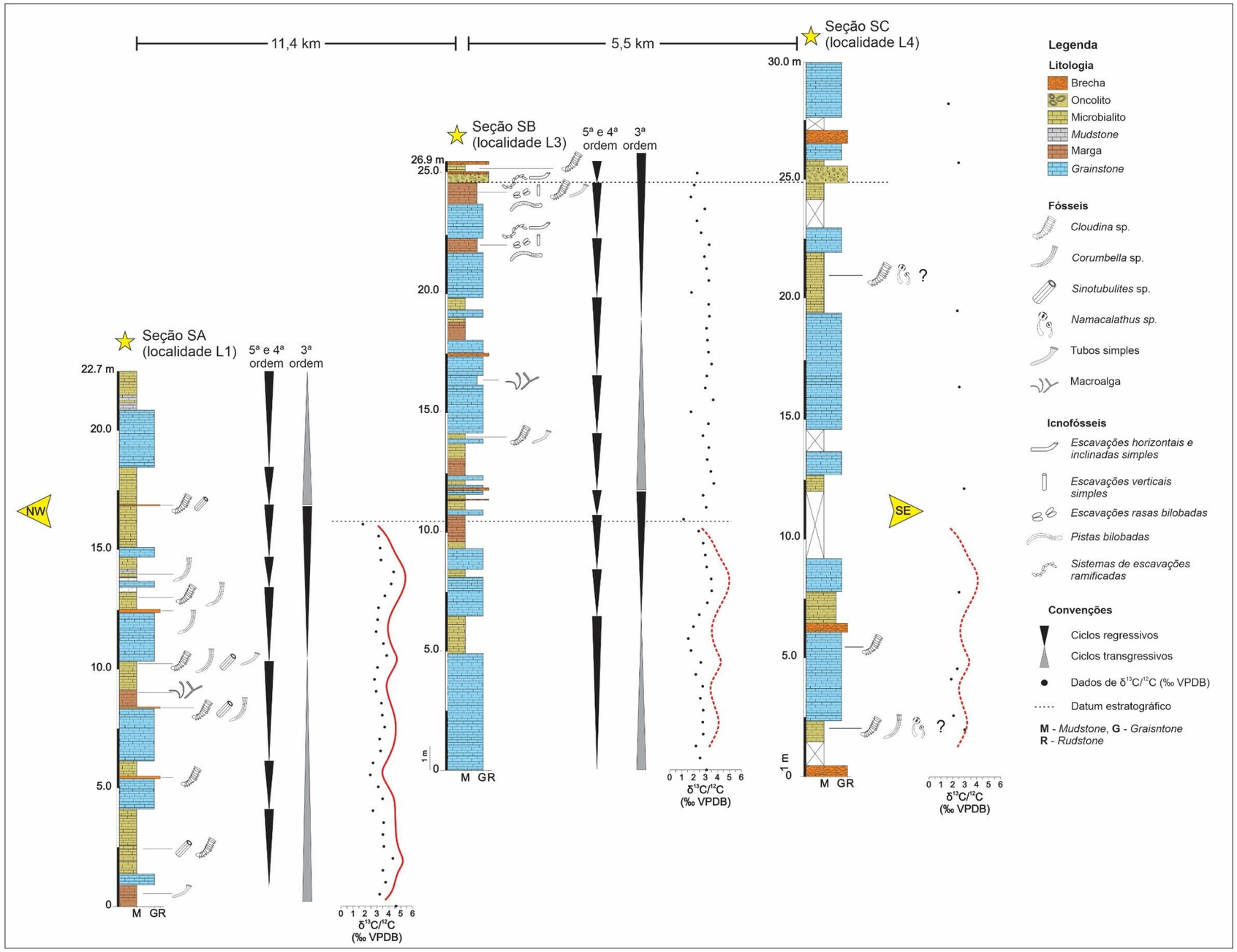


Figura 55 – Proposta de correlação lateral entre as seções colunares analisadas. Ciclos de raseamento são indicados pelos triângulos pretos e correspondem à ciclos de perimaré *sensu* Kerans & Tinker (1997). Ciclos cinzas correspondem a ciclos transgressivos de menor ordem. O padrão de empilhamento nas três seções sugere a presença de ao menos dois ciclos transgressivo-regressivos de 3ª ordem. Superfícies de máxima inundação inferidas com base nas máximas espessuras dos ciclos de raseamento ascendente. Valores isotópicos de δC^{13} de G. Antunes (2021, Dissertação de Mestrado não publicada) corroboram com esta correlação (curva vermelha em SA projetada em tracejado, sobre os valores isotópicos da base de SB).

O empilhamento destes ciclos é ainda marcado pela variação de suas espessuras relativas, associadas a alternância de intervalos com maior ou menor expressividade de fácies de subamaré (dominadas por *grainstone*) em relação às fácies de inter- e supramaré (dominadas por *mudstone* e depósitos microbiais). Assim, padrões de empilhamento com espessamento ascendente dos ciclos marcam momentos em que a taxa de geração de espaço de acomodação superou a de sedimentação, resultando na migração da linha de costa em direção ao continente e resultando no empilhamento com arquitetura retrogradacional (possíveis ciclos transgressivos de 3ª ordem). Inversamente, são característicos de empilhamento progradacional (ciclos regressivos de 3ª ordem) intervalos com padrões de adelgaçamento ascendente dos ciclos, marcados por um aumento no predomínio de fácies lagunares e de intermaré para o topo e arquitetura progradacional (Fig. 55).

Considerando-se este modelo, a análise dos perfis nas distintas localidades permite diferenciar na base da sucessão um ciclo retrogradacional, caracterizado pelo espessamento ascendente dos depósitos de inframaré. Este intervalo é observado da base da porção intermediária da seção SA (localidade L1). Na seção SB (localidade L3), o espesso pacote de *grainstone* na base da sucessão é inferido como provável correlato da porção de topo deste intervalo transgressivo. Acima, em ambas as seções analisadas em detalhe, segue-se padrão de adelgaçamento ascendente dos ciclos, com o predomínio de fácies de intermaré com a presença de frequentes lentes e níveis bioclásticos na seção SA, e níveis brechados na seção SB. Nesta, o limite de parasequência é inferido em associação a uma camada de **B**, rica em clastos ripiformes de *mudstone*. Na seção SA, o limite é inferido com base na presença de lentes bioclásticas associadas a pacotes de sub- a intermaré. Acima deste intervalo, na seção SB, nota-se novamente o aumento na espessura dos ciclos de raseamento, sucedidos no topo por suave adelgaçamento destes, finalizando a sucessão com camadas de oncoides (fácies **O**) e feições de exposição subaérea, caracterizando um último ciclo regressivo. A proximidade das seções SB e SC (extraída de Warren, 2011) e a presença de oncóides também no topo desta última, permite correlacionar lateralmente as duas sucessões com base neste *datum*. A proposta de correlação apresentada na Figura 55 é corroborada ainda pela comparação dos sinais isotópicos de $\delta^{13}C$ aferidos para amostras coletadas nas seções SA e SB por Antunes (2021).

A correlação, contudo, não é perfeita, em parte devido à dificuldade em se identificar marcadores estratigráficos confiáveis e de traçar lateralmente a continuidade dos ciclos de alta frequência entre as diferentes seções analisadas. Como já mencionado, a variedade lateral dos ciclos de 4/5ª ordem pode ser indicativa da heterogeneidade em área do paleoambiente no qual viviam os organismos fósseis esqueletais e de corpo mole (i.e., metáfitas e metazoários bioturbadores).

O posicionamento dos fósseis nas seções, a determinação de sua distribuição vertical e a caracterização microfaciológica dos depósitos perimareais, permitiu, contudo, fazer algumas interpretações locais quanto a tafonomia, a paleoecologia e o sinal bioestratigráfico preservado na associação fossilífera estudada.

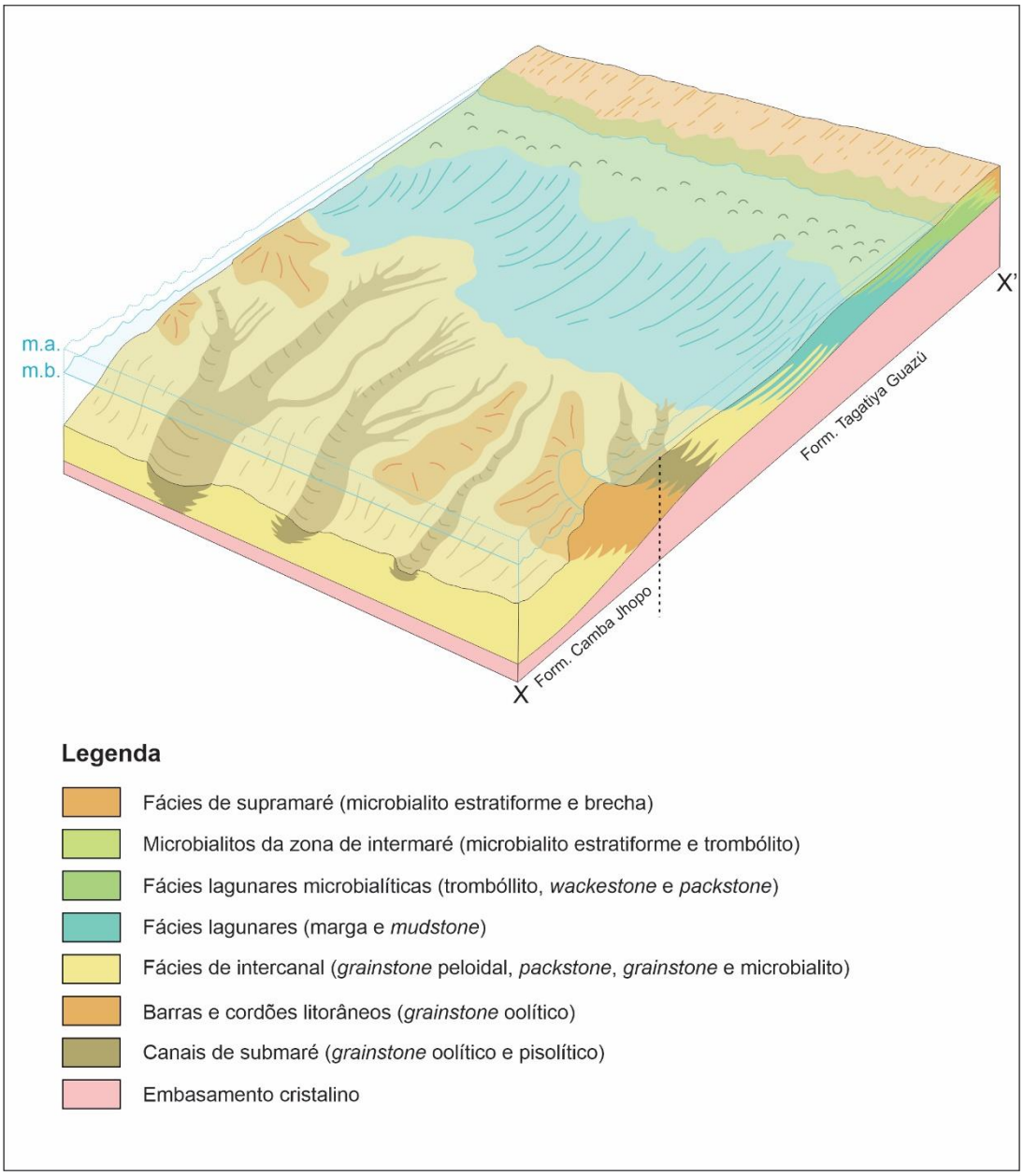


Figura 56 – Modelo do sistema deposicionais com foco nos ambientes de sedimentação representados pela associação de fácies da Formação Tagatiya Guazú. Baseada e modificada de Skompski et al. (2008) e Warren (2011).

8.1.2. Controles sedimentológicos e diagenéticos para a preservação dos fósseis corpóreos

Como demonstrado no capítulo 5 desta tese, a Formação Tagatiya Guazú preserva abundante e consideravelmente diversa assembleia de organismos fósseis esqueletais e de corpo mole. Dentre os primeiros incluem-se *Cloudina hartmannae*, *Cloudina* sp., cf. *Zuunia chimidtsereni*, cloudinídeos apenas assinaláveis ao gênero *Cloudina*, cf. *Sinotubulites* sp., *Corumbella werneri* e outros tubos segmentados ou anelados não identificados, além de *Namacalathus hermanastes* e outros morfotipos não identificados.

Dentre os de corpo mole, ressalta-se a ocorrência de filamentos e restos dissociados de macroalgas vendotaeniáceas e outro morfotipo não identificado.

Apresentada nos capítulos 6 e 7, a distribuição vertical e faciológica destes organismos ao longo das seções analisadas é bastante heterogênea. Especialmente quando avaliado a nível de maior detalhe e de variações microfaciológicas e petrográficas dentre as principais fácies sedimentares (Tabelas 4 e 5), distintos modos preservacionais puderam ser observados. Deste modo, a avaliação das assinaturas bioestratinômicas e fossildiagenéticas permite não apenas refinar as interpretações paleoambientais para distintas fácies, mas também inferir o significado paleoecológico das associações fossilíferas descritas.

Devendo por definição preceder toda e qualquer análise paleoecológica, a avaliação relativa à preservação dos restos orgânicos é, contudo, fortemente influenciada pelas informações disponíveis em termos da biologia do grupo fóssil foco de dado estudo (Behrensmeyer & Kidwell, 1985; Lawrence, 1971). Desta maneira, a aplicação de análogos e comparativos modernos é muitas vezes imprescindível para a construção de modelos e interpretações tafonômicas, permitindo: 1- estimar o tempo de residência das partículas orgânicas na Zona Tafonomicamente Ativa (TAZ); 2- interpretar o significado ambiental de distintas assinaturas bioestratinômicas, e também 3- reconhecer de que maneira a história e modo de vida dos organismos fósseis estudados influenciaram os processos *post mortem* que afetaram seus estilos preservacionais (Behrensmeyer & Kidwell, 1985; Brett & Baird, 1986; Lawrence, 1971).

Neste sentido, os maiores desafios para se compreender a preservação e a paleoecologia de comunidades marinhas do Ediacarano residem na escassez de análogos modernos diretos, e nas diversas lacunas no conhecimento da biologia destes organismos (p. ex. composição, comportamento mecânico e hidráulico das partes anatômicas, e modos de vida e afinidades filogenéticas) (Han et al., 2017; Martynov & Korshunova, 2022; Schiffbauer et al., 2020, 2016; Yang et al., 2020).

Em termos das assembleias esqueletais do Ediacarano terminal, a comparação morfológico funcional de seus tubos sugere o predomínio de modos de vida epibentônicos sésseis e provável obtenção de nutrientes por suspensivoria (Warren et al., 2011; Cortijo et al., 2015; Martynov & Korshunova, 2022; Schiffbauer et al., 2016). Contudo, incertezas quanto a composição das paredes dos tubos, se orgânica, fracamente

biomineralizada e quais fases minerais primárias estariam envolvidas, ainda dificultam estabelecer os efeitos que os processos bioestratinômicos e diagenéticos tiveram sobre essas assembleias (Hua et al., 2005; Warren et al., 2012; Wood et al., 2017a, 2017b; Yang et al., 2020).

Desta maneira, a abordagem tafonômico comparativa (*sensu* Brett & Baird, 1986) aqui proposta pautou-se no contraste das assinaturas tafonômicas observadas nas distintas fácies sedimentares representativas de distintos domínios do sistema deposicional. Deste modo foi possível não apenas conhecer melhor os processos hidrodinâmicos e eodiagenéticos operantes em diferentes associações faciológicas, como também fazer inferências quanto aos fatores ecológicos e ambientais para a distribuição dos distintos organismos fósseis observados.

Como detalhado anteriormente, o contexto deposicional da Formação Tagatiya Guazú pode ser subdividido em setores de mais alta energia, com predomínio de processos trativos de deposição em condições de submaré, e aqueles com predomínio de processos de decantação de sedimento fino e precipitação autigênica de carbonato.

Na primeira categoria, encontram-se os depósitos de canais de submaré e camadas de *grainstone* gradado das tafofácies T1 e T2, respectivamente. Em ambas as ocorrências, fósseis ocorrem dispersos e altamente fragmentados (Fig. 40A), com espécimes presentes no interior de intraclastos (Fig. 40C e D), indicando o retrabalhamento de material previamente litificado de zonas com regimes hidráulicos menos energéticos da plataforma. Ainda, o preenchimento destes bioclastos por calcita espática e ausência de compactação, indicam o caráter precoce desta cimentação, possibilitando-se assim, que segmentos de espécimes fossem manteados por carbonato de cálcio e servissem de elementos nucleadores de ooides.

No contexto da tafofácies T2 pavimentos ricos em restos dispersos de tubos segmentados (? *Corumbella*) no topo das camadas (Fig. 40E-G) sugere a decantação destes fragmentos durante a desaceleração do fluxo produzido por eventos de tempestade e possivelmente avulsão de canais de submaré. Interessantemente, esta fácies tafonômica é caracterizada por estilos preservacionais com clara seleção taxonômica, com cloudinídeos apenas observados como inclusões em intraclastos e tubos segmentados apenas observados dispersos em pavimentos. Aventa-se que esta propriedade tenha sido controlada por processos de segregação granular. Assim, durante os picos de energia do

evento deposicional, material de maior granulação seria transportado e depositado como carga de fundo (incluindo intraclastos com bioclastos inclusos), enquanto, fragmentos placoides de carapaças colocadas em suspensão pela ação de onda ou corrente, teria decantado juntamente com material sedimentar mais fino durante a desaceleração do fluxo. A preservação destes elementos como restos achatados, e a aparente deformação e desarticulação parcial dos segmentos anelados em certos espécimes (Fig. 40F) sugere que seu transporte e soterramento ocorreu anteriormente a significativa litificação. Deste modo, embora não seja possível inferir com precisão o tempo de permanência na Zona Tafonomicamente Ativa (TAZ) deste material, a preservação diferencial dos espécimes é sugestiva de mistura temporal considerável.

Por outro lado, a análise tafonômica das associações fósseis contidas nas tafofácies T3 a T8, em associação com as características sedimentológicas das fácies às quais ocorrem associadas, sugere a interação de processos de menor energia e menos retrabalhamento.

Depósitos de **M, Mi** e **Mb**, dominados por processos de precipitação autigênica de lama calcária e decantação de sedimento fino contém as associações fósseis das tafofácies T3, T4 e T5, esta última distinguindo-se pelos mais altos teores de argila terrígena em sua composição.

As tafofácies T3 e T4, contidas em depósitos de **M** e **Mi**, maciço ou laminado, distinguem-se em especial pelo grau de empacotamento do arcabouço esqueletal. Entretanto ambas apresentam baixos graus de desarticulação e fragmentação, sendo que em T3, a abundância de carapaças com paredes delgadas e orgânicas, preservadas inteiras e com caracteres delicados (como as abas extensas dos colarinhos de cloudinídeos) sugere pouco ou nenhum transporte de seu local de vida. Ainda, a presença de carapaças inteiras com larguras submilimétricas de cf. *Zuunia chimidtsereni* preservadas juntamente com *Cloudina hartmannae* e restos centimétricos de carapaças de prováveis *Namacalathus* e corumbellídeos indicam que não houve seleção de tamanho por processos hidráulicos nestas associações. Sugere-se assim que ocorrências da tafofácies T3 representem assembleias autóctonas, as quais devem ter sido soterradas por eventos de rápida sedimentação de lama calcária. Tais eventos teriam apenas horizontalizado ou deslocado os espécimes de sua posição de vida, comumente interpretada como ereta ou inclinada (Cai et al., 2014; Cortijo et al., 2015; Warren et al., 2011).

A tafofácies T4 por outro lado, apesar de também ocorrer associada a depósitos de **M**, maciço ou laminado, caracteriza-se pelo caráter disperso dos fósseis. Nestas associações, espécimes de *Cloudina*, preservados horizontalizados, sem sinais de fragmentação expressiva, provavelmente representam elementos *in situ*, de uma comunidade bentônica com baixa densidade populacional (quando contrastados com aquelas representadas pela tafofácies T3). Espécimes incompletos de *Corumbella werneri* (e possivelmente outros táxons com segmentos anelados) por sua vez representam elementos ao menos pouco transportados. Seu caráter parautóctono é evidenciado pela presença de carapaças incompletas (sem a região apical), achatados, ou ainda tridimensionais, mas preenchidos por sedimento micrítico. De modo semelhante ao observado para a tafofácies T2, pavimentos dispersos ricos nestes fósseis segmentados sugerem que estes pudessem ser colocados em suspensão durante eventos episódicos e decantassem juntamente com a lama calcária após a diminuição da energia hidráulica. Desta maneira, a presença da tafofácies T4 em fácies dominadas por processos de decantação, evidencia a atuação destes eventos de rápida sedimentação, que de outra forma seriam mais difíceis de reconhecer.

Frequentemente intercalados a estas fácies, depósitos de *mudstone* impuro e marga são comumente observados contendo a denominada tafofácies T5, marcada por restos dissociados de macroalgas carbonificadas. Os claros sinais de transporte deste material, ausência de espécimes inteiros e de estruturas de fixação (*holdfasts*) indicam a presença de correntes capazes de desagregar este material e transportá-lo por certas distâncias. Entretanto, não é descartada a possibilidade que parte do material fóssil representassem restos já desagregados de macroalgas, formando primeiramente acúmulos já sob algum efeito de decomposição, posteriormente segregados hidraulicamente e depositados juntamente com a lama terrígena, provavelmente como carga de fundo, seguida de decantação.

Dado o caráter orgânico e ausência de partes anatômicas recalcitrantes, resistentes ao retrabalhamento, esta associação fóssil pode ser caracterizada como de natureza parautóctona. Isto é, apesar de ter havido considerável mistura espacial dos restos algálicos, é provável que estes habitassem a região da laguna, próximo ao local de sua deposição final. Assim, sua distribuição em associação com depósitos enriquecidos em terrígenos deve ter sido fortemente controlada por fatores ambientais e preservacionais. Sua preservação como filmes carbonificados, indicada por análises de espectroscopia

Raman, com resposta positiva do material para as bandas D e G do querogênio (Fig. 45A e B) , em associação com sinais positivos para Fe e potencialmente Al (Fig. 45C-H), sugerem composições similares àquelas observadas em depósitos fossilíferos do tipo *Burgess Shale* (Anderson et al., 2018; Butterfield, 1995; Gaines, 2014).

A preservação de organismos de corpo mole em depósitos marinhos pelíticos, por vezes com qualidade excepcional de detalhes anatômicos é tipicamente descrita para assembleias fósseis do Cambriano inferior a médio (Butterfield, 1995). Nestas ocorrências, são abundantes espécimes de metazoários representativos de uma diversidade de filos, sendo tipicamente estudadas no contexto dos eventos de irradiação que marcaram a primeira metade do Período Cambriano (Butterfield, 2003; Morris, 2006). Em sucessões ediacaranas contudo, ocorrências fósseis semelhantes em termos tafonômicos apresentam baixa diversidade taxonômica, sendo representadas majoritariamente por fósseis de macroalgas (p. ex. Diniz et al., 2021; Lendzion, 1986; Xiao et al., 2002; Xunlai et al., 1999) e apenas mais raramente por potenciais metazoários (p. ex. Tarhan et al., 2014).

A aparente distribuição temporalmente restrita deste estilo preservacional, estendendo-se entre o Proterozoico e o início do Fanerozoico, foi inicialmente considerada como decorrente da ausência de organismos bioturbadores em ambientes marinhos profundos (Allison & Briggs, 1991). Diversos estudos mais recentes, contudo, indicam que a precipitação de argilominerais durante a eodiagênese tenha tido papel fundamental como um ligante a matéria orgânica, retardando a ação de organismos decompositores (Anderson et al., 2021, 2020; Butterfield, 1995; Dornbos et al., 2016). Contudo, em certos casos, a formação de argilominerais associados às compressões carbonificadas parece ser de origem tardia, sugerindo que outros fatores, como o caráter redutor do substrato, seria fundamental para retardar a degradação da matéria orgânica (Becker-Kerber et al., 2021).

A ocorrência destes fósseis exclusivamente em fácies terrígenas pode, contudo, resultar da fissibilidade inerente aos depósitos pelíticos, os quais expõem mais facilmente os planos de acamamento, quando comparado a depósitos calcários. Entretanto, interessantemente, todas as ocorrências de macroalgas foram observadas associadas a intervalos marcadamente pobres em fósseis (e icnofósseis) de metazoários, permitindo hipotetizar sobre uma possível relação entre pulsos de anoxia que afetariam a plataforma ocasionalmente, restringindo a distribuição de metazoários, e ao mesmo tempo

favorecendo a preservação de algas vendoteniáceas. Não tendo sido comprovado a direta associação de argilominerais substituindo, ou recobrindo o material fóssil, sua preservação pode ser melhor descrita como associada a carbonificação e conservação parcial da matéria orgânica (Becker-Kerber et al., 2021).

Metazoários fósseis, por sua vez ocorrem mais comumente associados a fácies com reconhecida textura microbialítica, dispersos ou concentrados em pavimentos intercalados a depósitos trombolíticos e microbialíticos estratiformes. Estes diferem significativamente em termos de composição taxonômica e graus de retrabalhamento do material bioclástico.

Depósitos fossilíferos associados a fácies com textura trombolítica (tafofácies T6) são comumente dominados por espécimes de *Cloudina hartmannae*, os quais incluem exemplares inteiros, com excelente estado de preservação dos colarinhos (Fig. 46G). Estes ainda formam ocasionalmente pavimentos com espécimes predominantemente preenchidos por calcita espática (Fig. 46E, F e H). O preenchimento por cimento espático foi sugerido como possível evidência de que o soterramento final destes espécimes teria ocorrido com os organismos ainda em vida, possivelmente associado a eventos de *obrution* (Warren et al. 2013). Assim, os tecidos não resistentes do organismo teriam servido de anteparo, impedindo o preenchimento da carapaça por lama micrítica, preservando a porosidade aberta e permitindo o preenchimento por calcita, em estágio diagenético anterior a expressiva compactação (Warren et al. 2013). Como evidência em favor desta hipótese, tem-se a preservação de espécimes cujo preenchimento parcial por micrita apresenta aspecto bifásico (Fig. 47I-K). Sugere-se aqui que esta textura, replique a morfologia dos tecidos moles do organismo, parcialmente colapsados, semelhante ao observado em espécimes piritizados reportados por Schiffbauer et al. (2020).

Nestes depósitos, enquanto espécimes muito bem preservados ocorrem mais frequentemente como pavimentos, quantidade expressiva de material esqueletal é representada por seguimentos afunilados dissociados e desencaixados (porém pouco fragmentados), dispersos na trama sedimentar. Estes denotam algum grau de retrabalhamento e possível transporte do material. Sugere-se a alternância de processos deposicionais de fundo, com o acúmulo de mortos expostos a degradação e retrabalhamento por períodos mais pronlongados de tempo na TAZ, e processos episódicos nos quais componentes da paleocomunidade local (incluindo indíviduos ainda vivos) foram rapidamente soterrados (porém pouco transportados) por eventos de

obrution (Speyer & Brett, 1991). Desta maneira, a Tafofácies T6 deve representar uma associação fóssil autóctona-parautóctona.

De modo semelhante, ocorrências fósseis inclusas nas tafofácies T7 e T8 e intimamente associadas a microbialitos estratiformes, representam muito provavelmente ocorrências autóctonas a parautóctonas, possivelmente depositadas em contexto de menor batimetria. Diretamente associados a camadas com marcada laminação microbial (T8.1), fósseis inteiros, com pouco ou nenhum sinal de transporte ou retrabalhamento, provavelmente representam comunidades autóctonas, rapidamente soterradas. Por outro lado, lentes e camadas subcentimétricas de *wackestone* bioclástico com gradação normal (T8.2), devem representar concentrações de carapaças pouco transportadas e rapidamente soterradas por eventos distais.

A presença de arcabouço peloidal relativamente grosso associado a tafofácies T7, por vezes contendo intraclastos de mudstone e possivelmente fragmentos de esteiras, parece sugerir a influência de processos trativos em sua deposição. Contudo, fósseis nestas ocorrências apesar de predominantemente compostas por espécimes fragmentados, apresentam assinaturas sugestivas de pouco retrabalhamento. Estas incluem espécimes com paredes com espessura micrométrica, sem qualquer sinal de deformação ou fragmentação (Figs. 27A e 49D) e cloudinídeos com colarinhos bem preservados e apresentando deformação plástica, indicativa sua composição original orgânica (Fig. 49C).

Importantes constituintes de fácies de água rasa em plataformas carbonáticas proterozoicas, a origem dos grãos de peloide, e seu significado ambiental foi diversas vezes discutida na literatura, sugerindo-se diversas contribuições entre processos químicos abióticos ou influenciada po processos microbiais (Ayyat, 2015; Chafetz, 1986; Coniglio and James, 1985; Petrov, 2016). Com base em comparações com o sistema carbonático da Lagoa de Hamelin, recentemente foi demonstrado que parte considerável dos grãos de peloide na fração areia na Baía, tem origem a partir de fragmentos de esteira microbial, ainda fracamente litificados, erodidos e transportados por correntes de maré e tempestade (Suosaari et al., 2022).

Desse modo, depósitos de grainstone peloidal, comumente intercalados a depósitos microbialíticos, especialmente aqueles de base erosiva, devem resultar de eventos de mais alta energia, possivelmente associados a tempestades que afetassem a

zona de submaré superior. Tais eventos seriam mais energéticos do que aqules responsáveis por lentes e camadas centimétricas de wackestone bioclástico da tafofácies T8.1, os quais depositaram predominantemente lama calcária, em conjunto com carapaças da comunidade bentônica local. Por outro lado, o transporte e retrabalhamento deve ter sido mínimo, a ponto de preservar as assinaturas bioestratinômicas observadas na tafofácies T7.

A caracterização sedimentológica e bioestratigráfica dos depósitos fossilíferos da unidade, permite assim posicionar as distintas ocorrências fósseis de acordo com um perfil topográfico esquemático (Fig. 57). Neste perfil, com posicionamento (X-X') indicado na Figura 56, é considerado o gradiente de energia esperado em distintas porções das zonas de sub- a supramaré. Assim, como discutido na seção 8.1., e reforçado pela caracterização bioestratinômica das associações fósseis, parte considerável da associação de fácies formou-se em contexto de reduzida batimetria, em região da plataforma protegida da ação direta das ondas de tempo bom.

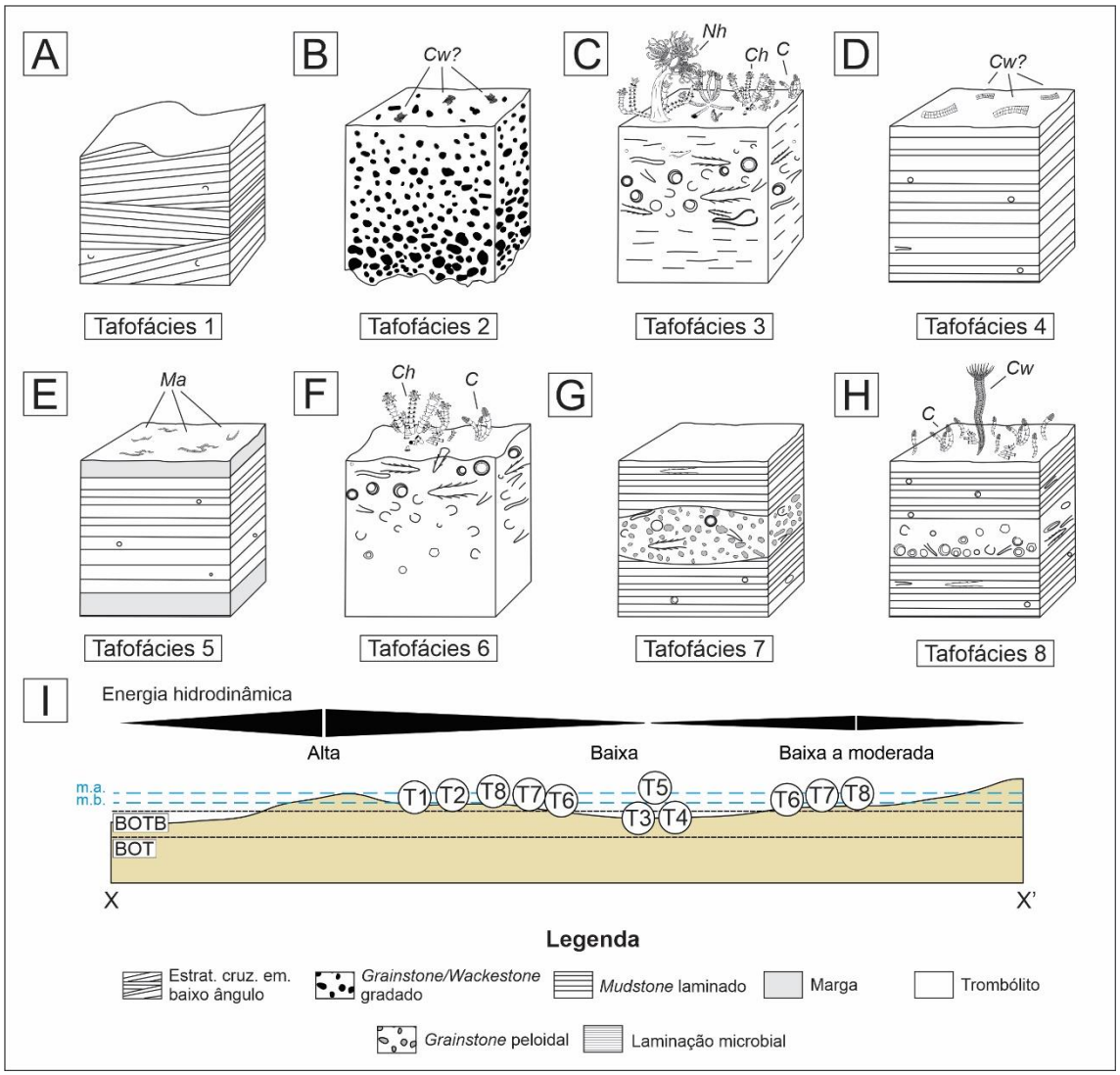


Figura 57 - Modelo taofaciológico e distribuição dos distintos depósitos fossilíferos ao longo das zonas de sub- a supramaré representados pela associação de fácies da Formação Tagatiya Guazu. A – Tafofácies 1; B – Tafofácies 2; C – Tafofácies 3; D – Tafofácies 4; E – Tafofácies 5; F – Tafofácies 6; G – Tafofácies 7; Tafofácies 8; H – perfil topográfico esquemático com a distribuição das distintas tafofácies indicados de acordo com a energia hidrodinâmica esperada para diferentes subambientes. Cw – Corumbella werneri; Nh – Namacalathus hermanastes; Ch – Cloudina hartmannae; C – Cloudina sp., Ma – Macroalgas; m.a. – maré alta; m.b. maré baixa; BOTB – Base de onda de tempo bom; BOT – Base de onda de tempestade; T1-T8 – códigos das tafofácies.

Contudo, apesar da evidência local de exposição subaérea, bem como a morfologia predominantemente estratiforme e com baixo relevo sinóptico dos depósitos microbialíticos, a presença de associações fósseis autóctonas a parautóctonas nestas fácies, sugere sua deposição em contexto permanentemente alagado. Assim, enquanto as tafofácies T1 e T2 formaram-se em contexto de maior energia associada a canais de submaré (Fig. 57A e B), as tafofácies T3 a T8 (Fig. 57C-H), devem ter se formado ao longo de um gradiente com progressiva redução na espessura da lâmina de água e suave aumento da energia hidráulica. Este aumento de energia (Fig. 57I) seria associada à maior influência de orbitais de onda, em especial associados a eventos de tempestade.

Dado o caráter delicado das carapaças, a ótima qualidade de sua preservação observado em distintas tafofácies (especialmente as tafofácies T3, T4, T6, T7 e T8), pode ser parcialmente explicada pela baixa energia hidráulica do ambiente deposicional, em associação com eventos de rápido soterramento. Contudo, como demonstrado pela caracterização petrográfica dos fósseis e análises de espectroscopia Raman de suas carapaças (Figs. 47 e 50), espécimes de cloudinídeos (*C. hartamannae* e cf. *Zuunia chimidtsereni*), *Sinotubulites* sp. e de tubos segmentados, apresentam remanescentes orgânicos em suas paredes, bem como claras evidências de deformação plástica (Figs. 49B, C e F).

Embora considerado originalmente como exemplo mais antigo de construção esqueletal por meio da mineralização bioinduzida, estudos recentes discutem a possibilidade de *C. hartmannae* e outros cloudinídeos terem possuído uma carapaça essencialmente orgânica (Selly et al., 2019; Yang et al., 2020). A mineralização possivelmente associada às carapaças, seria por sua vez secundária, controlada ambientalmente ou ainda como parte da eodiagênese, via encrustação dos tubos, por fases precoces de carbonato de cálcio (Shore & Wood, 2021; Yang et al., 2020).

No material estudado, a conservação parcial de material orgânico nas paredes das carapaças argumenta a favor do caráter precoce da litificação do sedimento. Esta deve necessariamente ter ocorrido em momento anterior a degradação completa de seus constituintes. Contudo diversas outras evidências reforçam a precocidade da diagênese, incluindo: 1 – o preenchimento de carapaças de parede delgada por cimento espático, com pouca ou nenhuma evidência de compactação (p. ex. Figs. 12H; 15F, 17D, 18A, 27A, 51G e 53C); 2 - a presença de grãos autigênicos e microfósseis orgânicos altamente delicados (Figs. 42D-K, 53E-H); 3 – o arcabouço peloidal e bioclástico mantido aberto e livre de matriz, sustentado por cimento espático limpo, evidênciando cimentação da porosidade original anteriormente a significativa compactação (Fig. 49A-E); 4 – a presença de franjas de cimento acicular escuro, no interior de carapaças inteiras não deformadas, interpretados como pseudomorfos de aragonita, com provável origem marinha (Figs.13A-C, 42A) e por fim, 5 – a preservação de possíveis replicas de tecido orgânico, evidenciadas pelo caráter bifásico, e delimitado por lamina rica em sulfeto framboidal oxidado, presente em alguns espécimes de Cloudina (Fig. 47I-K).

Assim sendo, a bioclasticidade do material, ou seja, sua resistência aos processos bioestratinômicos deve ter sido fortemente controlado pela incrustação, preenchimento

de cavidades (como o espaço entre-funis) e por vezes completo manteamento das carapaças por cimento eodiagenético.

Ciente destes controles, e dos viéses associados à qualidade de preservação do material fóssil, é possível fazer algumas inferências em termos dos sinais paleoecológicos da assembleia aqui avaliada.

8.1.3. Inferências paleoecológicas

A partir do detalhamento faciológico e tafofaciológico do material de estudo, demonstra-se que, apesar de abundantes na unidade, a distribuição dos fósseis é bastante heterogênea tanto vertical quanto lateral e faciologicamente. Evidências tafonômicas para o caráter autóctono de diversas associações fossilífera sugere a clara associação das biotas esqueletais aqui avaliadas com fácies microbialíticas depositadas em condições de reduzida batimetria.

Esta íntima associação tem sido relacionada à importância de substratos bioestabilizados ou mesmo pre-litificados para fixação destes organismos bentônicos sésseis (Warren et al., 2011; 2013; Cai et al., 2014; Seilacher, 1999). Em outras localidades, a abundância de espécimes autóctonos, associada a construções microbialíticas (trombolíticas e estromatolíticas), em contexto de maior energia da zona de submaré, teria facilitado o acesso a águas mais oxigenadas e ricas em nutrientes (Penny et al., 2014; Shore & Wood, 2021). De fato, é observada uma correlação positiva entre paleoambientes associados à contexto de rampa carbonática média e a abundância, tamanho e diversidade das comunidades esqueletais (Penny et al., 2016; Shore & Wood, 2021).

Em oposição, ambientes da rampa interna protegida (também denominado por vezes de "*back ramp*", ou rampa transicional) seriam caracterizados por condições predominantemente anóxicas ou subóxicas (Tostevin et al., 2016; Wood et al., 2017a). Assim, a colonização por comunidades de metazoários bentônicos nestes ambientes seria primariamente controlada por pulsos intermitentes de oxigenação (Penny et al., 2016; Shore & Wood, 2021; Tostevin et al., 2016; Wood et al., 2017a).

Neste sentido, o registro fóssil da Formação Tagatiya Guazú (FTG), caracterizado não apenas pela abundância de espécimes parautóctonos em certas fácies (Fig. 57C, F e H) e intervalos, como também por sua diversidade taxonômica e morfológica. Dentre os cloudinídeos descritos (*Cloudina hartmannae*, *Cloudina* sp., cf. *Zuunia chimidtsereni* e

outros não identificados), a ampla variedade na morfologia e tamanho dos tubos (ver Gráfico 1), bem como abundância relativa de espécimes, podem sugerir a ocupação de nichos ecológicos distintos e diversidade em termos de seu modo reprodutivo e densidade populacional. Por exemplo, embora *C. hartmannae* e *Cloudina* sp. constituam comumente os táxons dominantes em todas as associações fósseis de caráter autóctono/parautóctono descritas, nota-se por vezes o franco predomínio de um táxon sobre o outro em distintos intervalos. Ocorrências dominadas por *C. hartmannae*, foram observadas apenas em depósitos de *mudstone* e trombólito (tafofácies T3 e T6), coexistindo com cf. *Zuunia chimidtsereni*, *Sinotubulites* sp., além de restos de cf. *Corumbella* sp. e cf. *Namacalathus* sp. nos primeiros. Por outro lado, em certos depósitos de microbialitos estratiformes (associados a tafofácies T8.1), contém associação essencialmente monotípica, contendo apenas espécimes diminutos e altamente curvilíneos de *Cloudina* sp. (Figs. 15, 51A-D) Tal observação sugere possivelmente a preferência por distintos substratos microbiais, ou ainda por zonas no interior da laguna com distintas batimetrias.

A presença de comunidades monoespecíficas, com indivíduos consideravelmente menores, pode refletir uma resposta às condições mais estressantes, associadas a reduzida batimetria indicada pela morfologia planar das construções microbialíticas (condições associadas a variações frequentes de temperatura, exposição a radiação, salinidade e ocasional exposição subaérea, Desjardins et al., 2012). Por outro lado, comunidades mais diversas e com indivíduos maiores (Gráfico 1), desenvolveriam-se em contexto de maior batimetria e maior estabilidade ambiental (em momentos de maior oxigenação).

Interessantemente, associações autóctonas de *Corumbella werneri*, também marcadas por vezes por alta densidade de espécimes e caráter monotípico, foram apenas observadas associadas a microbialitos estratiformes (Figs. 51E-G, 52A, B). Tal observação amplia consideravelmente a faixa ambiental e o tipo de substrato de vida e ocorrência deste táxon, até então conhecidos apenas como restos alóctonos ou parautóctonos em fácies de água rasa do Paraguai (Warren et al., 2017; Warren et al., 2011) e da Namibia (Shore & Wood, 2021) ou de depósitos siliciclásticos de rampa externa, da Formação Tamengo (Grupo Corumbá) (Amorim et al., 2020; Babcock et al., 2005).

Todos estes aspectos são indicatvos da prosperidade destas paleoecomunidades em ambientes plataformais rasos e de baixa energia, contrastando em parte, com o

observado em ocorrências dos grupos Nama e Corumbá, nos quais fácies da rampa interna são comumente estéreis e/ou marcadamente pouco diversos (Amorim et al., 2020; Oliveira et al., 2019; Penny et al., 2016; Tostevin et al., 2016).

Entretanto, interessantemente a distribuição das associações fósseis na FTG, em especial daquelas com sinal para autoctonia (ou parautoctonia), distribuem-se ao longo do intervalo estratigráfico analisado, de maneira heterogênea e desigual. Com base na caracterização bioestratinômica e icnológica da assembléia fóssil, é possível agrupar as principais associações fósseis autóctonas/parautóctonas em termos da abundância, diversidade e tipo de fóssil nelas preservados. Tais associações devem incluir as tafofácies T3 a T8, adcionadas de intervalos evidentemente bioturbados (Figs. 35 e 36 e Anexo 1 e 2), os quais indicam sinal direto da paleocomunidade local. Distribuídas em associações faciológicas semelhantes, marcadas pela intercalação de calcários de baixa energia e depósitos terrígenos, distinguem-se entre: 1 – intervalos pobres em fósseis de metazoários, porém ricos em macroalgas carbonificadas; 2 – intervalos ricos em fósseis de metazoários porém sem evidência de carbonificação associada aos pelitos e baixos índices de bioturbação e 3 – intervalos pobres em macrofósseis esqueletais, sem fósseis de macroalgas, porém com abundantes estruturas de bioturbação.

Enquanto a conservação parcial de matéria orgânica associada a carbnificação de tecidos moles em fácies pelíticas pode ser razoavelmente correlacionada a baixos teores de oxigênio (Becker-Kerber et al., 2021; Butterfield, 1995; Dornbos et al., 2016), a ausência de fósseis esqueletais associados a intervalos ricos em macroalgas pode ser resultado direto destas mesmas condições (Tostevin et al., 2016). Além disso, a raridade de fósseis de metazoário em fácies de *mudstone* impuro (**Mi**), comumente intercalado a fácies de marga (**Mb**), pode ainda resultar do efeito negativo que o excesso de material siliciclástico pode exercer sobre o sistema de filtragem e respiração de organismos bentônicos sésseis de hábitos suspensívoros (Ellis et al., 2002; Shumway et al., 2003), como hipotetizado para a maior parte das comunidades esqueletais tubícolas do Ediacarano Terminal (Warren et al., 2011; Cortijo et al., 2015; Martynov & Korshunova, 2022; Schiffbauer et al., 2016).

Seguindo o mesmo raciocínio, em condições mais oxidantes, a janela tafonômica para a preservação de compressões carbonificadas seria consideravelmente reduzida. Por outro lado, os maiores teores de oxigênio favoreceriam as demandas metabólicas de

metazoários com carapaças (orgânicas a possivelmente fracamente mineralizadas) (Penny et al., 2016; Tostevin et al., 2016; Wood et al., 2017a, 2017b, 2015).

Demandas semelhantes e possivelmente superiores em termos dos teores de oxigênio são hipotetizados para organismos vágeis escavadores (Evans et al., 2018; Tostevin et al., 2016; Xiao et al., 2019). A correlação entre aumento na complexidade e nos índices de macrobioturbação associados a intervalos mistos no topo da unidade e diminuição na abundância e diversidade de formas esqueletais pode ser decorrente de vários fenômenos. Dentre eles tem-se 1 – a influência de componentes terrígenos, favorável a preservação de icnofósseis na junção das camadas e potencialmente prejudicial para organismos filtradores, como mencionado acima; 2 – a interferência ecológica direta, decorrente do aumento na abundância de potenciais predadores, associados às comunidades de organismos bilatérios vágeis e 3 – interferência ecológica indireta, associada a competição por uso do substrato e destruição de esteiras microbiais.

As hipóteses 2 e 3, são amplamente discutidas por Seilacher & Pflügger, (1994), Laflamme et al., (2013), Linnemann et al., (2018;) entre outros, em termos dos controles responsáveis pela substituição biótica observada durante o intervalo de transição Ediacarano-Cambriano. Contudo, não havendo evidência direta de predação sobre os elementos esqueletais descritos na FTG (como observado por Becker-Kerber et al., 2017; Hua et al., 2003 em outras ocorrências), sugere-se que a hipótese 3 seja a mais provável, ao menos em termos das mudanças de padrão no registro fóssil entre os intervalos inferior e superior da unidade (ver Anexo 2 para mais detalhes).

Em termos do sinal paleoecológico impresso neste registro, a comparação entre as associações autóctonas/parautóctonas de organismos fósseis esqueletais, e as associações de icnofósseis, evidencia diferenças consideráveis entre o intervalo mais inferior e superior da unidade. O primeiro dominado por comunidades epibentônicas sésseis, com provável hábito filtrador e/ou suspensívoro e em certos casos (*Cloudina*) gregário (Warren et al., 2011; Cortijo et al., 2015; Martynov & Korshunova, 2022; Schiffbauer et al., 2016). Evidências de possíveis estruturas de bioturbação, localizadas (Figs. 38F, G, possivelmente 41D e E e 49G, H) sugere o papel secundário de bilatérios vágeis neste contexto. O segundo intervalo contudo, é francamente dominado por macrofauna com modo de vida epi-, semi a endobentônico, composta predominantemente por organismos detritívoros, sedentários a vágeis, e que exploravam a infauna rasa para repouso (*Bergaueria* isp.), possivelmente morada-alimentação (cf. *Skolithos* isp.,

Palaeophycus isp.), locomoção-alimentação (*Planolites* isp., cf. *Torrowangea* isp. e pistas rusophyciformes) e sondagem-alimentação (treptinídeos, *Treptichnus* isp., *Phycodes* isp. e possivelmente *Streptichnus* isp.).

O caráter abrupto dessa mudança no padrão ecológico é ainda reforçado pela pouca espessura, proximidade vertical e ausência de discordâncias expressivas ao longo do intervalo amostrado. Por outro lado, a co-ocorrência dos dois estilos ecológicos (marcados pelos fósseis corpóreos e icnofósseis) em distintas proporções nos dois intervalos, atesta a contemporaneidade e coexistência das biotas esqueletais ediacaranas e aquelas dominadas por bilatérios vágeis, típicas da base do Paleozoico (Mángano & Buatois, 2020b; Muscente et al., 2019). Deste modo, o registro fóssil da FTG pode ser interpretado como indicativo do caráter transicional de substituição biótico-ecológica característica da passagem Ediacarano-Cambriano, possívelmente associado ao modelo de cunha truncada, sugerido por Linnemann et al. (2019). Neste modelo, o declínio gradual de paleocomunidades tipo-Ediacaranas (incluindo clados de corpo mole e possivelmente esqueletais) seria acompanhado de um aumento na contribuição de organismos vágeis tipo-cambrianos. Até que, após evento de ruptura adaptativa, associada a mudanças ambientais e/ou evolutivas, ligado a diversificação de estratégias de exploração do substrato, acelerar-se-ia o ritmo da substituição biótica para escalas de tempo ecológicas (Linnemann et al., 2019).

8.2. Implicações bioestratigráficas da assembleia fóssil

Fração significativa da Formação Tagatiya Guazú (FTG), e em especial seu intervalo inferior a intermediário registra abundantes restos esqueletais de metazoários, incluindo *Cloudina hartmannae*, *Cloudina* sp., cf. *Zuunia chimidtsereni*, *Corumbella werneri*, cf. *Sinotubulites* sp. e *Namacalathus hermanastes*. Tal associação taxonômica é tipicamente associada a assembleias do tipo-Nama e agrupadas na biozona do Ediacarano Terminal (Bottjer & Clapham, 2006; Muscente et al., 2019; Waggoner, 2003). Contudo, dado que *C. hartmannae*, *Zuunia chimidtsereni* e *Namacalathus hermanastes* transpassam o limite Ediacarano-Cambriano (E-C) em diversas localidades, sua utilidade bioestratigráfica para caracterizar este intervalo transicional é limitada (Álvaro et al., 2020; Cai et al., 2019; Linnemann et al., 2019; Park et al., 2021b; Topper et al., 2022; Warren et al., 2023; Yang et al., 2021; Zhu et al., 2017).

De modo a superar esta limitação, proposta recente sugere um zoneamento bioestratigráfico a nível de espécie, e o uso da Zona de Intervalo de *Cloudina hartmannae*

(550-538 Ma), como marcador mais confiável para o Ediacarano terminal (Yang et al., 2021). Definida entre o primeiro *datum* de aparecimento (*First Apperance Datum* – FAD) de *C. hartmannae* e o primeiro *datum* de aparecimento de *Protohertzina anabarica*, a biozona seria também marcada pela co-ocorrência de *C. hartmannae*, *Namacalathus hermanastes* e *Sinotubulites baymatuoensis* (Yang et al., 2021). A associação parautóctona do primeiro e possivelmente dos dois últimos na FTG, e a até então não reportada ocorrência de *P. anabarica*, sugerem um contexto bioestratigráfico para o intervalo inferior a médio da unidade coerente com paleoecossistemas bentônicos típicos do Ediacarano terminal (Schiffbauer et al., 2016; Yang et al., 2021).

Entretanto, a ausência destes táxons nos últimos 16 metros da sucessão analisada, os quais caracterizam-se pelo registro do aparecimento de treptinídeos (incluindo *Treptichnus pedum*, ver anexos 1 e 2) e outras estruturas de bioturbação sugere mudanças a nível ecológico e possivelmente evolutivo (Warren et al., 2023). A presença destas estruturas predominantemente ao longo dos contatos entre fácies calcárias e siliciclásticas indica que, ao menos em escala de afloramento, sua distribuição tenha sido faciologicamente controlada. No entanto, a abundância de depósitos de **Mi** e **Mb** não bioturbados na base e na parte intermediária da FTG reforça o significado paleoecológico/evolutivo desta associação. Um argumento semelhante é válido para as mudanças verificadas no conteúdo de táxons de fósseis corporais. Dado que não são observadas variações faciológicas substanciais (e, portanto, pouca mudança no ambiente deposicional) no intervalo mais superior da unidade, um simples viés de preservação ou tafonômico não pode ser facilmente evocado para explicar sua distribuição estratigráfica. De fato, restos esqueletais de *Cloudina* e outros morfotipos esqueletais não identificados (Fig. 27A, G-J) são também observados como pavimentos ou mesmo dispersos em depósitos de **M** e **Ml** bioturbados, evidenciando a coexistência de metazoários esqueletais sésseis e escavadores de corpo mole.

Como discutido no Anexo 2, a abundância de escavações tipo-plugue (*Bergaueria* isp.), treptinídeos com padrões de sondagem inconsistente e potenciais escavações com preenchimento ativo, apresentam semelhanças com assembléias do Ediacarano terminal, em especial aquelas registradas na Namíbia e África do Sul (Cribb et al., 2019; Darroch et al., 2021; Linnemann et al., 2018; Mángano & Buatois, 2020a; Nelson et al., 2022; Turk et al., 2022b). No entanto, outras formas, incluindo aquelas atribuíveis a *Treptichnus pedum*, estruturas helicoidais tipo-*Streptichnus*, *Phycodes palmatus*, *Skolithos* e pistas

bilobadas são mais típicas da Zona de Ichnoassembléia do *Treptichnus pedum*, denotando maior complexidade no uso do substrato e afinidade com assembleias do Terraneuviano (Babcock et al., 2014; Brasier et al., 1994; Geyer & Landing, 2017; Landing et al., 2013; Mángano & Buatois, 2014a, 2020a; Peng et al., 2012).

Portanto, com base no conjunto de evidências fornecido pelo registro de icnofósseis, o intervalo superior da FTG pode ser mais parcimoniosamente posicionado em um contexto do Cambriano inferior, como já proposto por Warren et al. (2023). Essa interpretação é ainda reforçada pelas idades U-Pb SHRIMP de uma camada de cinzas recuperadas da parte inferior da sobrejacente Formação Cerro Curuzu (CCF), a qual fornece uma idade deposicional mínima de 535,7 ± 5 Ma para a FTG (Warren et al., 2023). Considerando-se então sua associação icnológica, a contiguidade vertical dos níveis bioturbados e níveis ricos em associações de *Cloudina-Namacalathus-Sinotubulites-Corumbella*, e considerando que a ocorrência de cloudinídeos ultrapassa o limite Ediacarano-Cambriano, é possível estimar a provável idade da FTG como entre ~539-536 Ma (Cai et al., 2019; Linnemann et al., 2019; Warren et al., 2023; Yang et al., 2021; Zhu et al., 2017).

CAPÍTULO 9: CONSIDERAÇÕES FINAIS

A seguir, seguem listadas as principais conclusões, advindas da integração dos dados de paleontologia sistemática, sedimentologia, bioestratigrafia, tafonomia e icnologia (estes em sua maior parte apresentados nos Anexos 1 e 2). Dados de geocronologia publicados por Warren et al. (2023), integrados aos dados de paleontologia desta tese também contribuíram para a composição das conclusões de cunho cronoestratigráfico.

1 – O registro fóssil da Formação Tagatiya Guazú apresenta diversidade taxonômica consideravelmente superior aquela até então reconhecida. Além de abundantes espécimes de *Cloudina hartmannae* (anteriormente referida como *C. lucinaoi*), os quais apresentam considerável variação morfológica, foram ainda reconhecidos dois morfotipos de cloudinídeos: *Cloudina* sp. e cf. *Zuunia chimidtsereni*. Carapaças tubulares não cloudinomórficas incluem *Corumbella werneri*, já conhecidos para a unidade, mas também *Sinotubulites* sp. e ao menos um morfotipo, com tubos de parede espessa e seguimentos anelares que não apresentam sinapomorfias típicas de *Sinotubulites* ou *Corumbella*. Curiosamente, *Namacalathus hermanastes*, apesar de localmente reconhecido em associação com outros táxons esqueletais, parece representar elementos raros na assembleia. Ainda, uma diversidade de formas esqueletais tubiformes e não-tubiformes não identificadas reforçam a diversidade morfológica e taxonômica das comunidades bentônicas esqueletais.

2 – Em adição ao registro de fósseis esqueletais, reporta-se ineditamente a ocorrência de compressões carbonificadas de vendotaeniáceas e outros potenciais morfotipos de macroalgas fósseis. Amplia-se assim, o conhecimento em termos da diversidade taxonômica do paleoecossistema representado pelo registro fóssil da unidade, trazendo informações quanto às comunidades de macroorganismos produtores primários.

3 – Detalhamento faciológico e sedimentológico em face do estudo de novas exposições de rocha anteriormente não estudadas, permitindo refinar as estimativas de espessura da unidade para aproximadamente 35 m, como também ampliar as interpretações relativas ao sistema deposicional.

4 – Neste sentido, a integração dos dados de paleontologia e sedimentologia sugerem que boa parte da sucessão dominada por fácies microbialíticas, provavelmente

se desenvolveram em zonas permanentemente alagadas da plataforma, em contexto de submaré rasa, porém em contexto de águas calmas.

5 – Em termos dos controles faciológicos e diagenéticos para a preservação e distribuição vertical e lateral das associações fósseis, a caracterização tafofaciológica sugere a interação de processos de rápido soterramento (associados a eventos episódicos de tempestade) e processos de precoce calcitização, como principais fatores responsáveis pela preservação da assembleia fóssil esqueletal. Em termos da preservação de macroalgas, reporta-se uma janela tafonômica adicional na unidade, associada a rápida sedimentação de material terrígeno, em provável contexto redutor, com o potencial de preservação de organismos de corpo mole.

6 – Reconhecimento e caracterização de estruturas de bioturbação restritas ao intervalo superior da unidade, os quais representam em sua maioria estruturas de locomoção e/ou alimentação. Ao todo foram descritos 6 icnogêneros, incluindo *Bergaueria* isp., cf. *Skolithos* isp., *Palaeophycus* isp., *Planolites* isp., *Treptichnus* isp., *Streptichnus* isp. além de estruturas de base bilobadas, referidas como rusophyciformes e escavações com padrões inconsistente, que não puderam ser acomodadas em categorias preestabelecidas.

7 – A caracterização da distribuição faciológica e estratigráfica dos fósseis e icnofósseis permitiu ainda fazer inferências quanto ao significado paleoecológico e bioestratigráfico da assembleia fóssil. A primeira sugerindo potenciais preferências por regiões protegidas da zona de submaré, com maiores batimetrias e maior estabilidade ambiental, e a segunda indicando que, ao menos o topo da unidade, deve corresponder em idade à base do Cambriano.

8 – Em termos macroevolutivos, no contexto da passagem Ediacarano-Cambriano, o registro fóssil da unidade parece refletir o caráter transicional das mudanças bióticas típicas desse intervalo. Sugere-se que a sobreposição parcial de consituintes esqueletais (representantes de estilos ecológicos tipicos do Ediacarano Terminal) e de estruturas de bioturbação (produzidas por organismos bilatérios vágeis, tipo-Cambrianos) seja indicativa de uma substituição biótica segundo modelo da dupla cunha truncada (*sensu* Linnemann et al. 2019).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allison, P.A., Briggs, D.E.G., 1991. Taphonomy of non-mineralized tissues, in: Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (Eds.), Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record. Plenum Press, New York, pp. 25–70.

Álvaro, J.J., Cortijo, I., Jensen, S., Martí, M., Palacios, T., 2020. Cloudina-microbial reef resilience to substrate instability in a Cadomian retro-arc basin of the Iberian Peninsula. Precambrian Res. 336, 105479. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.105479

Amorim, K.B., Afonso, J.W.L., Leme, J. de M., Diniz, C.Q.C., Rivera, L.C.M., Gómez-Gutiérrez, J.C., Boggiani, P.C., Trindade, R.I.F., 2020. Sedimentary facies, fossil distribution and depositional setting of the late Ediacaran Tamengo Formation (Brazil). Sedimentology 67, 3422–3450. https://doi.org/10.1111/sed.12749

Amthor, Joachim E, Grotzinger, J.P., Schröder, S., Bowring, S.A., Ramezani, J., Martin, M.W., Matter, A., 2003. Extinction of Cloudina and Namacalathus at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman. Geology 31, 431–434. https://doi.org/10.1130/0091-7613(2003)031<0431:EOCANA>2.0.CO;2

Amthor, Joachim E., Grotzinger, J.P., Schröder, S., Bowring, S.A., Ramezani, J., Martin, M.W., Matter, A., 2003. Extinction of Cloudina and Namacalathus at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman. Geology 31, 431–434. https://doi.org/10.1130/0091-7613(2003)031<0431:EOCANA>2.0.CO;2

Anderson, R.P., Tosca, N.J., Cinque, G., Frogley, M.D., Lekkas, I., Akey, A., Hughes, G.M., Bergmann, K.D., Knoll, A.H., Briggs, D.E.G., 2020. Aluminosilicate haloes preserve complex life approximately 800 million years ago. Interface Focus 10. https://doi.org/10.1098/rsfs.2020.0011

Anderson, R.P., Tosca, N.J., Gaines, R.R., Koch, N.M., Briggs, D.E.G., 2018. A mineralogical signature for Burgess Shale-type fossilization. Geology 46, 347–350. https://doi.org/10.1130/G39941.1

Anderson, R.P., Tosca, N.J., Saupe, E.E., Wade, J., Briggs, D.E.G., 2021. Early formation and taphonomic significance of kaolinite associated with Burgess Shale fossils. Geology 49, 355–359. https://doi.org/10.1130/G48067.1

Ayyat, A.M. El, 2015. Modes of origin and genetic pathways of peloids within the Duwi Formation (late Cretaceous) in Eastern and Western deserts of Egypt : A petrologic perspective. Sediment. Geol. 318, 20–39. https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2014.12.005

Babcock, L.E., Grunow, A.M., Sadowski, G.R., Leslie, S.A., 2005. Corumbella, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 220, 7–18.

https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2003.01.001

Babcock, L.E., Peng, S., Zhu, M., Xiao, S., Ahlberg, P., 2014. Proposed reassessment of the Cambrian GSSP. J. African Earth Sci. 98, 3–10. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2014.06.023

Batchelor, M.T., Burne, R. V., Henry, B.I., Li, F., Paul, J., 2018. A biofilm and organomineralisation model for the growth and limiting size of ooids. Sci. Rep. 8, 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-017-18908-4

Becker-Kerber, B., Abd Elmola, A., Zhuravlev, A., Gaucher, C., Simões, M.G., Prado, G.M.E.M., Gámez Vintaned, J.A., Fontaine, C., Lino, L.M., Ferreira Sanchez, D., Galante, D., Paim, P.S.G., Callefo, F., Kerber, G., Meunier, A., El Albani, A., 2021. Clay templates in Ediacaran vendotaeniaceans: Implications for the taphonomy of carbonaceous fossils. GSA Bull. 1–13. https://doi.org/10.1130/b36033.1

Becker-Kerber, B., Liza, M., Forancelli, A., Rudnitzki, I.D., Galante, D., Rodrigues, F., Leme, J.D.M., 2017. Ecological interactions in Cloudina from the Ediacaran of Brazil : implications for the rise of animal biomineralization. Sci. Rep. 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-017-05753-8

Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., 1985. Taphonomy ' s Contributions to Paleobiology. Paleobiology 11, 105–119.

Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley, R.G., Demathieu, G.R., Nielsen, J.A.N.K., Nielsen, K.S.S., Rindsberg, A.K., Genise, J., Mikula, R., 2006. Names for trace fossils : a uniform approach. Lethaia 39, 265–286. https://doi.org/10.1080/00241160600787890

Bottjer, D.J., Clapham, M.E., 2006. Evolutionary Paleoecology of Ediacaran Benthic Marine Animals, in: Xiao, S., Kaufman, A.J. (Eds.), Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology. Springer, Dordrecht.

Bowring, S.A., Grotzinger, J.P., Condon, D.J., Ramezani, J., Newall, M.J., Allen, P.A., 2007. Geochronologic constraints on the chronostratigraphic framework of the Neoproterozoic Huqf Supergroup, Sultanate of Oman. Am. J. Sci. 307, 1097–1145. https://doi.org/10.2475/10.2007.01

Brasier, M.D., Cowie J., Taylor, M., 1994. Decision on the Precambrian-Cambrian boundary stratotype. EPISODES 17, 3–7.

Brett, C.E., Baird, G.C., 1986. Comparative Taphonomy : A key to Paleoenvironmental Interpretation Based on Fossil Preservation. Palaois 1, 207–227.

Bromley, R.G., 1990. Trace Fossils: Biology and taphonoomy, 1st ed. Unwyn

Hyman Ltd., London.

Buatois, L.A., 2018. Treptichnus pedum and the Ediacaran-Cambrian boundary: Significance and caveats. Geol. Mag. 155, 174–180. https://doi.org/10.1017/S0016756817000656

Buatois, L.A., Gabriela Mángano, M., 2013. Ichnodiversity and Ichnodisparity: significance and caveats. Lethaia 46, 281–292. https://doi.org/10.1111/let.12018

Buatois, L.A., Gingras, M.K., MacEachern, J., Mangano, M.G., Zonneveld, J.-P., Pemberton, S.G., 2005. Colonization of Brackish-Water Systems through Time : Evidence from the Trace-Fossil Record. Palaios 20, 321–347. https://doi.org/10.2110/palo.2004.p04-32

Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2016. Ediacaran ecosystems and the dawn of animals, in: The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. Springer, Dordrecht, pp. 27–72.

Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2011. The Trace-Fossil Record of Organism–Matground Interactions in Space and Time. Microbial mats in siliciclastic sediments. SEPM Spec Pub 15–28. https://doi.org/10.2110/sepmsp.101.015

Buatois, L.A., Wisshak, M., Wilson, M.A., Mángano, M.G., 2017. Categories of architectural designs in trace fossils: A measure of ichnodisparity. Earth-Science Rev. 164, 102–181. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.009

Budd, G.E., Jensen, S., 2017. The origin of the animals and a 'Savannah' hypothesis for early bilaterian evolution. Biol. Rev. 92, 446–473. https://doi.org/10.1111/brv.12239

Butterfield, N.J., 2003. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion. Integr. Comp. Biol. 43, 166–177. https://doi.org/10.1093/icb/43.1.166

Butterfield, N.J., 1995. Secular distribution of Burgess-Shale-type preservation. Lethaia 28, 1–13. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1995.tb01587.x

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 Res. 298, 146–156. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.016

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 Res. 25, 1008–1018. https://doi.org/10.1016/j.gr.2012.12.027

Cai, Y., Hua, H., Xiao, S., Schiffbauer, J.D., Li, P., 2010. Biostratinomy of the late

Ediacaran pyritized Gaojiashan Lagerstätte from Southern Shaanxi, South China: Importance of event deposits. Palaios 25, 487–506. https://doi.org/10.2110/palo.2009.p09-133r

Cai, Y., Hua, H., Zhang, X., 2013. Tube construction and life mode of the late Ediacaran tubular fossil Gaojiashania cyclus from the Gaojiashan Lagerstätte. Precambrian Res. 224, 255–267. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2012.09.022

Cai, Y., Schiffbauer, J.D., Hua, H., Xiao, S., 2011. Morphology and paleoecology of the late Ediacaran tubular fossil Conotubus hemiannulatus from the Gaojiashan Lagerstätte of southern Shaanxi Province , South China. Precambrian Res. 191, 46–57. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2011.09.002

Cai, Y., Xiao, S., Hua, H., Yuan, X., 2015. New material of the biomineralizing tubular fossil Sinotubulites from the late Ediacaran Dengying Formation , South China. Precambrian Res. 261, 12–24. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2015.02.002

Cai, Y., Xiao, S., Li, G., Hua, H., 2019. Diverse biomineralizing animals in the terminal Ediacaran Period herald the Cambrian explosion. Geology 47, 380–384. https://doi.org/10.1130/G45949.1

Campanha, G.A. da C., Warren, L., Boggiani, P.C., Grohmann, C.H., Cáceres, A.A., 2010. Structural analysis of the Itapucumí Group in the Vallemí region, northern Paraguay: Evidence of a new Brasiliano/Pan-African mobile belt. J. South Am. Earth Sci. 30, 1–11. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2010.04.001

Carbone, C., Narbonne, G.M., 2014. When Life Got Smart: The Evolution of Behavioral Complexity Through the Ediacaran and Early Cambrian of NW Canada. J. Paleontol. 88, 309–330. https://doi.org/10.1666/13-066

Carbone, C.A., Narbonne, G.M., Macdonald, F.A., Boag, T.H., 2015. New Ediacaran fossils from the uppermost Blue fl ower Formation , northwest Canada : disentangling biostratigraphy and paleoecology. J. Paleontol. 89, 281–291. https://doi.org/10.1017/jpa.2014.25

Chafetz, H.S., 1986. Marine peloids: A product of bacterially induced precipitation of calcite. J. Sediment. Petrol. 56, 812–817.

Chen, Z., Bengston, S., Zhou, C.M., Hua, H., Yue, Z., 2008. Tube structure and original composition of Sinotubulites: shelly fossils from the late Neoproterozoic in southern Shaanxi, China. Lethaia 41, 37–45. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2007.00040.x

Chen, Z., Zhou, C., Xiao, S., Wang, W., Guan, C., Hua, H., Yuan, X., 2014. New

Ediacara fossils preserved in marine limestone and their ecological implications. Sci. Rep. 4, 1–10. https://doi.org/10.1038/srep04180

Coniglio, M., James, N.P., 1985. Calcified algae as sediment contributors to early Paleozoic limestones: Evidence from deep-water sediments of the Cow Head Group, Western Newfoundland. J. Sediment. Petrol. 55, 746–754.

Cortijo, I., Cai, Y., Hua, H., Schiffbauer, J.D., Xiao, S., 2015. Life history and autecology of an Ediacaran index fossil: Development and dispersal of Cloudina. Gondwana Res. 28, 419–424. https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.05.001

Cortijo, I., Mus, M.M., Jensen, S., Palacios, T., 2010. A new species of Cloudina from the terminal Ediacaran of Spain. Precambrian Res. 176, 1–10. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2009.10.010

Cribb, Alison T., Kenchington, C.G., Koester, B., Gibson, B.M., Boag, T.H., Racicot, R.A., Mocke, H., Laflamme, M., Darroch, S.A.F., 2019. Increase in metazoan ecosystem engineering prior to the Ediacaran–Cambrian boundary in the Nama Group, Namibia. R. Soc. Open Sci. 6. https://doi.org/10.1098/rsos.190548

Cribb, Alison T, Kenchington, C.G., Koester, B., Gibson, B.M., Boag, T.H., Racicot, R.A., Mocke, H., Laflamme, M., Darroch, S.A.F., 2019. Increase in metazoan ecosystem engineering prior to the Ediacaran – Cambrian boundary in the Nama Group , Namibia. R. Soc. open Sci. 6, 1–12. https://doi.org/10.1098/rsos.190548

Crimes, T.P., 1975. The production and preservation of trilobite resting and furrowing traces. Lethaia 8, 35–48. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1975.tb00914.x

Darroch, S.A.F., Boag, T.H., Racicot, R.A., Tweedt, S.M., Mason, S.J., Erwin, D.H., Laflamme, M., 2016. A mixed Ediacaran-metazoan assemblage from the Zaris Sub-basin , Namibia. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 459, 198–208. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.07.003

Darroch, S.A.F., Cribb, A.T., Buatois, L.A., Germs, G.J.B., Kenchington, C.G., Smith, E.F., Mocke, H., Neil, G.R.O., Schiffbauer, J.D., Maloney, K.M., Racicot, R.A., Turk, K.A., Gibson, B.M., Almond, J., Koester, B., Boag, T.H., Tweedt, S.M., Laflamme, M., 2021. The trace fossil record of the Nama Group , Namibia : Exploring the terminal Ediacaran roots of the Cambrian explosion. Earth-Science Rev. 212, 103435. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103435

Desjardins, P.R., Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2012. Tidal Flats and Subtidal Sand Bodies, Developments in Sedimentology.

https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53813-0.00018-6

Desjardins, P.R., Gabriela Mángano, M., Buatois, L.A., Pratt, B.R., 2010. Skolithos pipe rock and associated ichnofabrics from the southern Rocky Mountains, Canada: Colonization trends and environmental controls in an early Cambrian sand-sheet complex. Lethaia 43, 507–528. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2009.00214.x

Diniz, C.Q.C., Leme, J.D.M., Boggiani, P.C., 2021. New Species of Macroalgae from Tamengo Formation, Ediacaran, Brazil. Front. Earth Sci. 9, 1–11. https://doi.org/10.3389/feart.2021.748876

Dornbos, S.Q., Oji, T., Kanayama, A., Gonchigdorj, S., 2016. A new Burgess Shale-type deposit from the Ediacaran of western Mongolia. Sci. Rep. 6, 1–5. https://doi.org/10.1038/srep23438

Droser, M.L., Gehling, J.G., 2008. Synchronous aggregate growth in an abundant new ediacaran tubular organism. Science (80-.). 319, 1660–1662. https://doi.org/10.1126/science.1152595

Ebbestad, J.O.R., Hybertsen, F., Högström, A.E.S., Jensen, S., Palacios, T., Taylor, W.L., Agi, H., 2021. Distribution and correlation of Sabellidites cambriensis (Annelida?) in the basal Cambrian on Baltica. Geol. Mag. 1–22. https://doi.org/10.1017/S0016756821001187 Received:

Ellis, J., Cummings, V., Hewitt, J., Thrush, S., Norkko, A., 2002. Determining effects of suspended sediment on condition of a suspension feeding bivalve (Atrina zelandica): Results of a survey, a laboratory experiment and a field transplant experiment. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 267, 147–174. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00355-0

Evans, S.D., Diamond, C.W., Droser, M.L., Lyons, T.W., 2018. Dynamic oxygen and coupled biological and ecological innovation during the second wave of the Ediacara Biota. Emerg. Top. Life Sci. 2, 223–233. https://doi.org/10.1042/ETLS20170148

Gaines, R.R., 2014. Burgess Shale-type Preservation and its Distribution in Space and Time. Paleontol. Soc. Pap. 20, 123–146. https://doi.org/10.1017/s1089332600002837

Geyer, G., Landing, E.D., 2017. The Precambrian – Phanerozoic and Ediacaran – Cambrian boundaries : a historical approach to a dilemma, in: Brasier, M.D., McIlroy, D., Mcloughlin, N. (Eds.), Earth System Evolution and Early Life: A Celebration of the Work of Martin Brasier. Geological Society, London, pp. 311–349.

Gingras, M.K., McEachern, J.A., 2012. Tidal Ichnology of Shallow-Water Clastic Settings, in: Davies, R.A., Dalrymple, R.W. (Eds.), Principles of Tidal

Sedimentology. Springer Science & Business Media, pp. 57–77. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0123-6

Ginsburg, R.N., Planavsky, N.J., 2008. Diversity of bahamian microbialite substrates. Mod. Approaches Solid Earth Sci. 4, 177–195. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8306-8_6

Glaessner, M.F., 1976. Early Phanerozoic annelid worms and their geological and biological significance. J. Geol. Soc. London 132, 259–275.

Grant, S.W.F., 1990. Shell structure and distribution of Cloudina, a potential index fossil for terminal Proterozoic. Am. J. Sci. 290A, 261–294.

Grotzinger, J.P., Bowring, S.A., Saylor, B.Z., Kaufman, A.J., 1995. Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution. Science (80-.). 270. https://doi.org/10.1126/science.270.5236.598

Grotzinger, J.P., James, N.P., 2000. Precambrian Carbonates: Evolution of Understanding, in: Carbonate Sedimentation and Diagenesis in the Evolving Precambrian World. SEPM special publication, pp. 3–20. https://doi.org/10.2110/pec.00.67.0003

Grotzinger, J.P., Watters, W.A., Knoll, A.H., 2000. Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group , Namibia. Paleobiology 26, 334–359.

Hammersburg, S.R., Hasiotis, S.T., Robinson, R.A., 2018. Ichnotaxonomy of the Cambrian Spence Shale Member of the Langston Formation, Wellsville Mountains, Northern Utah, USA. Paleontol. Contrib. 20, 1–66.

Han, J., Cai, Y., Schiffbauer, J.D., Hua, H., Wang, X., Yang, X., Uesugi, K., Komiya, T., Sun, J., 2017. A Cloudina-like fossil with evidence of asexual reproduction from the lowest Cambrian , South China. Geol. Mag. 154, 1294–1305. https://doi.org/10.1017/S0016756816001187

Harper, B.B., Puga-Bernabe, A., Droxler, A.W., Webster, J.M., Gischler, E., Tiwari, M., Lado-insua, T., Thomas, A.L., Morgan, S., Jovane, L., Rôhl, U., 2015. Mixed carbonate-siliciclastic sedimentation along the Great Barrier Reef upper slope: a challenge of the reciprocal sedimentaion model. J. Sediment. Res. 85, 1019–1036.

Harris, P.M., Saller, A.H., 1999. Subsurface expression of the Capitan depositional system and implications for hydrocarbon reservoirs, Northeastern Delaware Basin, in: Saller, A.H., Harris, P.M., Kirkland, B.L., Mazzullo, S.J. (Eds.), Geological Framework of the Capitan Reef. SEPM special publication, Tulsa, Oklahoma, pp. 37–49. https://doi.org/10.2110/pec.99.65.0037

Hodgin, E.B., Nelson, L.L., Wall, C.J., Barrón-díaz, A.J., Webb, L.C., Schmitz, M.D., Fike, D.A., Hagadorn, J.W., Smith, E.F., 2021. A link between rift-related volcanism and end-Ediacaran extinction ? Integrated chemostratigraphy , biostratigraphy , and U-Pb geochronology from Sonora , Mexico 49, 115–119.

Hua, H., Chen, Z., Yuan, X., Zhang, L., Xiao, S., 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal Cloudina. Geology 277–280. https://doi.org/10.1130/G21198.1

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. https://doi.org/10.1669/0883-1351(2003)018<0454:BICSCP>2.0.CO;2

Jahnert, R.J., Collins, L.B., 2013. Controls on microbial activity and tidal flat evolution in Shark Bay, Western Australia. Sedimentology 60, 1071–1099. https://doi.org/10.1111/sed.12023

Jahnert, R.J., Collins, L.B., 2012. Characteristics, distribution and morphogenesis of subtidal microbial systems in Shark Bay, Australia. Mar. Geol. 303–306, 115–136. https://doi.org/10.1016/j.margeo.2012.02.009

Jahnert, R.J., Collins, L.B., 2011. Significance of subtidal microbialites in sharkbay. Mar. Geol. 286, 106–111.

Jensen, S., 1997. Trace fossils from the Lower Cambrian Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone, south-central Sweden. Foss. Strat. 42, 1–110.

Jensen, S., 1989. Predation by early Cambrian trilobites on infaunal worms - evidence from the Swedish Mickwitzia Sandstone. Lethaia 23, 29–42.

Jensen, S., Mens, K., 2001. Trace fossils Didymaulichnus cf. tirasensis and Monomorphichnus isp. from the Estonian Lower Cambrian, with a discussion on the early Cambrian ichnocoenoses of Baltica, in: Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology. Estonian Academy Publishers, pp. 75–85.

Jensen, S., Runnegar, B.N., 2005. A complex trace fossil from the Spitskop Member (terminal Ediacaran–? Lower Cambrian) of southern Namibia. Geol. Mag. 142, 561–569. https://doi.org/10.1017/S0016756805000853

Jensen, S., Runnergar, B.N., 2005. A complex trace fossil from the Spitskop Member (terminal Ediacaran-? Lower Cambrian) of southern Namibia. Geol. Mag. 142, 561–569. https://doi.org/10.1017/S0016756805000853

Jensen, S., Saylor, B.Z., Gehling, J.G., Germs, G.J.B., 2000. Complex trace fossils from the terminal Proterozoic of Namibia. Geology 28, 143–146.

Kazmierczak, J., Goldring, R., 1978. Subtidal flat-pebble conglomerate from the Upper Devonian of Poland: a multiprovenant high-energy product. Geol. Mag. 115, 359–366.

Kerans, C., Tinker, S.W., 1997. Sequence stratigraphy and characterization of carbonate reservoirs. SEPM, Tulsa, Oklahoma.

Kesidis, G., Budd, G.E., Oren, S., 2018. An intermittent mode of formation for the trace fossil Cruziana as a serial repetition of Rusophycus : the case of Cruziana tenella (Linnarsson 1871) Description of Cruziana tenella Cruziana tenella is a small bilobed trace fossil that. https://doi.org/10.1111/let.12303

Kesidis, G., Slater, B.J., Jensen, S., Budd, G.E., 2019. Caught in the act: Priapulid burrowers in early Cambrian substrates. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 286, 1–8. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2505

Kicklighter, C.E., Hay, M.E., 2007. To avoid or deter : interactions among defensive and escape strategies in sabellid worms. Behav. Ecol. 151, 161–173. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0567-0

Kirtley, D. V, Tanner, W.F., 1968. Sabellarid worms: Builders of major reef type. J. Sediment. Petrol. 38, 1–6.

Knaust, D., Thomas, R.D.K., Curran, H.A., 2018. Skolithos linearis Haldeman, 1840 at its early Cambrian type locality, Chickies Rock, Pennsylvania: Analysis and designation of a neotype. Earth-Science Rev. 185, 15–31. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.05.009

Knoll, A.H., 2003. Biomineralization and Evolutionary History. Rev. Mineral. Geochemistry 54, 329–356.

Laflamme, M., Darroch, S.A.F., Tweedt, S.M., Peterson, K.J., Erwin, D.H., 2013. The end of the Ediacara biota: Extinction , biotic replacement, or Cheshire Cat ? Gondwana Res. 23, 558–573.

Laing, B., Laing, B.A., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Narbonne, G.M., 2018. Gyrolithes from the Ediacaran-Cambrian boundary section in Fortune Head , Newfoundland , Canada : Exploring the onset of complex burrowing Palaeogeography , Palaeoclimatology , Palaeoecology Gyrolithes from the Ediacaran-Cambrian boundary section in Fortu. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 0–1. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.01.010

Landing, E., Geyer, G., Brasier, M.D., Bowring, S.A., 2013. Cambrian Evolutionary Radiation : Context , correlation , and chronostratigraphy — Overcoming deficiencies of the first appearance datum (FAD) concept. Earth Sci. Rev. 123, 133–172. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2013.03.008

Landing, E.D., Myrow, P., Benus, A.P., Narbonne, G.M., 1989. The Placentian Series: Appearance of the oldest skeletalized faunas in Southern Newfoundland. J. Paleontol. 63, 739–769.

Lasemi, Y., Jahani, D., Amin-Rasouli, H., Lasemi, Z., 2012. Ancient Carbonate Tidalites, in: Davies, R.A., Dalrymple, R.W. (Eds.), Principles of Tidal Sedimentology. Springer Science & Business Media, pp. 1–621. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0123-6

Lawrence, D., 1971. The nature and structure of paleoecology. J. Paleontol. 45, 593–607.

Lendzion, K., 1986. Sedimentation of the Vendian-Cambrian marine sequence, POland. Geol. Mag. 123, 361–365.

Linnemann, U., Ovtcharova, M., Schaltegger, U., Gärtner, A., Hautmann, M., Geyer, G., Rich, T., Plessen, B., Hofmann, M., Zieger, J., Krause, R., Kriesfeld, L., Smith, J., 2018. New high - resolution age data from the Ediacaran – Cambrian boundary indicate rapid , ecologically driven onset of the Cambrian explosion. Terra Nov. 1–10. https://doi.org/10.1111/ter.12368

Linnemann, U., Ovtcharova, M., Schaltegger, U., Gärtner, A., Hautmann, M., Geyer, G., Vickers-Rich, P., Rich, T., Plessen, B., Hofmann, M., Zieger, J., Krause, R., Kriesfeld, L., Smith, J., 2019. New high-resolution age data from the Ediacaran–Cambrian boundary indicate rapid, ecologically driven onset of the Cambrian explosion. Terra Nov. 31, 49–58. https://doi.org/10.1111/ter.12368

Maloof, A.C., Porter, S.M., Moore, J.L., Dudás, F.Ö., Bowring, S.A., Higgins, J.A., Fike, D.A., Eddy, M.P., 2010. The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change. GSA Bull. 122, 1731–1774. https://doi.org/10.1130/B30346.1

Mangano, M.G., Buatois, L.A., 2014. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran-Cambrian transition : Evolutionary geobiological feedbacks Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran − Cambrian transitio. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0038

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2020a. The rise and early evolution of animals: where do we stand from a trace-fossil perspective? Interface Focus 10. https://doi.org/10.1098/rsfs.2019.0103

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2020b. The rise and early evolution of animals: where do we stand from a trace-fossil perspective? Interface Focus 10, 20190103. https://doi.org/10.1098/rsfs.2019.0103

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2017. The Cambrian revolutions: Trace-fossil record, timing, links and geobiological impact. Earth-Science Rev. 173, 96–108. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.08.009

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2015. The Trace-fossil Record of Tidal Flats Through the Phanerozoic : Evolutionary Innovations and Faunal Turnover. ICHNIA III 9, 157–177.

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2014a. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran-Cambrian transition: Evolutionary and geobiological feedbacks. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 281. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0038

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2014b. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran – Cambrian transition : evolutionary and geobiological feedbacks. Proc. R. Soc. B 281. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0038

Mángano, M.G., Buatois, L.A., MacNaughton, R.B., Jensen, S., Gougeon, R., Marcos, A., Meek, D., Piñuela, L., García-Ramos, J.C., 2022. The Psammichnites-Taphrhelminthopsis conundrum: Implications for Calibrating the Cambrian explosion. Earth-Science Rev. 227, 103971. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.103971

Martinsson, A., 1965. Aspects of a Middle Cambrian Thanatotope on Öland. Geol. Föreningen i Stock. Förhandlingar 87, 181–230. https://doi.org/10.1080/11035896509448903

Martynov, A.V., Korshunova, T.A., 2022. Renewed perspectives on the sedentary-pelagic last common bilaterian ancestor. Contrib. to Zool. 91, 285–352. https://doi.org/10.1163/18759866-bja10034

McIlroy, D., Brasier, M.D., 2016. Ichnological evidence for the Cambrian explosion in the Ediacaran to Cambrian succession of Tanafjord, Finnmark, northern Norway. Geol. Soc. Spec. Publ. 448, 351–368. https://doi.org/10.1144/SP448.7

Merz, R., 1984. Self-Generated versus Environmentally Produced Feeding Currents : A Comparison for the Sabellid Polychaete Eudistylia vancouveri. Biol. Bull. 167, 200–2009. https://doi.org/10.2307/1541348

Merz, R.A., 2015. Textures and traction how tube-dwelling polychaetes get a leg up. Invertebr. Biol. 134, 61–77.

Miller, M.F., Smail, S.E., 1997. A Semiquantitative Field Method for Evaluating Bioturbation on Bedding Planes. Palaios 12, 391–396.

Min, X., Hua, H., Cai, Y., Sun, B., 2019a. Asexual reproduction of tubular fossils

in the terminal Neoproterozoic Dengying Formation, South China. Precambrian Res. 322, 18–23. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.12.009

Min, X., Hua, H., Liu, L., Sun, B., Cui, Z., Jiang, T., 2019b. Phosphatized Epiphyton from the terminal Neoproterozoic and its signi fi cance. Precambrian Res. 331, 105358. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.105358

Minter, N.J., Buatois, Luis A, Mángano, M.G., 2016. The Conceptual and Methodological Tools of Ichnology The Conceptual and Methodological Tools of Ichnology, in: Mángano, M.G., Buatois, Luis Alberto (Eds.), The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. Springer Science & Business Media Dordrecht, pp. 1–26. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9600-2

Moczydłowska, M., Westall, F., Foucher, F., 2014. Microstructure and Biogeochemistry of the Organically Preserved Ediacaran Metazoan Sabellidites. J. Paleontol. 88, 224–239. https://doi.org/10.1666/13-003

Morris, S.C., 2006. Darwin's dilemma: The realities of the Cambrian "explosion." Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 361, 1069–1083. https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1846

Murdock, D.J.E., 2020. The ' biomineralization toolkit ' and the origin of animal skeletons. Biol. Rev. 44. https://doi.org/10.1111/brv.12614

Muscente, A.D., Bykova, N., Boag, T.H., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Eleish, A., Prabhu, A., Pan, F., Meyer, M.B., Schiffbauer, J.D., Fox, P., Hazen, R.M., Knoll, A.H., 2019. Ediacaran biozones identified with network analysis provide evidence for pulsed extinctions of early complex life. Nat. Commun. 10, 1–15. https://doi.org/10.1038/s41467-019-08837-3

Narbonne, G.M., Aitken, J.D., 1990. Ediacaran fossils from the Sekwi Brook area, Mackenzie Mountains, northwestern Canada. Paleontology 33, 945–980.

Nelson, L.L., Ramezani, J., Almond, J.E., Darroch, S.A.F., Taylor, W.L., Brenner, D.C., Furey, R.P., Turner, M., Smith, E.F., 2022. Pushing the boundary : A calibrated Ediacaran-Cambrian stratigraphic record from the Nama Group in northwestern Republic of South Africa. Earth Planet. Sci. Lett. 580, 117396. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2022.117396

Neto de Carvalho, C., Paredes, R., 2023. The possible actiniarian sea anemone burrow Bergaueria hemispherica from the Pliensbachian (Lower Jurassic) of the Lusitanian Basin (Central Portugal) . Geol. Soc. London, Spec. Publ. 522. https://doi.org/10.1144/sp522-2022-7

Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T., Krumbein, W.E., 2001. Microbially induced sedimentary structures indicating climatological, Hydrological and depositional conditions within recent and pleistocene coastal facies zones (Southern Tunisia). Facies 44, 23–30. https://doi.org/10.1007/BF02668164

Oliveira, R.S. de, Nogueira, A.C.R., Romero, G.R., Truckenbrodt, W., da Silva Bandeira, J.C., 2019. Ediacaran ramp depositional model of the Tamengo Formation, Brazil. J. South Am. Earth Sci. 96. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102348

Osés, G.L., Romero, R., Pfeiffer, F., Alves, L., Wood, R., Romero, G.R., 2022. Ediacaran Corumbella has a cataphract calcareous skeleton with controlled biomineralization skeleton with controlled biomineralization. iScience 25, 1–18. https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105676

Osgood, R.G., 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. Paleontogra. Amer. 41, 281–444.

Pacheco, M.L.A.F., Galante, D., Rodrigues, F., De, J., 2015. Insights into the Skeletonization , Lifestyle , and Affinity of the Unusual Ediacaran Fossil Corumbella. PLoS One 10, 1–19. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114219

Park, T.S., Jung, J., Lee, M., Lee, S., Zhen, Y.Y., Hua, H., Warren, L. V, Hughes, N.C., 2021a. Enduring evolutionary embellishment of cloudinids in the Cambrian. R. Soc. open Sci. 8. https://doi.org/10.1098/rsos.210829

Park, T.S., Jung, J., Lee, M., Lee, S., Zhen, Y.Y., Hua, H., Warren, L. V, Hughes, N.C., 2021b. Enduring evolutionary embellishment of cloudinids in the Cambrian. Royal 8, 1–12. https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rsos.210829

Pemberton, S.G., Frey, R.W., 1984. Quantitative methods in ichnology: spatial distribution among populations. Lethaia 17, 33–49. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1984.tb00663.x

Pemberton, S.G., Frey, R.W., 1982. Trace fossil nomenclature and the Planolites-Palaeophycus dilemma. J. Paleontol. 56, 843–881.

Peng, S., Babcock, L.E., Cooper, R.A., 2012. The Cambrian Period, in: Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M., Ogg, G. (Eds.), The Geologic Time Scale. Elsevier, pp. 437–488. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59425-9.00019-6

Penny, A.M., Wood, R., Curtis, A., Bowyer, F., Tostevin, R., 2014. Ediacaran metazoan reefs from the Nama Group, Namibia. Science (80-.). 344, 1504–1507.

Penny, A.M., Wood, R.A., Zhuravlev, A.Y., Bowyer, A.C.F., Tostevin, R., 2016. Intraspecific variation in an Ediacaran skeletal metazoan : Namacalathus

from the Nama Group , Namibia. Geobiology 1–13. https://doi.org/10.1111/gbi.12205

Peters, S.E., Gaines, R.R., 2012. Formation of the ' Great Unconformity' as a trigger for the Cambrian explosion. Nature 484, 363–366. https://doi.org/10.1038/nature10969

Petrov, P.Y., 2016. Molar Tooth Structures and Origin of Peloids in Proterozoic Carbonate Platforms (Middle Riphean of the Turukhansk Uplift , Siberia). Lithol. Miner. Resour. 51, 290–309. https://doi.org/10.1134/S0024490216040064

Poschmann, M., 2015. The corkscrew-shaped trace fossil Helicodromites Berger, 1957, from Rhenish Lower Devonian shallow-marine facies (Upper Emsian; SW Germany). Palaontologische Zeitschrift 89, 635–643. https://doi.org/10.1007/s12542-014-0232-6

Pratt, B.R., James, N.P., Cowan, C.A., 1992. Peritidal carbonates, in: Facies Models: Response to Sea Level Change. pp. 303–322.

Sappenfield, A., Droser, M.L., Gehling, J.G., 2011. Problematica, trace fossils, and tubes within the Ediacara Member (South Australia): Redefining the Ediacaran trace fossil record one tube at a time. J. Paleontol. 85, 256–265.

Schiffbauer, J.D., Huntley, J.W., O'Neil, G.R., Darroch, S.A.F., Laflamme, M., Cai, Y., 2016. The Latest Ediacaran Wormworld Fauna: Setting the Ecological Stage for the Cambrian Explosion. GSA Today 26, 4–11. https://doi.org/10.1130/GSATG265A.1

Schiffbauer, J.D., Selly, T., Jacquet, S.M., Merz, R.A., Nelson, L.L., Strange, M.A., Cai, Y., Smith, E.F., 2020. Discovery of bilaterian-type through-guts in cloudinomorphs from the terminal Ediacaran Period. Nat. Commun. 11, 1–12. https://doi.org/10.1038/s41467-019-13882-z

Schlager, W., Ginsburg, R.N., 1981. Bahama carbonate platforms - The deep and the past. Mar. Geol. 44, 1–24.

Seilacher, A., 2007. Trace Fossil Analysis. Springer Berlin Heidelberg, New York.

Seilacher, A., 1999. Biomat-related lifestyles in the Precambrian. Palaios 14, 86–93. https://doi.org/10.2307/3515363

Seilacher, A., 1960. Lebensspuren als leitfossilien. Geol. Rundschau 49, 41–50.

Seilacher, A., Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2005. Trace fossils in the Ediacaran – Cambrian transition : Behavioral diversification , ecological turnover and environmental shift. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 227, 323–356. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.06.003

Seilacher, A., Pflügger, F., 1994. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution, in: Krumbein, W.E., Paterson, D.M., Stal, L.J. (Eds.), Biostabilization of Sediments. Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität, Oldenburg, pp. 97–105.

Selly, T., Schiffbauer, J.D., Jacquet, S.M., Smith, E.F., Nelson, L.L., Andreasen, B.D., Huntley, J.W., Strange, M.A., O'Neil, G.R., Thater, C.A., Bykova, N., Steiner, M., Yang, B., Cai, Y., 2019. A new cloudinid fossil assemblage from the terminal Ediacaran of Nevada, USA. J. Syst. Palaeontol. 18, 357–379. https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1623333

Sevillano, A., Bádenas, B., Rosales, I., Barnolas, A., Lópes-García, J.M., 2020. Orbital cycles, differential subsidence and internal factors controlling the high-frequency sequence architecture in a Sinemurian shallow carbonate platform (Mallorca Island, Spain). Sediment. Geol. 407, 1–20.

Shahkarami, S., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Hagadorn, J.W., Almond, J., 2020. The Ediacaran–Cambrian boundary: Evaluating stratigraphic completeness and the Great Unconformity. Precambrian Res. 345, 105721. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2020.105721

Shore, A., Wood, R., 2021. Environmental and diagenetic controls on the morphology and calcification of the Ediacaran metazoan Cloudina. Sci. Rep. 22, 1–13. https://doi.org/10.1038/s41598-021-90768-5

Shore, A., Wood, R., Curtis, A., Bowyer, F., 2020. Multiple branching and attachment structures in cloudinomorphs, Nama Group, Namibia. Geology 48, 877–881. https://doi.org/10.1130/G47447.1

Shumway, S.E., Frank, D.M., Ewart, L.M., Ward, J.E., 2003. Effect of yellow loess on clearance rate in seven species of benthic, filter-feeding invertebrates. Aquac. Res. 34, 1391–1402. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2003.00958.x

Skompski, S., Łuczyński, P., Drygant, D., Kozłowski, W., 2008. High-energy sedimentary events in lagoonal successions of the Upper Silurian of Podolia, Ukraine. Facies 54, 277–296. https://doi.org/10.1007/s10347-007-0133-1

Speyer, S.E., Brett, C.E., 1991. Taphofacies controls: Background and episodic processes in fossil assemblage preservation, in: Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (Eds.), Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record. Plenum Press, New York and London, pp. 501–544.

Suosaari, E.P., Reid, R.P., Mercadier, C., Vitek, B.E., Oehlert, A.M., Stolz, J.F., Giusfredi, P.E., Eberli, G.P., 2022. The microbial carbonate factory of Hamelin Pool , Shark Bay , Western Australia. Sci. Rep. 12, 1–12. https://doi.org/10.1038/s41598-022-16651-z

Suosaari, E.P., Reid, R.P., Oehlert, A.M., Playford, P.E., Steffensen, C.K., Andres, M.S., Suosaari, G. V, Milano, G.R., Eberli, G.P., 2019. Stromatolite provinces of Hamelin Pool: Physiographic controls on stromatolites and associated lithofacies. J. Sediment. Petrol. 89, 207–226.

Tarhan, L.G., Hughes, N.C., Myrow, P.M., Bhargava, O.N., Ahluwalia, A.D., Kudryavtsev, A.B., 2014. Precambrian-Cambrian boundary interval occurrence and form of the enigmatic tubular body fossil Shaanxilithes ningqiangensis from the Lesser Himalaya of India. Palaeontology 57, 283–298. https://doi.org/10.1111/pala.12066

Taylor, A.M., Goldring, R., 1993. Description and analysis of bioturbation and ichnofabric. J. - Geol. Soc. 150, 141–148. https://doi.org/10.1144/gsjgs.150.1.0141

Topper, T., Betts, M.J., Dorjnamjaa, D., Li, G., Li, L., Altanshagai, G., Enkhbaatar, B., Skovsted, C.B., 2022. Locating the BACE of the Cambrian : Bayan Gol in southwestern Mongolia and global correlation of the Ediacaran – Cambrian boundary. Earth-Science Rev. 229, 104017. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.104017

Tostevin, R., Wood, R.A., Shields, G.A., Poulton, S.W., Guilbaud, R., Bowyer, F., Penny, A.M., He, T., Curtis, A., Hoffmann, K.H., Clarkson, M.O., 2016. Low-oxygen waters limited habitable space for early animals. Nat. Commun. 1–9. https://doi.org/10.1038/ncomms12818

Tucker, M.E., 1985. Shallow-marine carbonate facies and facies models. Sedimentol. Recent Dev. Appl. Asp. 147–169. https://doi.org/10.1144/gsl.sp.1985.018.01.08

Turk, K.A., Maloney, K.M., La, M., Darroch, S.A.F., 2022a. Paleontology and ichnology of the late Ediacaran Nasep – Huns transition (Nama Group, southern Namibia). J. Paleontol. 96, 753–769. https://doi.org/10.1017/jpa.2022.31

Turk, K.A., Maloney, K.M., Laflamme, M., Darroch, S.A.F., 2022b. Paleontology and ichnology of the late Ediacaran Nasep – Huns transition (Nama Group, southern Namibia). J. Paleontol. 1–17. https://doi.org/10.1017/jpa.2022.31

Van Iten, H., Leme, J.M., Pacheco, M.L., Simoes, M.G., Fairchild, T.R., Rodrigues, F., Galante, D., Boggiani, P.C., Marques, A.C., 2016. Origin and early diversification of the phylum Cnidaria: key macrofossils from the Ediacaran System of North and South America, in: Goffredo, S., Dubinsky, Z. (Eds.), The Cnidaria , Past , Present and Future - The World of Medusa and Her Sisters. Springer, pp. 31–40. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4

Vannier, J., Calandra, I., Gaillard, C., Zylińska, A., 2010. Priapulid worms : Pioneer horizontal burrowers at the Precambrian- Cambrian boundary. Geology 38, 711–714. https://doi.org/10.1130/G30829.1

Varejão, F.G., Warren, L.V., Simões, M.G., Cerri, R.I., Alessandretti, L., Santos, M.G.M., Assine, M.L., 2022. Evaluation of distinct soft-sediment deformation triggers in mixed carbonate-siliciclastic systems : Lessons from the Brazilian Pre-Salt analogue Crato Formation (Araripe Basin , NE Brazil). Mar. Pet. Geol. 140, 1–21. https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2022.105673

Vidal, G., Palacios, T., Gámez-Vintaned, J.A., Balda, M.A.D., Grant, S.W.F., 1994. Neoproterozoic-early Cambrian geology and palaeontology of Iberia. Geol. Mag. 131, 729–765. https://doi.org/10.1017/S001675680001284X

Vinn, O., Zatoń, M., 2012. Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomineralized organism Cloudina (Ediacaran): Structural and ontogenetic evidences. Carnets Geol. 03, 39–47. https://doi.org/10.4267/2042/46095

Waggoner, B., 2003. The Ediacaran Biotas in Space and Time. Integr. Comp. Biol. 113, 104–113.

Walde, D.H., Weber, B., Erdtmann, B.-D., Steiner, M., 2019. Taphonomy of Corumbella werneri from the Ediacaran of Brazil : sinotubulitid tube or conulariid test? Alcheringa An Australas. J. Palaeontol. 43, 335–350. https://doi.org/10.1080/03115518.2019.1615551

Wan, B., Tang, Q., Pang, K., Wang, X., Bao, Z., Meng, F., 2019. Repositioning the Great Unconformity at the southeastern margin of the North China Craton. Precambrian Res. 324, 1–17. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.01.014

Wang, X., Zhang, X., Zhang, Y., Cui, L., Li, L., 2021. New materials reveal Shaanxilithes as a Cloudina -like organism of the late Ediacaran. Precambrian Res. 362, 106277. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2021.106277

Warren, Lucas Veríssimo, Quaglio, F., Simões, M.G., Gaucher, C., Riccomini, C., Poiré, D.G., Freitas, B.T., Boggiani, P.C., Sial, A.N., 2017a. Cloudina-Corumbella-Namacalathus association from the Itapucumi Group, Paraguay: Increasing ecosystem complexity and tiering at the end of the Ediacaran. Precambrian Res. 298, 79–87. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.003

Warren, Lucas Veríssimo, Quaglio, F., Simões, M.G., Gaucher, C., Riccomini, C., Poiré, D.G., Freitas, B.T., Boggiani, P.C., Sial, A.N., 2017b. Cloudina - Corumbella - Namacalathus association from the Itapucumi Group , Paraguay : increasing ecosystem complexity ... Precambrian Res. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.003

Warren, L. V., Fairchild, T.R., Gaucher, C., Boggiani, P.C., Poir??, 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 Nov. 23, 382–389. https://doi.org/10.1111/j.1365-3121.2011.01023.x

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 werneri. Geology 40, 691–694. https://doi.org/10.1130/G33005.1

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. Precambrian Res. 298, 79–87. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.003

Warren, L. V., Simões, M.G., Fairchild, T.R., Riccomini, C., Gaucher, C., Anelli, L.E., Freitas, B.T., Boggiani, P.C., Quaglio, F., 2013. Origin and impact of the oldest metazoan bioclastic sediments. Geology 41, 507–510. https://doi.org/10.1130/G33931.1

Warren, L. V, Freitas, B.T., Riccomini, C., Boggiani, P.C., Quaglio, F., Simões, M.G., Fairchild, T.R., Giorgioni, M., Gaucher, C., Poiré, D.G., Cáceres, A.A., Sial, A.N., 2019. Sedimentary evolution and tectonic setting of the Itapucumi Group, Ediacaran, northern Paraguay: From Rodinia break-up to West Gondwana amalgamation. Precambrian Res. 322, 99–121. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.12.022

Warren, L. V, Inglez, L., Xiao, S., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Okubo, J., Alessandretti, L., Simões, M.G., Riccomini, C., Antunes, G.C., Cerri, R.I., Bahniuk, A.R., Cáceres, A.A., 2023. Evolutionary, paleoecological, and biostratigraphic implications of the Ediacaran-Cambrian interval in West Gondwana. Geol. Soc. Am. Bull. 1–10. https://doi.org/10.1130/B36732.1/5800194/b36732.pdf

Weber, B., Steiner, M., Zhu, M.Y., 2007. Precambrian-Cambrian trace fossils from the Yangtze Platform (South China) and the early evolution of bilaterian lifestyles. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 254, 328–349. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.03.021

Wiens, F., 1986. Zur lithostratigraphischen, petrographischen und strukturellen Entwicklung des Rio Apa-Hochlandes, Nordost-Paraguay. Techinschen Universität Clausthal.

Wilson, J.L., 1967. Cyclic and Reciprocal Sedimentation in Virgilian Strata of Southern New Mexico. GSA Bull. 78, 805–818.

Wood, R., Curtis, A., 2014. Extensive metazoan reefs from the Ediacaran Nama Group, Namibia : the rise of benthic suspension feeding. Geobiology. https://doi.org/10.1111/gbi.12122

Wood, R., Curtis, A., Penny, A., Zhuravlev, A.Y., Curtis-walcott, S., Iipinge, S., Bowyer, F., 2017a. Flexible and responsive growth strategy of the Ediacaran skeletal Cloudina from the Nama Group , Namibia. Geol. Soc. Am. 45, 1–4. https://doi.org/10.1130/G38807.1

Wood, R., Ivantsov, A.Y., Zhuravlev, A.Y., 2017b. First macrobiota biomineralization was environmentally triggered. https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0059

Wood, R., Liu, A.G., Bowyer, F., Wilby, P.R., Dunn, F.S., Kenchington, C.G., Cuthill, J.F.H., Mitchell, E.G., Penny, A., 2019a. Integrated records of environmental change and evolution challenge the Cambrian Explosion. Nat. Ecol. Evol. 3, 528–538. https://doi.org/10.1038/s41559-019-0821-6

Wood, R., Liu, A.G., Bowyer, F., Wilby, P.R., Dunn, F.S., Kenchington, C.G., Cuthill, J.F.H., Mitchell, E.G., Penny, A., 2019b. Integrated records of environmental change and evolution challenge the Cambrian Explosion. Nat. Ecol. Evol. 3, 528–538. https://doi.org/10.1038/s41559-019-0821-6

Wood, R.A., 2011. Paleoecology of the earliest skeletal metazoan communities : Implications for early biomineralization. Earth Sci. Rev. 106, 184–190. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.01.011

Wood, R.A., Pulton, S.W., Prave, A.R., Hoffmann, K.H., Clarkson, M.O., Guilbaud, R., Lyne, J.W., Tostevin, R., Bowyer, F., Penny, A.M., Curtis, A., Kasemann, S.A., 2015. Dynamic redox conditions control late Ediacaran metazoan ecosystems in the Nama Group, Namibia. Precambrian Res. 261, 252–271.

Xiao, E., Riaz, M., Zafar, T., Latif, K., 2021. Cambrian marine radial cerebroid ooids : Participatory products of microbial processes. Geol. J. 1–18. https://doi.org/10.1002/gj.4203

Xiao, S., Chen, Z., Zhou, C., Yuan, X., 2019. Surfing in and on microbial mats: Oxygen-related behavior of a terminal Ediacaran bilaterian animal. Geology 47, 1054–1058. https://doi.org/10.1130/G46474.1

Xiao, S., Yuan, X., Steiner, M., Knoll, A.H., 2002. Macroscopic cabonaceous compressions in a Terminal Proterozoic shale: a systemati reassessment of the Miaohe Biota, South China. J. Palaeogeogr. 76, 347–376.

Xing, Y., Q. Ding, H., Luo, T.H., Wang, Y., 1984. The Sinian–Cambrian Boundary of China, 10, in: Bulletin of the Institute of Geology. Chinese Academy of Geological Sciences (Special Issue). p. 260.

Xunlai, Y., Jun, L.I., Ruiji, C.A.O., 1999. A diverse metaphyte assemblage from the Neoproterozoic black shales of South China. Lethaia 32, 143–155.

Yang, B., Steiner, M., Schiffbauer, J.D., Selly, T., Wu, X., Zhang, C., Liu, P., 2020. Ultrastructure of Ediacaran cloudinids suggests diverse taphonomic histories and affinities with non-biomineralized annelids. Sci. Rep. 10. https://doi.org/10.1038/s41598-019-56317-x

Yang, B., Steiner, M., Zhu, M., Li, G., Liu, J., Liu, P., 2016. Transitional Ediacaran–Cambrian small skeletal fossil assemblages from South China and Kazakhstan: Implications for chronostratigraphy and metazoan evolution. Precambrian Res. 285, 202–215. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2016.09.016

Yang, B., Warren, L. V, Steiner, M., Smith, E.F., 2021. Taxonomic revision of Ediacaran tubular fossils : Cloudina , Sinotubulites and Conotubus. J. Paleontol. 1–18. https://doi.org/10.1017/jpa.2021.95

Yose, L.A., Heller, P.L., 1989. Sea-level control of mixed-carbonate-siliciclastic, gravity flow deposition: Lower part of the Keeler Canyon Formation (Pennsylvanian), southeastern California. Geol. Soc. Am. Bull. 101, 427–439.

Zaine, M.F., Fairchild, T.R., 1985. Comparison of Aulophycus lucianoi Beurlen and Sommer from Ladario (MS) and the genus Cloudina Germs, Ediacaran of Namíbia. An. Acad. Bras. Cienc. 57, 130–130.

Zbinden, M., Le Bris, N., Compère, P., Martinez, I., Guyot, F., Gaill, F., 2003. Mineralogical gradients associated with alvinellids at deep-sea hydrothermal vents. Deep. Res. I 50, 269–280. https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00161-9

Zeller, M., Verwer, K., Eberli, G.P., 2015. Depositional controls on mixed carbonate – siliciclastic cycles and sequences on gently inclined shelf profiles. Sedimentology 1–29. https://doi.org/10.1111/sed.12215

Zhang, G., Parry, L.A., Vinther, J., Ma, X., Parry, L.A., 2022. Exceptional soft tissue preservation reveals a cnidarian affinity for a Cambrian phosphatic tubicolous enigma. Proc. B 289, 1–9.

Zhu, M., Zhuravlev, A.Y., Wood, R.A., Zhao, F., Sukhov, S.S., 2017. A deep root for the Cambrian explosion: Implications of new bioand chemostratigraphy from the Siberian Platform. Geology 45, 459–462. https://doi.org/10.1130/G38865.1

Zhuravlev, A.Y., Liñán, E., Vintaned, J.A.G., Debrenne, F., Fedorov, A.B., 2012. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain. Acta Palaeontol. Pol. 57, 205–224. https://doi.org/10.4202/app.2010.0074

Zhuravlev, A.Y., Wood, R.A., 2018. The two phases of the Cambrian Explosion. Sci. Rep. 8, 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-018-34962-y

ANEXOS

Anexo 1: Artigo publicado

THE GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA®

Evolutionary, paleoecological, and biostratigraphic implications of the Ediacaran-Cambrian interval in West Gondwana

Lucas V. Warren[1,†], Lucas Inglez[1], Shuhai Xiao[2], Luis A. Buatois[3], M. Gabriela Mángano[3], Juliana Okubo[1], Luciano Alessandretti[4], Marcello G. Simões[5], Claudio Riccomni[6], Gabriel C. Antunes[1], Rodrigo I. Cerri[1], Anelize R. Bahniuk[7], and Alberto A. Cáceres[8]

[1]*Departament of Geology, São Paulo State University, Rio Claro, 13506-900, Brazil*
[2]*Department of Geosciences, Virginia Tech, Blacksburg, Virginia, 24061, USA*
[3]*Department of Geological Sciences, University of Saskatchewan, Saskatoon Saskatchewan S7N 5E2, Canada*
[4]*Institute of Geography, Uberlândia Federal University, Uberlândia, 38500-000, Brazil*
[5]*Department of Zoology, São Paulo State University, Botucatu 18618-000, Brazil*
[6]*Instituto de Energia e Ambiente, Universidade de São Paulo, São Paulo 05508-010, Brazil*
[7]*Laboratory of Mineral and Rock Analysis Institute, Department of Geology, Paraná Federal University, Curitiba, 81531-980, Brazil*
[8]*Industria Nacional de Cemento, Vallemí, 010604, Paraguay*

ABSTRACT

The Ediacaran-Cambrian transition interval is described for the west part of the Gondwana Supercontinent. This key interval in Earth's history is recorded in the upper and lower part of the Tagatiya Guazú and Cerro Curuzu formations, Itapucumi Group, Paraguay, encompassing a sedimentary succession deposited in a tidally influenced mixed carbonate-siliciclastic ramp. The remarkable presence of cosmopolitan Ediacaran shelly fossils and treptichnids, which are recorded in carbonate and siliciclastic deposits, respectively, suggests their differential preservation according to lithology. Their distribution is conditioned by substrate changes that are related to cyclic sedimentation. The associated positive steady trend of the $\delta^{13}C$ values in the carbonate facies indicates that the Tagatiya Guazú succession is correlated to the late Ediacaran positive carbon isotope plateau. Sensitive high-resolution ion microprobe U-Pb ages of volcanic zircons from an ash bed 30 m above the fossil-bearing interval in the Cerro Curuzu Formation indicate an Early Cambrian (Fortunian) depositional age of 535.7 ± 5.2 Ma. As in other coeval sedimentary successions worldwide, the co-occurrence of typical Ediacaran skeletal taxa and relatively complex trace fossils in the studied strata highlights the global nature of key evolutionary innovations.

†lucas.warren@unesp.br

INTRODUCTION

The transition from late Ediacaran to Early Cambrian is recognized in a number of successions worldwide mainly based on the sudden appearance of complex trace fossils produced by bilaterian metazoans (Brasier et al., 1994). Despite its rare co-occurrence with remains of skeletal metazoans and datable ash beds (Nelson et al., 2022; Bowyer et al., 2022), the *Treptichnus* (*T.*) *pedum* Assemblage Zone has been considered as evidence for ecologic innovations in the dawn of the Phanerozoic Eon (Narbonne et al., 1987; Jensen, 2003; Buatois, 2018). The fact that small shelly fossils tend to be present in carbonate deposits and *T. pedum* ocurrs in siliciclastic rocks has complicated global correlations of the Ediacaran-Cambrian boundary (Shahkarami et al., 2020; Bowyer et al., 2022). While treptichnids are recorded in late Ediacaran rocks (Jensen et al., 2000), the first appearance datum (FAD) of *T. pedum* appears to post-date the last appearance datum (LAD) of in situ *Cloudina* and *Namacalathus* in all environments with high-resolution $\delta^{13}C_{carb}$ data (Bowyer et al., 2022; Nelson et al., 2022).

In recent years, there have been several reports of cloudiniids from basal Cambrian strata and Cambrian-style shelly fossils from terminal Ediacaran strata (Yang et al., 2016; Cai et al., 2019; Álvaro et al., 2020; Zhu et al., 2017). Also, evidence of Cambrian-style sediment bulldozers has been documented in terminal Ediacaran strata (Buatois et al., 2018; Darroch et al., 2021). These reports provide evidence for evolutionary continuity across the Ediacaran-Cambrian boundary, indicating that key biologic innovations arose in the terminal Ediacaran and expanded in the Cambrian. From a stratigraphic perspective, these findings help to better characterize the poorly constrained range of the Terminal Ediacaran Biozone (*sensu* Muscente et al., 2019) and expand the temporal extent of the previously proposed *Cloudina-Namacalathus-Sinotubulites* Assemblage Zone (545–540 Ma, Zhu et al., 2017). Despite this, the paucity of reliable geochronologic data makes it difficult to precisely define the temporal range of the terminal Ediacaran interval or biozone (Muscente et al., 2019) and its relationship with the *T. pedum*-bearing interval (Nelson et al., 2022). Among the exceptions are mixed carbonate-siliciclastic successions in Mexico and Namibia, where volcanic zircon grains indicate maximum and minimum ages of 539.4 ± 0.23 Ma (maximum age, Hodgin et al., 2021) and 538.8–538.6 Ma (Linnemann et al., 2019), and 538.3 ± 0.14 Ma (minimum age, Nelson et al., 2022) for the Ediacaran-Cambrian interval. These radiometric ages are consistent with those recently available for the global Ediacaran-Cambrian age model and the FAD of *T. pedum* that suggests a ca. 538.8 Ma age for this boundary (see Nelson et al., 2022 for further discussion). However, the sedimentary successions of SW Gondwana, which hosts skeletal assemblages of *Cloudina*, *Namacalathus,* and *Corumbella* (see Cortijo et al., 2010; Warren et al., 2011, 2017; Adorno et al., 2017), remain poorly constrained due to the scarcity of high-resolution

GSA Bulletin; https://doi.org/10.1130/B36732.1; 5 figures; 1 supplemental file.

For permission to copy, contact editing@geosociety.org
© 2023 Geological Society of America

geochronologic and $\delta^{13}C_{carb}$ data. Aiming to fill this gap in the terminal Ediacaran record from the southwest part of that supercontinent, we carried out a comprehensive stratigraphic, paleontologic, and geochronologic study of the late Ediacaran Tagatiya Guazú Formation and the Early Cambrian Cerro Curuzu Formation, both included in the Itapucumi Group, Paraguay. A relatively diverse fossil assemblage and a sensitive high-resolution ion microprobe (SHRIMP) zircon U-Pb age from a tuffaceous layer help us to precisely constrain the Ediacaran-Cambrian interval in this sedimentary succession. Based on these new data, we can now better address key questions on the temporal and spatial dynamics of Ediacaran skeletal fossils.

GEOLOGY OF TAGATIYA GUAZÚ AND CERRO CURUZU FORMATIONS

The Itapucumi Group crops out in the northern part of Paraguay, comprising a ~400-m-thick siliciclastic and carbonate succession (Warren et al., 2019a). In its western area, the unit is deformed and metamorphosed in greenschist facies (chlorite zone), whereas in the eastern part it constitutes an extensive undeformed cover directly deposited over the Paleoproterozoic terrains of the Rio Apa Craton (Warren et al., 2011). In the western domain, coarse- to fine-grained arkose and volcanic rocks from the Vallemi Formation constitute the basal succession lying unconformably above rocks of the Paleoproterozoic basement. Carbonate rocks from the Camba Jhopo and Tagatiya Guazú formations overlie the Vallemi Formation, culminating in fine- and very fine-grained sandstone, siltstone, marl, and grainstone of the Cerro Curuzu Formation.

The Tagatiya Guazú Formation comprises an extensive unmetamorphosed, undeformed cratonic sedimentary cover constituted by ~60-m-thick carbonate succession of thrombolite, oncolite, and cross-stratified, graded, and laminated grainstone, locally presenting mudstone drapes (Warren et al., 2019a). Breccia deposits associated with tepee structures and salt pseudomorphs are also locally observed (Warren et al., 2011). Previous paleontologic studies of the Tagatiya Guazú Formation revealed an association of Nama-style skeletal remains of *Cloudina*, *Corumbella*, and *Namacalathus*, as well as simple trace fossils (Warren et al., 2011, 2017). The facies association consisting of low-energy shallow-water facies with rare subaerial exposure is indicative of deposition in an inner ramp environment, rimmed by a coastal oolitic belt (Warren et al., 2011, 2017, 2019a). The Tagatiya Guazú Formation lies unconformably over igneous and metamorphic rocks of the basement and is laterally equivalent to the Camba Jhopo Formation in the western domain of the Itapucumi Group (Warren et al., 2011, 2019a).

The mixed siliciclastic-carbonate Cerro Curuzu Formation occurs stratigraphically above the Tagatiya Guazú and Camba Jhopo formations and is mainly characterized by mudstone and thin-bedded grainstone that grade to heterolithic facies, siltstone, grainstone, and wave-rippled fine-grained sandstone (Warren et al., 2019a). The ~80-m-thick succession is representative of deposition in deep- to shallow-water environments of an outer ramp setting. The unit is barren of fossils except for possible organic (carbonaceous?) remains that are not taxonomically identifiable. The Itapucumi Group is interpreted to have been deposited in a gently sloping mixed carbonate-siliciclastic ramp opened to the Clymene Ocean to the west (Warren et al., 2019a.

In both the carbonate (Tagatiya Guazú Formation) and the mixed carbonate-siliciclastic succession (Cerro Curuzu Formation), $\delta^{13}C_{carb}$ values are consistently positive (mean value of +1.93‰) and the $^{87}Sr/^{86}Sr$ ratios range from 0.7084 to 0.7089 (see data in Warren et al., 2019a). These values are consistent with chemostratigraphic data from other terminal Ediacaran and Early Cambrian successions around the world (Halverson et al., 2010; Bowyer et al., 2022).

EDIACARAN-CAMBRIAN SEDIMENTARY SUCCESSION OF THE ITAPUCUMI GROUP

Laterally continuous metric-scale carbonate cycles constituted by trough-cross bedded grainstone grading to thin laminated microbialite or heterolithic beds marked by the alternation of thrombolite and marl characterize the sedimentary succession of the upper part of the Tagatiya Guazú Formation (Fig. 1C). Intraformational breccia, coarse-grained bioclastic concentrations, wackestone, and oncolite are also common. This interval is interpreted to have been deposited in very shallow water in a tidally influenced setting. In this context, the trough-cross bedded grainstone represents deposits of shallow subtidal channels that migrated laterally during high-energy events over microbialite and heterolithic sediment deposited in back-shoal settings, rarely affected by subaerial exposure (Warren et al., 2011, 2019a). The cyclic repetition of this facies association is indicative of peritidal shallowing upward cycles, suggesting marked allogenic controls on deposition (Spence and Tucker, 2007).

The skeletal organisms recorded at this stratigraphic interval are abundant specimens of *Cloudina* sp., *Corumbella werneri,* and more rarely *Namacalathus* sp. (Figs. 2A–2D). These are mainly preserved as complete or fragmented skeletal remains in intertidal microbialite facies not affected by subaerial exposure (Warren et al., 2012, 2013, 2017). Locally, centimeter-thick packed shell beds constituted by parautochthonous fragments of *Cloudina* shells and other indeterminate tubular taxa occur at the top of trough cross-bedded grainstone, characterizing subtidal lags made of remains reworked by short-term currents and deposited close to where the skeletal organisms lived. In the upper part of the Tagatiya Guazú Formation, peritidal stratiform microbialites and thrombolites are interbedded with red-colored mudstone and marl, indicating a notable increase in siliciclastic input to the basin.

Monotonous intercalation of dark-colored mudstone interbedded with cm- to dm-thick beds of very fine grainstone characterizes the basal part of the Cerro Curuzu Formation (Fig. 1C). This interval also show the presence of a tuffaceous bed interlayered with mudstone facies (Fig. 1C, but see Warren et al., 2019b). The Cerro Curuzu Formation is interpreted to have been deposited in a mixed siliciclastic-carbonate outer ramp formed in response to a regional sea-level rise (Warren et al., 2019a).

TRACE FOSSILS FROM THE TAGATIYA GUAZÚ FORMATION

At the top of the last two shallowing-upward cycles in the upper part of the Tagatiya Guazú Formation (Section 1, Fig. 1C), abundant trace fossils are observed (Fig. 2E). They are commonly preserved at the bottom of cm- to dm-thick impure calcareous mudstone beds (1–8% bedding plane disruption, bioturbation index 2, *sensu* Miller and Smail, 1997), at the junction with marl and limestone rich in siliciclastic components (Fig. 3B). Trace fossils are typically preserved as positive hyporelief, but are locally observed as full-relief structures either at the top or bottom of beds. They consist of horizontal to slightly inclined, straight to loosely meandering burrows, in some cases showing regular to irregularly spaced constrictions (Figs. 2E and 2F). They are infilled with dark-colored calcareous mudstone, which is distinguishable from the material in adjacent mudstone-microbialite beds (Figs. 2E–2G), and the constrictions may indicate actively infilled burrows produced by deposit-feeding organisms, revealing affinities with *Planolites* and *Torrowangea*. When preserved, burrow margins are commonly marked by a well-defined red-colored surface, which occurs independently of other morphologic features (Fig. 2E).

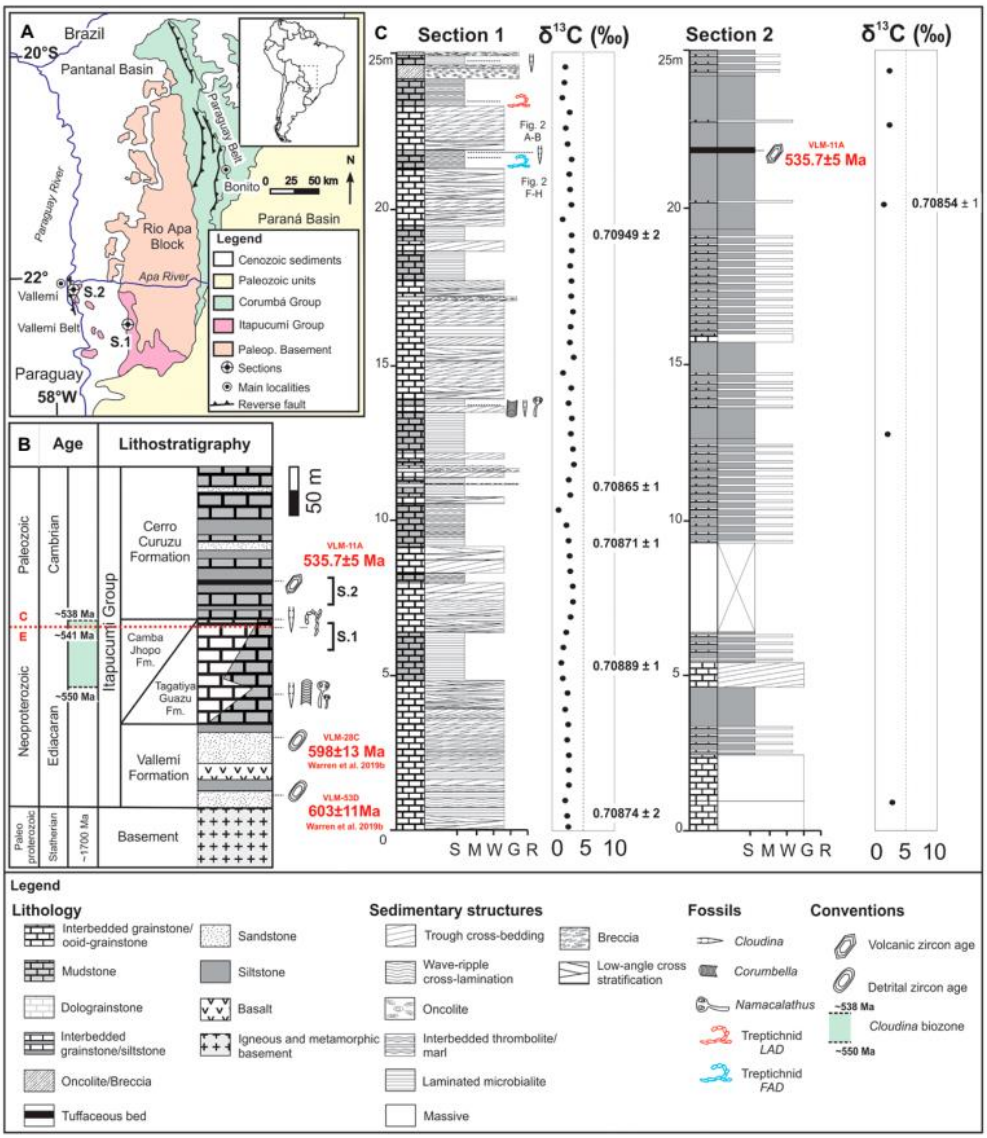


Figure 1. Geology and stratigraphy of the studied area. (A) Simplified geologic map of the southern part of Paraguay (Brazil) and Vallemi fold belts (Paraguay), highlighting the studied sections. (B) Simplified lithostratigraphic framework of the Itapucumi Group and sensitive high-resolution ion microprobe U-Pb ages obtained from detrital (VLM-28C and VLM-53D) and volcanic zircons (VLM-11A). The stratigraphic section corresponds to the upper part of the Tagatiya Guazú Formation in which the Ediacaran-Cambrian boundary is positioned. (C) Stratigraphic columns and carbonate carbon isotope data from the upper Tagatiya Guazú (S.1) and lower Cerro Curuzu (S.2) formations. Note the presence of *Cloudina* above the bed containing abundant treptichnids. Modified from Campanha et al. (2010) and Warren et al. (2019a). Fm.—Formation; Paleop.—Paleoproterozoic; S—shale; M—mudstone; W—wackestone; G—grainstone; R—rudstone; S.1—Section 1; S.2—Section 2; Treptichnid FAD—local first appearance datum of treptichnid; Treptichnid LAD—local last appearance datum of treptichnid. The $^{87}Sr/^{86}Sr$ ratios, C and O isotopic values of sections 1 and 2 from Warren et al. (2019a).

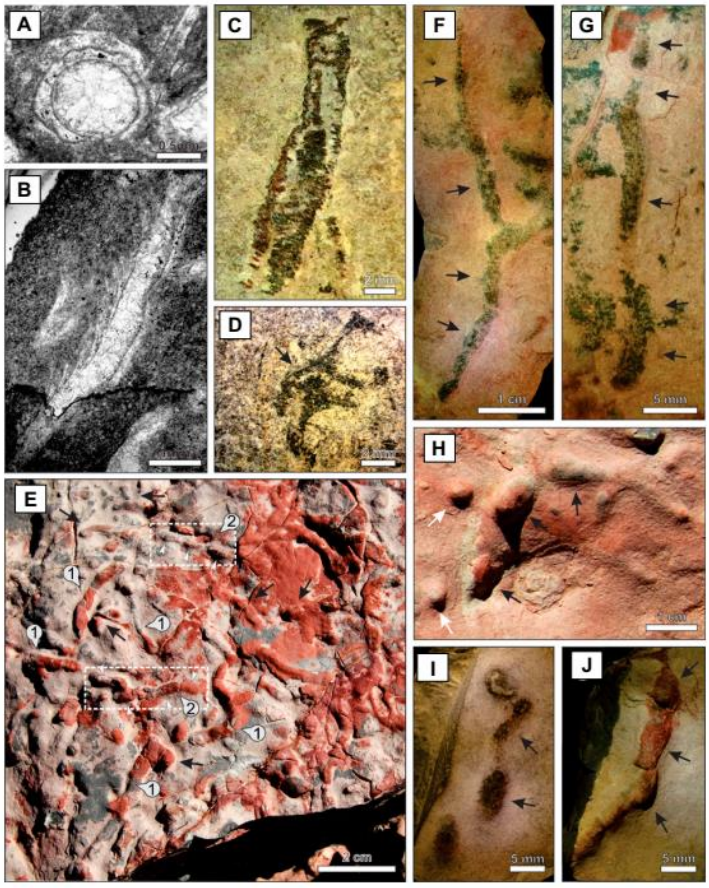


Figure 2. Fossil assemblage from the Tagatiya Guazú Formation, northern Paraguay, peritidal facies association. (A and B) *Cloudina hartmannae* from the bed located immediately above the treptichnid occurrences (see Figs. 1C and 3B for precise stratigraphic position). (C) *Corumbella werneri*. (D) *Namacalathus hermanastes* with possible clonal budding reproduction feature (black arrow). (E) High density of trace fossils preserved at the bottom of bed consisting of potentially active infilled burrows marked by regular constrictions (1) and rudimentary probing burrow systems of treptichnids (2). Other putative structures are indicated by black arrows. (F) Horizontal burrow with regularly spaced constrictions (black arrows). (G and H) Disconnected aligned burrows (black arrows) forming rectilinear (G) or curved patterns (H), indicating either vertical oscillatory movements or rudimentary probing burrows of treptichnids. (I and J) Partially disconnected burrows in approximate zig-zag (I) and imbricated patterns (J). A and B are thin-section photomicrographs, and C–J are reflected light photographs. F–H correspond to trace fossils in positive hyporelief (lower bedding view) (white arrow). I–J correspond to positive relief burrows with uncertain orientation. For the precise stratigraphic position of trace fossils, see Figure 1C (local first appearance datum of treptichnids) and Figure 3B.

Several specimens grade to or are entirely marked by discontinuous aligned or imbricated segments which seem to follow approximately straight, curved, or slightly zig-zag trajectories (Figs. 2G–2J). The simple alignment of discontinuous burrows as seen in some specimens (Figs. 2E, 2G, and 2H) may indicate occasional vertical excursions of the trace maker, regularly crossing the horizontal bedding plane. This probing behavior is similar to that inferred from preservational variants of treptichnids from late Ediacaran of Namibia (Jensen et al., 2000). Similar patterns may reflect changes in trajectory as the animal searched for resources at different levels within the substrate and at the water-sediment interface (Xiao et al., 2019). A few centimeters (~10 cm) above the trace fossil-bearing bed, there occur at least three cm-thick intervals with abundant fragments of *Cloudina* (Figs. 2A, 2B, and 3B). This pattern of fossil distribution, with cloudiniids stratigraphically above treptichnids is similar to what is described in the Spitskop Member of the Urusis Formation in southern Namibia (Linnemann et al., 2019).

DATING THE EDIACARAN-CAMBRIAN INTERVAL IN WESTERN GONDWANA

The dm-thick volcanic tuffaceous bed located at the top of geologic section S.2 of the Cerro Curuzu Formation (Figs. 1C, 3C, and 3D) is composed of intensely weathered, light yellow amorphous material containing euhedral zircon grains (Fig. 4B). The contact between the Tagatiya Guazú and Cerro Curuzu formations is not well exposed in the study area, but the detailed stratigraphic correlation between the western and eastern sections (Figs. 1A–1C) allows us to infer that the top of S.1 is located a few meters below the base of S.2. Thus, the dated tuffaceous bed at the basal part of the Cerro Curuzu Formation (Figs. 1B, 1C, 3A, and 3B) is stratigraphically placed ~30 m above the top of S.1.

SHRIMP U-Pb age determinations revealed that the tuffaceous bed at the base of the Cerro Curuzu Formation (sample VLM-11A, Figs. 3C and 3D) is dominated by a population of Neoproterozoic xenolith zircon grains (Fig. 4A), covering 75% of the 40 zircon grains analyzed. The Ediacaran zircons represent 52.5% of the grains analyzed, and the yielded ages are between 542 Ma to 627 Ma. Cryogenian and Tonian grains compose a subordinate population, with ages of 648–649 Ma (7.5% of grains analyzed) and 783–821 Ma (12.5% of grains analyzed). The precise origin of the Neoproterozoic zircon grains is unknown but they may have been inherited from local granitic intrusions, such as the Urucum Granite and Rodinian magmatic rocks of the Amazon Craton (Hasui and Almeida, 1970; Manoel et al., 2021). Three older grains are also documented, with ages of 1116 Ma (Stenian, 2.5% of grains analyzed), 2084 Ma (Rhyacian, 2.5% of grains analyzed), and 2908 Ma (Archean, 2.5% of grains analyzed). These three zircon grains were likely

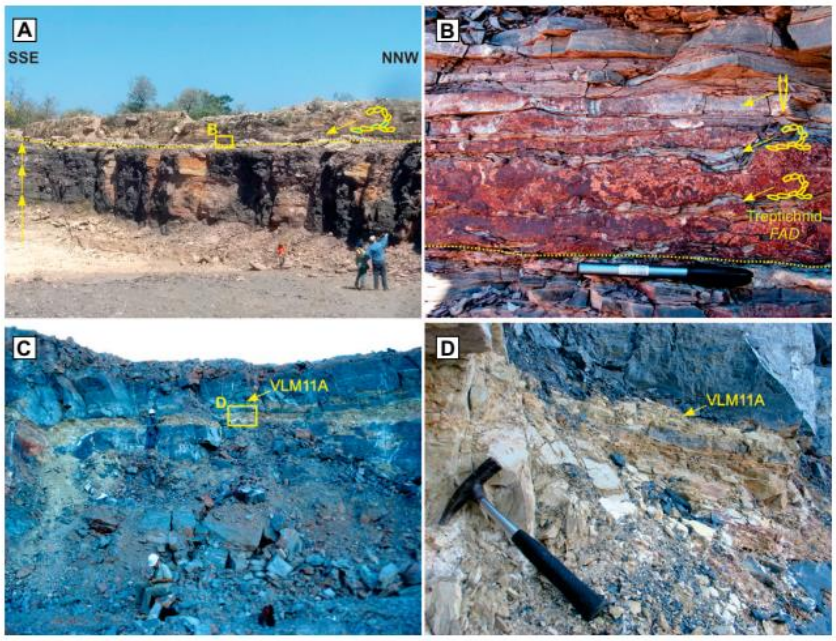


Figure 3. Key sections of the Ediacaran-Cambrian interval in the Itapucumi Group, northern Paraguay. (A) Ediacaran-Cambrian interval corresponding to the upper part of the Tagatiya Gauzu Formation, Itapucumi Group. (B) Stratigraphic position of treptichnids in the section. Detail of the *T.* cf. *pedum* FAD in A. Treptichnid-rich interval is overlain by a thrombolite bed with *Cloudina* specimens. (C) Early Cambrian ash bed from outer ramp facies association of the Cerro Curuzu Formation. (D) Detail of the whitish ash bed in C. The pen in B is 11 cm long and the hammer in D is 28 cm long. Yellow arrows in A mark carbonate cycles. Treptichnid FAD—Treptichnid first appearance datum.

inherited from basement units of the Rio Apa Craton, such as the Apa Basal Complex, Alumiador, and Centurión suites (Cordani et al., 2010).

Cambrian zircon grains account for 20% of the grains analyzed and have ages of 496 Ma (Furongian, one grain), 500 Ma (Miaolingian, one grain), and 528–539 Ma (Terreneuvian, seven grains). These zircon grains are small (<100 μm) euhedral prisms showing discrete oscillatory zoning (Fig. 4B), and they are interpreted as igneous in origin. Late Ediacaran to Early Cambrian magmatism and volcanism between 548 ± 6 Ma (Sonora Granite) and 518 ± 4 Ma (São Vicente Granite) is widely reported in the southern part of the Paraguay Belt and is the best candidate for the volcanic source of the analyzed zircon grains (Godoy et al., 2007; McGee et al., 2012).

Previous U-Pb depositional age analysis of the same tuffaceous bed (Warren et al., 2019b), using 12 volcanic zircon grains with ages varying between 537 ± 10 Ma and 565 ± 10 Ma, provided a "concordia" age of 545 ± 4.5 Ma, placing the upper part of the Itapucumi Group close to the Ediacaran-Cambrian boundary. However, if we consider only the Cambrian volcanic zircon grains in the depositional age analysis, this stratigraphic interval would be even closer to the Ediacaran-Cambrian boundary, yielding a "concordia" age of 540 ± 4.2 Ma. Based on the three youngest igneous zircon grains (Coutts et al., 2019) from the tuffaceous bed (496 ± 19 Ma; 500 ± 43 Ma and 634 ± 9 Ma, see Fig. 4A and Supplemental Materials 1 and 2[1]), a depositional age of 535.7 ± 5.2 Ma (Fortunian) can be inferred. This age fits well with the youngest peak identified in the kernel density estimate diagram (Fig. 4A), confirming an Early Cambrian depositional age for the lower Cerro Curuzu Formation.

PALEOENVIRONMENTAL AND EVOLUTIONARY IMPLICATIONS

Peritidal sedimentary facies deposited in a rimmed mixed-carbonate ramp facing the Clymene Ocean characterize the upper part of the Tagatiya Guazú Formation (Warren et al., 2019a). With a regional transgression, moderately deep-water conditions were established, enabling deposition of fine-grained sediments by settling and preservation of the interbedded tuffaceous material at the base of the Cerro Curuzu Formation (Fig. 1C). The Fortunian (535.7 ± 5.2 Ma) depositional age indicates that the tuffaceous material is possibly related to the Early Cambrian magmatism (Godoy et al., 2007) and associated volcanism (Trivelli et al., 2017) in the southern part of the Paraguay Belt.

The entire Tagatiya Guazú and basal Cerro Curuzu formations are characterized by consistently positive $\delta^{13}C_{carb}$ values of nearly +1.9‰. In the *Cloudina* and trace fossil-bearing interval, which corresponds to the upper part of the Tagatiya Guazú Formation (Fig. 1C), the average value is +2.96‰. This $\delta^{13}C_{carb}$ chemostratigraphic pattern is consistent with the positive plateau described in other coeval *Cloudina*-bearing successions worldwide (Boggiani et al., 2010; Cui et al., 2016; Smith et al., 2016; Linnemann et al., 2019; Xiao and Narbonne, 2020; Bowyer et al., 2022). Thus, considering the co-occurrence of cloudiniids and treptichnids within the upper part of the Tagatiya Guazú Formation, we hypothesize that both this unit and the basal part of the Cerro Curuzu Formation may correspond to the late Ediacaran positive $\delta^{13}C_{carb}$ plateau (Zhou and Xiao, 2007; Smith et al., 2016; Zhu et al., 2017). This supports a marine connection between the rimmed carbonate ramp in the Itapucumi basin and the Ediacaran-Cambrian Clymene Ocean (Warren et al., 2019a). Similar to Ediacaran-Cambrian successions in the Spitskop Member, Nama Group (Linnemann et al.,

[1]Supplemental Material. Supplemental Material 1: Sampling and analytical procedures. Supplemental Material 2: U-Pb SHRIMP data. Please visit https://doi.org/10.1130/GSAB.S.XXXX to access the supplemental material, and contact editing@geosociety.org with any questions.

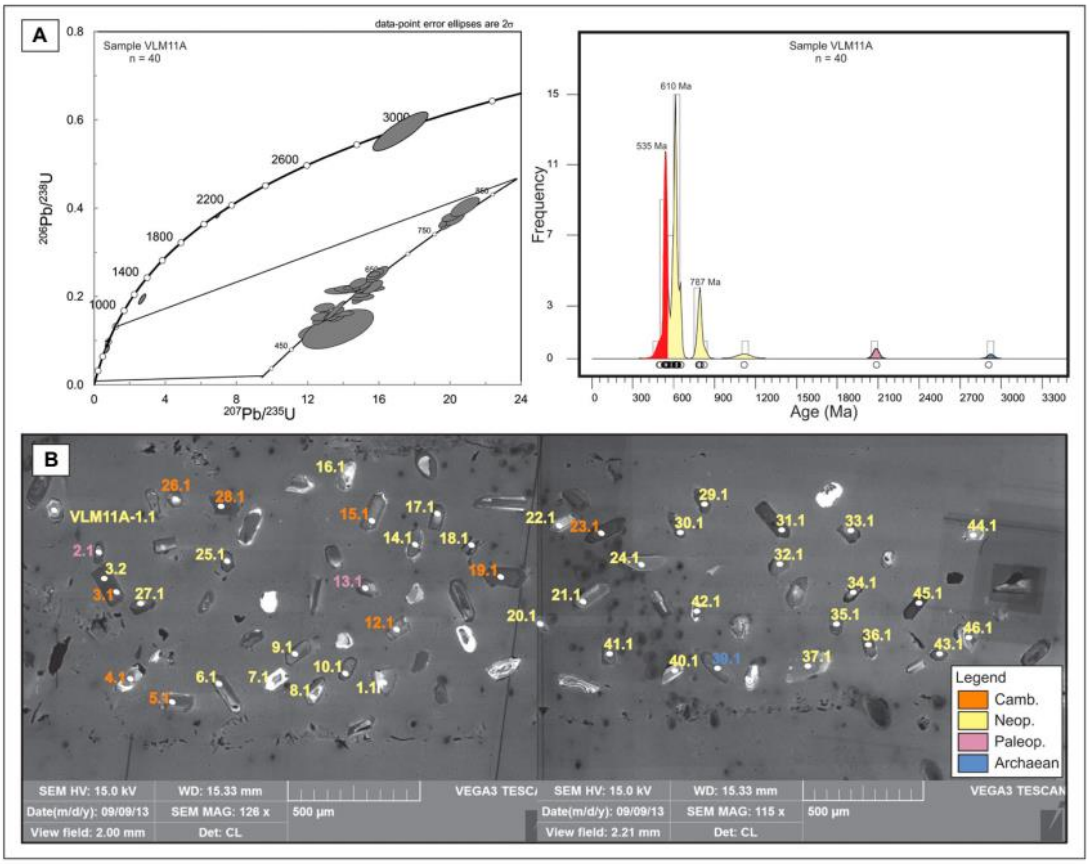


Figure 4. (A) Concordia diagram (left) and Kernel density plots (right) of sensitive high-resolution ion microprobe (SHRIMP) U-Pb ages obtained from a tuffaceous bed in the Cerro Curuzu Formation, Industria Nacional del Cemento quarry, Vallemi town, northern Paraguay. (B) Scanning electron microscope (SEM) image of the 40 zircons analyzed. See Supplemental Materials 1 and 2 (see text footnote 1) for analytic procedures and U-Pb SHRIMP data, respectively. Camb—Cambrian; Neop.—Neoproterozoic; Paleop.—Paleoproterozoic; MAG—magnification; HV—high accelerating voltage; WD—working distance; Det: CL—cathodoluminescence.

2019), Villarta Formation, Ibor Group (Álvaro et al., 2020), and the Bambuí Group (Uhlein et al., 2019), the Paraguayan succession does not preserve the basal Cambrian negative carbon isotope excursion (i.e., BACE, Zhu et al., 2006; Zhu et al., 2017). Thus, it is possible that there are either sedimentary breaks in these Ediacaran-Cambrian successions in Gondwana, or that the BACE onset may not represent a global event (Zhu et al., 2017). However, considering that treptichnids have been reported from terminal Ediacaran strata (Jensen et al., 2000), it is also possible that the Ediacaran-Cambrian boundary is farther up-section in the Cerro Curuzu Formation and the BACE is not captured in our study either because of low stratigraphic resolution or inappropriate lithologies (Fig. 1C).

Oxic, shallow-water deposits with cosmopolitan skeletal organisms of the terminal Ediacaran Nama Assemblage characterize the Ediacaran-Cambrian interval in the Tagatiya Guazú Formation (Warren et al., 2011). In this setting, skeletal animals, such as *Cloudina*, *Corumbella,* and *Namacalathus,* were the major ecosystem engineers, interacting with microbial bioherms, and providing bioclastic grains to the seafloor for the first time in the Earth´s history (Warren et al., 2013). The increase in detrital sediment input into the basin was related to local fluctuations in sea level and was a key factor controlling the faunal turnover in the upper Tagatiya Guazú Formation, represented by the sudden appearance of marl beds with treptichnids. Consequently, deposition of fine-grained detrital sediment and establishment of a nutrient-rich soft substrate may have been crucial for the formation and preservation of trace fossils produced by benthic detritus- and/or deposit-feeders (Buatois et al., 2018). With the subsequent decrease in detrital sediment input, the return of carbonate sedimentation established suitable environmental conditions for skeletal organisms to recolonize the

substrate. As observed in almost all Ediacaran successions, early skeletal animals mainly occur in carbonate facies, indicating that specific environmental controls (i.e., shallow and non-turbid waters saturated with carbonate) allow sessile benthic skeletal animals to colonize early lithified substrates (Wood et al., 2017). Thus, local environmental conditions (e.g., composition, type, and stability of substrate), seem to explain the alternation of preserved Ediacaran-type skeletonized animals and burrows produced by early bilaterians at the Ediacaran-Cambrian interval.

The presence of skeletonized animals in strata interbedded with treptichnid-bearing deposits indicates that typical Ediacaran shelly fossils probably extend above the Ediacaran-Cambrian boundary in the Itapucumi Group, as is also observed in Namibia (Linnemann et al., 2019; Bowyer et al., 2022) and China (Yang et al., 2016). Thus, there is no evidence that skeletal organisms perished instantly by an abrupt global extinction event at the Ediacaran-Cambrian transition (Laflamme et al., 2013). At least in the Ediacaran-Cambrian interval of the Itapucumi Group, it is suggested that the faunal replacement is a protracted process (see also Park et al., 2021 and Bowyer et al., 2022). That is, in this part of Gondwana, faunal turnover across the Ediacaran-Cambrian interval fits the double wedge model (Muscente et al., 2018; Linnemann et al., 2019), in which older, predominantly sessile Ediacaran lineages were progressively replaced by mobile, burrowing bilaterians (Darroch et al., 2015, 2018).

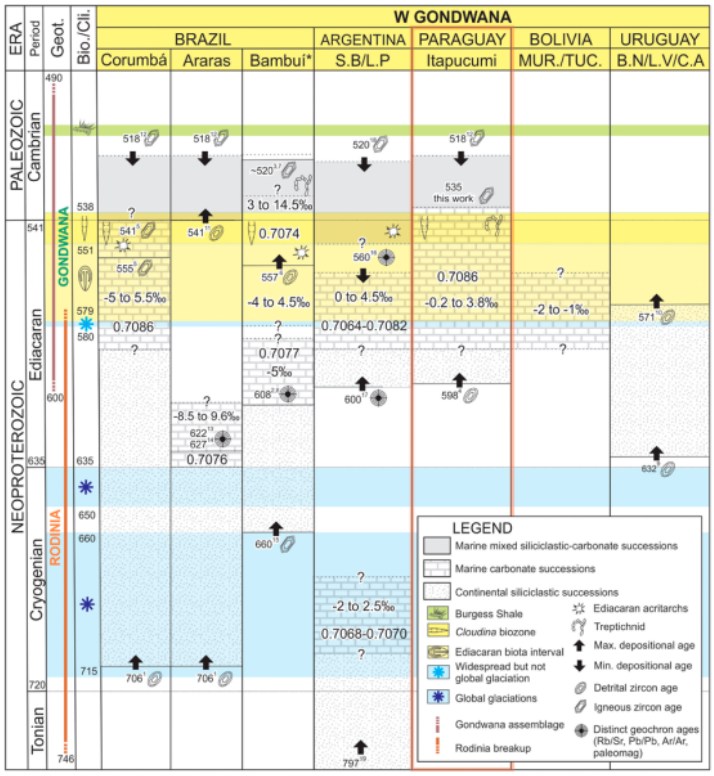


Figure 5. Geochronologic constraints and litho-, chemo-, and biostratigraphic correlation among representative Ediacaran successions of Gondwana. Geochronologic, paleontologic, and lithostratigraphic data compiled from: 1—Babinski et al. (2013); 2—Babinski et al. (2007); 3—Tavares et al. (2020); 4—Warren et al. (2019b); 5—Parry et al. (2017); 6—Paula-Santos et al. (2015); 7—Moreira et al. (2020); 8—Caxito et al. (2018); 9—Demarco et al. (2019); 10—Hartmann et al. (2002); 11—Bandeira et al. (2012); 12—McGee et al. (2012); 13—Romero et al. (2013); 14—Babinski et al. (2006); 15—Pedrosa-Soares et al. (2011); 16—Gómez-Peral et al. (2018); 17—Rapalini et al. (2013); 18—Tohver et al. (2012); 19—Cingolani and Bonhomme, 1988. Geochemical data from: Sial et al. (2010, 2016); Gómez-Peral et al. (2017, 2018); Warren et al. (2019a, 2019b). S.B/L.P—Sierras Bayas/La Providencia; MUR./TUC.—Murciélago/Tucavaca; B.N/L.V/C.A—Barriga Negra/Las Ventanas/Cerros de Aguirre; Geot.—Geotectonic Events; Bio./Cli.—bioevolutive and climatic events; Bambuí*—including Una, Ubajara, Rio Preto, and Miaba groups. Geochronologic data references used for this figure: Cingolani and Bonhomme, 1988; Hartmann et al., 2002; Babinski et al., 2006; 2007, 2013; Pedrosa-Soares et al., 2011; Mcgee et al., 2012; Romero et al., 2012; Tohver et al., 2012; Rapalini et al., 2013; Paula-Santos et al., 2015; Parry et al., 2017; Caxito et al., 2018; Gómez-Peral et al., 2018; Demarco et al., 2019; Warren et al., 2019c; Moreira et al., 2020; Tavares et al., 2020. Geochemical data references used for this figure: Sial et al., 2010; Gómez-Peral et al., 2017, 2018; Warren et al., 2019a. The lower limit of the Ediacaran Biota Interval (ca. 579 Ma) is defined by the age of oldest macroscopic organism described in the Lantan Formation, South China (Yuan et al., 2011).

PALEOGEOGRAPHY AND CORRELATION: DECIPHERING THE ARCHIVES OF EDIACARAN-CAMBRIAN TRANSITION IN WEST GONDWANA

Extensive carbonate platforms facing the Clymene Ocean characterize the late Ediacaran and Early Cambrian in the western part of Gondwana (Warren et al., 2019a). In this context, the Itapucumi (Paraguay) and Corumbá (Brazil) groups are considered correlative successions with similar fossil content and stratigraphic architecture, although deposited in distinct paleoenvironmental contexts (Warren et al., 2019a; Amorim et al., 2020). To the north, the Araras Group comprises a carbonate platform formed in the southeastern border of the Amazon Craton during the early Ediacaran (Romero et al., 2013) and is thought to be older than the Itapucumi and Corumbá groups (Fig. 5). In this locality and in other sections of northwest Gondwana, the interval comprising the Ediacaran-Cambrian transition is apparently not recorded, either not deposited or having been eroded (Nogueira et al., 2019). This view is reinforced by the presence of the Ediacaran Complex Acanthomorph Palynoflora at the upper Araras Group, which extends between 580 and 570 Ma (Grey, 2005; Rudnitzki et al., 2016), and a typically lower Cambrian trace fossil assemblage reported from the unconformably

overlying Raizama Formation (Santos et al., 2017; Mángano and Buatois, 2020).

Prior to the evolution of the Clymene Ocean between 540 and 490 Ma, sedimentation in the central part of West Gondwana was marked by the incursion of marine waters from the eastern Adamastor Ocean (585–540 Ma) to intracontinental areas (Caxito et al., 2021). During this period of oceanic connection, enhanced oxygen circulation and input of nutrients into the intracratonic Bambuí Basin allowed for the local development of an Ediacaran marine ecosystem in the basin (Warren et al., 2014). With the subsequent closure of the Clymene Ocean (540–490 Ma, Fig. 5), the rise of large mountain belts led to the formation of a restricted basin where oceanic anoxia and eutrophication developed (Caxito et al., 2021). This event potentially precluded the continuing development of metazoan communities in this intracratonic basin (Caxito et al., 2021), perhaps explaining the scarcity of marine macrofossils in the upper part of the Bambuí Group. During this period of basin restriction, carbonates deposited in the Bambuí Basin are characterized by unusual isotopic and geochemical signatures influenced by weathering fluxes from surrounding mountains (Cui et al., 2020; Fig. 5). For instance, strongly positive values of $\delta^{13}C > 10‰$ and high $^{87}Sr/^{86}Sr$ ratios in the middle-upper Bambuí Group decoupled from the global marine signatures may imply a disconnection between the Bambuí Basin and global ocean waters (Cui et al., 2020; Okubo et al., 2022).

Following this geodynamic model, the deformation of the Itapucumi Group basin is related to the closure of the Clymene Ocean between 540 and 490 Ma (Warren et al., 2019a) that took place after 535.7 Ma, certainly extending into the Cambrian. Recent discoveries of late Ediacaran and Early Cambrian volcanic and detrital zircons from the upper Bambuí (Moreira et al., 2020) and Itapucumi groups (Warren et al., 2019b; this contribution) further indicate deposition coeval to active volcanism during the last pulses of crustal accretion and the final amalgamation of Gondwana (Tohver et al., 2012).

CONCLUSIONS

The Ediacaran-Cambrian transition in the West Gondwana is identified in the Itapucumi Group, Paraguay, close to the contact between the Tagatiya Guazú and Cerro Curuzu formations. The corresponding stratigraphic interval is marked by the co-occurrence of *Cloudina* and treptichnids, similar to other Ediacaran-Cambrian successions such as the Nama Group in Namibia. A SHRIMP zircon U-Pb depositional age of 535.7 ± 5.2 Ma from the basal Cerro Curuzu Formation, a few meters above the first appearance of treptichnids in the upper Tagatiya Guazú Formation is similar to other terminal Ediacaran successions and indicate a terminal Ediacaran age for the uppermost part of this unit.

Integrated biostratigraphic and sedimentologic analyses show that the distribution of in situ *Cloudina* and bioturbation structures in the Tagatiya Guazú Formation might have responded to broad lithologic contrasts. This, in turn, could have been determined by parameters such as substrate consistency and composition, bathymetry, and water turbidity, because excess of suspended particles might have had a detrimental effect on filter-feeding strategies (that have been hypothesized for many of the epibenthic tube-dwelling organisms of terminal Ediacaran skeletal communities). At the local scale, it seems that being jelly or shelly depended largely on the environmental factors driven by water turbidity, substrate composition and stability, and nutrient availability. $\delta^{13}C$ data from the Tagatiya Guazú and Cerro Curuzu formations also show that, like the terminal Ediacaran Spitskop Formation in Namibia, the Itapucumi Group does not capture the negative $\delta^{13}C$ excursion the BACE at the Ediacaran-Cambrian interval, possibly because the BACE was masked by a cryptic unconformity or unsuitable lithology, or perhaps the BACE may not represent a global event.

Our data reinforce the notion that Ediacaran skeletonized organisms possibly survived into the Early Cambrian. Finally, the Ediacaran-Cambrian interval in this part of the world not only inaugurates the eon of complex multicellular life, but also marks the birth of Gondwana, the largest known austral supercontinent in Earth's history.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank Paulo Boggiani and the Industria Nacional del Cemento (Paraguay) for all logistic and operational support during the field activities. We are especially grateful to Eric Tohver who performed the U-Pb sensitive high-resolution ion microprobe analysis presented in this piece. The authors would like to thank Associate Editor Brian Pratt, the first anonymous reviewer, and Fred Bowyer for their valuable comments and suggestions on this paper. This research was sponsored by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (grants 2010/19584-4 and 2018/26230-6). LVW and MGS are fellows of the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico de Brazil. Additional financial support was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of the Government of Canada Discovery Grants 311727-15/20, and 311726-13, and 422931-20 awarded to MGM and LAB, respectively. MGM also thanks funding by the George J. McLeod Enhancement Chair in Geology, University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada. SX acknowledge support from the National Science Foundation Frontier Research in Earth Sciences program (EAR-2021207).

REFERENCES CITED

Adorno, R.R., do Carmo, D.A., Germs, G., Walde, D.H., Denezine, M., Boggiani, P.C., Silva, S.C.S., Vasconcelos, J.R., Tobias, T.C., Guimarães, E.M., and Vieira, L.C., 2017, *Cloudina lucianoi* (Beurlen & Sommer, 1957), Tamengo Formation, Ediacaran, Brazil: Taxonomy, analysis of stratigraphic distribution and biostratigraphy: Precambrian Research, v. 301, p. 19–35, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.08.023.

Álvaro, J.J., Cortijo, I., Jensen, S., Mus, M.M., and Palacios, T., 2020, *Cloudina*-microbial reef resilience to substrate instability in a Cadomian retro-arc basin of the Iberian Peninsula: Precambrian Research, v. 336, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.105479.

Amorim, K.B., Afonso, J.W.L., Leme, J.J.M., Diniz, C.Q.C., Rivera, L.C.M., Gómez-Gutiérrez, J.C., Boggiani, P.C., and Trindade, R.I.F., 2020, Sedimentary facies, fossil distribution and depositional setting of the late Ediacaran Tamengo Formation (Brazil): Sedimentology, v. 67, p. 3422–3450, https://doi.org/10.1111/sed.12749.

Babinski, M., Trindade, R.I.F., Alvarenga, J.C., Boggiani, P.C., Liu, D., and Santos, R.V., 2006, Geochronological constraints on the Neoproterozoic glaciations in Brazil, *in* Proceedings, Snowball Earth 2006: American Geophysical Union, Spring Meeting, Ascona, Switzerland, p. 19–20.

Babinski, M., Vieira, L.C., and Trindade, R.I.F., 2007, Direct dating of the Sete Lagoas cap carbonate (Bambuí Group, Brazil) and implications for the Neoproterozoic glacial events: Terra Nova, v. 19, no. 6, p. 401–406, https://doi.org/10.1111/j.1365-3121.2007.00764.x.

Babinski, M., Boggiani, P.C., Trindade, R.I.F., and Fanning, C.M., 2013, Detrital zircon ages and geochronological constraints on the Neoproterozoic Puga diamictites and associated BIFs in the southern Paraguay Belt, Brazil: Gondwana Research, v. 23, p. 988–997, https://doi.org/10.1016/j.gr.2012.06.011.

Bandeira, J., McGee, B., Nogueira, A.C.R., Collins, A.S., and Trindade, R., 2012, Sedimentological and provenance response to Cambrian closure of the Clymene ocean: The upper Alto Paraguai Group, Paraguay belt, Brazil: Gondwana Research, v. 21, no. 2–3, p. 323–340, https://doi.org/10.1016/j.gr.2011.04.006.

Boggiani, P.C., Gaucher, C., Sial, A.N., Babinski, M., Simon, C.M., Riccomini, C., Ferreira, V.P., and Fairchild, T.R., 2010, Chemostratigraphy of the Tamengo Formation (Corumbá Group, Brazil): A contribution to the calibration of the Ediacaran carbon-isotope curve: Precambrian Research, v. 182, p. 382–401, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2010.06.003.

Bowyer, F.T., Zhuravlev, A.Y., Wood, R., Shields, G.A., Zhou, Y., Curtis, A., Poulton, S.W., Condon, D., Yang, C., and Zhu, M., 2022, Calibrating the temporal and spatial dynamics of the Ediacaran - Cambrian radiation of animals: Earth-Science Reviews, v. 225, https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103913.

Brasier, M., Cowie, J., and Taylor, M., 1994, Decision on the Precambrian-Cambrian boundary stratotype: Episodes Journal of International Geoscience, v. 17, p. 3–8.

Buatois, L.A., 2018, *Treptichnus pedum* and the Ediacaran–Cambrian boundary: Significance and caveats: Geological Magazine, v. 155, p. 174–180, https://doi.org/10.1017/S0016756817000656.

Buatois, L.A., Almond, J., Mángano, M.G., Jensen, S., and Germs, G.J.B., 2018, Sediment disturbance by Ediacaran bulldozers and the roots of the Cambrian explosion: Scientific Reports, v. 8, no. 4514.

Cai, Y., Xiao, S., Li, G., and Hua, H., 2019, Diverse biomineralizing animals in the terminal Ediacaran Period herald the Cambrian explosion: Geology, v. 47, p. 380–384, https://doi.org/10.1130/G45949.1.

Campanha, G.A.C., Warren, L.V., Boggiani, P.C., Grohmann, C.H., and Cáceres, A.A., 2010, Structural analysis of the Itapucumí Group in the Vallemí region, northern Paraguay: Evidence of a new Brasiliano/Pan-African mobile belt: Journal of South American Earth Sciences, v. 30, p. 1–11, https://doi.org/10.1016/j.jsames.2010.04.001.

Caxito, F.A., Frei, R., Uhlein, G.J., Dias, T.G., Árting, T.B., and Uhlein, A., 2018, Multiproxy geochemical and isotope stratigraphy records of a Neoproterozoic

oxygenation event in the Ediacaran Sete Lagoas cap carbonate, Bambuí Group, Brazil: Chemical Geology, v. 481, p. 119–132, https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2018.02.007.

Caxito, F., Lana, C., Frei, R., Uhlein, G.J., Sial, A.N., Dantas, E.L., Pinto, A.G., Campos, F.C., Galvão, P., Warren, L.V., Okubo, J., and Ganade, C.E., 2021, Goldilocks at the dawn of complex life: Mountains might have damaged Ediacaran–Cambrian ecosystems and prompted an early Cambrian greenhouse world: Scientific Reports, v. 11, 20010, https://doi.org/10.1038/s41598-021-99526-z.

Cingolani, C., and Bonhomme, M.G., 1988, Resultados geocronológicos en niveles pelíticos intercalados en las dolomías de Sierras Bayas (Grupo La Tinta), provincia de Buenos Aires: Actas Segundas Jornadas Geológicas Bonaerenses, p. 283–289.

Cordani, U.G., Teixeira, W., Tassinari, C.C.G., Coutinho, J.M.V., and Ruiz, A.S., 2010, The Rio Apa Craton in Mato Grosso do Sul (Brazil) and northern Paraguay: Geochronological evolution, correlations and tectonic implications for Rodinia and Gondwana: American Journal of Science, v. 310, p. 981–1023, https://doi.org/10.2475/09.2010.09.

Cortijo, I., Martí Mus, M., Jensen, S., and Palacios, T., 2010, A new species of *Cloudina* from the terminal Ediacaran of Spain: Precambrian Research, v. 176, p. 1–10, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2009.10.010.

Coutts, D.S., Matthews, W.A., and Hubbard, S.M., 2019, Assessment of widely used methods to derive depositional ages from detrital zircon populations: Geoscience Frontiers, v. 10, p. 1421–1435, https://doi.org/10.1016/j.gsf.2018.11.002.

Cui, H., Kaufman, A.J., Xiao, S., Peek, S., Cao, H., Min, X., Cai, Y., Siegel, Z., Liu, X.M., Peng, Y., Schiffbauer, J.D., and Martin, A.J., 2016, Environmental context for the terminal Ediacaran biomineralization of animals: Geobiology, v. 14, p. 344–363, https://doi.org/10.1111/gbi.12178.

Cui, H., Warren, L.V., Uhlein, G.J., Okubo, J., Liu, X.M., Plummer, R.E., Baele, J., Goderis, S., Claeys, P., and Li, F., 2020, Global or regional? Constraining the origins of the middle Bambuí carbon cycle anomaly in Brazil: Precambrian Research, v. 348, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2020.105861.

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 B. Biological Sciences, v. 282, 1814, https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1003.

Darroch, S.A., Smith, E.F., Laflamme, M., and Erwin, D.H., 2018, Ediacaran extinction and Cambrian explosion: Trends in Ecology & Evolution, v. 33, p. 653–663, https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.06.003.

Darroch, S.A., Cribb, A.T., Buatois, L.A., Germs, G.J., Kenchington, C.G., Smith, E.F., Mocke, H., O'Neil, G.R., Schiffbauer, J.D., Maloney, K.M., Racicot, R.A., Turk, K.A., Gibson, B.M., Almond, J., Koester, B., Boag, T.H., Tweedt, S.M., and Laflamme, M., 2021, The trace fossil record of the Nama Group, Namibia: Exploring the terminal Ediacaran roots of the Cambrian explosion: Earth-Science Reviews, v. 212, https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103435.

Demarco, P.N., Masquelin, H., Peel, E., and Bettucci, L.S., 2019, Stratigraphy and tectonic setting of the Barriga Negra Formation in Uruguay: An update: Brazilian Journal of Geology, v. 49, no. 1, https://doi.org/10.1590/2317-4889201920180047.

Godoy, A.M., Ruiz, A.S., Manzano, J.C., and Araújo-Ruiz, L.M.B., 2007, Os granitóides Brasilianos pós-tectônicos da Faixa de Dobramentos Paraguai MS e MT: Geologia USP: Série Científica, v. 7, p. 29–44.

Gómez-Peral, L.E., Sial, A.N., Arrouy, M.J., Richiano, S., Ferreira, V.P., Kaufman, A.J., and Poiré, D.G., 2017, Paleo-climatic and paleo-environmental evolution of the Neoproterozoic basal sedimentary cover on the Río de La Plata Craton, Argentina: Insights from the $\delta^{13}C$ chemostratigraphy: Sedimentary Geology, v. 353, p. 139–157, https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2017.03.007.

Gómez-Peral, L.E., Kaufman, A.J., Arrouy, M.J., Richiano, S., Sial, A.N., Poiré, D.G., and Ferreira, V.P., 2018, Preglacial paleoenvironmental evolution of the Ediacaran Loma Negra Formation, far southwestern Gondwana, Argentina: Precambrian Research, v. 315, p. 120–137, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.07.005.

Grey, K., 2005, Ediacaran palynology of Australia: Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists, v. 31, p. 1–439.

Halverson, G.P., Wade, B.P., Hurtgen, M.T., and Barovich, K.M., 2010, Neoproterozoic chemostratigraphy: Precambrian Research, v. 182, p. 337–350, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2010.04.007.

Hartmann, L.A., Santos, J.O., Bossi, J., Campal, N., Schipilov, A., and Mac Naughton, N.J., 2002, Zircon and titanite U-Pb SHRIMP geochronology of Neoproterozoic felsic magmatism on the eastern border of the Rio de la Plata Craton, Uruguay: Journal of South American Earth Sciences, v. 15, p. 229–236, https://doi.org/10.1016/S0895-9811(02)00030-5.

Hasui, Y., and Almeida, F.F.M., 1970, Geocronologia do Centro-Oeste Brasileiro: Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia, v. 19, p. 5–26.

Hodgin, E.B., Nelson, L.L., Wall, C.J., Barrón-Díaz, A.J., Webb, L.C., Schmitz, M.D., Fike, D.A., Hagadorn, J.W., and Smith, E.F., 2021, A link between rift-related volcanism and end-Ediacaran extinction? Integrated chemostratigraphy, biostratigraphy, and U-Pb geochronology from Sonora, Mexico: Geology, v. 49, p. 115–119, https://doi.org/10.1130/G47972.1.

Jensen, S., 2003, The Proterozoic and earliest Cambrian trace fossil record: Patterns, problems and perspectives: Integrative and Comparative Biology, v. 43, p. 219–228, https://doi.org/10.1093/icb/43.1.219.

Jensen, S., Saylor, B.Z., Gehling, J.G., and Germs, G.J., 2000, Complex trace fossils from the terminal Proterozoic of Namibia: Geology, v. 28, p. 143–146, https://doi.org/10.1130/0091-7613(2000)28<143:CTFFTT>2.0.CO;2.

Laflamme, M., Darroch, S.A.F., Tweedt, S.M., Peterson, K.J., and Erwin, D.H., 2013, The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat?: Gondwana Research, v. 23, p. 558–573, https://doi.org/10.1016/j.gr.2012.11.004.

Linnemann, U., Ovtcharova, M., Schaltegger, U., Gärtner, A., Hautmann, M., Geyer, G., Vickers-Rich, P., Rich, T., Plessen, B., Hofmann, M., Zieger, J., Krause, R., Kriesfeld, L., and Smith, J., 2019, New high-resolution age data from the Ediacaran–Cambrian boundary indicate rapid, ecologically driven onset of the Cambrian explosion: Terra Nova, v. 31, p. 49–58, https://doi.org/10.1111/ter.12368.

Mángano, M.G., and Buatois, L.A., 2020, The rise and early evolution of animals: Where do we stand from a trace-fossil perspective?: Interface Focus, v. 10, no. 4, https://doi.org/10.1098/rsfs.2019.0103.

Manoel, T.N., Selby, D., Galvez, M.E., Leite, J.A.D., and Figueiredo, L.N., 2021, A pre-Sturtian depositional age of the lower Paraguay Belt, Western Brazil, and its relationship to western Gondwana magmatism: Gondwana Research, v. 89, p. 238–246, https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.10.002.

McGee, B., Collins, A.S., and Trindade, R.I.F., 2012, G'day Gondwana: The final accretion of a supercontinent: U-Pb ages from the post-orogenic São Vicente Granite, northern Paraguay Belt, Brazil: Gondwana Research, v. 21, p. 316–322, https://doi.org/10.1016/j.gr.2011.04.011.

Miller, M.F., and Smail, S.E., 1997, A semiquantitative field method for evaluating bioturbation on bedding planes: Palaios, v. 12, p. 391–396, https://doi.org/10.2307/3515338.

Moreira, D.S., Uhlein, A., Dussin, I.A., Uhlein, G.J., and Misuzaki, A.M.P., 2020, A Cambrian age for the upper Bambui Group, Brazil, supported by the first U-Pb dating of volcaniclastic bed: Journal of South American Earth Sciences, v. 99, https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102503.

Muscente, A.D., Boag, T.H., Bykova, N., and Schiffbauer, J.D., 2018, Environmental disturbance, resource availability, and biologic turnover at the dawn of animal life: Earth-Science Reviews, v. 177, p. 248–264, https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.11.019.

Muscente, A.D., Bykova, N., Boag, T.H., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Eleish, A., Prabhu, A., Pan, F., Meyer, M.B., Schiffbauer, J.D., Fox, P., Hazen, R.M., and Knoll, A.H., 2019, Ediacaran biozones identified with network analysis provide evidence for pulsed extinctions of early complex life: Nature Communications, v. 10, p. 1–15, https://doi.org/10.1038/s41467-019-08837-3.

Narbonne, G.M., Myrow, P.M., Landing, E., and Anderson, M.M., 1987, A candidate stratotype for the Precambrian-Cambrian boundary, Fortune Head, Burin Peninsula, southeastern Newfoundland: Canadian Journal of Earth Sciences, v. 24, p. 1277–1293, https://doi.org/10.1139/e87-124.

Nelson, L.L., Ramezani, J., Almond, J.E., Darroch, S.A.F., Taylor, W.L., Brenner, D.C., Furey, R.P., Turner, M., and Smith, E.F., 2022, Pushing the boundary: A calibrated Ediacaran-Cambrian stratigraphic record from the Nama Group in northwestern Republic of South Africa: Earth and Planetary Science Letters, v. 580, https://doi.org/10.1016/j.epsl.2022.117396.

Nogueira, A.C.R., Romero, G.R., Mecenero, E.A., Sanchez, F.H.G.D., Bandeira, J., Dos Santos, I.M., Pinheiro, R.V.L., Soares, J.L., Lafon, J.M., Afonso, J.W.L., Santos, H.P., and Rudnitzki, I.D., 2019, The Cryogenian-Ediacaran boundary in the southern Amazon Craton, *in* Sial, A.N., Gaucher, C., Ramkumar, M., Ferreira, V.P., eds., Chemostratigraphy Across Major Chronological Boundaries: American Geophysical Union, Geophysical Monograph Series, p. 89–114, https://doi.org/10.1002/9781119382508.ch6.

Okubo, J., Kaufman, A.J., Warren, L.V., Evans, M.N., Marroquín, S., Varni, M.A., Misi, A., Bahniuk, A.M., and Xiao, S., 2022, The sulfur isotopic consequence of seawater sulfate distillation preserved in the Neoproterozoic Sete Lagoas post-glacial carbonate, eastern Brazil: Journal of the Geological Society, v. 179, p. n/a, https://doi.org/10.1144/jgs2021-091.

Park, T.S., Jung, J., Lee, M., Lee, S., Zhen, Y.Y., Hua, H., Warren, L.V., and Hughes, N.C., 2021, Enduring evolutionary embellishment of cloudinids in the Cambrian: Royal Society Open Science, v. 8, https://doi.org/10.1098/rsos.210829.

Parry, L.A., Boggiani, P.C., Condon, D.J., Garwood, R.J., Leme, J.M., McIlroy, D., Brasier, M.D., Trindade, R., Campanha, G.A.C., and Pacheco, M.L.A.F., 2017, Ichnological evidence for meiofaunal bilaterians from the terminal Ediacaran and earliest Cambrian of Brazil: Nature Ecology & Evolution, v. 1, p. 1455–1464, https://doi.org/10.1038/s41559-017-0301-9.

Paula-Santos, G.M., Babinski, M., Kuchenbecker, M., Caetano-Filho, S., Trindade, R.I., and Pedrosa-Soares, A.C., 2015, New evidence of an Ediacaran age for the Bambuí Group in southern São Francisco craton (eastern Brazil) from zircon U-Pb data and isotope chemostratigraphy: Gondwana Research, v. 28, p. 702–720, https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.07.012.

Pedrosa-Soares, A.C., Babinski, M., Noce, C., Martins, M., Queiroga, G., and Vilela, F., 2011, The Neoproterozoic Macaúbas Group (Araçuaí orogen, SE Brazil) with emphasis on the diamictite formations, *in* Arnaud, E., Halverson, G.P., and Shields-Zhou, G., eds., The Geological Record of Neoproterozoic Glaciations: Geological Society, London, Memoirs 36, p. 523–534.

Rapalini, A.E., Trindade, R.I., and Poiré, D.G., 2013, The La Tinta pole revisited: Paleomagnetism of the Neoproterozoic Sierras Bayas Group (Argentina) and its implications for Gondwana and Rodinia: Precambrian Research, v. 224, p. 51–70, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2012.09.007.

Romero, G.A.S., Lafon, J.M., Nogueira, A.C.R., and Soares, J.L., 2013, Sr isotope geochemistry and PB-PB Geochronology of the Neoproterozoic cap carbonates, Tangará da Serra, Brazil: International Geology Review, v. 55, p. 185–203, https://doi.org/10.1080/00206814.2012.692517.

Rudnitzki, I.D., Romero, G.R., Hidalgo, R., and Nogueira, A.C.R., 2016, High frequency peritidal cycles of the upper Araras Group: Implications for disappearance of the Neoproterozoic carbonate platform in southern

Amazon Craton: Journal of South American Earth Sciences, v. 65, p. 67–78, https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.11.006.

Santos, H.P., Mángano, M.G., Soares, J.L., Nogueira, A.C.R., Bandeira, J., and Rudnitzki, I.D., 2017, Ichnologic evidence of a Cambrian age in the southern Amazon Craton: Implications for the onset of the Western Gondwana history: Journal of South American Earth Sciences, v. 76, p. 482–488, https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.03.008.

Shahkarami, S., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Hagadorn, J.W., and Almond, J., 2020, The Ediacaran–Cambrian boundary: Evaluating stratigraphic completeness and the Great Unconformity: Precambrian Research, v. 345, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2020.105721.

Sial, A.N., Gaucher, C., Silva Filho, M.A., Ferreira, V.P., Pimentel, M.M., Lacerda, L.D., Silva Filho, E.V., and Cezario, W., 2010, C-, Sr-isotope and Hg chemostratigraphy of Neoproterozoic cap carbonates of the Sergipano Belt, Northeastern Brazil: Precambrian Research, v. 182, p. 351–372, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2010.05.008.

Sial, A.N., Gaucher, C., Misi, A., Boggiani, P.C., Alvarenga, C.J.S., Ferreira, V.P., Pimentel, M.M., Pedreira, J.A., Warren, L.V., Fernández-Ramírez, R., Geraldes, M., Pereira, N.S., Chiglino, L., and Cezario, W.S., 2016, Correlations of some Neoproterozoic carbonate-dominated successions in South America based on high-resolution chemostratigraphy: Brazilian Journal of Geology, v. 46, p. 439–488, https://doi.org/10.1590/2317-4889201620160079.

Smith, E.F., Nelson, L.L., Strange, M.A., Eyster, A.E., Rowland, S.M., Schrag, D.P., and Macdonald, F.A., 2016, The end of the Ediacaran: Two new exceptionally preserved body fossil assemblages from Mount Dunfee, Nevada, USA: Geology, v. 44, p. 911–914, https://doi.org/10.1130/G38157.1.

Spence, G.H., and Tucker, M.E., 2007, A proposed integrated multi-signature model for peritidal cycles in carbonates: Journal of Sedimentary Research, v. 77, p. 797–808, https://doi.org/10.2110/jsr.2007.080.

Tavares, T.D., Martins, M.S., Alkmim, F.F., and Lana, C., 2020, Detrital zircons from the Upper Três Marias Formation, São Francisco basin, SE Brazil: Record of foreland deposition during the Cambrian?: Journal of South American Earth Sciences, v. 97, https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102395.

Tohver, E., Cawood, P.A., Rossello, E.A., and Jourdan, F., 2012, Closure of the Clymene Ocean and formation of West Gondwana in the Cambrian: Evidence from the Sierras Australes of the southernmost Rio de la Plata craton, Argentina: Gondwana Research, v. 21, p. 394–405, https://doi.org/10.1016/j.gr.2011.04.001.

Trivelli, G.G.B., Pierosan, R., and Ruiz, A.S., 2017, Geology and petrology of the São Vicente Granite in Águas Quentes State Park region, State of Mato Grosso, Brazil: Geologia USP: Série Científica, v. 17, p. 29–48.

Uhlein, G.J., Uhlein, A., Pereira, E., Caxito, F.A., Okubo, J., Warren, L.V., and Sial, A.N., 2019, Ediacaran paleoenvironmental changes recorded in the mixed carbonate-siliciclastic Bambuí Basin, Brazil: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 517, p. 39–51, https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.12.022.

Warren, L.V., Fairchild, T.R., Gaucher, C., Boggiani, P.C., Poiré, D.G., Anelli, L.E., and Inchausti, J.C.G., 2011, *Corumbella* and in situ *Cloudina* in association with thrombolites in the Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay: Terra Nova, v. 23, p. 382–389, https://doi.org/10.1111/j.1365-3121.2011.01023.x.

Warren, L.V., Pacheco, M.L.A.F., Fairchild, T.R., Simões, M.G., Riccomini, C., Boggiani, P.C., and Cáceres, A.A., 2012, The dawn of animal skeletogenesis: Ultrastructural analysis of the Ediacaran metazoan *Corumbella werneri*: Geology, v. 40, p. 691–694, https://doi.org/10.1130/G33005.1.

Warren, L.V., Simões, M.G., Fairchild, T.R., Riccomini, C., Gaucher, C., Anelli, L.E., Freitas, B.T., Boggiani, P.C., and Quaglio, F., 2013, Environmental impact of the oldest metazoan bioclastic sediments: Geology, v. 41, p. 507–510, https://doi.org/10.1130/G33931.1.

Warren, L.V., Quaglio, F., Riccomini, C., Simões, M.G., Poiré, D., Strikis, N.M., and Strikis, P.C., 2014, The puzzle assembled: Ediacaran guide fossil *Cloudina* reveals an old proto-Gondwana seaway: Geology, v. 42, p. 391–394, https://doi.org/10.1130/G35304.1.

Warren, L.V., Quaglio, F., Simões, M.G., Gaucher, C., Riccomini, C., Poiré, D.G., Freitas, B.T., Boggiani, P.C., and 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, v. 298, p. 79–87, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.003.

Warren, L.V., Freitas, B.T., Riccomini, C., Boggiani, P.C., Quaglio, F., Simões, M.G., Fairchild, T.R., Giorgioni, M., Gaucher, C., Poiré, D.G., Cáceres, A.A., and Sial, A.N., 2019a, Sedimentary evolution and tectonic setting of the Itapucumi Group, Ediacaran, northern Paraguay: From Rodinia break-up to West Gondwana amalgamation: Precambrian Research, v. 322, p. 99–121, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.12.022.

Warren, L.V., Tohver, E., Inglez, L., Okubo, J., Riccomini, C., and Xiao, S., 2019b, Calibrating the Ediacaran-Cambrian transition in the SW Gondwana: Estudios Geológicos-Madrid, v. 75, no. 2.

Warren, L.V., Tohver, E., Inglez, L., Okubo, J., Riccomini, C., and Xiao, X., 2019c, Calibrating the Ediacaran-Cambrian transition in the SW Gondwana: Estudios Geológicos (Madrid), v. 75, p. 118, https://doi.org/10.3989/egeol.43593.573.

Wood, R., Curtis, A., Penny, A., Zhuravlev, A.Y., Curtis-Walcott, S., Lipinge, S., and Bowyer, F., 2017, Flexible and responsive growth strategy of the Ediacaran skeletal *Cloudina* from the Nama Group, Namibia: Geology, v. 45, p. 259–262, https://doi.org/10.1130/G38807.1.

Xiao, S., and Narbonne, G.M., 2020, The Ediacaran Period, *in* Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., and Ogg, G.M., eds., Geologic Time Scale 2020: Oxford, UK, Elsevier, v. 1, p. 521–561, https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824360-2.00018-8.

Xiao, S., Chen, Z., Zhou, C., and Yuan, X., 2019, Surfing in and on microbial mats: Oxygen-related behavior of a terminal Ediacaran bilaterian animal: Geology, v. 47, p. 1054–1058, https://doi.org/10.1130/G46474.1.

Yang, B., Steiner, M., Zhu, M., Li, G., Liu, J., and Liu, P., 2016, Transitional Ediacaran-Cambrian small skeletal fossil assemblages from South China and Kazakhstan: Implications for chronostratigraphy and metazoan evolution: Precambrian Research, v. 285, p. 202–215, https://doi.org/10.1016/j.precamres.2016.09.016.

Yuan, X., Chen, Z., Xiao, S., Zhou, C., and Hua, H., 2011, An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes: Nature, v. 470, p. 390–393, https://doi.org/10.1038/nature09810.

Zhou, C., and Xiao, S., 2007, Ediacaran $\delta^{13}C$ chemostratigraphy of South China: Chemical Geology, v. 237, p. 89–108, https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2006.06.021.

Zhu, M., Babcock, L.E., and Peng, S., 2006, Advances in Cambrian stratigraphy and paleontology: Integrating correlation techniques, paleobiology, taphonomy and paleoenvironmental reconstruction: Paleoworld, v. 15, p. 217–222.

Zhu, M., Zhuravlev, A.Y., Wood, R.A., Zhao, F., and Sukhov, S.S., 2017, A deep root for the Cambrian explosion: Implications of new bio- and chemostratigraphy from the Siberian Platform: Geology, v. 45, p. 459–462, https://doi.org/10.1130/G38865.1.

Science Editor: Brad Singer
Associate Editor: Brian Pratt

Manuscript Received 19 August 2022
Revised Manuscript Received 18 October 2022
Manuscript Accepted 29 November 2022

Printed in the USA

Supplementary Materials (Supp. Mat.)

Supp. Mat. 1 - Sampling and analytical procedures

A bulk sample (10 kg) was collected for geochronological analyses from a tuffaceous layer in the lower Cerro Curuzu Formation (VLM-11A). Zircon grains were separated from the bulk sample according to the following steps: (i) mechanical breakdown using a jaw crusher and a disc mill; (ii) separation with 100 and 250 mesh sieves; (iii) first heavy mineral separation using a *Wilfley* shaker table; (iv) magnetic separation using a hand magnet followed by a Frantz isodynamic magnetic separator; (v) second heavy mineral separation using bromoform and methylene iodide; and (vi) dissolution of carbonate and sulfide fractions using HNO_3 and HCl. After this procedure, zircon grains were handpicked under a binocular stereomicroscope and embedded in epoxy resin mounts. Zircon grains were visually selected to identify distinct crystal populations, based on their typology, morphology, and presence of fractures. This analysis was refined by cathodoluminescence in order to identify inclusions, internal fractures, and overgrowth zones. Two populations of zircon grains were identified: one population characterized by euhedral zircon grains (volcanic zircons) and another composed of generally fractured, fragmented, and slightly rounded grains (inherited zircon grains from basement units). The above procedures were performed in the Preparation and Separation Laboratory in the Center of Geochronology Research at the São Paulo University, Brazil (CEPEGEO - USP).

Both volcanic and detrital zircon grains were dated using Sensitive High-Resolution Ion Microprobe (SHRIMP II) at the School of Earth and Environment from the University of Western Australia. A total of 40 zircon grains were analyzed. The use of SHRIMP allowed us to statistically distinguish representative ages of zircon populations. The zircon standard used was BR266 zircon (559 Ma, 903 ppm U). Spot analyses were performed using a primary ion

beam of 2.5–3 nA with a diameter of ~25 μm. Common Pb correction was carried out using the measured amount of ^{204}Pb.

The data were corrected and reduced using the software Squid 1.02 and the age calculation was performed using the software Isoplot-Ex (Ludwig, 2003). The data were graphically represented using Concordia plots (produced with Isoplot 4.15), Kernel Density Estimate (KDEs after Java Application of Vermeesch, 2012), and pie charts. Only zircon ages with less than 10% of discordance were considered. For zircon grains older than 1.4 Ga (considering the correlated discordance of $^{206}Pb/^{238}U$ to $^{207}Pb/^{206}Pb$), we used the $^{207}Pb/^{206}Pb$ ratio, and for grains younger than 1.4 Ga (considering the correlated discordance of $^{206}Pb/^{238}U$ to $^{207}Pb/^{235}U$) we used the $^{206}Pb/^{238}U$ ratio to calculated radiometric ages. The maximum depositional age of the tuffaceous bed was calculated using the Youngest Three Zircons method (Coutts et al. 2019) in accordance with the Concordia Age and the youngest grain found.

References

Coutts, D.S, Matthews, W.A., Hubbard, S.M. 2019. Assessment of widely used methods to derive depositional ages from detrital zircon populations. Geoscience Frontiers 10: 1421–35.

Ludwig, K. R. (2003). User's Manual for Isoplot/Ex Version 3.00 e A Geochronology Toolkit for Microsoft Excel, vol. 4. Berkeley Geochronological Center, Special Publication.

Vermeesch, P. 2012. On the visualization of detrital age distributions. Chemical Geology, 312, 190-194.

Supp. Mat. 2 – U-Pb SHRIMP data

U-Pb SHRIMP ages – sample VLM-11A

Grain Spot (VLM)	% ^{206}Pb (1)	ppm U	ppm Th	^{232}Th/ ^{238}U	ppm ^{206}Pb	^{206}Pb/^{238}U Age (1)		^{206}Pb/^{238}U Age (2)		^{207}Pb/^{206}Pb Age (1)		^{208}Pb/^{232}Th Age (1)		^{208}Pb/^{232}Th Age (2)		% Disc.	Unc. ^{238}U/ ^{206}Pb	±%	Unc. ^{207}Pb/ ^{206}Pb	±%	^{207}Pb/ ^{206}Pb (1)	±%	^{207}Pb/ ^{235}U	±%	^{206}Pb/ ^{238}U	±%	Err. Corr.
18.1	3,40	392	124	0,33	25,5	471	±11	464	±11	924	±84	538	±45	376	±31	+51	13,18	2,3	0,0699	4,1	0,0640	3,2	0,665	3,7	0,0753	2,6	0,5
28.1	1,37	757	58	0,08	52,2	497	±18	496	±19	605	±195	401	±155	246	±291	+19	12,47	3,8	0,0601	9,0	0,0619	7,9	0,686	8,6	0,0804	3,9	0,4
19.1	0,32	709	148	0,22	49,6	505	±43	500	±43	779	±253	519	±172	365	±191	+37	12,27	8,8	0,0651	12,0	0,0644	13,1	0,723	15,1	0,0814	9,2	0,5
23.1	3,39	1040	74	0,07	76,2	528	±26	521	±26	906	±219	795	±369	109	±390	+43	11,72	5,2	0,0693	10,6	0,0647	7,5	0,757	8,6	0,0848	5,5	0,5
5.1	0,38	339	229	0,70	25,1	533	±9	534	±9	498	±42	499	±17	504	±17	-7	11,60	1,8	0,0572	1,9	0,0632	2,8	0,757	3,3	0,0869	2,0	0,5
3.1	0,03	373	172	0,48	27,7	534	±6	533	±7	590	±23	535	±28	521	±28	+10	11,58	1,3	0,0596	1,0	0,0595	3,7	0,708	4,1	0,0864	1,4	0,5
12.1	0,57	262	128	0,51	19,4	534	±15	536	±16	461	±58	515	±35	532	±35	-16	11,57	3,0	0,0562	2,6	0,0586	4,7	0,701	5,4	0,0867	3,3	0,5
15.1	1,00	263	68	0,27	19,6	536	±9	534	±9	630	±63	563	±32	519	±22	+16	11,54	1,7	0,0607	2,9	0,0591	1,8	0,704	2,1	0,0865	1,8	0,6
4.1	0,78	189	120	0,65	14,1	537	±9	539	±10	437	±87	503	±16	521	±15	-24	11,51	1,8	0,0556	3,9	0,0611	2,7	0,737	3,1	0,0875	2,0	0,5
26.1	0,50	143	71	0,52	10,7	539	±10	538	±10	571	±67	527	±19	519	±16	+6	11,47	1,9	0,0591	3,1	0,0606	2,2	0,730	2,6	0,0873	2,0	0,6
3.2	0,18	478	244	0,53	36,0	542	±6	542	±7	554	±26	537	±11	535	±11	+2	11,39	1,2	0,0586	1,2	0,0593	1,6	0,718	2,0	0,0878	1,4	0,6
31.1	2,46	681	145	0,22	51,7	545	±6	543	±6	653	±98	575	±41	514	±58	+17	11,33	1,1	0,0614	4,6	0,0599	3,8	0,727	4,1	0,0881	1,2	0,4
30.1	0,13	375	137	0,38	28,8	551	±4	550	±4	588	±28	544	±16	532	±16	+7	11,21	0,8	0,0596	1,3	0,0602	1,2	0,741	1,3	0,0893	0,8	0,5
37.1	0,10	225	105	0,48	17,3	552	±8	552	±8	588	±35	554	±13	544	±14	+6	11,18	1,5	0,0596	1,6	0,0594	1,8	0,733	2,2	0,0894	1,6	0,6
20.1	0,17	405	297	0,76	31,2	554	±20	554	±20	543	±31	550	±24	551	±25	-2	11,15	3,8	0,0583	1,4	0,0591	3,5	0,732	4,6	0,0898	4,3	0,7
40.1	0,93	160	108	0,70	12,5	561	±9	564	±9	382	±94	530	±18	561	±14	-49	10,99	1,7	0,0543	4,2	0,0595	2,4	0,751	2,8	0,0915	1,9	0,5
1.1	0,27	178	189	1,10	14,6	588	±14	586	±14	676	±46	583	±17	572	±17	+14	10,47	2,5	0,0620	2,2	0,0634	4,1	0,836	5,0	0,0957	3,0	0,6
11.1	0,59	74	69	0,96	6,1	588	±7	586	±7	691	±87	582	±26	567	±24	+16	10,47	1,3	0,0625	4,1	0,0639	8,1	0,843	8,9	0,0957	1,6	0,6
6.1	0,36	157	111	0,73	13,1	595	±6	593	±6	658	±62	591	±41	579	±40	+10	10,35	1,0	0,0615	2,9	0,0621	8,1	0,827	9,0	0,0967	1,4	0,7
16.1	1,47	97	61	0,65	8,2	605	±7	609	±7	385	±136	544	±26	589	±15	-60	10,16	1,2	0,0543	6,0	0,0630	2,2	0,864	2,5	0,0995	1,2	0,4
29.1	0,20	302	106	0,36	25,8	610	±9	610	±9	628	±44	482	±28	474	±31	+3	10,08	1,6	0,0607	2,0	0,0703	3,3	0,973	3,8	0,1004	1,7	0,5
27.1	4,97	246	266	1,11	21,0	611	±8	611	±9	577	±203	613	±21	617	±26	-6	10,06	1,4	0,0593	9,4	0,0588	11,5	0,804	12,0	0,0993	1,8	0,4
8.1	0,29	146	111	0,78	12,5	611	±10	610	±10	653	±49	591	±20	583	±20	+7	10,06	1,7	0,0614	2,3	0,0649	3,5	0,894	4,0	0,0998	1,9	0,5
34.1	1,12	205	49	0,25	17,6	613	±9	612	±9	627	±73	537	±43	529	±26	+2	10,03	1,6	0,0607	3,4	0,0644	1,8	0,890	2,4	0,1002	1,7	0,6
22.1	0,66	177	150	0,87	15,2	613	±5	615	±5	493	±70	575	±25	594	±25	-25	10,03	0,9	0,0570	3,2	0,0644	6,3	0,893	6,9	0,1006	1,2	0,6
7.1	0,42	111	83	0,77	9,6	615	±14	613	±14	686	±59	609	±19	595	±18	+11	9,99	2,4	0,0624	2,7	0,0635	2,5	0,877	3,2	0,1002	2,7	0,7
33.1	0,17	185	63	0,35	15,9	615	±13	615	±13	604	±39	585	±42	589	±43	-2	9,99	2,2	0,0600	1,8	0,0622	4,1	0,861	4,8	0,1004	2,4	0,5
25.1	0,34	230	151	0,68	19,8	615	±9	617	±9	561	±42	580	±13	592	±13	-10	9,98	1,6	0,0588	1,9	0,0640	1,7	0,890	2,2	0,1008	1,7	0,6
14.1	0,45	288	200	0,72	24,9	618	±11	620	±11	553	±43	586	±18	599	±18	-12	9,93	1,8	0,0586	2,0	0,0636	2,8	0,889	3,3	0,1013	2,0	0,5
35.1	0,26	255	79	0,32	22,3	623	±11	623	±12	602	±37	604	±32	614	±32	-4	9,86	1,9	0,0600	1,7	0,0611	2,4	0,856	2,8	0,1016	2,0	0,6
24.1	0,57	180	223	1,28	15,7	625	±11	627	±11	514	±61	607	±16	619	±15	-23	9,83	1,8	0,0576	2,8	0,0629	7,9	0,889	8,7	0,1024	2,3	0,5
41.1	0,29	262	269	1,06	23,8	648	±17	648	±17	618	±54	609	±26	613	±26	-5	9,46	2,8	0,0604	2,5	0,0693	7,3	1,021	8,4	0,1068	3,3	0,5
42.1	0,46	230	65	0,29	20,9	648	±11	649	±12	593	±51	628	±27	657	±24	-10	9,46	1,9	0,0597	2,3	0,0608	1,7	0,887	2,3	0,1058	2,0	0,7
21.1	0,29	234	178	0,79	21,2	648	±5	649	±6	585	±40	633	±11	646	±11	-11	9,46	0,9	0,0595	1,9	0,0619	2,0	0,905	2,2	0,1060	1,0	0,5
36.1	0,24	347	67	0,20	38,5	782	±17	783	±18	769	±27	756	±34	769	±38	-2	7,75	2,3	0,0648	1,3	0,0657	1,4	1,170	2,6	0,1292	2,4	0,9
10.1	0,37	339	169	0,52	37,7	785	±14	786	±15	740	±29	755	±18	773	±18	-6	7,73	1,9	0,0639	1,4	0,0664	1,2	1,189	2,0	0,1298	2,1	0,8
9.1	0,34	211	36	0,18	23,6	787	±12	787	±12	785	±35	753	±36	756	±35	-0	7,70	1,6	0,0653	1,7	0,0663	1,2	1,188	1,9	0,1300	1,7	0,8
32.1	0,48	215	21	0,10	24,2	794	±9	795	±9	734	±40	653	±70	773	±59	-9	7,63	1,2	0,0638	1,9	0,0660	1,2	1,196	1,6	0,1314	1,2	0,7
17.1	0,43	118	91	0,80	13,7	820	±20	821	±20	761	±54	813	±28	829	±28	-8	7,38	2,6	0,0646	2,6	0,0654	3,3	1,225	4,1	0,1357	2,9	0,6
2.1	0,07	371	53	0,15	62,1	1146	±51	1116	±53	1640	±66	1767	±143	213	±296	+33	5,14	4,9	0,1008	3,6	0,0910	4,2	2,413	6,4	0,1923	5,0	0,7
13.1	0,36	132	52	0,40	43,3	2089	±18	2084	±22	2122	±13	2029	±406	1900	±388	+2	2,61	1,0	0,1318	0,8	0,1332	4,8	7,041	6,0	0,3834	1,6	0,8
39.1	--	152	62	0,42	74,8	2926	±147	2908	±224	2961	±62	3059	±326	2587	±2445	+1	1,74	6,2	0,2173	3,9	0,2153	4,3	17,013	7,4	0,5732	6,5	0,8

Errors are 1-sigma; Pb_c and Pb^* indicate the common and radiogenic portions, respectively.

Error in standard calibration was 0.42% (not included in above errors but required when comparing data from different mounts).

(1) Common Pb corrected using measured ^{204}Pb.

(2) Common Pb corrected by assuming ^{206}Pb/^{238}U-^{207}Pb/^{235}U age-concordance.

Corr. - corrected; Disc. - discordant; Unc. - uncorrected; Err. Cor. - Error Corrected

Suppl. Mat. 3 – Figure 5 references

References

Geochronologic data

BABINSKI, M.; BOGGIANI, P.C.; TRINDADE, R.I.F.; FANNING, C.M. 2013. Detrital zircon ages and geochronological constraints on the Neoproterozoic Puga diamictites and associated BIFs in the southern Paraguay Belt, Brazil. *Gondwana Research*, **23**:988–997.

BABINSKI, M.; VIEIRA, L.C.; TRINDADE, R.I.F. 2007. Direct dating of the Sete Lagoas cap carbonate (Bambuí Group, Brazil) and implications for the Neoproterozoic glacial events. *Terra Nova*, **19**(6):401-406.

Tavares, T. D., Martins, M. de S., Alkmim, F. F., & Lana, C. (2020). Detrital zircons from the Upper Três Marias Formation, São Francisco basin, SE Brazil: Record of foreland deposition during the Cambrian? Journal of South American Earth Sciences, 97, 102395.

WARREN, L.V.; TOHVER, E.; INGLEZ, L.; OKUBO, J.; RICCOMINI, C.; XIAO, X. 2019. Calibrating the Ediacaran-Cambrian transition in the SW Gondwana. *Estudios Geologicos-Madrid*, **75**:e118.

PARRY, L.A.; BOGGIANI, P.C.; CONDON, D.J.; GARWOOD, R.J.; LEME, J.M.; MCILROY, D.; BRASIER, M.D.; TRINDADE, R.; CAMPANHA, G.A.C.; PACHECO, M.L.A.F. 2017. Ichnological evidence for meiofaunal bilaterians from the terminal Ediacaran and earliest Cambrian of Brazil. *Nature Ecology and Evolution*, **1**:1455.

PAULA-SANTOS, G.M.; BABINSKI, M.; KUCHENBECKER, M.; CAETANO-FILHO, S.; TRINDADE, R.I.; PEDROSA-SOARES, A.C. 2015. New evidence of an Ediacaran age for the Bambuí Group in southern São Francisco craton (eastern Brazil) from zircon U-Pb data and isotope chemostratigraphy. *Gondwana Research*, **28**:702–720.

MOREIRA, D.S.; UHLEIN, A.; DUSSIN, I.A.; UHLEIN, G.J.; MISUZAKI, A.M.P. 2020. A Cambrian age for the upper Bambuí Group, Brazil, supported by the first U-Pb dating of volcaniclastic bed. *Journal of South American Earth Sciences*, **99**:102503.

CAXITO, F.A.; FREI, R.; UHLEIN, G.J.; DIAS, T.G.; ÁRTING, T.B.; UHLEIN, A. 2018. Multiproxy geochemical and isotope stratigraphy records of a neoproterozoic

oxygenation event in the Ediacaran Sete Lagoas cap carbonate, Bambuí Group, Brazil. *Chemical Geology*, **481**:119–132.

DEMARCO, P.N.; MASQUELIN, H.; PEEL, E.; BETTUCCI, L.S. 2019. Stratigraphy and tectonic setting of the Barriga Negra Formation in Uruguay: an update. *Brazilian Journal of Geology*, **49**(1):e20180047.

HARTMANN, L.A.; SANTOS, J.O.; BOSSI, J.; CAMPAL, N.; SCHIPILOV, A.; MAC NAUGHTON, N.J. 2002. Zircon and titanite U–Pb SHRIMP geochronology of Neoproterozoic felsic magmatism on the eastern border of the Rio de la Plata Craton, Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, **15**:229–236.

BANDEIRA, J.; MCGEE, B.; NOGUEIRA, A.C.R.; COLLINS, A.S.; TRINDADE, R. 2012. Sedimentological and provenance response to Cambrian closure of the Clymene ocean: The upper Alto Paraguai Group, Paraguay belt, Brazil. *Gondwana Research*, **21**(2-3):323-340.

MCGEE, B.; COLLINS, A.S.; TRINDADE, R.I.F. 2012. G'day Gondwana — the final accretion of a supercontinent: U–Pb ages from the post-orogenic São Vicente Granite, northern Paraguay Belt, Brazil. *Gondwana Research*, **21**(2-3):316-322.

ROMERO, G.A.S.; LAFON, J.M.; NOGUEIRA, A.C.R.; SOARES, J.L. 2012. Sr isotope geochemistry and PB-PB Geochronology of the Neoproterozoic cap carbonates, Tangará da Serra, Brazil. *International Geology Review*, **55** (2):185-203.

BABINSKI, M.; TRINDADE, R.I.F.; ALVARENGA, J.C.; BOGGIANI, P.C.; LIU, D.; SANTOS, R.V. 2006. Geochronological constraints on the Neoproterozoic glaciations in Brazil. *In*: Snowball Earth 2006. Ascona, *Proceedings*, **1**:19-20.

PEDROSA-SOARES, A.C.; BABINSKI, M.; NOCE, C.; MARTINS, M.; QUEIROGA, G.; VILELA, F. 2011. The Neoproterozoic Macaúbas Group (Araçuaí´ orogen, SE Brazil) with emphasis on the diamictite formations. *In*: ARNAUD, E.; HALVERSON, G.P.; SHIELDS-ZHOU, G. (*Eds*), *The Geological Record of Neoproterozoic Glaciations*. Geological Society, London, *Memoirs*, **36**:523–534.

GÓMEZ-PERAL, L.E.; KAUFMAN, A.J.; ARROUY, M.J.; RICHIANO, S.; SIAL, A.N.; POIRÉ, D.G.; FERREIRA, V.P. 2018. Preglacial paleoenvironmental evolution of the Ediacaran Loma Negra Formation, far southwestern Gondwana, Argentina. *Precambrian Research*, **315**:120–137.

RAPALINI, A.E.; TRINDADE, R.I.; POIRÉ, D.G. 2013. The la Tinta pole revisited: paleomagnetismo of the Neoproterozoic sierras Bayas Group (Argentina) and its implications for Gondwana and Rodinia. *Precambrian Research*, **224**:51–70.

TOHVER, E.; CAWOOD, P.A.; ROSSELLO, E.A.; JOURDAN, F. 2012. Closure of the Clymene Ocean and formation of West Gondwana in the Cambrian: Evidence from the Sierras Australes of the southernmost Rio de la Plata craton, Argentina. *Gondwana Research*, **21**:394–405.

KAWASHITA, K.; VARELA, R.; CINGOLANI, C.; SOLIANI JR., E.; LINARES, E.; VALENCIO, S.A.; RAMOS, A.V.; DO CAMPO, M. 1999. Geochronology and Chemostratigraphy of "La Tinta" Neoproterozoic Sedimentary rocks, Buenos Aires Province, Argentina. In: II South American Symposium on Isotope Geology, Anais, p. 403–407.

Geochemical data

SIAL, A.N.; GAUCHER, C.; SILVA FILHO, M.A.; FERREIRA, V.P.; PIMENTEL, M.M.; LACERDA, L.D.; SILVA FILHO, E.V.; CEZARIO, W. 2010. C-, Sr-isotope and Hg chemostratigraphy of Neoproterozoic cap carbonates of the Sergipano Belt, Northeastern Brazil. *Precambrian Research*, **182**:351–372.

GÓMEZ-PERAL, L.E.; SIAL, A.N.; ARROUY, M.J.; RICHIANO, S.; FERREIRA, V.P.; KAUFMAN, A.J.; POIRÉ, D.G. 2017. Paleoclimatic and paleoenvironmental evolution of the Early Neoproterozoic basal dolomitic platform, Río de La Plata Craton, Argentina: insights from the $\delta_{13}C$ chemostratigraphy. *Sedimentary Geology*, **353**:139–157.

GÓMEZ-PERAL, L.E.; KAUFMAN, A.J.; ARROUY, M.J.; RICHIANO, S.; SIAL, A.N.; POIRÉ, D.G.; FERREIRA, V.P. 2018. Preglacial paleoenvironmental evolution of the Ediacaran Loma Negra Formation, far southwestern Gondwana, Argentina. *Precambrian Research*, **315**:120–137.

WARREN, L.V.; FREITAS, B.T.; RICCOMINI, C.; BOGGIANI, P.C.; QUAGLIO, F.; SIMÕES, M.G.; FAIRCHILD, T.R.; GIORGIONI, M.; GAUCHER, C.; POIRÉ, D.; CACERES, A.A.; SIAL, A.N. 2019. Sedimentary evolution and tectonic setting of the Itapucumi Group, Ediacaran, northern Paraguay: from Rodinia break-up to West Gondwana amalgamation. *Precambrian Research*, **322**:99-121.

Anexo 2: Artigo em preparação

BODY AND TRACE FOSSIL RECORDS FROM THE EDIACARAN-CAMBRIAN TRANSITION OF THE TAGATIYA GUAZÚ FORMATION, ITAPUCUMI GROUP, NORTHEASTERN PARAGUAY

Abstract

The Ediacaran-Cambrian Transition interval was the scenario of major biological turnovers including the appearance of the first biomineralized animals and the sharp increase in abundance and complexity of bioturbation structures. Marking the base of the Paleozoic, the first appearance datum of the trace fossil *Treptichnus pedum* symbolizes the shift between typically Precambrian sessile epibenthic communities, to a more dynamic benthos dominated by motile epi- and endobenthic bilaterians. In this context, the mixed carbonate-siliciclastic Tagatiya Guazú Formation (TGF), has recently been highlighted for the co-occurrence of abundant treptichnid burrows and typically Ediacaran cloudiniid-dominated assemblage. Here we further detail the body and trace fossil assemblages of the TGF, discussing their distribution along distinct sedimentary facies, and describing a previously unknown ichnodiversity for the upper interval of the unit. The trace fossil assemblage is dominated by surficial and shallow intrastratal deposit feeding structures, including ichnotaxa such as *Bergaueria* isp., *Skolithos* isp., cf. *Palaeophycus* isp., *Planolites* isp., *Treptichnus* isp., *Phycodes* isp., along with *Streptichnus*-like and rusophyciform structures. This diversity of architectural designs strongly suggests a bioturbation pattern more typical of Terraneuvian ecosystems than those reported for terminal Ediacaran. Thus, given 1 – the recently reported geochronological data suggesting a minimum age of ~536 Ma for the unit; 2 – the absence of stratigraphical hiatuses and sharp faciological shifts along the succession, and 3 – the vertical association between trace fossil-bearing intervals and abundant typically Ediacaran skeletal metazoans, we here reinforce the prominent gradational character of the major faunal turnovers that marked the Ediacaran-Cambrian Transition.

Keywords: Ediacaran-Cambrian transition, treptichnids, cloudiniids, SW-Gondwana.

1. Introduction

Marine sedimentary successions from the late Ediacaran and early Cambrian periods are characterized by profound changes in the fossil record. These include the reduction in the diversity of soft-bodied taxa of archetypal Ediacaran-type organisms (Laflamme et al., 2013; Muscente et al., 2019), the appearance of skeletonized taxa (Wood et al., 2019a), and the widespread cloudinomorph *bauplan* (Budd and Jensen, 2017; Schiffbauer et al., 2016; Selly et al., 2019). Also, this interval is marked by a considerable increase in ichnodisparity and diversity, as well as in the abundance of trace fossils and bioturbation indexes (Buatois and Gabriela Mángano, 2013; Alison T Cribb et al., 2019; Darroch et al., 2021; Mángano and Buatois, 2020b, 2014b; Nelson et al., 2022; Seilacher et al., 2005).

This worldly distributed trend seems to suggest a well-marked shift to benthic ecosystems dominated by larger and mobile bilaterians, with more sophisticated behaviors, as illustrated by the appearance of complex and regular burrow architectures (e.g. *Treptichnus pedum*, *Streptichnus narbonnei*, *Psammichnites gigas*) (Buatois, 2018; Carbone and Narbonne, 2014; Jensen and Runnegar, 2005; Mángano et al., 2022; Mángano and Buatois, 2020b). This pattern has often been used to suggest an important evolutionary singularity, as a prelude of the sudden appearance in the fossil record of the majority of metazoan clades, which characterized the so-called "Cambrian Explosion" (Mángano and Buatois, 2020b; Wood et al., 2019a; Zhuravlev and Wood, 2018). As such, the First Appearance Datum (FAD) of *Treptichnus pedum*, was chosen as an important biostratigraphic marker for the Ediacaran-Cambrian (E-C) boundary and defined as such in the Global Stratotype Section and Point (GSSP) in Newfoundland, Canada (Brasier et al., 1994; Buatois, 2018; McIlroy and Brasier, 2016).

However, the stratigraphic interval comprising the E-C boundary is often associated with either local or regional unconformities, and local changes in bioturbation patterns commonly coincide with pronounced shifts in lithology (Peters and Gaines, 2012; Shahkarami et al., 2020; Wan et al., 2019). This particularity may preclude the understanding of either environmental or evolutionary constraints of trace fossil appearance and distribution, as well as the true character of the perceived faunal turnover, and replacement of typical Ediacaran taxa by Cambrian-style bilaterians (Laflamme et al., 2013; Linnemann et al., 2019; Muscente et al., 2019).

Within this context, the almost continuous ~33m thick succession of the mixed siliciclastic-carbonate deposits of the Tagatiya Guazú Formation (TGF) containing both Ediacaran-type skeletal taxa, and still poorly studied trace fossil content, represents an interesting prospect to understand some major biotic changes and patterns of faunal replacement in SW Gondwana, during the E-C transition (Warren et al., 2023).

In this study, we further detail the stratigraphical and faciological distribution of the skeletal and trace fossil content of the intermediate to the upper interval of the TGF trying to elucidate what environmental controls may have driven this faunal replacement and how it affected the colonization of substrates at the E-C transition.

2. Geological setting

The Ediacaran Itapucumi Group in northeastern Paraguay represents a ~400m-thick metasedimentary succession, exposed within a narrow outcrop area close to the Paraná River, Vallemi town, State of Concepción (Fig. 1A and B) (Campanha et al., 2010; Warren et al., 2019; Wiens, 1986). The unit is composed of red-colored sandstone of the Vallemí Formation at the base, followed by limestone and dolostone of the Chamba Jhopo and Tagatiya Guazú formations, capped by shale, mudstone and grainstone deposits of the Cerro Curuzú Formation (Fig. 2A) (Warren et al., 2019). The TGF represents a ~50m-thick mostly undeformed unit, partially covering the Rio Apa Block, a southern promontory of the Amazonia Craton (Fig. 1 and 2A) (Warren et al., 2019). It is characterized by shallowing upward m-thick carbonate cycles (*sensu* Kerans and Tinker, 1997) interpreted as deposited in sub- to supratidal settings, within the inner part of a rimmed carbonate ramp, open to the Clymene ocean towards the west (Warren et al., 2019). In its lower to intermediate part, peritidal carbonates bear archetypal Ediacaran Nama-style skeletal fossils, including abundant remains of *Cloudina hartmannae*, *Corumbella werneri*, and scarce elements assigned to *Namacalathus hermanastes* (Warren et al., 2011; 2012; 2013; 2017; Yang et al., 2021). Also, in its uppermost interval abundant and relatively large treptichnid burrows were recently reported (Warren et al., 2023). Based on its body fossil assemblage, it has been previously suggested an age of deposition between 549Ma and 538 Ma (Grotzinger et al., 1995; Linnemann et al., 2019; Warren et al., 2011, 2017). However, the abundance of large and complex burrows at the upper part of the TGF, coupled with U-Pb SHRIMP data from a tuff bed in the lower Cerro Curuzú Formation (Fig. 2A), indicates a precise depositional age of 535.7±5 Ma

for this interval, suggesting that the age of the upper TGF could potentially extend to early Fortunian (Warren et al., 2023).

3. Material and methods

Distant between 55-65 km southeast of Vallemí town, two detailed columnar sections (1:20) were acquired to characterize the packing of carbonate cycles, sedimentary facies variation, and fossil content distribution. These last two parameters were further detailed with the analysis of 130 samples collected along the ~33 m-thick studied succession. Of these samples, 56 were sectioned with a conventional electrical saw with diamond-cutting blades and polished with *carborundum* powder-based manual grinder, which helped reveal sedimentary textures, skeletal fossils, and bioturbation structures within the bedding plan.

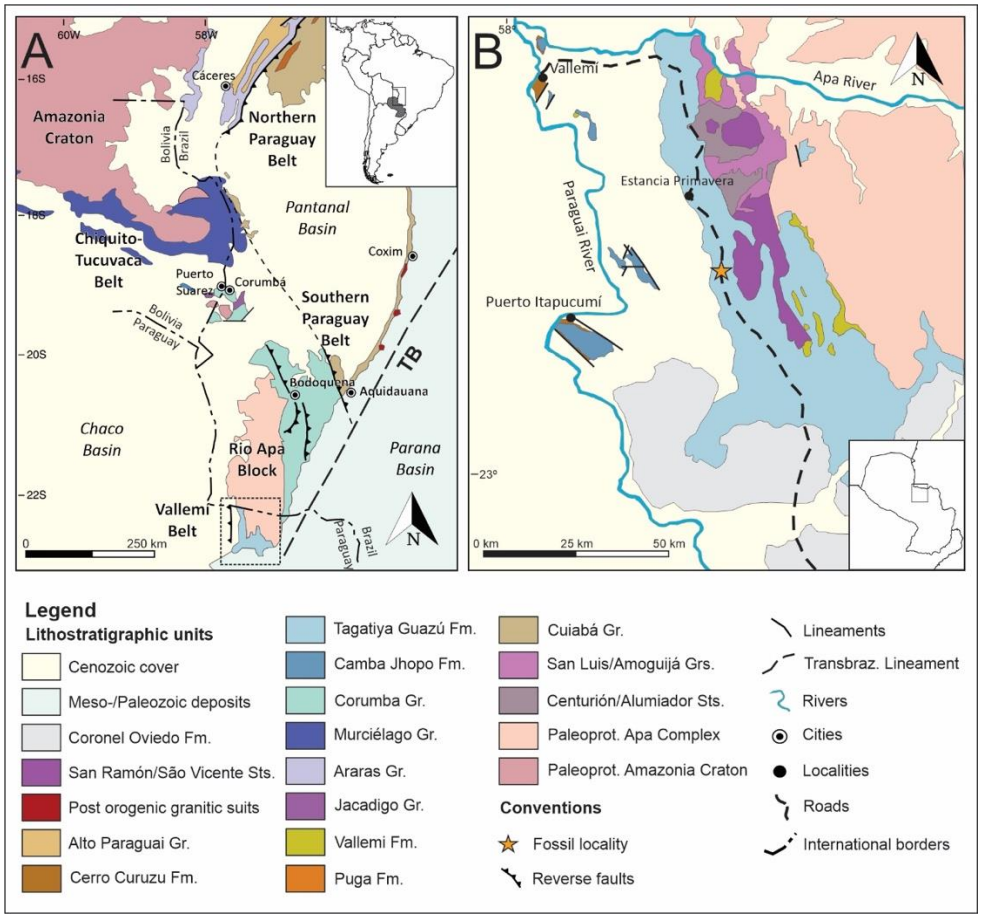


Figure 1 – Geological context of the studied area. A – Simplified regional geological map of the Paraguay and Vallemi Mobile Belts highlighting the position of the Itapucumi Group within its southern domain; B – Geological map of the outcrop area of the Itapucumi Group in Northeastern Paraguay. The star indicates the location of the trace fossil occurrence (coordinates: 22°34'54.48" S; 57°33'22.53" W). Meso. – Mesozoic; Sts. – Suits; Fm. – Formation; Gr. – Group; Paleoprot. – Paleoproterozoic; Transbraz. – Transbrazilian.

A total of 19 samples containing abundant trace fossils were collected *in situ* or as float slabs, which could be mostly reoriented based on geopetalic indicators. Identification of body and trace fossil specimens was made with the aid of an Olympus SZ61 stereomicroscope, and taxonomic assessment of most skeletal specimens were made by analyzing distinctly oriented sections under a Zeiss Axioscope 40 microscope, with conventional and polarized transmitted light. Many trace fossil specimens were photographed at multiple focal points to increase detail capture from uneven surfaces, and the images of interest were later z-stacked in Adobe Photoshop to increase the depth of field. Photos of many specimens were also laterally merged from overlapping panels, utilizing the photo merge function in the same software.

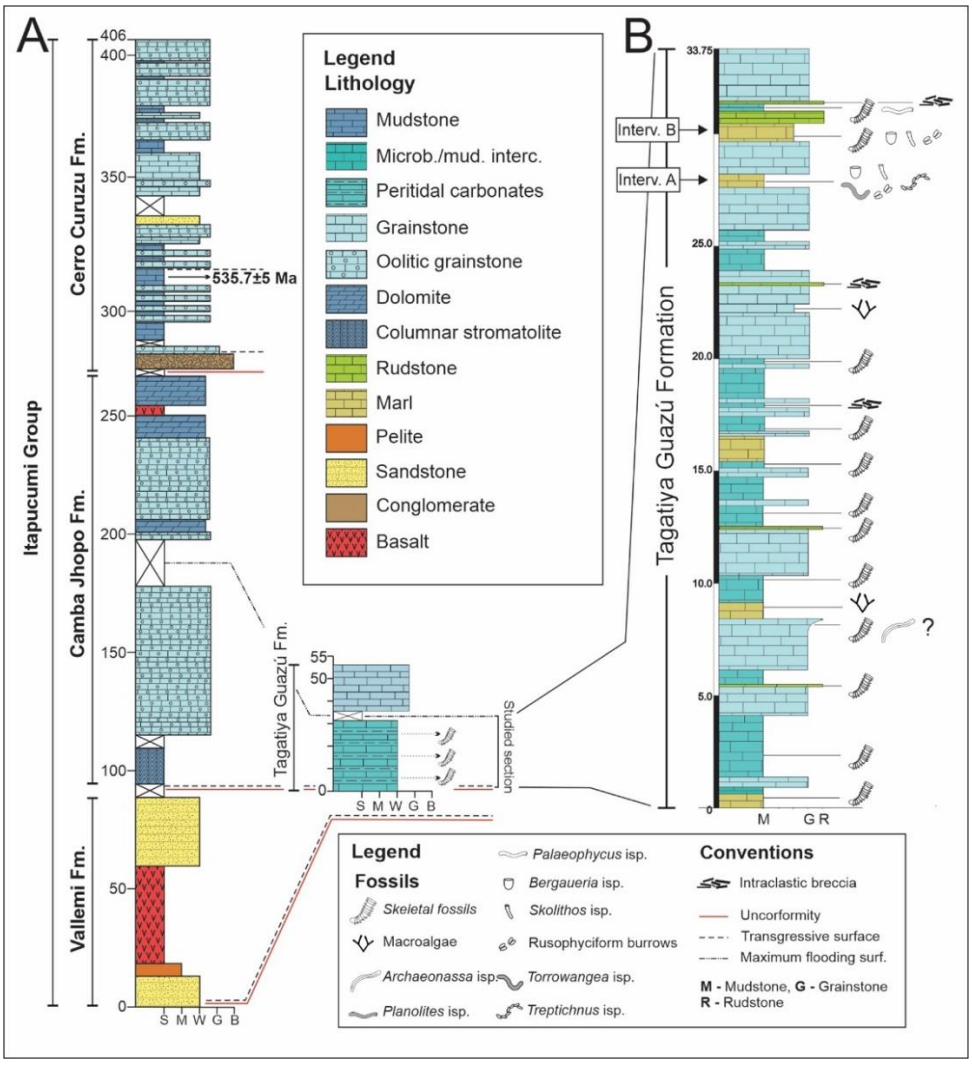


Figure 2 - Stratigraphic context and distribution of the studied fossil material A - Stratigraphy of the Itapucumi Group; B - Columnar section of the ~33 m thick succession of the Tagatiya Guazú Formation highlighting the high-frequency faciological intercalation typical of peritidal cycles, as well as the vertical distribution of body and trace fossils; Fm. – Formation; Microb. – microbialite/ mud. interc. – mudstone intercalation; Interv. – Interval.

Ichnotaxonomy followed standard protocols and criteria established by Bertling et al. (2006), Bromley (1990), Buatois and Mángano (2011), and Minter et al., 2016. Standard and Bedding Plan Bioturbation Indexes (*sensu* Taylor and Goldring, 1993 and Miller and Smail, 1997, respectively) were also assessed to characterize the relative density of the ichnofabric in distinct intervals. These parameters were measured either on hand samples sectioned and polished normal to bedding plan, and scanned with a high-resolution conventional scanner (1200 dpi), as well as on field photographs of exposed bedding plans. Images were edited highlighting bioturbation structures by use of the free image editing software Image J, and their areal coverage was quantified following the protocols of Taylor and Goldring (1993) and Miller and Smail (1997).

4. Depositional context and body fossil record

The analyzed succession is mainly constituted by meter-scale shallowing upward carbonate cycles (Figs. 2B e 3A) (Kerans and Tinker, 1997), probably representing high-frequency oscillations of the sea level (Kerans and Tinker, 1997; Lasemi et al., 2012; Warren et al., 2019). The base of the cycles is frequently marked by through-cross bedded grainstone facies representing subtidal channel deposits (Figs. 2B and 3B). These are sometimes topped with medium to coarse-grained decimeter-thick fining upward intraclastic grainstone/wackestone deposits, showing erosive bases, and often bearing dispersed fragments of unidentified skeletal taxa at the top (Figs. 3C-E). This facies is representative of decelerating storm-derived currents, which transported and redeposited poorly sorted coastal and lagoonal sediments (and reworked bioclasts) into deeper subtidal settings (Fig. 3D and E). Sediments deposited within higher-energy settings often grade to heterolithic facies of mudstone, marl, thrombolite, and laminated microbialite (Figs. 3F and G), deposited within shallow lagoonal to inter- and supratidal settings. The shallow-water character of the depositional environment is also reinforced by the presence of cm- to dm-thick layers of intraformational breccia which occasionally intercalate within microbialite-rich heterolithic facies, probably representing proximal reworking of previously lithified subaerially exposed substrates (Fig. 3H).

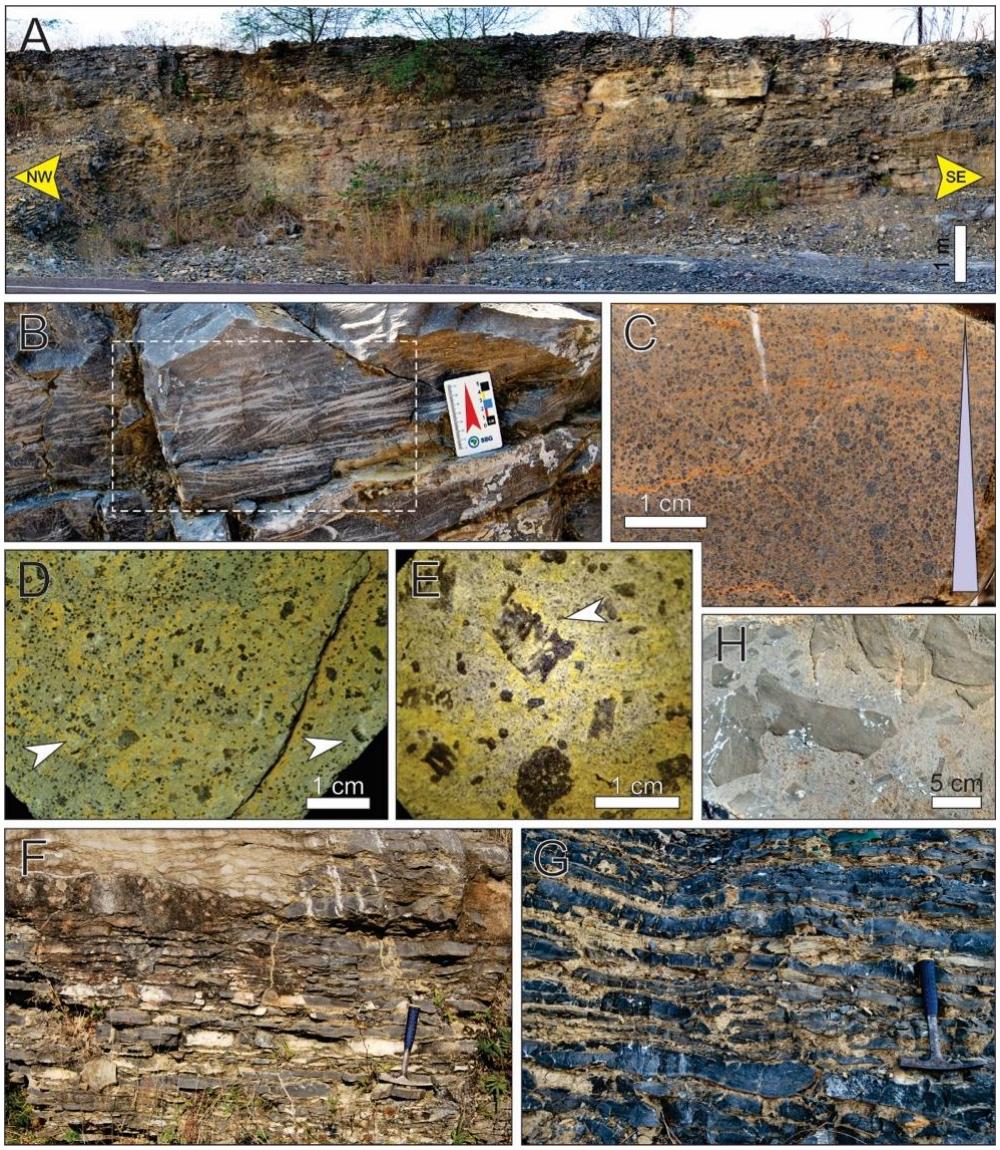


Figure 3 – Sedimentary facies of the lower and intermediate part of the analyzed succession. A – General view of the outcrop showing the high-frequency intercalation of grainstone microbialitic and pelitic facies; B – Fine ooidgrainstone with well-preserved bimodal cross-stratification; C – Coarse wackestone deposit with normal grading; D and E – Intraclasts and unidentified bioclasts sparsely distributed on top of deposit illustrated in C, with abundant fragments of corrugated carapaces (E) of possible corumbellid tubes; F – Intercalation of stratiform microbialite and thrombolite, commonly rich in skeletal metazoan remains; G – Intercalation of stratiform microbialite, massive impure mudstone and siliciclastic unbioturbated claystone, poor in skeletal remains, but with abundant macroalgal remains.

Microbialitic-dominated intervals (Fig. 3F and G) often contain abundant, mostly unfragmented remains of cloudiniids, including *Cloudina hartmannae* (Fig. 4A-D) and other diverse skeletal tubular taxa (e.g. *Corumbella werneri* and other potential corumbellids) (Fig. 4E and F). Also, these shallow water deposits, sometimes intercalate with cm-thick beds of cloudiniid-rich bioclastic grainstone that grades to wackestone/mudstone layers at the top (Fig. 4G). These show a low to moderate degree

of funnel fragmentation, but considerable preferential tube orientation, which coupled with the observed fining upward pattern, suggest short-termed transport, and rapid burial of parautochtonous communities by decelerating currents (as already suggested by Warren et al., 2013). At the top of one of these cm-thick deposits, elongated bilobate structures with faint transverse corrugations were observed as epirelief features (Fig. 4K). These structures resemble shallow locomotion and/or feeding traces produced by undermat-mining behavior, such as *Archaeonassa* isp., However, the lack of more specimens, and truncated angular terminal portions (Fig. 4K), suggest these features may instead represent molds of unidentified tubular taxa.

Terrigenous-rich mudstone and marl deposits are sometimes dominant components of these heterolithic intervals, forming centimeter to decimeter-thick, 1:1 intercalation with tabular, laminated to massive calcareous mudstone and thrombolite deposits (Figs. 3G and 4H). At the lower to intermediate part of the studied section, these calcareous intercalations are often devoid of skeletal fossils, which only very rarely appear as isolated tubular carapaces of micrometric diameter and uncertain taxonomic affinity (Fig. 4I). However, within fine-grained marl and yellow-colored terrigenous-rich mudstone deposits, our group recovered abundant elongated dark-colored compressed fossils, preliminarily interpreted as macroalgal remains, potentially attributed to dissociated elements of vendotaeniaceans (Fig. 4J). Stratigraphically positioned within peritidal deposits, this particular facies association was probably deposited within low energy settings of the subtidal zone, perhaps associated with inner protected embayment or lagoon, periodically affected by terrigenous influxes. The transported nature of compressed fossils, evidenced by patterns of twisting and folding (Fig. 4J) of the elongated structures, advocate for some effect of low energy bottom currents.

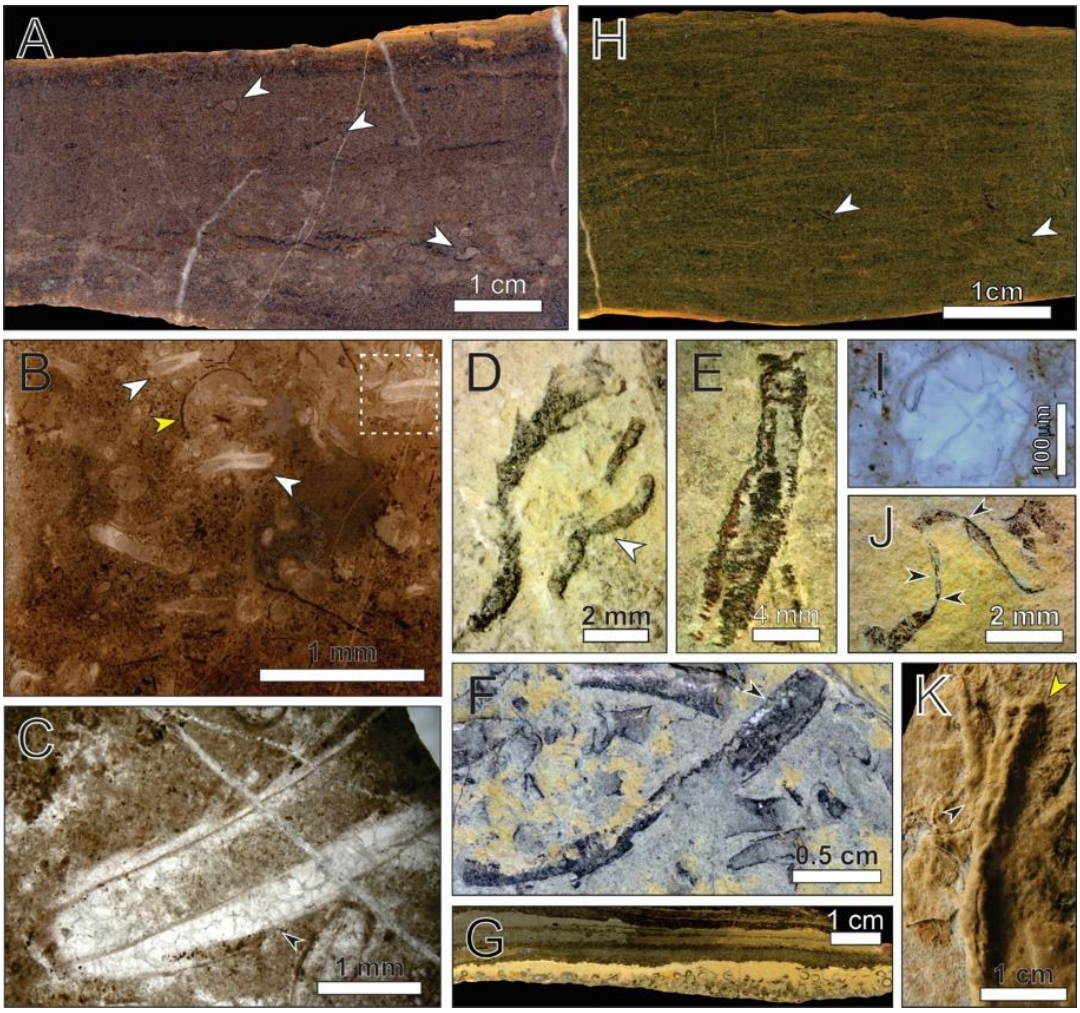


Figure 4 - Detail of fossiliferous deposits and their respective body fossil content. A – Thrombolitic to discrete stratiform microbialite with abundant skeletal tubular remains (white arrows); B – Cross-section parallel to bedding plane of a carapace-rich packstone showing dense distribution of cloudiniids (white arrows) and unidentified tube fragments (yellow arrow); C – *Cloudina hartmannae* from the same slab highlighted in B by dotted polygon. Black arrow showing well-developed inter-funnel sparry calcite cement; D – *Cloudina* sp. (white arrow), and E- - *Corumbella werneri*, both laying horizontally on top of stratiform microbialite; F – tridimensionally preserved corumbellid, partially fragmented (black arrow) on a bioclastic peloid grainstone pavement; G – Bioclastic wackestone with normal grading, rich in mostly unfragmented cloudiniid remains; H – Impure mudstone interlayered with terrigenous claystone of the base of the succession, with rare and diminutive skeletal remains but abundant carbonaceous compression interpreted as vendotaeniaceans remains (white arrows); I – Rare micrometric specimen of unknown tubular fossil preserved in impure mudstone; J – Twisted and dissociated thallus of compressed carbonaceous macroalga (black arrows points to twisted regions in the thallus); K – Epichinial bilobate structure potentially representing either incomplete mouldic preservation of a body fossil. Yellow arrow showing abrupt termination of the structure. Black arrow indicating possible overlap with a distinct specimen.

However, at the uppermost interval (upper ~6 m) of the studied section (Fig. 2B), thrombolitic and impure mudstone deposits intercalated with red-colored fine-grained terrigenous sediments (Fig. 5A-C) often contain scattered cloudiniid remains as well as

unidentified tubular skeletal fossils. These occurrences sometimes include relatively dense skeletal concentrations and pavements associated with peloidal thrombolitic to stratiform microbilites bearing rare and fragmented specimens of cf. *Cloudina* sp. (Fig. 5E-G). These upper fossiliferous siliciclastic-rich intervals also bear considerably abundant trace fossils, which are described in detail below.

5. Trace fossil distribution, diversity, and preservation

Throughout the majority of the studied interval, definitive evidence of bioturbation structures was not confidently identified through the detailed stratigraphic and sedimentological assessment. Within the lower to intermediate part of the succession, only isolated potential trace fossils were occasionally observed (*e.g*. specimen in Figure 4K). However, the rarity of these specimens, somewhat inconsistent morphology, and abrupt terminations, suggest that some of these features might represent instead either poorly preserved body fossils, or microbial structures (e.g. mud intraclasts, microbial lumps, or sedimentary surficial organic textures, i.e. MISS).

More abundant and conspicuous structures of undoubted ichnological character were only identified at the uppermost ~6 m of the analyzed succession (Figs. 2B, 5H, and I). They are present at the top of the last two shallowing upward cycles (intervals A and B, Fig. 2B). Both are marked by an intercalation of cm- to dm-thick layers of stratiform laminated and thrombolytic microbialite, fine to very fine peloidal grainstone and terrigenous mudstone and marl (Fig. 5A-C).

Trace fossils within these intervals are predominantly preserved as positive relief hypichnial structures along the bed junctions between calcareous and terrigenous beds, whose compositional contrast seems to have facilitated bedding plane exposition (Fig. 5C-I). Specimens with this type of preservation seem to disrupt terrigenous mudstone and marl deposits and are often infilled with carbonate material from the bed immediately above. Cross-sections through calcareous beds also demonstrate the presence of full-relief structures preserved within these deposits (Fig. 6D-G). More rarely observed, epichnial forms are either negative relief counterparts of positive semi- or full-relief structures or full-relief endocasts, whose morphology is enhanced by the differential dissolution of the host rock in slightly weathered float slabs. This style of preservation was probably controlled by differences in grain size or distinct types of cementation within the burrows in relation to the host rock.

Despite these similarities, the two bioturbated intervals are slightly different in terms of facies and ichnofabrics characteristics. The lower interval A is a ~1,7 m-thick succession dominated at the base by an intercalation of cm-thick beds of stratiform microbialite and shale, and at the top, by thrombolytic beds, interlayered with siltstone films, and occasionally showing flattened irregular domic synoptic relief (Fig. 5A and C). These are intercalated at the top with cm- to dm -thick lenses of fine to very fine peloidal grainstone (Fig. 5A and C). Although relatively low levels of bed disruption are observed in these beds, trace fossils tend to form a relatively dense ichnofabric along certain bedding planes (Fig. 5H and I), with BPBI% measured for two distinct well exposed surfaces in interval A (Fig. 2B), reaching values of 7.1% and 9.71%. Though, the apparent intensity of bioturbation observed is intensified by the considerably large size of the specimens, with horizontal structures reaching up to 10.94 mm in width (n=30, mean=3.21 mm), and reaching 16.33 cm in length (n=30, mean= 3.45 cm).

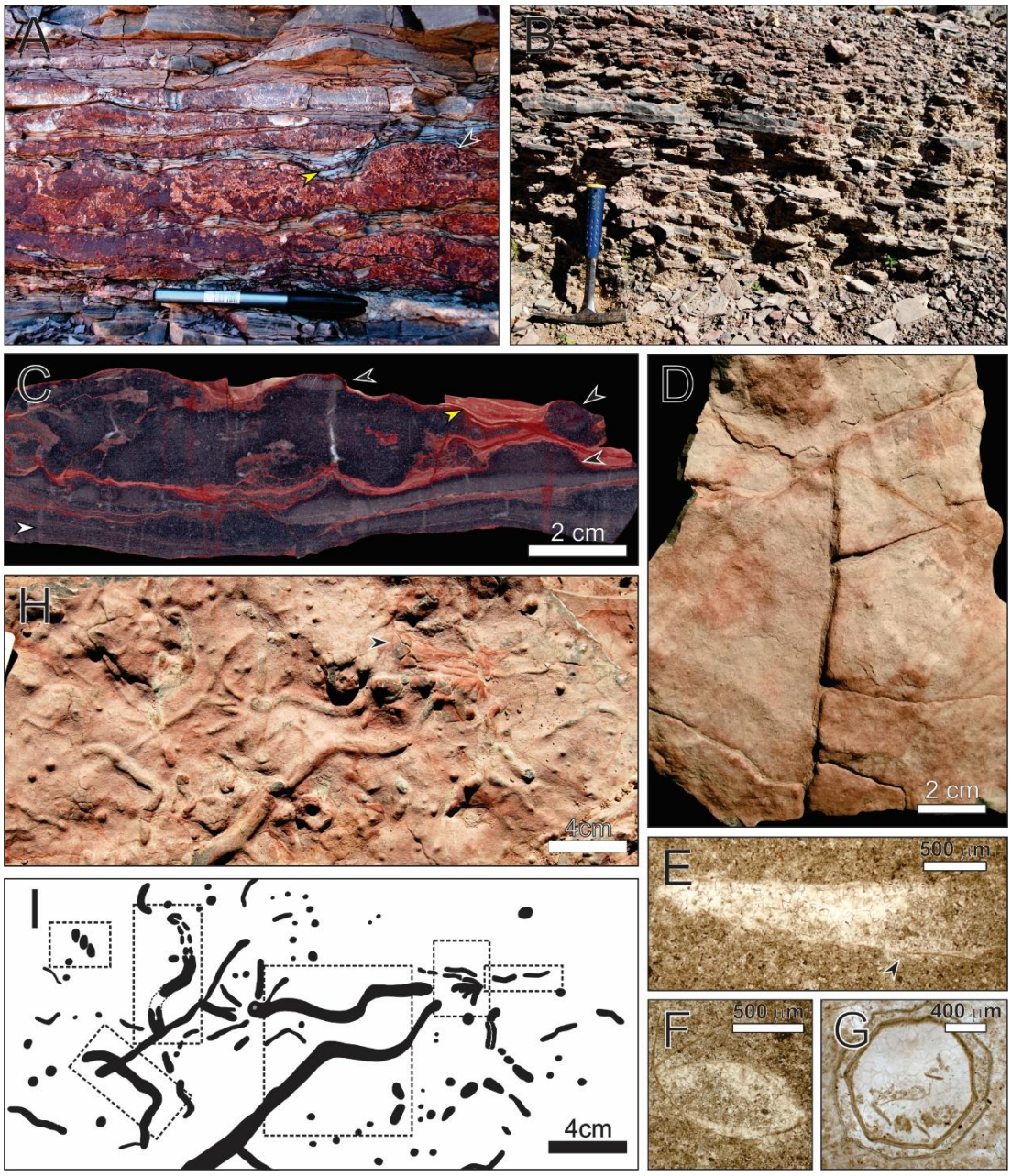


Figure 5 – Detail of sedimentary facies and body fossil content of the bioturbated intervals. A - Heterolithic intercalation of thrombolite, stratiform microbialite, fine peloidal grainstone, and siliciclastic red-coloured claystone of the lower interval A. Note siliciclastic red-coloured mudstone infilling the space between thrombolitic domes; B –Intercalation of stratiform microbialite and siliciclastic deposits of the upper interval B; C – Polished cross-section of a slab containing abundant trace fossils on its lower surface (illustrated in H and I). Note the flattened domes typical of thrombolites (black arrows) intercalated with terrigenous sediment (yellow arrow); D – Plan view of crackling pattern confined to some stratiform microbialite beds; E-G – Skeletal remains associated with the trace fossil-rich interval preserved within thrombolites (E and F), and peloidal grainstone (G); H and I – Densely distributed hypichinial vertical and horizontal burrows at the contact surface of thrombolitic and terrigenous-rich beds. The main structures are highlighted in the illustration in I.

On the other hand, the upper interval B (Fig. 5B) represents a more homogenous ~1.5 m-thick intercalation of laterally continuous cm-thick beds of stratiform microbialites, and fine to very fine peloidal grainstone, with mm to cm-thick beds of siliciclastic claystone. In this interval, trace fossil distribution shows considerably less dense ichnofabrics, with a mean BPBI% value of 1.87%, measured from fragmented slabs (n=9).

In terms of ichnodisparity and trace fossil diversity, most trace fossils fall within five main categories of architectural design (*sensu* Buatois et al., 2017): 1- single or paired plug-shaped structures; 2 – unbranched vertical to inclined structures; 3 – shallow bilobed hypichnial burrows; 4 – massively infilled burrows, and 5 – complex probing burrow systems.

5.1.Plug-shaped and vertical to inclined unbranched burrows

Short vertical to slightly obliquely oriented cylindrical structures are relatively common in the bedding planes, often observed as dome- or plug-shaped hypichnial (Fig. 6A) or epichinial structures (Fig. 6B and C), or more rarely, as circular epichinial depressions. Specimens are frequently distributed in pairs, being smooth and unornamented (Fig. 5A-C). Vertical structures vary from 1 to 5.7 mm in diameter (mean = 2.8 mm, n = 78, standard deviation of 1.1).

In cross-section, these burrows can be divided into two subcategories: 1 - Short, unlined semi-circular structures, sometimes associated with a discrete downward warping of the sedimentary lamina surrounding it, forming a somewhat nested funnel-in-funnel pattern (Fig. 6D and E); or 2 – full relief cylinder-shaped, vertical to inclined, rectilinear or curved structures, which extend down into the sediment to depths reaching 17.5 mm (Fig. 6F and G). They are often bounded by a dark-colored halo, possibly suggesting an original lining, and are infilled with material slightly different from that of the host sediment (Fig. 6G). Infill is sometimes marked by the presence of sub-millimetric microspars of calcite (Fig. 6G). Within this category are included paired specimens, which are seen as epichnial positive relief domes (Fig. 6F and G). When cut open, these features lack any true horizontal connections, and most frequently, only one of the protrusions seems to be associated with a vertical downward extension (Fig. 6F). However, one pair of specimens is marked by two inclined curvedly convergent burrows, resembling a wide U-shaped structure (Fig. 6G).

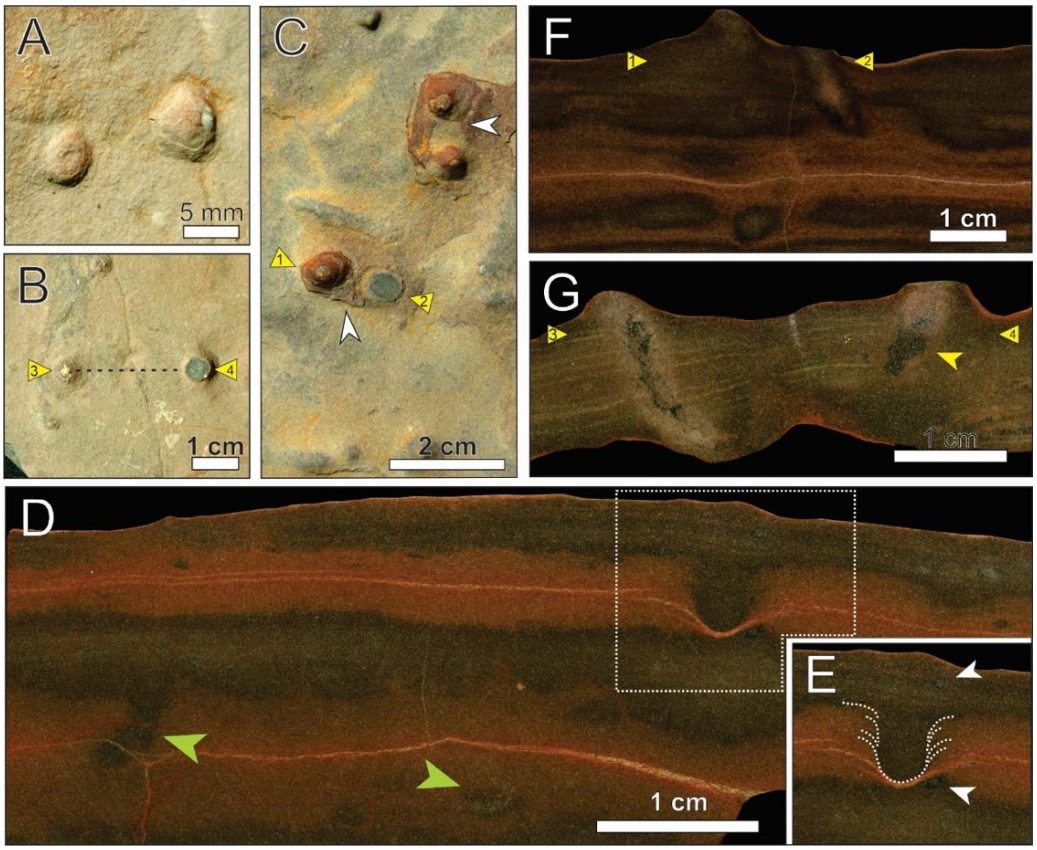


Figure 6 – Vertical and inclined burrows. A – Couplet of plug-shaped hypichnial burrows of *Bergaueria* isp.; B and C – Epichnial circular protrusions distributed in pairs (white arrows); D – Cross-section of massive and finely laminated carbonate with horizontal and inclined (green arrows) and vertical bioturbation structures (highlighted with a dotted white polygon); E - Detail of vertical structure in D, highlighting funnel-in-funnel pattern on its borders; F and G – Cross-sections of specimens illustrated in B and C. Note in F that only one structure shows a vertical extension downward into the bed, and that specimens in G are convergently curved toward each other.

Structures of subcategory 1 probably represent passively infilled very shallow resting or dwelling burrows, such as Bergaueria hemisphaerica. The occasional presence of patterns of downward inflections of the sedimentary lamina surrounding these structures may indicate vertical equilibration or escape behavior due to rapid inflow of sediment. On the other hand, deeper, possibly lined vertical to inclined structures of subcategory 2, may be indicative of prolonged occupation of the burrowed tube, probably used as a more permanent domicile, for either suspension or detritus-feeding organisms. Thus, these specimens may be tentatively identified as Skolithos isp.

The apparent paired distribution of vertically oriented structures, without clear U-shaped connections, has also been reported from other Ediacaran and lower to middle Cambrian deposits (Cribb et al., 2019; Darroch et al., 2021; Hammersburg et al., 2018).

However, differently from the studied material, in other localities such as in the Nama Group, Namibia, both paired specimens of plug-shaped burrows show downward vertical extensions (Darroch et al., 2016).

5.2. Isolated and serially aligned bilobate burrows

Within this group are included isolated, or serially aligned short horizontal structures, composed of two slightly divergent or subparallel oval ridges, resulting in a bilobate near ‘coffee-bean’-shaped morphology (Fig. 7A-B1). Most of these structures were identified in float slabs, however, the presence of multiple cloudiniid carapaces, with partial infill, as well as the synoptic relief of thrombolytic domes (Fig. 5C and E-G) served as geopetalic indicators arguing in favor of the hypichnial character of these features.

Isolated hypichnial short bilobate burrows are commonly ascribed to ichnogenus *Rusophycus* isp., often attributed to resting (to either avoid possible threats, or stalk potential prey items), or stationary suspension or detritus feeding behavior of arthropods (Bromley, 1990; Crimes, 1975; Jensen, 1989; Martinsson, 1965; Osgood, 1970). Nevertheless, unmistaken scratch marks produced by appendage-bearing animals, one of the diagnostic features of *Rusophycus* were not observed in these described specimens.

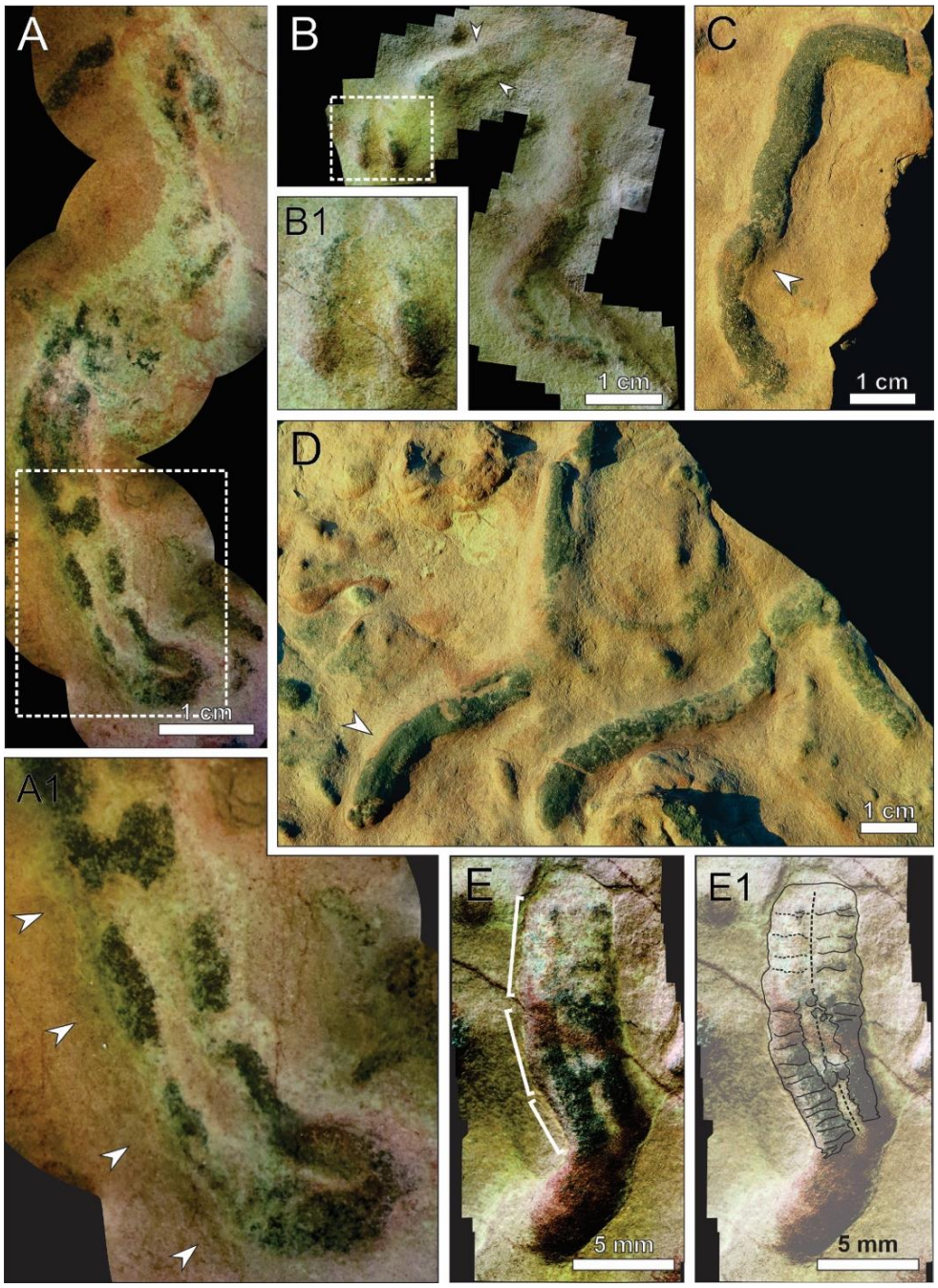


Figure 7 – Bilobed shallow hypichinial burrows and massively infilled horizontal structures. A – Aligned rusophyciform burrows grading to diffuse curvilinear horizontal trail (to the top of the image); A1 Detail of the aligned short bilobed burrows; B – Rusophyciform burrow in association with a semirelief hypichinial curvilinear trail; B1 – Detail of the asymmetric "coffee-bean"-shaped structure illustrated in B; C and D – Massively infilled horizontal burrows; E and E1 – Detail of a ribbon-shaped structure, with discrete transverse corrugations, composed of three juxtaposed rusophyciform burrows.

In one case, unornamented closely spaced rusophyciform burrows are serially aligned, forming a straight to curved trail-like structure (Fig. 7A and A1). This may suggest consecutive burrowing in a preferential direction by the same individual, showing similarities with lower Cambrian ichnogenus Didymaulichnus isp. (Jensen and Mens,

2001). Overlapping between discrete bilobate burrows vary along the specimen, showing no overlap near the inferred proximal termination of the composite structure (Fig. 7A1), grading to a more diffuse and poorly preserved distal sector (Fig. 7A, on the upper part of the figure).

A single short specimen is marked by three partially overlapped bilobate elements bearing discrete transverse striations and a well-marked median groove (Fig. 7E and E1). Their imperfect alignment gives the appearance of an almost continuous slightly curved ribbon-shaped structure showing a strong resemblance to lower Paleozoic Cruziana burrows, composed of aligned partially overlapped rusophyciform structures (Kesidis et al., 2018). This particular specimen terminates adjacent to a simple oval-shaped burrow, with a pronounced red-colored halo, of a possible treptichnid, which are abundant on the same bedding plane (Fig. 7E1).

5.3.Massively infilled horizontal burrows

Several short to elongate full relief, rectilinear to curved horizontal structures are also commonly observed at the base, and more rarely at the top of sedimentary beds (Figs. 5H, I, 7C, and D). They are mostly cylindrical to slightly elliptical in cross-section, ranging from 4.2 and 9.6 mm in width. They are often observed at the interface between thin claystone-rich lamina and fine-grained grainstone or massive dark-colored limestone beds. Their massive infill strongly contrasts with the former but is indistinguishable from the host carbonate sediment immediately above or below. They often show well-defined smooth borders, with no evidence of lining, and discrete, irregularly spaced constrictions and sudden turns are occasionally seen in elongated specimens (Fig. 7C and D). Some of these are also marked by a slightly bilobed lower surface (white arrow in Fig. 7D). Regular to irregular constrictions are often attributed to peristaltic movements of a vermiform organism penetrating the sediment, suggesting an affinity to actively infilled burrows produced by locomotion and deposit feeding behaviors, such as Planolites isp. (Pemberton and Frey, 1982). In terminal Ediacaran strata, massively infilled burrows produced by deposit feeders are often assigned to the ichnogenus Torrowangea isp. (Buatois and Mángano, 2016; Narbonne and Aitken, 1990). This is marked by an association of regular constrictions and annulations, also frequently showing a high degree of overlapping. However, in our described material, the latter two characters were not observed, and horizontal burrows often terminates a few millimetres from neighbouring structures, suggesting avoidance of overcrossing. Thus, specimens with

suggestive active infill, may more simply be referred to Planolites isp, rather than Torrowangea isp..

5.4.Complex probing burrow systems

Positive hypo- and epirelief, short vertical, inclined, or horizontal structures consisting of discontinuous, regularly spaced segments are abundant in certain bedding plans (Fig. 5H and I, but see also figure 2E of Warren et al., 2023). They vary from 1.6. to 6.6 mm in width (mean =3.92, n = 38), often occurring either as simple disjointed horizontal structures with regular lengths, and aligned axes (Fig. 8A-D), or as small circular aligned knobs, or depressions, forming rectilinear, curved, or zigzag patterns, but with little to no visible horizontal connections between them (Fig. 8E-G). In one example, the zigzagging structure terminates in a subcircular protrusion, indicating a vertical to obliquely oriented part of the burrow (Fig. 8G).

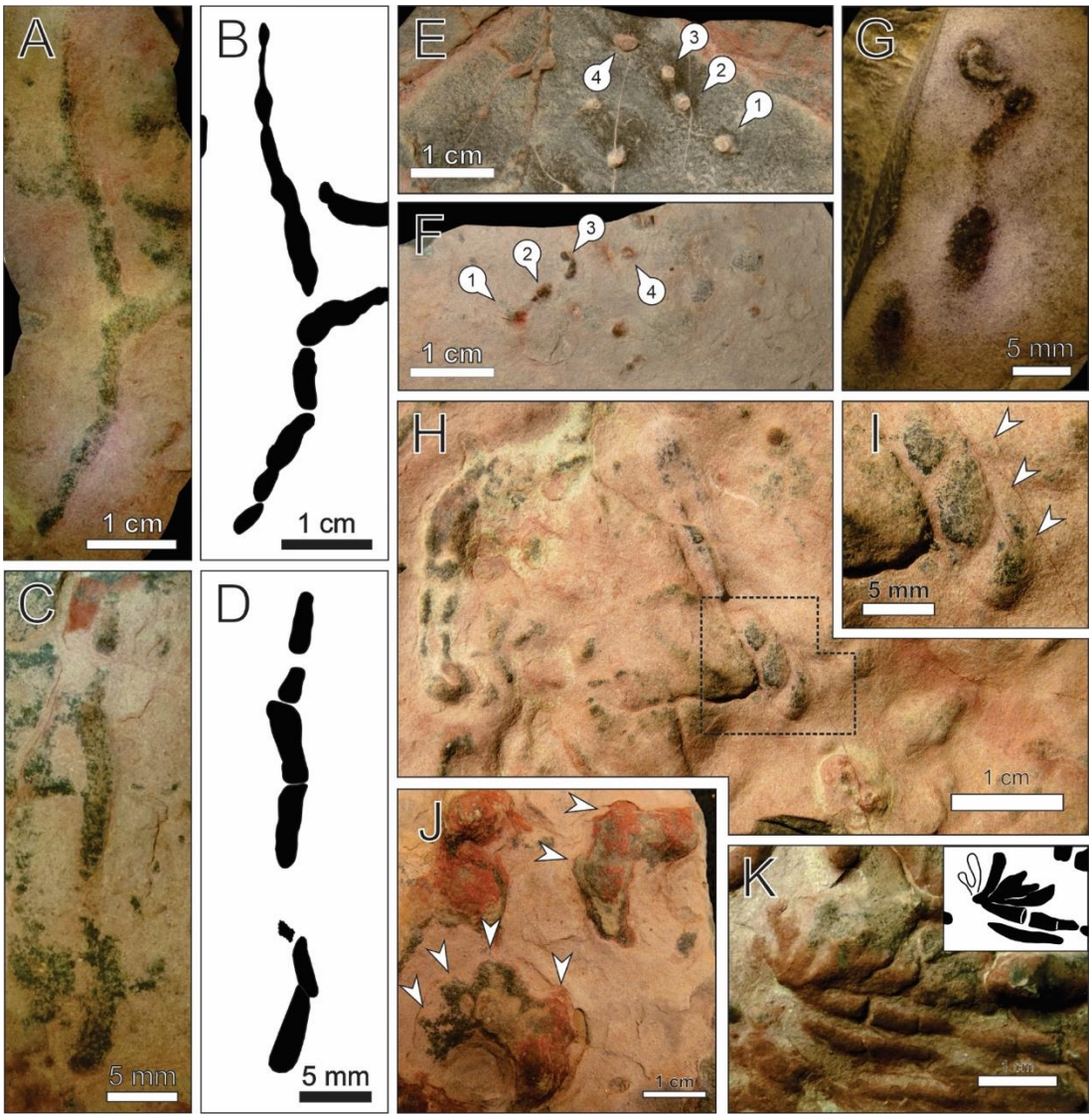


Figure 8 – Complex probing burrow systems. A-D – Sets of aligned to slightly zig-zag horizontal segments of unidentified treptichnids (A and C) highlighted with illustrations (B and D); E – Epichnial aligned vertical burrows; F – Underside of slab illustrated in E, with inclined to horizontal probes in the corresponding positions (indicated by numbers) of the vertical burrows on the upper side of the bed; G – Series of vertical burrows, with slightly horizontal connections disposed on approximate zig-zag pattern; H and I – Close-up view of the bioturbated surface illustrated in figure 5H with a short rope-like specimen of *Treptichnus* sp. (white arrows); J – Specimens of *Treptichnus pedum* (white arrows); K – *Phycodes palmatus* (and scheme) on the same surface illustrated in H and I.

Sets of aligned horizontal burrows may indicate simple regular incursions of the trace maker in and out of the horizontal plane, as observed in examples from the Ediacaran Shibantan Member (Dengying Formation, South China) and the Huns Member (Urusis Formation, Namibia) (Turk et al., 2022b; Xiao et al., 2019). However, they may alternatively represent preservational variants within the treptichnid constructional architecture (Jensen et al., 2000). In addition, from the occasionally observed zig-zag patterns, one set of aligned epichnial circular depressions on a 0.7 cm-thick stratiform

microbialite bed preserves the positive relief extensions of these burrows on the underside of the slab (Fig. 8E and F). However, these hypichnial knobs are slightly laterally dislocated, forming horizontal extensions (Fig. 8F), suggesting a probing exploration behavior typical of treptichnids.

Other specimens are marked by closely and more regularly spaced horizontal segments, showing a rope-like pattern with very small divergent angles from the curved trajectory (Fig. 8H-J). Although more rarely observed, this burrow morphology may be common in some horizons of the lower Interval A, and their general construction allows us to more confidently assign them to the ichnogenus Treptichnus isp. (as observed by Warren et al., 2023). However, poor preservation and considerable variation in the morphology of individual probing burrows preclude classification at the ichnospecies level. On the other hand, two of these specimens at the top of Interval A, show regularly and closely spaced horizontal almond-shaped imbricated segments, forming curved burrow systems (Fig. 8J), probably reflecting a regular disposition of horizontal probes typical of T. pedum.

Another group of specimens is also marked by imbricated segments; however, their general disposition suggests a helical three-dimensional morphology (Fig. 9A, B, D, and E). These are similar to the regularly spaced probes, described as short branches from a main horizontal axial burrow assigned to Streptichnus narbonnei (Darroch et al., 2021; Jensen and Runnergar, 2005). The imbricated segments with suggestive twisted morphology are often observed in some sectors of the specimens, while in others, the structures seem to be partially encased within the carbonate matrix, precluding detailed observation (Fig. 9B, C, E). In these sectors, burrows may resemble simple horizontal structures with regularly spaced constrictions (Fig. 9C and E).

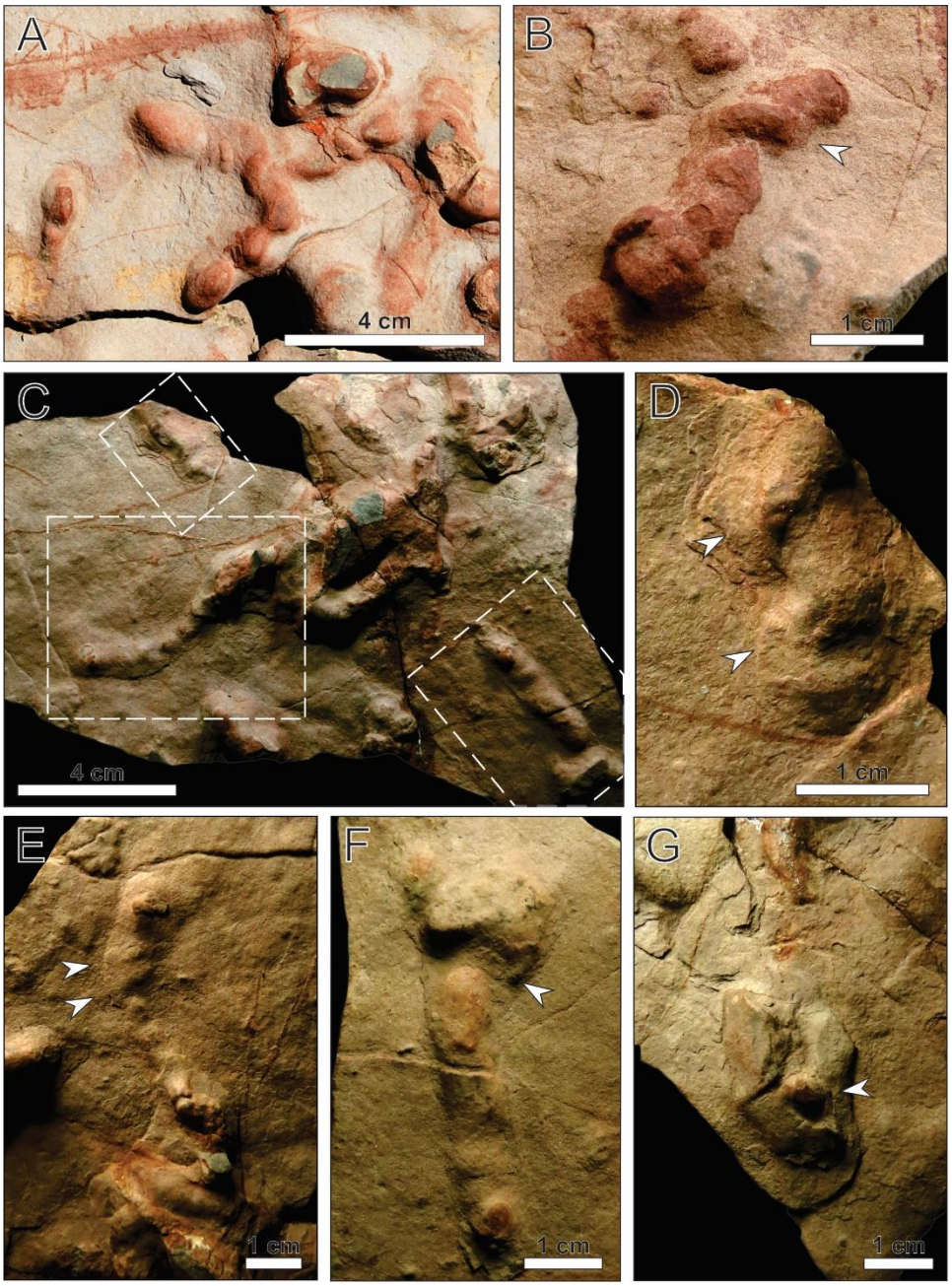


Figure 9 – *Streptichnus*-like helicoidal and horizontal traces. A and B – Positive epirelief specimens with short imbricated probes; C to G – Incomplete specimens on a float slab showing poorly preserved imbricated segments, suggestive of a helicoidal morphology (white arrows in D and E). F and G illustrate the upper and lower surface of the slab with one incomplete specimen with interpreted substrate entry and exit points (white arrows), associated with a crackling pattern developed on the microbial surface.

Interestingly, these burrows are often associated with a crackling pattern of the microbial bedding (Fig. 9G). One specimen that penetrates the entire bed (with ~1 cm in thickness) shows an amorphous mass of carbonate material with rough edges, and is suggested as the entry point of the organism as it penetrated in or out of a highly consistent sediment layer (Fig. 9F). Immediately on the other side of the slab, the region is marked

by an approximately cylindrical shaft that protrudes away from the bedding plane, and is surrounded by a clear pattern of brittle fracturing, suggesting early partial lithification of the bed (Fig. 9G).

Finally, also resting within the category of relatively complex burrows systems, one specimen preserved as positive hyporelief is marked by a set of at least 5 tubes that branch off from approximately the same proximal point, forming a digitate pattern (Fig. 8K). This structure is morphologically comparable to the ichnotaxon Phycodes palmatus.

6. Discussion

6.1. Paleoecological significance of the body and trace fossil assemblages

One of the main concerning issues regarding paleoecological reconstructions of Late Proterozoic benthic ecosystems lies in the lack of modern analogs and the difficulty of ascertaining phylogenetic affinities of many of its constituent taxa (Han et al., 2017; Martynov and Korshunova, 2022; Schiffbauer et al., 2020, 2016; Yang et al., 2020). In terms of skeletal faunas of late Ediacaran-early Cambrian strata, the comparison with morphologies observed in either extant and extinct organisms suggests a predominant epibenthic sessile and probably suspension or filter feeding habits (Warren et al., 2011; Cortijo et al., 2015; Martynov and Korshunova, 2022; Schiffbauer et al., 2016).

In shallow marine carbonate settings, dense associations of cloudiniids, and other tubular skeletal taxa have frequently been suggested as evidence of gregarious and potentially early reef-building behavior among these animals (Álvaro et al., 2020; Cortijo et al., 2015; Penny et al., 2014; Wood and Curtis, 2014; Wood, 2011). Within this context, the intimate association between metazoan assemblages and microbial build-ups is linked to the importance of hard and stabilized substrate for either fixation (Warren et al., 2011; 2013; Cai et al., 2014; Seilacher, 1999), or to ease the access to both nutrient and oxygen-rich currents in high-energy subtidal environments (Penny et al., 2014; Shore and Wood, 2021).

Indeed, a potential positive relationship between these high-energy subtidal microbialites and the abundance, large size, and diversity of skeletal assemblages has been suggested (Penny et al., 2016; Shore and Wood, 2021). On the other hand, in the Tagatiya Guazú Formation, a considerable abundance of metazoan fossils is observed

within low-energy shallow subtidal lagoonal carbonates, including thrombolitic and stratiform microbialites.

These occurrences, however, are not evenly distributed throughout the analyzed interval, suggesting that moments of optimal environmental conditions may have been required for the establishment of large epibenthic skeletal communities. Considering an oscillating shallow oxygen chemocline suggested for terminal Ediacaran marine environments (Tostevin et al., 2016), intermittent events of oxygen circulation might explain pulses of substrate metazoan colonization within a more restricted inner ramp setting (Wood et al., 2017).

Among other factors, the intermittent influx of terrigenous mud in the depositional system might also have had deleterious effects on the reproduction and growth of benthic communities, as evidenced by the considerable rarity of metazoan fossils in both marl and impure mudstone throughout the succession. Based on observations from modern marine environments, the excess of suspended silt and clay particles may clog filter-feeding apparatuses of organisms, reducing either their feeding and/or respiratory efficiency (Ellis et al., 2002; Shumway et al., 2003). Also, the abrupt expansion of muddy substrates over stabilized matgrounds might have reduced the availability of firm substrates, hypothesized as the ideal condition for the ontogenetic development of both cloudiniids and other skeletal taxa (Warren et al., 2011; Cai et al., 2014; Penny et al., 2016). Finally, the abundance of dissociated and incomplete macroalgal remains mainly in terrigenous claystone deposits, suggests that the input of siliciclastics was probably accompanied by events of rapid sedimentation. In this scenario, moments of higher sedimentation rate might also have rendered sessile epibenthic animals incapable of coping with substrate aggradation, again reducing the abundance and diversity of these communities.

Interestingly, trace fossil distribution in the TGF seems to follow an inverse pattern, being only described within heterolithic, siliciclastic-rich intervals. The predominant preservation of trace fossils along bed junctions suggests that the compositional contrast provided by the interlayering of distinct lithologies probably played an important role in ichnofossil preservation (Warren et al., 2023). However, the uneven distribution of such structures in these intervals, with many siliciclastic-rich deposits devoid of any signs of bioturbation, suggests that factors other than taphonomy may have also exerted significant control on their distribution.

Similar to what is hypothesized for the distribution of skeletal communities, the high metabolic demands of large vagile bilaterian organisms would probably rely on pulses of further oxygenation (Wood et al., 2019b). Thus, the localized distribution of abundant traces at the top of the analyzed interval could be a result of an increase in water circulation and reduced restriction of the paleoenvironment.

Also, it must be considered that marginal marine environments, and restricted tidal flats in particular, pose a series of other ecological challenges for either modern and ancient metazoan communities to thrive (Buatois et al., 2005; Gingras and McEachern, 2012; Mángano and Buatois, 2015). Given the inherent variability of environmental conditions controlled by daily sea-level oscillations, tidal flat settings are usually marked by sharp temporal-spatial variations of hydraulic energy, time of subaerial exposure, salinity, temperature, and nutrient supply (Desjardins et al., 2012). As such, periods of increased mixing of marine water could also have attenuated potential extreme oscillations of salinity and temperature within the intertidal zone providing optimal conditions for opportunistic bilaterians to colonize the environment.

In terms of behavioral significance and diversity, specimens of *Bergaueria*, *Skolithos,* and potential *Palaeophycus* probably represent either surficial detritus/deposit-feeding or suspension-feeding structures (Desjardins et al., 2010; Knaust et al., 2018; Neto de Carvalho and Paredes, 2023; Pemberton and Frey, 1984, 1982). The presence of a well-defined dark-colored halo, observed along the walls of some vertical structures, may also suggest these burrows were kept open as permanent or semi-permanent dwellings. Further indicating a prolonged occupation of a burrow is seen on the specimen of *Bergaueria* with a funnel-in-funnel arrangement of its borders. Interpreted as an equilibrium trace, this feature suggests its producer was adjusting its vertical position to keep pace with substrate aggradation, and maintain its contact with the sediment-water interface.

The specimens with rusophyciform morphology (Fig. 7) are also representative of very shallow-tier structures. These can be inferred as an association of locomotion and intermittent ploughing exploitation of an organic-rich cohesive mud, or microbial mat. It may suggest that the organism was recurrently exiting the trace-bearing mud surface, perhaps as a strategy for saving energy as it changed its position in searching for unexplored patches of nutrients within the underlying sediment (Kesidis et al., 2018). Regarding its mode of production, their hypichnial bilobed morphology can easily evoke

the activity of articulated appendages of crown group arthropods. However, faint corrugated textures on the surface of the lobes were only observed on a single set of specimens, precluding a precise identification of scratch marks in the described material. Alternatively, a bilaterally symmetrical invertebrate with a muscular foot similar to those of gastropods, employing ditaxic retrograde muscle waves, could potentially produce smooth bilobate structures (Seilacher, 1960).

In regards to the ethological significance of treptichnid burrows, several interpretations have been proposed including deposit or surface detritus feeding, undermat mining or even surface scavenging, and predation (Buatois and Mángano, 2016; Jensen, 1997; Seilacher, 2007; Vannier et al., 2010). Comparative and experimental observations with extant priapulid worms further suggest the systematic intrastratal probing of organic-rich mud, underneath fine layers of sediment (Kesidis et al., 2019). In the studied deposits, the restriction of these penetrative structures along the interface between fine peloidal grainstone and terrigenous claystone reinforces this deposit-feeding interpretation, which can also be applied to the digitate form of *Phycodes palmatus*.

The function of the apparently horizontal helical structures akin to *Streptichnus narbonnei* has also been difficult to interpret. A thorough comparison between this ichnotaxon and *Treptichnus* isp. suggests a similar mode of formation for both structures (Jensen and Runnegar, 2005). As such, the apparent coiled morphology would result from very short vertical probes, diverging from a central axial horizontal burrow. Alternatively, burrows with helical morphology have been interpreted as a strategy for maximizing burrow-wall area, implying a main bacterial gardening function for these structures (Laing et al., 2018; Poschmann, 2015).

Finally, the collective trace fossil assemblage and associated deposits suggest a benthic metazoan community that opportunistically thrived in very shallow settings of the TGF tidal flat, probably benefitting from pulses of increased oxygenation and nutrient supply. In this latter regard, the enhanced influx of siliciclastic sediments, could have played an important role in increasing the availability of ions such as Na^{+}, K^{+}, PO_4^{-}, and SO_4^{-}. Present in the structure of several silicates and oxides, these compounds are essential to the proper function of nervous systems, osmotic control, and protein synthesis in several benthic marine invertebrates, and could also have been important for the development of these early bilaterian communities.

6.2. Biostratigraphic, and evolutionary implications for the Ediacaran-Cambrian Transition in northwestern Gondwana.

The lower to the intermediate interval of the Tagatiya Guazú Formation records abundant tubular skeletal remains, including taxa such as *Cloudina hartmannae* and other cloudiniids, *Corumbella werneri*, as well as scarce remains of *Namacalathus hermanastes*. *Namacalathus*, *Cloudina*, and other cloudiniids are known for trespassing the E-C boundary in several localities, making them of restricted biostratigraphic utility for refining the Ediacaran-Cambrian Transition Interval (Álvaro et al., 2020; Cai et al., 2019; Linnemann et al., 2019; Park et al., 2021; Topper et al., 2022; Yang et al., 2021; Zhu et al., 2017; Warren et al., 2023). Instead, a recent proposal advocates for a species-level taxa zonation and the use of a *Cloudina hartmannae* Interval Zone (550-538 Ma), as the most confident biostratigraphic marker for the terminal Ediacaran (Yang et al., 2021). As it is defined, this zone extends from the FAD of *Cloudina hartmannae* to the FAD of *Protohertzina anabarica*, being also marked by the co-occurrence of *Cloudina hartmannae*, *Namacalathus hermanastes*, and *Sinotubulites baymatuoensis* (Yang et al., 2021). The parautochtonous association of the former two, and the so far unrecorded specimens of *Protohertzina anabarica*, strongly suggests a thriving typically terminal Ediacaran paleoecosystem preserved at the basal and intermediate part of the TGF (Schiffbauer et al., 2016; Yang et al., 2021).

However, the absence of these taxa within the upper 16 m of the succession, coupled with the first occurrence of treptichnids (including potential *Treptichnus pedum*), and other bioturbation structures within mixed siliciclastic-carbonate deposits is noteworthy (Warren et al., 2023). The common occurrence of trace fossils at the contact between carbonate and siliciclastic mudstone beds indicates that, at least on the outcrop scale, the first occurrences of bioturbation in this interval must have been faciologically controlled. Nevertheless, the abundance of non-bioturbated terrigenous mudstone and marl deposits at the base and intermediate part of the TGF, reinforces an original paleoecological and/or evolutionary significance for the appearance of the here-discussed trace fossils. A similar argument is also valid regarding the verified changes in the content of body fossil taxa. Given that no substantial faciological variations (and thus little change in the depositional setting) are observed within the uppermost interval of the unit, a simple preservational or taphonomic bias cannot be easily evoked to explain their stratigraphic distribution. Indeed, the skeletal remains of *Cloudina* are also observed as dispersed

pavements and even within bioturbated carbonate mudstone deposits, evidencing the coexistence of both skeletal and soft-bodied metazoans.

The association of abundant plug-shaped burrows, undetermined treptichnids with irregular or inconsistent probing patterns, as well as of actively filled burrows assigned to *Planolites*/*Torrowangea*, show similarities to terminal Ediacaran assemblages, such as ones in Namibia and northwest South Africa (Alison T Cribb et al., 2019; Darroch et al., 2021; Linnemann et al., 2018; Mángano and Buatois, 2020a; Nelson et al., 2022; Turk et al., 2022a). The bioturbation index observed for these occurrences is also consistent with this scenario, with BPBI's% lying within the range commonly observed for other terminal Ediacaran successions (Alison T Cribb et al., 2019)

However, other forms observed in the TGF represent rare or unexpected occurrences in late Ediacaran successions. One example regards the presence of *Streptichnus*-like structures, similar to those described in the upper Spitzkop Member of the Nama Group, in Namibia (Jensen and Runnergar, 2005). Although originally considered of late Ediacaran age, recent age models suggest that their first occurrence in this locality is positioned above the E-C boundary (Jensen and Runnergar, 2005; Linnemann et al., 2018). Indeed, in terms of ecosystem engineering behaviors, these structures are indicative of similar, or even higher complexity of those expressed by *Treptichnus pedum*, and thus more akin to Cambrian-style bioturbation patterns (Alison T Cribb et al., 2019; Jensen and Runnergar, 2005; Mángano and Buatois, 2020a).

Structures such as *Phycodes palmatus*, passively infilled burrows of *Skolithos* and *Palaeophycus*-like affinity, as well as hypichnial bilobed trails resembling cruzianids are also suggestive of more complex use of the substrate. Although considerably less abundant than other ichnotaxa, either *Phycodes*, *Skolithos*, and *Palaeophycus* have previously been recorded as typical components of the *Treptichnus pedum* Ichnoassemblage Zone (Babcock et al., 2014; Brasier et al., 1994; Geyer and Landing, 2017; Landing et al., 2013; Peng et al., 2012). Regarding the hypichnial bilobed structures, independently of their ichnotaxonomic affinity or the taxonomic identity of their producer, their record further indicates the presence of an architectural design and related *bauplan* more typical of Terraneuvian ichnofaunas, rather than of those reported for the terminal Ediacaran (Mangano and Buatois, 2014; Mángano and Buatois, 2020a, 2017).

Therefore, based on the collective evidence from the trace fossil record, the uppermost interval of the Tagatiya Guazú Formation may be parsimoniously positioned within early Terraneuvian, following what has been recently proposed (Warren et al., 2023). This is reinforced by the U-Pb SHRIMP ages from an ash bed recovered from the lower part of the overlain Cerro Curuzu Formation (CCF) (see Fig. 2A), which provides a minimum depositonal age of 535.7±5 Ma for the Tagatiya Guazú Formation (Warren et al., 2023). Thus, considering the ichnological association, the vertical contiguity of trace fossil and *Cloudina-Namacalathus-Corumbella* bearing intervals, and that cloudiniids traverse the E-C boundary in several localities, it is possible to estimate the age of these deposits to be approximately constrained between 539 and 536 Ma (Cai et al., 2019; Linnemann et al., 2018; Yang et al., 2021; Zhu et al., 2017, Warren et al. 2023).

Another important marker of the E-C Transition Interval is the occurrence of a prominent excursion of negative $\delta^{13}C_{carb}$ values (Basal Cambrian Isotope Excursion – BACE, Zhu et al., 2017), which is repeatedly recorded from carbonate sections of this time interval worldwide, and that commonly precedes the first occurrences (FO) of typically basal Cambrian biomarkers (e.g. *Treptichnus pedum*, *Protohertzina anabarica*) (Brasier et al., 1994; Maloof et al., 2010; Topper et al., 2022).

While the onset of the BACE negative anomaly has been originally dated to 541±0.13 Ma, based on radiometric data from the Ara Group, in Oman (Joachim E. Amthor et al., 2003; Bowring et al., 2007), a stronger biostratigraphic control combined with high-resolution U-Pb data from La Ciénega Formation, Mexico, suggests an age of 539.40±0.23 Ma for the negative excursion (Hodgin et al., 2021). However, this age confidently overlaps those obtained from ash beds in the Spitskopf Member, in Namibia, where $\delta^{13}C$ values plateau at ~+1‰, potentially suggesting a non-global distribution for the BACE (Hodgin et al., 2021).

A similar situation is observed in the Itapucumi Group, where the $\delta^{13}C$ data indicate a consistent positive trend throughout both the Tagatiya Guazú and Cerro Curuzu formations (Warren et al., 2019, Warren et al. 2023). Despite the possibility that BACE isotopic values may have suffered from local oceanic circulation (Hodgin et al., 2021), two other hypotheses may explain their absence in the Paraguayan succession: 1) the onset of the negative anomaly is unrecorded due to the presence of local unconformities cryptically within the TGF or at the contact with the overlying CCF, or 2) the fossiliferous

interval of the Tagatiya Guazú Formation lies above the BACE nadir, and thus, the entire succession may be younger than ~539 Ma.

Based on the current knowledge of the stratigraphic and paleontological records of the TGF both these hypotheses remain valid but may have distinct implications for understanding major biological events that mark the Ediacaran-Cambrian transition interval at this locality. If the nadir of BACE is unrecorded due to erosion or non-deposition at the boundary between the TGF and CCF (hypothesis 1), the presence of *Treptichnus pedum* and other typically Cambrian-style bioturbation structures would imply a decoupling of environmental perturbations and major ecological/evolutionary turnovers that mark this interval around the globe (Topper et al., 2022). On the other hand, hypothesis 2 would further demonstrate the transitional aspect of the biological transformations that took place throughout the Ediacaran-Cambrian transition interval. This would be evidenced by the abundant typically Ediacaran skeletal taxa above the E-C boundary and its co-occurrence with large motile bilaterian-style animals, that opportunistically colonized the substrate if eventual optimal environmental conditions would permit.

7. Conclusions

The thorough detailed faciological and paleontological analysis of the ~33 m of the upper TGF allowed us to refine both the paleoecological and biostratigraphic significance of its preserved body and trace fossil records. We also highlight the potential of this unit for further studies concerning the major biological transformations that occurred throughout the E-C transition. Our main conclusions can be summarized as follows:

1 - Both parautochtonous body fossils and trace fossils occur in facies association typical of very shallow water settings, deposited between the proximal subtidal to supratidal zones of a inner rimmed carbonate ramp;

2 – Trace fossil analysis suggests preferential preservation of structures at the junction between carbonate and siliciclastic mud beds, indicating a potential taphonomic bias on their stratigraphic distribution. However, the abundance of surficial to shallow intrastratal deposit-feeding structures along these surfaces, suggests the opportunistic exploitation of nutrient-rich terrigenous mud.

3 – Inversely, siliciclastic-rich intervals are persistently poor in skeletal remains of metazoans, though unbioturbated deposits are often rich in carbonaceous compressions of vendotaeniacean macroalga. This can be related to a potential deleterious effect of excessive suspended material on sessile epibenthic filter-feeding animals. However, it is important to consider that environmental variations (*e.g*. oxygen, salinity, temperature) might have exerted strong ecological pressure on the distribution of metazoan paleocommunities;

4 – The occurrence of complex burrow systems including *Treptichnus pedum*, *Phycodes palmatus*, *Streptichnus*-like burrows, along with permanent dwelling burrows (*Skolithos*), as well as bilobed burrows strongly suggest a Cambrian-style of substrate exploration;

5– The lack of stratigraphic hiatuses, sharp faciological shifts, and the co-occurrence of trace-fossil bearing intervals and typically Ediacaran skeletal fossils argues in favor of the prominent gradational character of the major faunal turnover that occurred throughout the Ediacaran-Cambrian Transition.

8. Acknowledgments

The authors would like to thank the *Industria Nacional del Cemento* (Paraguay) for all the logistic support during the field activities. This research was sponsored by FAPESP (grants 2010/19584-4 and 2018/26230-6). L.V.W is a fellow of the CNPq.

Bibliography

Allison, P.A., Briggs, D.E.G., 1991. Taphonomy of non-mineralized tissues, in: Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (Eds.), Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record. Plenum Press, New York, pp. 25–70.

Álvaro, J.J., Cortijo, I., Jensen, S., Martí, M., Palacios, T., 2020. Cloudina- microbial reef resilience to substrate instability in a Cadomian retro-arc basin of the Iberian Peninsula. Precambrian Res. 336, 105479. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.105479

Amorim, K.B., Afonso, J.W.L., Leme, J. de M., Diniz, C.Q.C., Rivera, L.C.M., Gómez-Gutiérrez, J.C., Boggiani, P.C., Trindade, R.I.F., 2020. Sedimentary facies, fossil distribution and depositional setting of the late Ediacaran Tamengo Formation

(Brazil). Sedimentology 67, 3422–3450. https://doi.org/10.1111/sed.12749

Amthor, Joachim E, Grotzinger, J.P., Schröder, S., Bowring, S.A., Ramezani, J., Martin, M.W., Matter, A., 2003. Extinction of Cloudina and Namacalathus at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman. Geology 31, 431–434. https://doi.org/10.1130/0091-7613(2003)031<0431:EOCANA>2.0.CO;2

Amthor, Joachim E., Grotzinger, J.P., Schröder, S., Bowring, S.A., Ramezani, J., Martin, M.W., Matter, A., 2003. Extinction of Cloudina and Namacalathus at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman. Geology 31, 431–434. https://doi.org/10.1130/0091-7613(2003)031<0431:EOCANA>2.0.CO;2

Anderson, R.P., Tosca, N.J., Cinque, G., Frogley, M.D., Lekkas, I., Akey, A., Hughes, G.M., Bergmann, K.D., Knoll, A.H., Briggs, D.E.G., 2020. Aluminosilicate haloes preserve complex life approximately 800 million years ago. Interface Focus 10. https://doi.org/10.1098/rsfs.2020.0011

Anderson, R.P., Tosca, N.J., Gaines, R.R., Koch, N.M., Briggs, D.E.G., 2018. A mineralogical signature for Burgess Shale-type fossilization. Geology 46, 347–350. https://doi.org/10.1130/G39941.1

Anderson, R.P., Tosca, N.J., Saupe, E.E., Wade, J., Briggs, D.E.G., 2021. Early formation and taphonomic significance of kaolinite associated with Burgess Shale fossils. Geology 49, 355–359. https://doi.org/10.1130/G48067.1

Ayyat, A.M. El, 2015. Modes of origin and genetic pathways of peloids within the Duwi Formation (late Cretaceous) in Eastern and Western deserts of Egypt : A petrologic perspective. Sediment. Geol. 318, 20–39. https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2014.12.005

Babcock, L.E., Grunow, A.M., Sadowski, G.R., Leslie, S.A., 2005. Corumbella, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 220, 7–18. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2003.01.001

Babcock, L.E., Peng, S., Zhu, M., Xiao, S., Ahlberg, P., 2014. Proposed reassessment of the Cambrian GSSP. J. African Earth Sci. 98, 3–10. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2014.06.023

Batchelor, M.T., Burne, R. V., Henry, B.I., Li, F., Paul, J., 2018. A biofilm and organomineralisation model for the growth and limiting size of ooids. Sci. Rep. 8, 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-017-18908-4

Becker-Kerber, B., Abd Elmola, A., Zhuravlev, A., Gaucher, C., Simões, M.G., Prado,

G.M.E.M., Gámez Vintaned, J.A., Fontaine, C., Lino, L.M., Ferreira Sanchez, D., Galante, D., Paim, P.S.G., Callefo, F., Kerber, G., Meunier, A., El Albani, A., 2021. Clay templates in Ediacaran vendotaeniaceans: Implications for the taphonomy of carbonaceous fossils. GSA Bull. 1–13. https://doi.org/10.1130/b36033.1

Becker-Kerber, B., Liza, M., Forancelli, A., Rudnitzki, I.D., Galante, D., Rodrigues, F., Leme, J.D.M., 2017. Ecological interactions in Cloudina from the Ediacaran of Brazil : implications for the rise of animal biomineralization. Sci. Rep. 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-017-05753-8

Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., 1985. Taphonomy ' s Contributions to Paleobiology. Paleobiology 11, 105–119.

Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley, R.G., Demathieu, G.R., Nielsen, J.A.N.K., Nielsen, K.S.S., Rindsberg, A.K., Genise, J., Mikula, R., 2006. Names for trace fossils : a uniform approach. Lethaia 39, 265–286. https://doi.org/10.1080/00241160600787890

Bottjer, D.J., Clapham, M.E., 2006. Evolutionary Paleoecology of Ediacaran Benthic Marine Animals, in: Xiao, S., Kaufman, A.J. (Eds.), Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology. Springer, Dordrecht.

Bowring, S.A., Grotzinger, J.P., Condon, D.J., Ramezani, J., Newall, M.J., Allen, P.A., 2007. Geochronologic constraints on the chronostratigraphic framework of the Neoproterozoic Huqf Supergroup, Sultanate of Oman. Am. J. Sci. 307, 1097–1145. https://doi.org/10.2475/10.2007.01

Brasier, M.D., Cowie J., Taylor, M., 1994. Decision on the Precambrian-Cambrian boundary stratotype. EPISODES 17, 3–7.

Brett, C.E., Baird, G.C., 1986. Comparative Taphonomy : A key to Paleoenvironmental Interpretation Based on Fossil Preservation. Palaois 1, 207–227.

Bromley, R.G., 1990. Trace Fossils: Biology and taphonoomy, 1st ed. Unwyn Hyman Ltd., London.

Buatois, L.A., 2018. Treptichnus pedum and the Ediacaran-Cambrian boundary: Significance and caveats. Geol. Mag. 155, 174–180. https://doi.org/10.1017/S0016756817000656

Buatois, L.A., Gabriela Mángano, M., 2013. Ichnodiversity and Ichnodisparity: significance and caveats. Lethaia 46, 281–292. https://doi.org/10.1111/let.12018

Buatois, L.A., Gingras, M.K., MacEachern, J., Mangano, M.G., Zonneveld, J.-P.,

Pemberton, S.G., 2005. Colonization of Brackish-Water Systems through Time : Evidence from the Trace-Fossil Record. Palaios 20, 321–347. https://doi.org/10.2110/palo.2004.p04-32

Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2016. Ediacaran ecosystems and the dawn of animals, in: The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. Springer, Dordrecht, pp. 27–72.

Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2011. The Trace-Fossil Record of Organism–Matground Interactions in Space and Time. Microbial mats in siliciclastic sediments. SEPM Spec Pub 15–28. https://doi.org/10.2110/sepmsp.101.015

Buatois, L.A., Wisshak, M., Wilson, M.A., Mángano, M.G., 2017. Categories of architectural designs in trace fossils: A measure of ichnodisparity. Earth-Science Rev. 164, 102–181. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.009

Budd, G.E., Jensen, S., 2017. The origin of the animals and a 'Savannah' hypothesis for early bilaterian evolution. Biol. Rev. 92, 446–473. https://doi.org/10.1111/brv.12239

Butterfield, N.J., 2003. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion. Integr. Comp. Biol. 43, 166–177. https://doi.org/10.1093/icb/43.1.166

Butterfield, N.J., 1995. Secular distribution of Burgess-Shale-type preservation. Lethaia 28, 1–13. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1995.tb01587.x

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 Res. 298, 146–156. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.016

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 Res. 25, 1008–1018. https://doi.org/10.1016/j.gr.2012.12.027

Cai, Y., Hua, H., Xiao, S., Schiffbauer, J.D., Li, P., 2010. Biostratinomy of the late Ediacaran pyritized Gaojiashan Lagerstätte from Southern Shaanxi, South China: Importance of event deposits. Palaios 25, 487–506. https://doi.org/10.2110/palo.2009.p09-133r

Cai, Y., Hua, H., Zhang, X., 2013. Tube construction and life mode of the late Ediacaran tubular fossil Gaojiashania cyclus from the Gaojiashan Lagerstätte. Precambrian Res. 224, 255–267. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2012.09.022

Cai, Y., Schiffbauer, J.D., Hua, H., Xiao, S., 2011. Morphology and paleoecology of the

late Ediacaran tubular fossil Conotubus hemiannulatus from the Gaojiashan Lagerstätte of southern Shaanxi Province , South China. Precambrian Res. 191, 46–57. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2011.09.002

Cai, Y., Xiao, S., Hua, H., Yuan, X., 2015. New material of the biomineralizing tubular fossil Sinotubulites from the late Ediacaran Dengying Formation , South China. Precambrian Res. 261, 12–24. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2015.02.002

Cai, Y., Xiao, S., Li, G., Hua, H., 2019. Diverse biomineralizing animals in the terminal Ediacaran Period herald the Cambrian explosion. Geology 47, 380–384. https://doi.org/10.1130/G45949.1

Campanha, G.A. da C., Warren, L., Boggiani, P.C., Grohmann, C.H., Cáceres, A.A., 2010. Structural analysis of the Itapucumí Group in the Vallemí region, northern Paraguay: Evidence of a new Brasiliano/Pan-African mobile belt. J. South Am. Earth Sci. 30, 1–11. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2010.04.001

Carbone, C., Narbonne, G.M., 2014. When Life Got Smart: The Evolution of Behavioral Complexity Through the Ediacaran and Early Cambrian of NW Canada. J. Paleontol. 88, 309–330. https://doi.org/10.1666/13-066

Carbone, C.A., Narbonne, G.M., Macdonald, F.A., Boag, T.H., 2015. New Ediacaran fossils from the uppermost Blue fl ower Formation , northwest Canada : disentangling biostratigraphy and paleoecology. J. Paleontol. 89, 281–291. https://doi.org/10.1017/jpa.2014.25

Chafetz, H.S., 1986. Marine peloids: A product of bacterially induced precipitation of calcite. J. Sediment. Petrol. 56, 812–817.

Chen, Z., Bengston, S., Zhou, C.M., Hua, H., Yue, Z., 2008. Tube structure and original composition of Sinotubulites: shelly fossils from the late Neoproterozoic in southern Shaanxi, China. Lethaia 41, 37–45. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2007.00040.x

Chen, Z., Zhou, C., Xiao, S., Wang, W., Guan, C., Hua, H., Yuan, X., 2014. New Ediacara fossils preserved in marine limestone and their ecological implications. Sci. Rep. 4, 1–10. https://doi.org/10.1038/srep04180

Coniglio, M., James, N.P., 1985. Calcified algae as sediment contributors to early Paleozoic limestones: Evidence from deep-water sediments of the Cow Head Group, Western Newfoundland. J. Sediment. Petrol. 55, 746–754.

Cortijo, I., Cai, Y., Hua, H., Schiffbauer, J.D., Xiao, S., 2015. Life history and autecology of an Ediacaran index fossil: Development and dispersal of Cloudina.

Gondwana Res. 28, 419–424. https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.05.001

Cortijo, I., Mus, M.M., Jensen, S., Palacios, T., 2010. A new species of Cloudina from the terminal Ediacaran of Spain. Precambrian Res. 176, 1–10. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2009.10.010

Cribb, Alison T., Kenchington, C.G., Koester, B., Gibson, B.M., Boag, T.H., Racicot, R.A., Mocke, H., Laflamme, M., Darroch, S.A.F., 2019. Increase in metazoan ecosystem engineering prior to the Ediacaran–Cambrian boundary in the Nama Group, Namibia. R. Soc. Open Sci. 6. https://doi.org/10.1098/rsos.190548

Cribb, Alison T, Kenchington, C.G., Koester, B., Gibson, B.M., Boag, T.H., Racicot, R.A., Mocke, H., Laflamme, M., Darroch, S.A.F., 2019. Increase in metazoan ecosystem engineering prior to the Ediacaran – Cambrian boundary in the Nama Group , Namibia. R. Soc. open Sci. 6, 1–12. https://doi.org/10.1098/rsos.190548

Crimes, T.P., 1975. The production and preservation of trilobite resting and furrowing traces. Lethaia 8, 35–48. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1975.tb00914.x

Darroch, S.A.F., Boag, T.H., Racicot, R.A., Tweedt, S.M., Mason, S.J., Erwin, D.H., Laflamme, M., 2016. A mixed Ediacaran-metazoan assemblage from the Zaris Sub-basin , Namibia. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 459, 198–208. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.07.003

Darroch, S.A.F., Cribb, A.T., Buatois, L.A., Germs, G.J.B., Kenchington, C.G., Smith, E.F., Mocke, H., Neil, G.R.O., Schiffbauer, J.D., Maloney, K.M., Racicot, R.A., Turk, K.A., Gibson, B.M., Almond, J., Koester, B., Boag, T.H., Tweedt, S.M., Laflamme, M., 2021. The trace fossil record of the Nama Group , Namibia : Exploring the terminal Ediacaran roots of the Cambrian explosion. Earth-Science Rev. 212, 103435. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103435

Desjardins, P.R., Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2012. Tidal Flats and Subtidal Sand Bodies, Developments in Sedimentology. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53813-0.00018-6

Desjardins, P.R., Gabriela Mángano, M., Buatois, L.A., Pratt, B.R., 2010. Skolithos pipe rock and associated ichnofabrics from the southern Rocky Mountains, Canada: Colonization trends and environmental controls in an early Cambrian sand-sheet complex. Lethaia 43, 507–528. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2009.00214.x

Diniz, C.Q.C., Leme, J.D.M., Boggiani, P.C., 2021. New Species of Macroalgae from Tamengo Formation, Ediacaran, Brazil. Front. Earth Sci. 9, 1–11.

https://doi.org/10.3389/feart.2021.748876

Dornbos, S.Q., Oji, T., Kanayama, A., Gonchigdorj, S., 2016. A new Burgess Shale-type deposit from the Ediacaran of western Mongolia. Sci. Rep. 6, 1–5. https://doi.org/10.1038/srep23438

Droser, M.L., Gehling, J.G., 2008. Synchronous aggregate growth in an abundant new ediacaran tubular organism. Science (80-.). 319, 1660–1662. https://doi.org/10.1126/science.1152595

Ebbestad, J.O.R., Hybertsen, F., Högström, A.E.S., Jensen, S., Palacios, T., Taylor, W.L., Agi, H., 2021. Distribution and correlation of Sabellidites cambriensis (Annelida?) in the basal Cambrian on Baltica. Geol. Mag. 1–22. https://doi.org/10.1017/S0016756821001187 Received:

Ellis, J., Cummings, V., Hewitt, J., Thrush, S., Norkko, A., 2002. Determining effects of suspended sediment on condition of a suspension feeding bivalve (Atrina zelandica): Results of a survey, a laboratory experiment and a field transplant experiment. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 267, 147–174. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00355-0

Evans, S.D., Diamond, C.W., Droser, M.L., Lyons, T.W., 2018. Dynamic oxygen and coupled biological and ecological innovation during the second wave of the Ediacara Biota. Emerg. Top. Life Sci. 2, 223–233. https://doi.org/10.1042/ETLS20170148

Gaines, R.R., 2014. Burgess Shale-type Preservation and its Distribution in Space and Time. Paleontol. Soc. Pap. 20, 123–146. https://doi.org/10.1017/s1089332600002837

Geyer, G., Landing, E.D., 2017. The Precambrian – Phanerozoic and Ediacaran – Cambrian boundaries : a historical approach to a dilemma, in: Brasier, M.D., McIlroy, D., Mcloughlin, N. (Eds.), Earth System Evolution and Early Life: A Celebration of the Work of Martin Brasier. Geological Society, London, pp. 311–349.

Gingras, M.K., McEachern, J.A., 2012. Tidal Ichnology of Shallow-Water Clastic Settings, in: Davies, R.A., Dalrymple, R.W. (Eds.), Principles of Tidal Sedimentology. Springer Science & Business Media, pp. 57–77. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0123-6

Ginsburg, R.N., Planavsky, N.J., 2008. Diversity of bahamian microbialite substrates. Mod. Approaches Solid Earth Sci. 4, 177–195. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-

8306-8_6

Glaessner, M.F., 1976. Early Phanerozoic annelid worms and their geological and biological significance. J. Geol. Soc. London 132, 259–275.

Grant, S.W.F., 1990. Shell structure and distribution of Cloudina, a potential index fossil for terminal Proterozoic. Am. J. Sci. 290A, 261–294.

Grotzinger, J.P., Bowring, S.A., Saylor, B.Z., Kaufman, A.J., 1995. Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution. Science (80-.). 270. https://doi.org/10.1126/science.270.5236.598

Grotzinger, J.P., James, N.P., 2000. Precambrian Carbonates: Evolution of Understanding, in: Carbonate Sedimentation and Diagenesis in the Evolving Precambrian World. SEPM special publication, pp. 3–20. https://doi.org/10.2110/pec.00.67.0003

Grotzinger, J.P., Watters, W.A., Knoll, A.H., 2000. Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group , Namibia. Paleobiology 26, 334–359.

Hammersburg, S.R., Hasiotis, S.T., Robinson, R.A., 2018. Ichnotaxonomy of the Cambrian Spence Shale Member of the Langston Formation, Wellsville Mountains, Northern Utah, USA. Paleontol. Contrib. 20, 1–66.

Han, J., Cai, Y., Schiffbauer, J.D., Hua, H., Wang, X., Yang, X., Uesugi, K., Komiya, T., Sun, J., 2017. A Cloudina-like fossil with evidence of asexual reproduction from the lowest Cambrian , South China. Geol. Mag. 154, 1294–1305. https://doi.org/10.1017/S0016756816001187

Harper, B.B., Puga-Bernabe, A., Droxler, A.W., Webster, J.M., Gischler, E., Tiwari, M., Lado-insua, T., Thomas, A.L., Morgan, S., Jovane, L., Rôhl, U., 2015. Mixed carbonate-siliciclastic sedimentation along the Great Barrier Reef upper slope: a challenge of the reciprocal sedimentaion model. J. Sediment. Res. 85, 1019–1036.

Harris, P.M., Saller, A.H., 1999. Subsurface expression of the Capitan depositional system and implications for hydrocarbon reservoirs, Northeastern Delaware Basin, in: Saller, A.H., Harris, P.M., Kirkland, B.L., Mazzullo, S.J. (Eds.), Geological Framework of the Capitan Reef. SEPM special publication, Tulsa, Oklahoma, pp. 37–49. https://doi.org/10.2110/pec.99.65.0037

Hodgin, E.B., Nelson, L.L., Wall, C.J., Barrón-díaz, A.J., Webb, L.C., Schmitz, M.D., Fike, D.A., Hagadorn, J.W., Smith, E.F., 2021. A link between rift-related volcanism and end-Ediacaran extinction ? Integrated chemostratigraphy ,

biostratigraphy , and U-Pb geochronology from Sonora , Mexico 49, 115–119.

Hua, H., Chen, Z., Yuan, X., Zhang, L., Xiao, S., 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal Cloudina. Geology 277–280. https://doi.org/10.1130/G21198.1

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. https://doi.org/10.1669/0883-1351(2003)018<0454:BICSCP>2.0.CO;2

Jahnert, R.J., Collins, L.B., 2013. Controls on microbial activity and tidal flat evolution in Shark Bay, Western Australia. Sedimentology 60, 1071–1099. https://doi.org/10.1111/sed.12023

Jahnert, R.J., Collins, L.B., 2012. Characteristics, distribution and morphogenesis of subtidal microbial systems in Shark Bay, Australia. Mar. Geol. 303–306, 115–136. https://doi.org/10.1016/j.margeo.2012.02.009

Jahnert, R.J., Collins, L.B., 2011. Significance of subtidal microbialites in sharkbay. Mar. Geol. 286, 106–111.

Jensen, S., 1997. Trace fossils from the Lower Cambrian Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone, south-central Sweden. Foss. Strat. 42, 1–110.

Jensen, S., 1989. Predation by early Cambrian trilobites on infaunal worms - evidence from the Swedish Mickwitzia Sandstone. Lethaia 23, 29–42.

Jensen, S., Mens, K., 2001. Trace fossils Didymaulichnus cf. tirasensis and Monomorphichnus isp. from the Estonian Lower Cambrian, with a discussion on the early Cambrian ichnocoenoses of Baltica, in: Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology. Estonian Academy Publishers, pp. 75–85.

Jensen, S., Runnegar, B.N., 2005. A complex trace fossil from the Spitskop Member (terminal Ediacaran–? Lower Cambrian) of southern Namibia. Geol. Mag. 142, 561–569. https://doi.org/10.1017/S0016756805000853

Jensen, S., Runnergar, B.N., 2005. A complex trace fossil from the Spitskop Member (terminal Ediacaran-? Lower Cambrian) of southern Namibia. Geol. Mag. 142, 561–569. https://doi.org/10.1017/S0016756805000853

Jensen, S., Saylor, B.Z., Gehling, J.G., Germs, G.J.B., 2000. Complex trace fossils from the terminal Proterozoic of Namibia. Geology 28, 143–146.

Kazmierczak, J., Goldring, R., 1978. Subtidal flat-pebble conglomerate from the Upper Devonian of Poland: a multiprovenant high-energy product. Geol. Mag. 115, 359–366.

Kerans, C., Tinker, S.W., 1997. Sequence stratigraphy and characterization of carbonate reservoirs. SEPM, Tulsa, Oklahoma.

Kesidis, G., Budd, G.E., Oren, S., 2018. An intermittent mode of formation for the trace fossil Cruziana as a serial repetition of Rusophycus : the case of Cruziana tenella (Linnarsson 1871) Description of Cruziana tenella Cruziana tenella is a small bilobed trace fossil that. https://doi.org/10.1111/let.12303

Kesidis, G., Slater, B.J., Jensen, S., Budd, G.E., 2019. Caught in the act: Priapulid burrowers in early Cambrian substrates. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 286, 1–8. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2505

Kicklighter, C.E., Hay, M.E., 2007. To avoid or deter : interactions among defensive and escape strategies in sabellid worms. Behav. Ecol. 151, 161–173. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0567-0

Kirtley, D. V, Tanner, W.F., 1968. Sabellarid worms: Builders of major reef type. J. Sediment. Petrol. 38, 1–6.

Knaust, D., Thomas, R.D.K., Curran, H.A., 2018. Skolithos linearis Haldeman, 1840 at its early Cambrian type locality, Chickies Rock, Pennsylvania: Analysis and designation of a neotype. Earth-Science Rev. 185, 15–31. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.05.009

Knoll, A.H., 2003. Biomineralization and Evolutionary History. Rev. Mineral. Geochemistry 54, 329–356.

Laflamme, M., Darroch, S.A.F., Tweedt, S.M., Peterson, K.J., Erwin, D.H., 2013. The end of the Ediacara biota: Extinction , biotic replacement, or Cheshire Cat ? Gondwana Res. 23, 558–573.

Laing, B., Laing, B.A., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Narbonne, G.M., 2018. Gyrolithes from the Ediacaran-Cambrian boundary section in Fortune Head , Newfoundland , Canada : Exploring the onset of complex burrowing Palaeogeography , Palaeoclimatology , Palaeoecology Gyrolithes from the Ediacaran-Cambrian boundary section in Fortu. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 0–1. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.01.010

Landing, E., Geyer, G., Brasier, M.D., Bowring, S.A., 2013. Cambrian Evolutionary Radiation : Context , correlation , and chronostratigraphy — Overcoming deficiencies of the first appearance datum (FAD) concept. Earth Sci. Rev. 123, 133–172. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2013.03.008

Landing, E.D., Myrow, P., Benus, A.P., Narbonne, G.M., 1989. The Placentian Series:

Appearance of the oldest skeletalized faunas in Southern Newfoundland. J. Paleontol. 63, 739–769.

Lasemi, Y., Jahani, D., Amin-Rasouli, H., Lasemi, Z., 2012. Ancient Carbonate Tidalites, in: Davies, R.A., Dalrymple, R.W. (Eds.), Principles of Tidal Sedimentology. Springer Science & Business Media, pp. 1–621. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0123-6

Lawrence, D., 1971. The nature and structure of paleoecology. J. Paleontol. 45, 593–607.

Lendzion, K., 1986. Sedimentation of the Vendian-Cambrian marine sequence, POland. Geol. Mag. 123, 361–365.

Linnemann, U., Ovtcharova, M., Schaltegger, U., Gärtner, A., Hautmann, M., Geyer, G., Rich, T., Plessen, B., Hofmann, M., Zieger, J., Krause, R., Kriesfeld, L., Smith, J., 2018. New high - resolution age data from the Ediacaran – Cambrian boundary indicate rapid , ecologically driven onset of the Cambrian explosion. Terra Nov. 1–10. https://doi.org/10.1111/ter.12368

Linnemann, U., Ovtcharova, M., Schaltegger, U., Gärtner, A., Hautmann, M., Geyer, G., Vickers-Rich, P., Rich, T., Plessen, B., Hofmann, M., Zieger, J., Krause, R., Kriesfeld, L., Smith, J., 2019. New high-resolution age data from the Ediacaran–Cambrian boundary indicate rapid, ecologically driven onset of the Cambrian explosion. Terra Nov. 31, 49–58. https://doi.org/10.1111/ter.12368

Maloof, A.C., Porter, S.M., Moore, J.L., Dudás, F.Ö., Bowring, S.A., Higgins, J.A., Fike, D.A., Eddy, M.P., 2010. The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change. GSA Bull. 122, 1731–1774. https://doi.org/10.1130/B30346.1

Mangano, M.G., Buatois, L.A., 2014. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran-Cambrian transition : Evolutionary geobiological feedbacks Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran − Cambrian transitio. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0038

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2020a. The rise and early evolution of animals: where do we stand from a trace-fossil perspective? Interface Focus 10. https://doi.org/10.1098/rsfs.2019.0103

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2020b. The rise and early evolution of animals: where do we stand from a trace-fossil perspective? Interface Focus 10, 20190103.

https://doi.org/10.1098/rsfs.2019.0103

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2017. The Cambrian revolutions: Trace-fossil record, timing, links and geobiological impact. Earth-Science Rev. 173, 96–108. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.08.009

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2015. The Trace-fossil Record of Tidal Flats Through the Phanerozoic : Evolutionary Innovations and Faunal Turnover. ICHNIA III 9, 157–177.

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2014a. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran-Cambrian transition: Evolutionary and geobiological feedbacks. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 281. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0038

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2014b. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran – Cambrian transition : evolutionary and geobiological feedbacks. Proc. R. Soc. B 281. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0038

Mángano, M.G., Buatois, L.A., MacNaughton, R.B., Jensen, S., Gougeon, R., Marcos, A., Meek, D., Piñuela, L., García-Ramos, J.C., 2022. The Psammichnites-Taphrhelminthopsis conundrum: Implications for Calibrating the Cambrian explosion. Earth-Science Rev. 227, 103971. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.103971

Martinsson, A., 1965. Aspects of a Middle Cambrian Thanatotope on Öland. Geol. Föreningen i Stock. Förhandlingar 87, 181–230. https://doi.org/10.1080/11035896509448903

Martynov, A.V., Korshunova, T.A., 2022. Renewed perspectives on the sedentary-pelagic last common bilaterian ancestor. Contrib. to Zool. 91, 285–352. https://doi.org/10.1163/18759866-bja10034

McIlroy, D., Brasier, M.D., 2016. Ichnological evidence for the Cambrian explosion in the Ediacaran to Cambrian succession of Tanafjord, Finnmark, northern Norway. Geol. Soc. Spec. Publ. 448, 351–368. https://doi.org/10.1144/SP448.7

Merz, R., 1984. Self-Generated versus Environmentally Produced Feeding Currents : A Comparison for the Sabellid Polychaete Eudistylia vancouveri. Biol. Bull. 167, 200–2009. https://doi.org/10.2307/1541348

Merz, R.A., 2015. Textures and traction how tube-dwelling polychaetes get a leg up. Invertebr. Biol. 134, 61–77.

Miller, M.F., Smail, S.E., 1997. A Semiquantitative Field Method for Evaluating Bioturbation on Bedding Planes. Palaios 12, 391–396.

Min, X., Hua, H., Cai, Y., Sun, B., 2019a. Asexual reproduction of tubular fossils in the terminal Neoproterozoic Dengying Formation, South China. Precambrian Res. 322, 18–23. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.12.009

Min, X., Hua, H., Liu, L., Sun, B., Cui, Z., Jiang, T., 2019b. Phosphatized Epiphyton from the terminal Neoproterozoic and its signi fi cance. Precambrian Res. 331, 105358. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.105358

Minter, N.J., Buatois, Luis A, Mángano, M.G., 2016. The Conceptual and Methodological Tools of Ichnology The Conceptual and Methodological Tools of Ichnology, in: Mángano, M.G., Buatois, Luis Alberto (Eds.), The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. Springer Science & Business Media Dordrecht, pp. 1–26. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9600-2

Moczydłowska, M., Westall, F., Foucher, F., 2014. Microstructure and Biogeochemistry of the Organically Preserved Ediacaran Metazoan Sabellidites. J. Paleontol. 88, 224–239. https://doi.org/10.1666/13-003

Morris, S.C., 2006. Darwin's dilemma: The realities of the Cambrian "explosion." Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 361, 1069–1083. https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1846

Murdock, D.J.E., 2020. The ' biomineralization toolkit ' and the origin of animal skeletons. Biol. Rev. 44. https://doi.org/10.1111/brv.12614

Muscente, A.D., Bykova, N., Boag, T.H., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Eleish, A., Prabhu, A., Pan, F., Meyer, M.B., Schiffbauer, J.D., Fox, P., Hazen, R.M., Knoll, A.H., 2019. Ediacaran biozones identified with network analysis provide evidence for pulsed extinctions of early complex life. Nat. Commun. 10, 1–15. https://doi.org/10.1038/s41467-019-08837-3

Narbonne, G.M., Aitken, J.D., 1990. Ediacaran fossils from the Sekwi Brook area, Mackenzie Mountains, northwestern Canada. Paleontology 33, 945–980.

Nelson, L.L., Ramezani, J., Almond, J.E., Darroch, S.A.F., Taylor, W.L., Brenner, D.C., Furey, R.P., Turner, M., Smith, E.F., 2022. Pushing the boundary : A calibrated Ediacaran-Cambrian stratigraphic record from the Nama Group in northwestern Republic of South Africa. Earth Planet. Sci. Lett. 580, 117396. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2022.117396

Neto de Carvalho, C., Paredes, R., 2023. The possible actiniarian sea anemone burrow

Bergaueria hemispherica from the Pliensbachian (Lower Jurassic) of the Lusitanian Basin (Central Portugal) . Geol. Soc. London, Spec. Publ. 522. https://doi.org/10.1144/sp522-2022-7

Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T., Krumbein, W.E., 2001. Microbially induced sedimentary structures indicating climatological, Hydrological and depositional conditions within recent and pleistocene coastal facies zones (Southern Tunisia). Facies 44, 23–30. https://doi.org/10.1007/BF02668164

Oliveira, R.S. de, Nogueira, A.C.R., Romero, G.R., Truckenbrodt, W., da Silva Bandeira, J.C., 2019. Ediacaran ramp depositional model of the Tamengo Formation, Brazil. J. South Am. Earth Sci. 96. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102348

Osés, G.L., Romero, R., Pfeiffer, F., Alves, L., Wood, R., Romero, G.R., 2022. Ediacaran Corumbella has a cataphract calcareous skeleton with controlled biomineralization skeleton with controlled biomineralization. iScience 25, 1–18. https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105676

Osgood, R.G., 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. Paleontogra. Amer. 41, 281–444.

Pacheco, M.L.A.F., Galante, D., Rodrigues, F., De, J., 2015. Insights into the Skeletonization , Lifestyle , and Affinity of the Unusual Ediacaran Fossil Corumbella. PLoS One 10, 1–19. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114219

Park, T.S., Jung, J., Lee, M., Lee, S., Zhen, Y.Y., Hua, H., Warren, L. V, Hughes, N.C., 2021a. Enduring evolutionary embellishment of cloudinids in the Cambrian. R. Soc. open Sci. 8. https://doi.org/10.1098/rsos.210829

Park, T.S., Jung, J., Lee, M., Lee, S., Zhen, Y.Y., Hua, H., Warren, L. V, Hughes, N.C., 2021b. Enduring evolutionary embellishment of cloudinids in the Cambrian. Royal 8, 1–12. https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rsos.210829

Pemberton, S.G., Frey, R.W., 1984. Quantitative methods in ichnology: spatial distribution among populations. Lethaia 17, 33–49. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1984.tb00663.x

Pemberton, S.G., Frey, R.W., 1982. Trace fossil nomenclature and the Planolites-Palaeophycus dilemma. J. Paleontol. 56, 843–881.

Peng, S., Babcock, L.E., Cooper, R.A., 2012. The Cambrian Period, in: Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M., Ogg, G. (Eds.), The Geologic Time Scale. Elsevier, pp. 437–488. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59425-9.00019-6

Penny, A.M., Wood, R., Curtis, A., Bowyer, F., Tostevin, R., 2014. Ediacaran metazoan reefs from the Nama Group, Namibia. Science (80-.). 344, 1504–1507.

Penny, A.M., Wood, R.A., Zhuravlev, A.Y., Bowyer, A.C.F., Tostevin, R., 2016. Intraspecific variation in an Ediacaran skeletal metazoan : Namacalathus from the Nama Group , Namibia. Geobiology 1–13. https://doi.org/10.1111/gbi.12205

Peters, S.E., Gaines, R.R., 2012. Formation of the ' Great Unconformity' as a trigger for the Cambrian explosion. Nature 484, 363–366. https://doi.org/10.1038/nature10969

Petrov, P.Y., 2016. Molar Tooth Structures and Origin of Peloids in Proterozoic Carbonate Platforms (Middle Riphean of the Turukhansk Uplift , Siberia). Lithol. Miner. Resour. 51, 290–309. https://doi.org/10.1134/S0024490216040064

Poschmann, M., 2015. The corkscrew-shaped trace fossil Helicodromites Berger, 1957, from Rhenish Lower Devonian shallow-marine facies (Upper Emsian; SW Germany). Palaontologische Zeitschrift 89, 635–643. https://doi.org/10.1007/s12542-014-0232-6

Pratt, B.R., James, N.P., Cowan, C.A., 1992. Peritidal carbonates, in: Facies Models: Response to Sea Level Change. pp. 303–322.

Sappenfield, A., Droser, M.L., Gehling, J.G., 2011. Problematica, trace fossils, and tubes within the Ediacara Member (South Australia): Redefining the Ediacaran trace fossil record one tube at a time. J. Paleontol. 85, 256–265.

Schiffbauer, J.D., Huntley, J.W., O'Neil, G.R., Darroch, S.A.F., Laflamme, M., Cai, Y., 2016. The Latest Ediacaran Wormworld Fauna: Setting the Ecological Stage for the Cambrian Explosion. GSA Today 26, 4–11. https://doi.org/10.1130/GSATG265A.1

Schiffbauer, J.D., Selly, T., Jacquet, S.M., Merz, R.A., Nelson, L.L., Strange, M.A., Cai, Y., Smith, E.F., 2020. Discovery of bilaterian-type through-guts in cloudinomorphs from the terminal Ediacaran Period. Nat. Commun. 11, 1–12. https://doi.org/10.1038/s41467-019-13882-z

Schlager, W., Ginsburg, R.N., 1981. Bahama carbonate platforms - The deep and the past. Mar. Geol. 44, 1–24.

Seilacher, A., 2007. Trace Fossil Analysis. Springer Berlin Heidelberg, New York.

Seilacher, A., 1999. Biomat-related lifestyles in the Precambrian. Palaios 14, 86–93. https://doi.org/10.2307/3515363

Seilacher, A., 1960. Lebensspuren als leitfossilien. Geol. Rundschau 49, 41–50.

Seilacher, A., Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2005. Trace fossils in the Ediacaran – Cambrian transition : Behavioral diversification , ecological turnover and environmental shift. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 227, 323–356. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.06.003

Seilacher, A., Pflügger, F., 1994. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution, in: Krumbein, W.E., Paterson, D.M., Stal, L.J. (Eds.), Biostabilization of Sediments. Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität, Oldenburg, pp. 97–105.

Selly, T., Schiffbauer, J.D., Jacquet, S.M., Smith, E.F., Nelson, L.L., Andreasen, B.D., Huntley, J.W., Strange, M.A., O'Neil, G.R., Thater, C.A., Bykova, N., Steiner, M., Yang, B., Cai, Y., 2019. A new cloudinid fossil assemblage from the terminal Ediacaran of Nevada, USA. J. Syst. Palaeontol. 18, 357–379. https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1623333

Sevillano, A., Bádenas, B., Rosales, I., Barnolas, A., Lópes-García, J.M., 2020. Orbital cycles, differential subsidence and internal factors controlling the high-frequency sequence architecture in a Sinemurian shallow carbonate platform (Mallorca Island, Spain). Sediment. Geol. 407, 1–20.

Shahkarami, S., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Hagadorn, J.W., Almond, J., 2020. The Ediacaran–Cambrian boundary: Evaluating stratigraphic completeness and the Great Unconformity. Precambrian Res. 345, 105721. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2020.105721

Shore, A., Wood, R., 2021. Environmental and diagenetic controls on the morphology and calcification of the Ediacaran metazoan Cloudina. Sci. Rep. 22, 1–13. https://doi.org/10.1038/s41598-021-90768-5

Shore, A., Wood, R., Curtis, A., Bowyer, F., 2020. Multiple branching and attachment structures in cloudinomorphs, Nama Group, Namibia. Geology 48, 877–881. https://doi.org/10.1130/G47447.1

Shumway, S.E., Frank, D.M., Ewart, L.M., Ward, J.E., 2003. Effect of yellow loess on clearance rate in seven species of benthic, filter-feeding invertebrates. Aquac. Res. 34, 1391–1402. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2003.00958.x

Skompski, S., Łuczyński, P., Drygant, D., Kozłowski, W., 2008. High-energy sedimentary events in lagoonal successions of the Upper Silurian of Podolia, Ukraine. Facies 54, 277–296. https://doi.org/10.1007/s10347-007-0133-1

Speyer, S.E., Brett, C.E., 1991. Taphofacies controls: Background and episodic

processes in fossil assemblage preservation, in: Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (Eds.), Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record. Plenum Press, New York and London, pp. 501–544.

Suosaari, E.P., Reid, R.P., Mercadier, C., Vitek, B.E., Oehlert, A.M., Stolz, J.F., Giusfredi, P.E., Eberli, G.P., 2022. The microbial carbonate factory of Hamelin Pool , Shark Bay , Western Australia. Sci. Rep. 12, 1–12. https://doi.org/10.1038/s41598-022-16651-z

Suosaari, E.P., Reid, R.P., Oehlert, A.M., Playford, P.E., Steffensen, C.K., Andres, M.S., Suosaari, G. V, Milano, G.R., Eberli, G.P., 2019. Stromatolite provinces of Hamelin Pool: Physiographic controls on stromatolites and associated lithofacies. J. Sediment. Petrol. 89, 207–226.

Tarhan, L.G., Hughes, N.C., Myrow, P.M., Bhargava, O.N., Ahluwalia, A.D., Kudryavtsev, A.B., 2014. Precambrian-Cambrian boundary interval occurrence and form of the enigmatic tubular body fossil Shaanxilithes ningqiangensis from the Lesser Himalaya of India. Palaeontology 57, 283–298. https://doi.org/10.1111/pala.12066

Taylor, A.M., Goldring, R., 1993. Description and analysis of bioturbation and ichnofabric. J. - Geol. Soc. 150, 141–148. https://doi.org/10.1144/gsjgs.150.1.0141

Topper, T., Betts, M.J., Dorjnamjaa, D., Li, G., Li, L., Altanshagai, G., Enkhbaatar, B., Skovsted, C.B., 2022. Locating the BACE of the Cambrian : Bayan Gol in southwestern Mongolia and global correlation of the Ediacaran – Cambrian boundary. Earth-Science Rev. 229, 104017. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.104017

Tostevin, R., Wood, R.A., Shields, G.A., Poulton, S.W., Guilbaud, R., Bowyer, F., Penny, A.M., He, T., Curtis, A., Hoffmann, K.H., Clarkson, M.O., 2016. Low-oxygen waters limited habitable space for early animals. Nat. Commun. 1–9. https://doi.org/10.1038/ncomms12818

Tucker, M.E., 1985. Shallow-marine carbonate facies and facies models. Sedimentol. Recent Dev. Appl. Asp. 147–169. https://doi.org/10.1144/gsl.sp.1985.018.01.08

Turk, K.A., Maloney, K.M., La, M., Darroch, S.A.F., 2022a. Paleontology and ichnology of the late Ediacaran Nasep – Huns transition (Nama Group, southern Namibia). J. Paleontol. 96, 753–769. https://doi.org/10.1017/jpa.2022.31

Turk, K.A., Maloney, K.M., Laflamme, M., Darroch, S.A.F., 2022b. Paleontology and ichnology of the late Ediacaran Nasep – Huns transition (Nama Group, southern

Namibia). J. Paleontol. 1–17. https://doi.org/10.1017/jpa.2022.31

Van Iten, H., Leme, J.M., Pacheco, M.L., Simoes, M.G., Fairchild, T.R., Rodrigues, F., Galante, D., Boggiani, P.C., Marques, A.C., 2016. Origin and early diversification of the phylum Cnidaria: key macrofossils from the Ediacaran System of North and South America, in: Goffredo, S., Dubinsky, Z. (Eds.), The Cnidaria , Past , Present and Future - The World of Medusa and Her Sisters. Springer, pp. 31–40. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4

Vannier, J., Calandra, I., Gaillard, C., Zylińska, A., 2010. Priapulid worms : Pioneer horizontal burrowers at the Precambrian- Cambrian boundary. Geology 38, 711–714. https://doi.org/10.1130/G30829.1

Varejão, F.G., Warren, L.V., Simões, M.G., Cerri, R.I., Alessandretti, L., Santos, M.G.M., Assine, M.L., 2022. Evaluation of distinct soft-sediment deformation triggers in mixed carbonate-siliciclastic systems : Lessons from the Brazilian Pre-Salt analogue Crato Formation (Araripe Basin , NE Brazil). Mar. Pet. Geol. 140, 1–21. https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2022.105673

Vidal, G., Palacios, T., Gámez-Vintaned, J.A., Balda, M.A.D., Grant, S.W.F., 1994. Neoproterozoic-early Cambrian geology and palaeontology of Iberia. Geol. Mag. 131, 729–765. https://doi.org/10.1017/S001675680001284X

Vinn, O., Zatoń, M., 2012. Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomineralized organism Cloudina (Ediacaran): Structural and ontogenetic evidences. Carnets Geol. 03, 39–47. https://doi.org/10.4267/2042/46095

Waggoner, B., 2003. The Ediacaran Biotas in Space and Time. Integr. Comp. Biol. 113, 104–113.

Walde, D.H., Weber, B., Erdtmann, B.-D., Steiner, M., 2019. Taphonomy of Corumbella werneri from the Ediacaran of Brazil : sinotubulitid tube or conulariid test? Alcheringa An Australas. J. Palaeontol. 43, 335–350. https://doi.org/10.1080/03115518.2019.1615551

Wan, B., Tang, Q., Pang, K., Wang, X., Bao, Z., Meng, F., 2019. Repositioning the Great Unconformity at the southeastern margin of the North China Craton. Precambrian Res. 324, 1–17. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.01.014

Wang, X., Zhang, X., Zhang, Y., Cui, L., Li, L., 2021. New materials reveal Shaanxilithes as a Cloudina -like organism of the late Ediacaran. Precambrian Res. 362, 106277. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2021.106277

Warren, Lucas Veríssimo, Quaglio, F., Simões, M.G., Gaucher, C., Riccomini, C.,

Poiré, D.G., Freitas, B.T., Boggiani, P.C., Sial, A.N., 2017a. Cloudina-Corumbella-Namacalathus association from the Itapucumi Group, Paraguay: Increasing ecosystem complexity and tiering at the end of the Ediacaran. Precambrian Res. 298, 79–87. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.003

Warren, Lucas Veríssimo, Quaglio, F., Simões, M.G., Gaucher, C., Riccomini, C., Poiré, D.G., Freitas, B.T., Boggiani, P.C., Sial, A.N., 2017b. Cloudina - Corumbella - Namacalathus association from the Itapucumi Group , Paraguay : increasing ecosystem complexity ... Precambrian Res. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.003

Warren, L. V., Fairchild, T.R., Gaucher, C., Boggiani, P.C., Poir??, 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 Nov. 23, 382–389. https://doi.org/10.1111/j.1365-3121.2011.01023.x

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 werneri. Geology 40, 691–694. https://doi.org/10.1130/G33005.1

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. Precambrian Res. 298, 79–87. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.003

Warren, L. V., Simões, M.G., Fairchild, T.R., Riccomini, C., Gaucher, C., Anelli, L.E., Freitas, B.T., Boggiani, P.C., Quaglio, F., 2013. Origin and impact of the oldest metazoan bioclastic sediments. Geology 41, 507–510. https://doi.org/10.1130/G33931.1

Warren, L. V, Freitas, B.T., Riccomini, C., Boggiani, P.C., Quaglio, F., Simões, M.G., Fairchild, T.R., Giorgioni, M., Gaucher, C., Poiré, D.G., Cáceres, A.A., Sial, A.N., 2019. Sedimentary evolution and tectonic setting of the Itapucumi Group, Ediacaran, northern Paraguay: From Rodinia break-up to West Gondwana amalgamation. Precambrian Res. 322, 99–121. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.12.022

Warren, L. V, Inglez, L., Xiao, S., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Okubo, J., Alessandretti, L., Simões, M.G., Riccomini, C., Antunes, G.C., Cerri, R.I.,

Bahniuk, A.R., Cáceres, A.A., 2023. Evolutionary, paleoecological, and biostratigraphic implications of the Ediacaran-Cambrian interval in West Gondwana. Geol. Soc. Am. Bull. 1–10. https://doi.org/10.1130/B36732.1/5800194/b36732.pdf

Weber, B., Steiner, M., Zhu, M.Y., 2007. Precambrian-Cambrian trace fossils from the Yangtze Platform (South China) and the early evolution of bilaterian lifestyles. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 254, 328–349. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.03.021

Wiens, F., 1986. Zur lithostratigraphischen, petrographischen und strukturellen Entwicklung des Rio Apa-Hochlandes, Nordost-Paraguay. Techinschen Universität Clausthal.

Wilson, J.L., 1967. Cyclic and Reciprocal Sedimentation in Virgilian Strata of Southern New Mexico. GSA Bull. 78, 805–818.

Wood, R., Curtis, A., 2014. Extensive metazoan reefs from the Ediacaran Nama Group, Namibia : the rise of benthic suspension feeding. Geobiology. https://doi.org/10.1111/gbi.12122

Wood, R., Curtis, A., Penny, A., Zhuravlev, A.Y., Curtis-walcott, S., Iipinge, S., Bowyer, F., 2017a. Flexible and responsive growth strategy of the Ediacaran skeletal Cloudina from the Nama Group , Namibia. Geol. Soc. Am. 45, 1–4. https://doi.org/10.1130/G38807.1

Wood, R., Ivantsov, A.Y., Zhuravlev, A.Y., 2017b. First macrobiota biomineralization was environmentally triggered. https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0059

Wood, R., Liu, A.G., Bowyer, F., Wilby, P.R., Dunn, F.S., Kenchington, C.G., Cuthill, J.F.H., Mitchell, E.G., Penny, A., 2019a. Integrated records of environmental change and evolution challenge the Cambrian Explosion. Nat. Ecol. Evol. 3, 528–538. https://doi.org/10.1038/s41559-019-0821-6

Wood, R., Liu, A.G., Bowyer, F., Wilby, P.R., Dunn, F.S., Kenchington, C.G., Cuthill, J.F.H., Mitchell, E.G., Penny, A., 2019b. Integrated records of environmental change and evolution challenge the Cambrian Explosion. Nat. Ecol. Evol. 3, 528–538. https://doi.org/10.1038/s41559-019-0821-6

Wood, R.A., 2011. Paleoecology of the earliest skeletal metazoan communities : Implications for early biomineralization. Earth Sci. Rev. 106, 184–190. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.01.011

Wood, R.A., Pulton, S.W., Prave, A.R., Hoffmann, K.H., Clarkson, M.O., Guilbaud, R.,

Lyne, J.W., Tostevin, R., Bowyer, F., Penny, A.M., Curtis, A., Kasemann, S.A., 2015. Dynamic redox conditions control late Ediacaran metazoan ecosystems in the Nama Group, Namibia. Precambrian Res. 261, 252–271.

Xiao, E., Riaz, M., Zafar, T., Latif, K., 2021. Cambrian marine radial cerebroid ooids : Participatory products of microbial processes. Geol. J. 1–18. https://doi.org/10.1002/gj.4203

Xiao, S., Chen, Z., Zhou, C., Yuan, X., 2019. Surfing in and on microbial mats: Oxygen-related behavior of a terminal Ediacaran bilaterian animal. Geology 47, 1054–1058. https://doi.org/10.1130/G46474.1

Xiao, S., Yuan, X., Steiner, M., Knoll, A.H., 2002. Macroscopic cabonaceous compressions in a Terminal Proterozoic shale: a systemati reassessment of the Miaohe Biota, South China. J. Palaeogeogr. 76, 347–376.

Xing, Y., Q. Ding, H., Luo, T.H., Wang, Y., 1984. The Sinian–Cambrian Boundary of China, 10, in: Bulletin of the Institute of Geology. Chinese Academy of Geological Sciences (Special Issue). p. 260.

Xunlai, Y., Jun, L.I., Ruiji, C.A.O., 1999. A diverse metaphyte assemblage from the Neoproterozoic black shales of South China. Lethaia 32, 143–155.

Yang, B., Steiner, M., Schiffbauer, J.D., Selly, T., Wu, X., Zhang, C., Liu, P., 2020. Ultrastructure of Ediacaran cloudinids suggests diverse taphonomic histories and affinities with non-biomineralized annelids. Sci. Rep. 10. https://doi.org/10.1038/s41598-019-56317-x

Yang, B., Steiner, M., Zhu, M., Li, G., Liu, J., Liu, P., 2016. Transitional Ediacaran–Cambrian small skeletal fossil assemblages from South China and Kazakhstan: Implications for chronostratigraphy and metazoan evolution. Precambrian Res. 285, 202–215. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2016.09.016

Yang, B., Warren, L. V, Steiner, M., Smith, E.F., 2021. Taxonomic revision of Ediacaran tubular fossils : Cloudina , Sinotubulites and Conotubus. J. Paleontol. 1–18. https://doi.org/10.1017/jpa.2021.95

Yose, L.A., Heller, P.L., 1989. Sea-level control of mixed-carbonate-siliciclastic, gravity flow deposition: Lower part of the Keeler Canyon Formation (Pennsylvanian), southeastern California. Geol. Soc. Am. Bull. 101, 427–439.

Zaine, M.F., Fairchild, T.R., 1985. Comparison of Aulophycus lucianoi Beurlen and Sommer from Ladario (MS) and the genus Cloudina Germs, Ediacaran of Namíbia. An. Acad. Bras. Cienc. 57, 130–130.

Zbinden, M., Le Bris, N., Compère, P., Martinez, I., Guyot, F., Gaill, F., 2003. Mineralogical gradients associated with alvinellids at deep-sea hydrothermal vents. Deep. Res. I 50, 269–280. https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00161-9

Zeller, M., Verwer, K., Eberli, G.P., 2015. Depositional controls on mixed carbonate – siliciclastic cycles and sequences on gently inclined shelf profiles. Sedimentology 1–29. https://doi.org/10.1111/sed.12215

Zhang, G., Parry, L.A., Vinther, J., Ma, X., Parry, L.A., 2022. Exceptional soft tissue preservation reveals a cnidarian affinity for a Cambrian phosphatic tubicolous enigma. Proc. B 289, 1–9.

Zhu, M., Zhuravlev, A.Y., Wood, R.A., Zhao, F., Sukhov, S.S., 2017. A deep root for the Cambrian explosion: Implications of new bioand chemostratigraphy from the Siberian Platform. Geology 45, 459–462. https://doi.org/10.1130/G38865.1

Zhuravlev, A.Y., Liñán, E., Vintaned, J.A.G., Debrenne, F., Fedorov, A.B., 2012. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain. Acta Palaeontol. Pol. 57, 205–224. https://doi.org/10.4202/app.2010.0074

Zhuravlev, A.Y., Wood, R.A., 2018. The two phases of the Cambrian Explosion. Sci. Rep. 8, 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-018-34962-y

Anexo 3: Artigo publicado

Estudios Geológicos
julio-diciembre 2019, 75(2), e100
ISSN-L: 0367-0449
https://doi.org/10.3989/egeol.43595.555

Reassessing the taphonomy of *in situ Cloudina* assemblages from the Tagatiya Guazu Formation, Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay

Reevaluación de la tafonomía de las asociaciones conservadas in situ *de* Cloudina *en la Formación de Tagatiya Guazu, Grupo ediacárico de Itapucumi, Paraguay*

L. Inglez[1], L.V. Warren[1], J. Okubo[1], M.G. Simões[2]

[1]Departamento de Geologia Aplicada, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Avenida 24A, 1515, Rio Claro 13506-900, Brazil. Email: lucas.inglez@hotmail.com; ORCID ID: http://orcid.org/0000-0002-2815-8788, http://orcid.org/0000-0002-2050-6514, http://orcid.org/0000-0001-9160-9994
[2]Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Distrito de Rubião Júnior, Botucatu 18618-000, Brazil. ORCID ID: http://orcid.org/0000-0002-8706-3199

ABSTRACT

The fossil assemblage from the Tagatiya Guazu Formation (Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay) represents a unique opportunity to investigate paleoecological parameters and contribute with taxonomic information regarding *Cloudina* associations in SW Gondwana.

Keywords: *Cloudina*; Tagatiya Guazu Formation; Ediacaran; Paraguay.

RESUMEN

La asociación fósil de la Formación de Tagatiya Guazu (Grupo ediacárico de Itapucumi, Paraguay) representa una oportunidad única para investigar los parámetros paleoecológicos y contribuir con información taxonómica sobre las asociaciones de *Cloudina* en Gondwana SW.

Palabras clave: *Cloudina*; Formación de Tagatiya Guazu; Ediacárico; Paraguay

Introduction

Cloudina is one of the main index fossils of the Ediacaran Period commonly occurring in carbonate platform settings as *in situ* clusters or loosely packed parautochthonous bioclastic deposits in close association with microbial facies. However, despite these taphonomic and sedimentologic attributes found in almost all *Cloudina* accumulations worldwide, many doubts persist regarding the (a) phylogenetic affinity, (b) palaeoecology and (c) taphonomy of this biomineralized metazoan.

Recibido el 10 de mayo de 2019; Aceptado el 1 de julio de 2019; Publicado online el 19 de noviembre de 2019

Citation / Cómo citar este artículo: Inglez, L. et al. (2019). Reassessing the taphonomy of *in situ Cloudina* assemblages from the Tagatiya Guazu Formation, Ediacaran Itapucumi Group, Paraguay. Estudios Geológicos 75(2): e100. https://doi.org/10.3989/egeol.43595.555.

Copyright: © 2019 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-Non Commercial (by-nc) Spain 4.0 License.

One of the greatest issues concerning the interpretation of *Cloudina* palaeobiology is related to the preservational quality of the fossils, which varies according to distinct rock matrixes, in some cases precluding the precise interpretation of its tridimensional morphology. This also hampers the use of detailed morphometric parameters (i.e., oblique/transverse annulations at the exterior surface of funnels) that can be easily or better observed in those individuals preserved in phosphatized material (Cai *et al*., 2017). When the preservation occurs in carbonate rocks, the lack of compositional contrast between recrystallized shell walls and carbonate rock matrix that embeds them, hindering mechanical or chemical separation of individuals, or even the assessment through micro-CT scanning. On the other hand, size distribution of tubes in autochthonous *Cloudina* assemblages has demonstrated to be a useful, and sometimes the only approach possible to define taxonomic characters and assess information on the structure of palaeocommunities, modes of reproduction and ontogeny. Indeed, at the type locality of the Nama Group, taxonomic classification within two species of *Cloudina* (*C. hartmanae* and *C. riemkeae*) was mainly based on differences in tube diameter (Germs, 1972). Additionally, morphometry was also used to infer size variations in response to environmental changes, suggesting generalist and adaptable growth strategies for this taxon (Wood *et al*., 2017).

Results

The fossil-bearing Tagatiya Guazu Formation (Itapucumi Group), on northeastern Paraguay is characterized by an intercalation of grainstone, mudstone and microbial facies interpreted as deposited in a protected lagoonal environment. This unit is particularly rich in bioclastic concentrations of *Corumbella*, *Namacalathus* and *Cloudina* skeletal remains (Warren *et al*., 2017). When associated to microbialite facies, previous taphonomic analysis (Warren *et al*., 2013) has demonstrated that *Cloudina* occur as either vertically oriented tubes or as prostrate carapaces with little or no taphonomic signatures (fragmentation, abrasion) indicating extensive lateral transport and prolonged residence time at the sediment-water interface (Fig. 1). These features strongly suggest that they possibly represent autochthonous individuals.

Here we analyzed both types of occurrences in (i) naturally weathered surfaces, (ii) polished slabs and (iii) thin sections in order to identify faciological, taphonomical and morphological parameters. We have taken systematic measurement of the carapace diameters from distinct types of assemblages and use Shapiro-Wilk test to determine the normality of their distribution. The Kolmogorov-Smirnov tests was employed to statistically compare the distinct assemblages. Based on detailed observation and quantitative analysis we identified that autochthonous *Cloudina* assemblages can occur with two different patterns of carapace concentrations (subdivisions of the Type 2 shell concentration proposed by Warren *et al*., 2013).

The first accumulations (Pattern A) (Fig. 1A-D), is characterized by relatively sparse to dense aggregations of mainly large rectilinear to slightly curved *Cloudina* carapaces (between 0.25 and 2.77 mm in diameter). Sometimes diagnostic morphological features such as well-pronounced flaring apertural rims (Fig. 1B, D) and transverse annulations in funnels outer surface are preserved. Tubes generally possess constant diameters along its length, but few may present a slight enlargement in diameter towards the apertural end (modes of growth A and B after Wood *et al*., 2017). They either occur vertical, horizontal or obliquely oriented in massive to clotted (thrombolitic) carbonatic matrix. This association often preserves fragmentary and sparse remains of *Corumbella* and *Namacalathus* skeletal elements. The second type of accumulation (Pattern B) (Fig. 1E-J), is characterized by sparse to dense concentrations of visibly smaller specimens of *Cloudina* than those observed in the Pattern A (between 0.12 and 0.90 mm in diameter). The specimens are highly recrystallized and mostly filled with sparry calcite cement, which precludes the observation of detailed external morphological features in the carapaces. Tubes possess constant diameters (modes of growth B or C, after Wood *et al*., 2017) and have a high degree of sinuosity, with curves sometimes approaching 90º (Fig. 1H-J). They occur associated with thin-laminated grainstone and planar microbialites mostly horizontally to bedding, but also in vertically oriented.

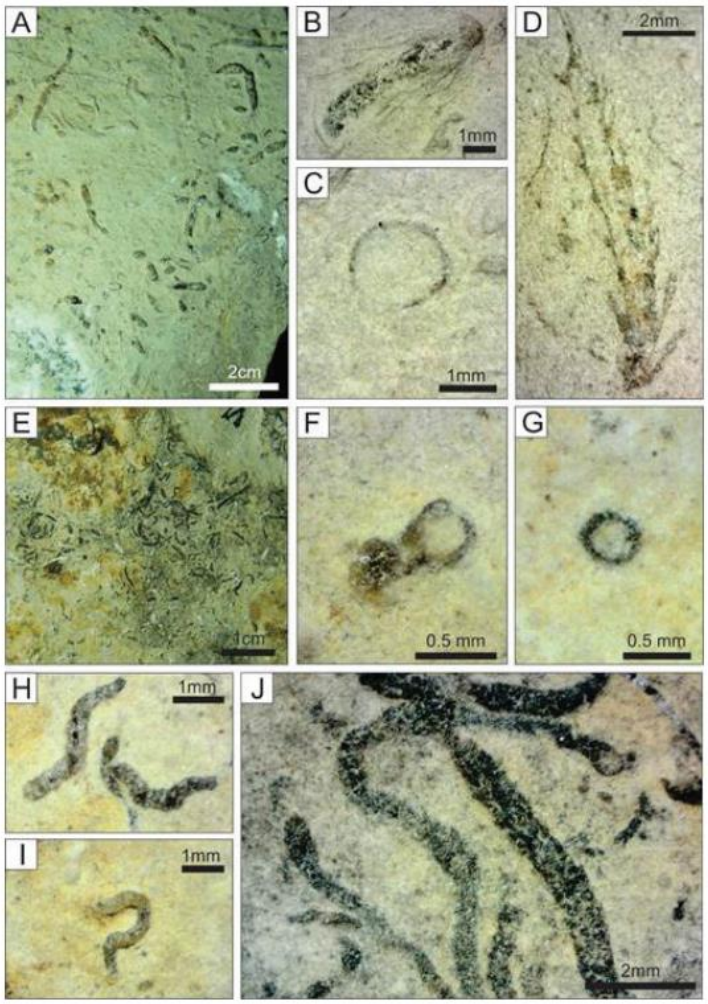


Figure 1.—Distinct autochthonous assemblages from the Tagatiya Guazu Formation, Itapucumi Group. A-D. *In situ* assemblage of Pattern A, with large *Cloudina* specimens partially preserved in life-position (A and C). A. general view of naturally weathered surface with recrystallized *Cloudina* tubes. B. Well preserved specimen with pronounced apertural rims in funnels flaring outwards. C. Transverse section of vertically oriented tube. D. Idem B. E-J. Autochthonous assemblages dominated by small *Cloudina* carapaces showing high degree of sinuosity of the tubes. E. General view of carapace distribution in the bedding plan. F-G. Vertically (*in situ*?) oriented tubes interpreted as preserved in life position. H-J. Recrystallized specimens with pronounced sinuosity of tubes.

Conclusions

Our preliminary data suggests a strong correlation between sedimentary facies, and distinct morphotypes and sizes of *Cloudina* carapaces from *in situ* assemblages. In general, autochthonous accumulations dominated by small and highly sinuous specimens are preserved in laminated grainstone in contrast to

assemblages of large and rectilinear carapaces that are usually found in thrombolitic facies. Further investigation is necessary in order to test whether these characteristics might represent paleoecological responses to different environmental contexts, or could be controlled by taphonomic processes.

ACKNOWLEDGMENTS

This research is sponsored by FAPESP (grant 2018/26230-6).

References

Cai, Y.; Cortijo, I.; Schiffbauer, J.D. & Hua, H. (2017). Taxonomy of late Ediacaran index fossil Cloudina and a new similar taxon from South China. Precambrian Research, 298: 146–156. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.016

Germs, G.J.; (1972). New shelly fossils from the Nama Group, South West Africa, American Journal of Science, 272: 752–761. https://doi.org/10.2475/ajs.272.8.752

Warren, L.V.; Simões, M.G.; Fairchild, T.R.; Riccomini, C.; Gaucher, C.; Anelli, L.E.; Freitas, B.T.; Boggiani, P.C. & Quaglio, F. (2013). Origin and impact of the oldest metazoan bioclastic sediments. Geology, 41: 507–510. https://doi.org/10.1130/G33931.1

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. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.05.003

Wood, R.; Curtis, A.; Penny, A.; Zhuravlev, A.Y.; Curtis-Walcott, S.; Iipinge, S. & Bowyer, F. (2017). Flexible and responsive growth strategy of the Ediacaran skeletal Cloudina from the Nama Group, Namibia. Geology, 45: 1–4. https://doi.org/10.1130/G38807.1