

# Paleobiologia e Evolução: o potencial do registro fossilífero brasileiro

Luana Pereira Costa de Moraes Soares<sup>1</sup>, Bruno Becker Kerber<sup>2</sup>, Gabriel Ladeira Osés<sup>3</sup>, Alessandro Marques de Oliveira<sup>4</sup>, Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco<sup>\*5</sup>

<sup>1</sup>Bióloga (UFMS) e Mestre em Geotectônica (USP).

<sup>2</sup>Biólogo (UFMS) e Mestrando em Geotectônica (USP).

<sup>3</sup>Graduando em Geologia (USP).

<sup>4</sup>Biólogo (UFMS).

<sup>5</sup>Bióloga (UFMS), Mestre em Arqueologia e Doutora em Geotectônica (USP). Docente do Departamento de Biologia (UFSCar).

**Resumo:** A Paleobiologia é uma área que vem ganhando destaque mundial com seus estudos voltados para interpretações ecológicas, evolutivas e ambientais do registro fossilífero. Nesse contexto, o Brasil tem demonstrado grande potencial para o desenvolvimento de pesquisas que podem contribuir para compreensão da história e processos evolutivos dos organismos. Em seu vasto território, o país apresenta diversas localidades fossilíferas que contêm informações cruciais sobre a evolução e diversificação da vida na Terra. O Grupo Corumbá, em afloramentos da Formação Bocaina, apresenta evidências dos primeiros protistas eucariontes heterotróficos, além do posterior aparecimento dos primeiros metazoários capazes de realizar esqueletogênese, evidenciados na subsequente Formação Tamengo. O Membro Crato, no nordeste brasileiro, é reconhecido mundialmente pela preservação excepcional da paleontofauna e paleoflora do Cretáceo, e constitui uma das melhores possibilidades para pesquisas paleontológicas voltadas para a coevolução inseto-planta. Outro grande campo da Paleobiologia que vem sendo desenvolvida no país são os estudos sobre a paleomastofauna, principalmente dos abundantes fósseis pleistocênicos encontrados em diversas regiões do país, e que podem lançar novas informações quanto a extinção da megafauna e a convivência desta com as antigas populações humanas da época. Sendo assim, o Brasil possui uma ampla gama temporal em seu registro fóssil, e permite o desenvolvimento de pesquisas de ponta que ajudarão a responder importantes questões evolutivas sobre os organismos, inclusive aquelas envolvendo as megatrajetórias da vida.

**Palavras-chaves:** Evolução; megatrajetórias evolutivas; registro fossilífero; Brasil.

## 1. Introdução

A Paleobiologia, área que se dedica ao estudo dos organismos fósseis sob a ótica da Biologia, utiliza conceitos e ferramentas desta ciência para esclarecer aspectos fundamentalmente associados a ela, porém em relação à vida pretérita (*e.g.* ecologia, sistemática e ontogenia de organismos extintos). Desta forma, nas últimas décadas, a Paleobiologia tem sido uma das principais ciências responsáveis por colocar a Paleontologia em posição de destaque entre as áreas de ciência de ponta. Não é por acaso que discussões evolutivas têm constituído papel central neste cenário. Foi, essencialmente, por meio da capacidade e do potencial de responder questões-chave sobre Evolução que a Paleontologia passou da função de apenas documentar a história da vida na Terra para assumir posição mais ativa quanto à proposição de mecanismos que tentam explicar as transformações dos organismos ao longo do tempo geológico. O grau de importância e de modernidade da discussão aqui realizada pode ser comprovado (SEPKOSKI; RUSE, 2009). Deste modo, a relevância da Paleobiologia se justifica, uma vez que, ao longo do tempo geológico a vida

se originou e se desenvolveu por meio de um número surpreendente de inovações que culminaram na presente biosfera.

Knoll e Bambach (2000) sugeriram que a vida tem seguido seis megatrajetórias, cada qual resultante de um grande avanço biológico que conduz a um aumento significativo do volume e complexidade de ecoespaço ao longo do tempo, sendo que as quatro primeiras ocorreram ainda no Pré-Cambriano, a saber: (1) o aparecimento da protovida, certamente antes de 3,0-3,3 Ga (BRASIER *et al.* 2006; ALLWOOD *et al.* 2006; MOJZSIS *et al.* 1996); (2) a evolução e sucesso da célula procariótica como o arquétipo da vida na Terra, também neste mesmo intervalo de tempo (BRASIER *et al.*, 2006; SCHOPF, 2006; WACEY *et al.*, 2011); (3) o desenvolvimento da célula eucariótica por uma série complexa de eventos, dentro os quais a endossimbiose há, no mínimo, ca. 1,8 Ga (PORTER, 2004; RASMUSSEN *et al.*, 2008); (4) o aparecimento de organismos multicelulares no mar, em menos de 1,2 Ga (BUTTERFIELD, 2000) e, possivelmente, antes, há ca. 2 Ga (*cf.* HAN; RUNNEGAR, 1992; BENGTON *et al.*, 2007; ALBANI *et al.*, 2010); (5) os eventos de terrestreização; e (6) inteligência.

\* forancelli@gmail.com

Cada uma destas principais inovações evolutivas viabilizou a diversificação da morfologia, metabolismo e ecologia da vida, anteriormente limitada por um conjunto de restrições de tamanho e complexidade (DZIK, 2007; ERWIN; TWEDT, 2012). Deste modo, cada megatrajecória resultou em um ecoespaço cada vez maior. Determinar a cronologia dos eventos e associá-los ao registro fóssilífero, não só elucidou os caminhos da evolução da vida na Terra como elucidou muitos aspectos envolvidos neste processo, tanto os extrínsecos quanto os intrínsecos aos organismos.

Esta contribuição contempla as megatrajecórias evolutivas que refletem a quebra de estase na história biológica da vida na Terra: da diversificação dos eucariontes à inteligência, no registro fóssilífero brasileiro.

## 2. Dos eucariontes unicelulares aos animais com esqueleto

### 2.1 De repente os animais?

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

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

Estudos em rochas fosfatadas da Formação Bocaina (FONTANETA, 2012; MORAIS *et al.*, 2012) e na subjacente Formação Urucum (Grupo Jacadigo) (FAIRCHILD *et al.*, 1978) revelaram a presença de Vase Shaped Microfossils (VSMs) (Fig. 1) semelhantes aos já observados em rochas neoproterozoicas em outros países, tais como EUA, China, Mongólia e Namíbia (BLOESER *et al.* 1977; BOSAK *et al.*, 2011). Estes microfósseis compreendem a mais antiga evidência de protistas heterotróficos eucariontes (PORTER; KNOLL, 2000, POTER *et al.*, 2003). Os VSMs tendem a ser maiores no

topo fosfatizado da Formação Bocaina que na Formação Urucum, indicando uma possível maior oferta de nutrientes neste período (MORAIS *et al.*, 2012).



Figura 1. VSM da Formação Urucum, Jacadigo, Mato Grosso do Sul. Imagem retirada de Zaine (1991). Escala: 50 micrômetros.

Deste modo, mesmo necessitando de melhor detalhamento do escopo temporal, as relações entre as formações Bocaina e Tamengo (Grupo Corumbá), revestem-se de importância, uma vez que encerram, em seus registros, dois momentos evolutivos que podem compreender evidências adicionais da associação de importantes inovações biológicas, posteriores a grandes eventos fosfogênicos, no Pré-Cambriano: (1) o subjacente, composto por microrganismos, dentre eles, eucariontes unicelulares, em estromatólitos fosfatizados, no topo da Formação Bocaina; e (2) o subsequente, dominado por organismos macroscópicos multicelulares, como os metazoários *Cloudina* e *Corumbella*, na Formação Tamengo (HAHN *et al.*, 1982; ZAINE; FAIRCHILD, 1987; ZAINE, 1991; FAIRCHILD *et al.*, 2012).

A despeito dos modelos para grandes mudanças climáticas, tectônicas e/ou biogeoquímicas, para o Grupo Corumbá (BOGGIANI, 2010, FREITAS *et al.*, 2011), e do mesmo modo que observado em outros registros no mundo, os fosforitos evidenciados no topo da Formação Bocaina (BOGGIANI *et al.*, 1993, 1998; FONTANETA, 2012) e o plateau de isótopos positivos de carbono no topo da Formação Tamengo (BOGGIANI *et al.*, 2010) somam evidências que podem refletir condições favoráveis a origem e/ou estabelecimento e proliferação dos animais, neste período.

### 2.2. Os primeiros esqueletos?

O primeiro passo essencial para a origem dos metazoários foi a evolução da unicelularidade para a multicelularidade, e isso foi intrinsecamente viabilizado, muito provavelmente também, por glicoproteínas de colágeno, responsáveis pela adesão entre as células (CONWAY MORRIS, 2000). Segundo relógios moleculares, o surgimento de Metazoa ocorreu, aproximadamente, há ca. de 800 milhões de anos (FORTEY *et al.*, 2003). Contudo, o registro fóssil mais antigo de possíveis metazoários e de outros organismos macroscópicos complexos, conhecidos coletivamente como Biota de Ediacara, não são anteriores ao final da grande

glaciação Marinoana que deu início ao Período Ediacarano, há ca. 635 Ma. (KNOLL et al., 2004; SEILACHER, 1989).

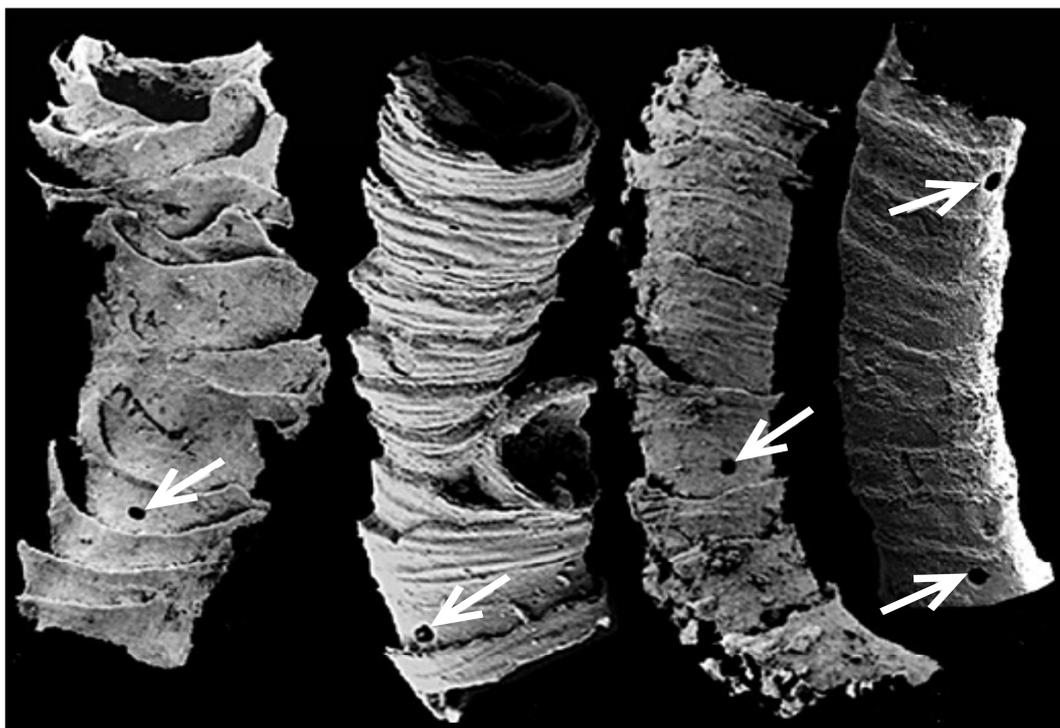
Até a década de 80, quase todos os fósseis ediacaranos eram atribuídos às primeiras linhagens de filos animais, como Cnidaria, Annelida e Arthropoda (GLAESSNER, 1959; GLAESSNER; WADE, 1966; GLAESSNER e WALTER, 1981). Trabalhos posteriores mudaram essa visão clássica que tentava agrupar esses organismos em algum grupo moderno dos animais, e propuseram que praticamente toda a diversidade da Biota de Ediacara pertenceria a um Reino extinto chamado Vendobionta (SEILACHER, 1989; SEILACHER, 1992). Contudo, a interpretação atual é que os vendobiontes não são um Reino extinto, mas representam protistas gigantes e osmotróficos semelhantes aos Xenophyophora (SEILACHER et al., 2003; SEILACHER, 2007). Outros trabalhos recentes interpretam os vendobiontes como clados basais de metazoários e que não deixaram descendentes atuais (FEDONKIN, 2003; NARBONNE, 2005).

Considerando que os vendobiontes eram protistas gigantes, poucos são os fósseis da Biota de Ediacara que podem, então, ser atribuídos aos animais. Entre esses primeiros animais encontram-se (possíveis) moluscos: *Kimberella*; poríferos: *Thectardis*, *Cucullus*, *Palaeophragmodictya* (SPERLING et al., 2011; WANG; WANG, 2011; GEHLING; RIGBY, 1996); ctenóforos: *Eoandromeda* (TANG et al., 2011); cnidários: *Corumbella*, *Vendoconularia* (HAHN et al., 1982; PACHECO et al., 2011a; IVANTSOV; FEDONKIN, 2002); e outros táxons de afinidades incertas, sendo alguns deles representantes dos primeiros metazoários biomineralizadores: *Cloudina*, *Namapoikia*, *Namacalathus*, *Sinotubulites*, *Protoconites minor*, *Calyptina striata* (GERMS 1972; GRANT, 1990; WOOD, 2002; WOOD, 2011; XIAO et al., 2002). Além disso, recentemente também foram encontradas supostas

evidências da presença de Parazoa anteriores ao Período Ediacarano (BRAIN, 2012; MALOOF et al., 2010).

A Biota de Ediacara pode ser dividida em 4 assembleias: Lantian, Avalon, White Sea e Nama (WAGGONER, 2003; XIAO; LAFLAMME, 2009). Essas assembleias diferem temporalmente, espacialmente e em composição taxonômica. Apenas no final do Ediacarano, na assembleia Nama, apareceram os primeiros metazoários capazes de realizar esqueletogênese (GERMS, 1972; WOOD et al., 2002; GROTZINGER et al., 2000). De especial importância foi o surgimento de vias metabólicas de síntese e deposição de  $\text{CaCO}_3$  para formação de partes resistentes em diversas linhagens dos Metazoa. Provavelmente, a mineralização por carbonato de cálcio evoluiu 40 vezes de forma independente entre os Metazoa (PORTER, 2010), mas os processos moleculares por trás das vias metabólicas ainda são considerados uma homologia distante (WOOD, 2011).

O estabelecimento de novas relações ecológicas entre os animais, tais como a predação e parasitismo, pode ter culminado na produção de esqueletos, por pressão seletiva (DZIK, 2007; ERWIN; TWEEDT, 2012). O registro mais antigo de predação é concomitante com essa inovação evolutiva (HUA et al., 2003). Neste contexto, perfurações em conchas de *Cloudina* foram encontradas em espécimes fosfatizados da China (FIG. 2) e atribuídas a ações predatórias de organismos com um grau elevado de especialização ântero-posterior, provavelmente os primeiros bilaterais predadores (HUA et al., 2003). Além disso, as pressões de predação em conjunto com outros fatores podem ter influenciado em uma maior atividade da infauna que acabou por reestruturar o ambiente na transição do Ediacarano para o Cambriano, passando de um contexto no qual os organismos viviam sobre tapetes microbianos, com atividade apenas horizontal no substrato, para intensas atividades verticalizadas (DZIK, 2007). Essa mudança,



**Figura 2.** Microscopia Eletrônica de Varredura de *Cloudina*. As setas indicam locais com perfurações, possíveis evidências de predação. Fonte: Hua *et al.*, 2003.

denominada “Revolução Agronômica” (SEILACHER, 1999) irrompeu o modo de vida Ediacarano, viabilizando novas possibilidades de nichos ecológicos e irradiação de formas de vida (DZIK, 2007).

O Brasil apresenta um grande potencial para o desenvolvimento de pesquisas voltadas para os paradigmas ecológicos e evolutivos do final do Ediacarano. Em sedimentos carbonáticos e folhelhos do Grupo Corumbá (Ediacarano, Mato Grosso do Sul), foram encontrados fósseis (*Cloudina* e *Corumbella*), datados em ca. 543 Ma., pertencentes a primeira fauna portadora de esqueleto, que apareceu um pouco antes da grande ‘explosão’ de vida animal, no Cambriano (ZAIANE, 1991; PACHECO, 2012).

Em 1957, Beurlen e Sommer, descobriram fósseis cônico-tubulares em calcários da Formação Tamengo (Grupo Corumbá), unidade geológica aflorante na Pedreira Saladeiro (Ladário, MS). Esses autores interpretaram esses fósseis como algas, mas, posteriormente, outros autores os reinterpretaram como conchas calcárias do gênero *Cloudina* (ZAIANE; FAIRCHILD, 1985; HAHN; PFLÜG, 1985). *Cloudina* (FIG. 2) foi originalmente descrita no Grupo Nama (Namíbia) e é interpretada como um metazoário biomineralizador de afinidades ainda incertas (GERMS, 1972; GRANT, 1990; HUA et al., 2005). Este fóssil tem sido definido, desde sua descrição original, como uma concha calcária cônico-tubular reta ou encurvada. Sua extremidade proximal é fechada e a distal é aberta (GRANT, 1990). A construção do tubo calcário era realizada na forma de segmentos em forma de funis imbricados (i.e. empilhados), por vezes, de forma excêntrica (GRANT, 1990). Este tipo de construção corporal foi chamado de “cone-em-cone” ou “funil-em-funil” para *Cloudina* (GERMS, 1972; GRANT, 1990; HUA et al., 2005; ZHURAVLEV, 2012). Na síntese da concha, *Cloudina* secretava novos funis de carbonato de cálcio dentro dos antigos, sendo que seu crescimento se dava de forma episódica. Até o momento, os funis são interpretados como compostos por cristais de calcita com tamanhos micrométricos e altos teores de magnésio (HUA et al., 2005; BRAIN, 2001). Muitos espécimes mostram sinais de deformação plástica, indicando que a carapaça de *Cloudina* possivelmente não era totalmente mineralizada, e que os grãos de CaCO<sub>3</sub> eram depositados em uma matriz orgânica (GRANT, 1990), mas a natureza e proporção dessa biomineralização ainda é pouco compreendida (STEINER et al., 2007).

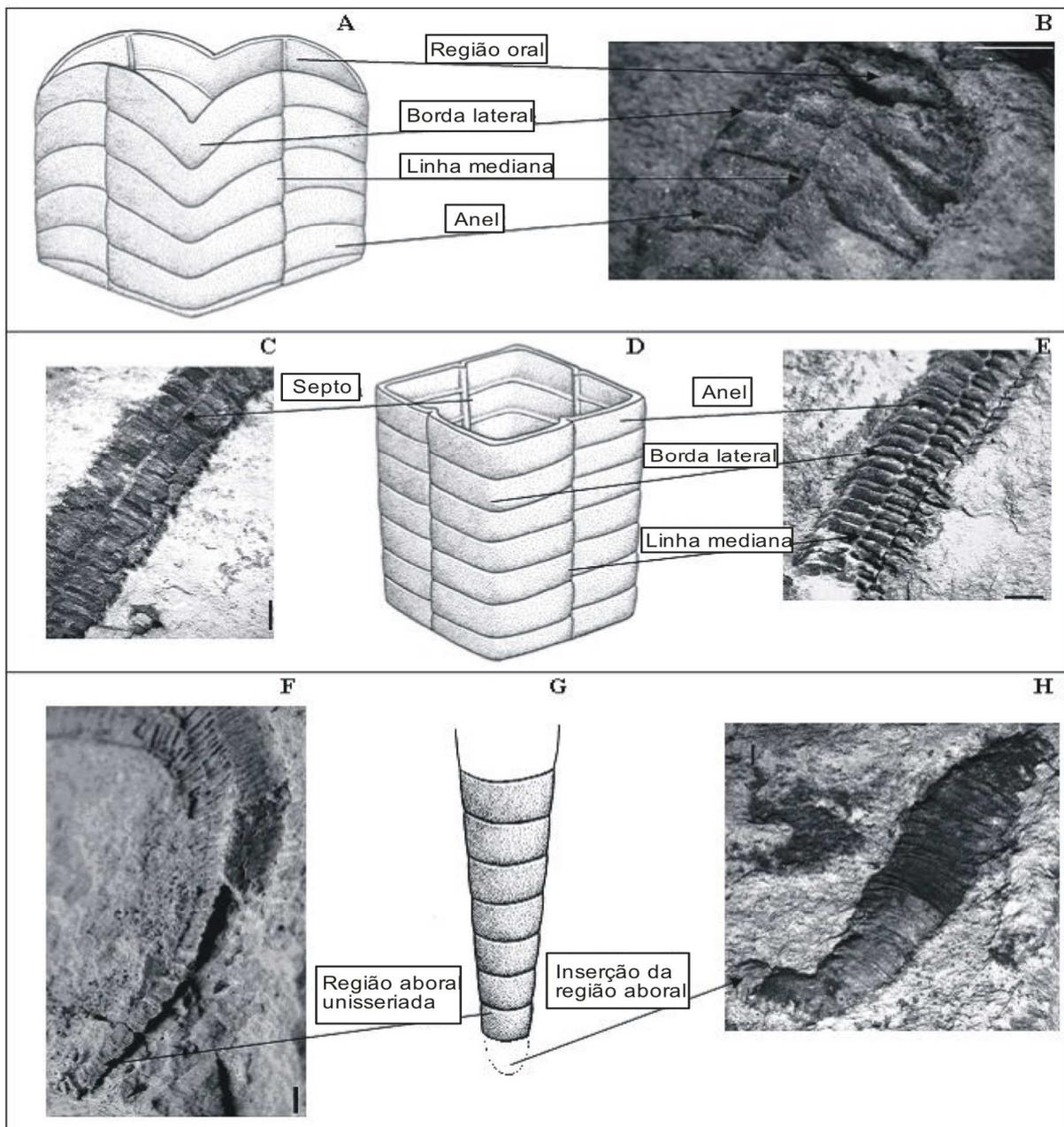
Outro metazoário encontrado na Formação Tamengo é *Corumbella weneri*. Na descrição original, Hahn et al. (1982), reconheceram que *Corumbella* era composta por uma região proximal ou pólipo primário, sem região de base de ancoragem evidente; e uma distal, ou polipário, formada por um arranjo bisseriado de pólipos secundários. Atualmente, esse organismo é definido como um tubo alongado, poliédrico, estreito e anelado (BABCOCK et al., 2005; PACHECO et al., 2010a; PACHECO et al., 2010b; PACHECO et al., 2011a; PACHECO, 2012). Possui geometria piramidal, quadrangular em seção transversal, com espessamentos internos (PACHECO et al., 2011a) (FIG. 3). Pesquisas recentes demonstraram que a divisão bipartite da morfologia de *Corumbella* constitui na verdade um artefato tafonômico da preservação deste organismo

(PACHECO et al., 2011a; PACHECO, 2012). Os atributos morfológicos evidenciados em *Corumbella* são compatíveis com coronados recentes (BABCOCK et al., 2005; PACHECO et al., 2010b; PACHECO et al., 2011a, c; PACHECO, 2012) e conulários paleozoicos e neoproterozoicos (BABCOCK et al., 2005; PACHECO et al., 2010b; PACHECO et al., 2011a, c; PACHECO, 2012; WARREN et al., 2012). *Cloudina* e *Corumbella*, junto com outros metazoários Ediacaranos registrados no mundo, como *Namacalathus*, *Namapoikia* e *Sinotubulites*, compõem a primeira fauna capaz de realizar esqueletogênese. Enquanto *Cloudina* possuía uma concha carbonática, *Corumbella* ainda não é bem compreendida quanto à natureza de seu exoesqueleto: é possível que tenha sido totalmente orgânico (e.g. composição quitinosa) ou fracamente mineralizado como as tecas quitino-fosfáticas dos conulários paleozoicos (PACHECO et al., 2011b; PACHECO, 2012). Por estarem entre os primeiros organismos capazes de realizar esqueletogênese, os metazoários da Formação Tamengo são muito importantes para a compreensão das novas relações ecológicas que estavam ocorrendo no final do Neoproterozoico e as implicações disso na história evolutiva dos metazoários, inclusive na posterior irradiação de vida no Cambriano.

### 3. Coevolução inseto-planta

O Membro Crato (Formação Santana, Bacia Sedimentar do Araripe, nordeste do Brasil) é considerado Fossil Konservat Lagerstätte (i.e. janela tafonômica), ou seja, unidade geológica marcada pela preservação excepcional de fósseis. O Membro Crato é conhecido por abundante e diversificada paleoentomofauna e paleoflora, a qual é representada, dentre diversos grupos, por algumas linhagens de angiospermas (e.g. GRIMALDI, 1990; MAISEY, 1991; MARTILL et al., 2007b).

De acordo com Labandeira e Eble (2000), o Eocretáceo foi caracterizado pela redução do ritmo de surgimento de famílias de insetos. Entretanto, este padrão é contrastado pelo apresentado por Ross et al. (2000) e por Dmitriev e Ponomarenko (2002). Estes autores defendem que este período foi marcado pelo aparecimento de novas linhagens de insetos, o que é coerente e concomitante com o período de diversificação das angiospermas (GRIMALDI; ENGEL, 2005). No início do Cretáceo, houve a diversificação de Blattodea, de Psocoptera e de Lepidoptera, assim como o surgimento de Mantodea e de Isoptera. O Membro Crato apresenta representantes de todas estas ordens, com exceção de Psocoptera (BECHLY, 2006; BECHLY, 2007). As ordens acima apresentam, respectivamente, a seguinte representatividade na diversidade dos insetos do Membro Crato (excluindo-se Psocoptera): 4%, <1%, número não representativo e 1% (MENON; MARTILL, 2007). Apesar da relativa baixa representatividade de Lepidoptera, de Isoptera e de Hymenoptera (4%), a presença destas ordens de insetos no Membro Crato é fundamental para a compreensão da coevolução inseto-planta já que, atualmente, estes grupos apresentam importantes papéis ecológicos, tanto em relação à fitofagia, como em relação à polinização.



**Figura 3.** Reconstituição de estruturas morfológicas em *Corumbella wernerii* segundo Pacheco (2012) e Pacheco *et al.* (2011a). (A) Reconstituição da região oral e (B) o respectivo espécime fóssil comprimido. (C) detalhe para septo em um fóssil. (D) Modelo geral tridimensional para uma porção em seção transversal (tronco piramidal) de *C. wernerii*, (E) com detalhe para borda lateral e linha mediana. (F) Região aboral unisseriada, com interpretação em (G). (H) Inserção incerta da região aboral. Escala: 1mm.

O Cretáceo também é um período importante para o estudo sobre a evolução dos insetos já que representa a continuação da tendência, iniciada no Triássico, de recuperação da diversidade, afetada pela extinção em massa, no limite Permiano-Triássico (LABANDEIRA; EBLE, 2000). Esta recuperação se deu por meio do desenvolvimento de três cenários ecológicos distintos: ocupação de ambientes de água doce (incluindo lagos), associação de insetos parasitoides a diferentes linhagens de insetos hospedeiros (*e.g.* Parasítica, grupo de Hymenoptera) e a relação entre novas linhagens de plantas com insetos fitófagos (*e.g.* Orthoptera) (SINICHENKOVA; ZHERIKHIN, 1996; LABANDEIRA; EBLE, 2000). Estes cenários ecológicos podem ser exemplificados pelo Membro Crato já que o paleoambiente relacionado à preservação dos fósseis é interpretado como sistema lacustre

(*e.g.* HEIMHOFER *et al.*, 2011), há a presença de, ao menos, 3 famílias da linhagem Parasítica (MARTILL *et al.*, 2007a) e os representantes de Orthoptera apresentam elevadas abundância e diversidade (*e.g.* MARTINS-NETO, 1991).

Em relação à evolução das plantas, o Eocretáceo é caracterizado pelo declínio das gimnospermas e pela diversificação das angiospermas, a qual foi mais intensa durante o intervalo de 115 a 90 Ma (LIDGARD; CRANE, 1988; MOHR *et al.*, 2007). Ainda segundo Mohr *et al.* (2007), todos os grandes grupos de traqueófitas típicas do Eocretáceo têm representantes nos fósseis do Membro Crato: plantas com esporos (cerca de 10% da diversidade total), angiospermas (cerca de 30%) e gimnospermas (aproximadamente 60%).

O sucesso evolutivo dos insetos pode ser atribuído, principalmente, à sua interação com as plantas vasculares (especialmente as angiospermas), mais especificamente em relação à fitofagia e à polinização (LABANDEIRA; EBLE, 2000; GRIMALDI; ENGEL, 2005).

De acordo com Labandeira e Eble (2000), importantes grupos reguladores da herbivoria (*e.g.* formigas, abelhas e cupins) surgiram apenas no Eocretáceo. Entretanto, a presença de formigas e abelhas não é conclusiva, no Membro Crato (OSTEN, 2007). Labandeira (2006), em extenso trabalho sobre a evolução da interação inseto-planta ao longo do tempo geológico divide esta história evolutiva em quatro estágios. A quarta fase desta coevolução, que se iniciou no meio do Eocretáceo (115 Ma.) e estende-se até hoje, é caracterizada, principalmente, pela interação do grupo que inclui as ordens Blattodea, Orthoptera e Isoptera (semelhantes aos modernos), de grupo derivado que engloba, por exemplo, Hemiptera, e de holometábolos herbívoros com angiospermas e, subordinadamente, com pteridospermas (*i.e.* linhagem extinta que consistia em plantas semelhantes a samambaias, mas que produziam sementes) e com coníferas. Segundo Labandeira (2006), das 28 ordens de angiospermas analisadas em seu trabalho, 9 apresentaram resultados mais significativos em relação à interação inseto-planta. Destas ordens, Proteales possivelmente encontra-se representada no Membro Crato (MARTILL *et al.*, 2007a). Quanto aos insetos, os grupos que mais se destacam na interação inseto-planta são Ditrysia, Cyclorrhapha, Sternorrhyncha, Orthoptera, Phasmatodea, Heteroptera, Polyphaga, Formicidae e Apoidea. De acordo com lista presente em Martill *et al.* (2007a), quase todos estes grupos ocorrem na unidade geológica em questão.

No Eocretáceo, houve a diversificação de Cycadales e de Bennettitales (LABANDEIRA, 2006), ambos os grupos presentes no Membro Crato (MARTILL *et al.*, 2007a). Entre os grupos de insetos associados ao consumo destas plantas, está a família Nitidulidae (Coleoptera), também presente na unidade em questão. Em trabalhos pioneiros, Braz *et al.* (2011) e Braz (2012) demonstraram evidências da interação inseto-planta em ninfealeanas (ordem Nymphaeales, clado basal das angiospermas) da unidade geológica aqui tratada. Foram documentados indícios de galhas, de minas, de perfurações e sucções, de oviposição, entre outras interações, essencialmente presentes em folhas. Estes autores discutem que os possíveis causadores das feições observadas seriam lepidópteros, hemípteros e coleópteros. Entretanto, indicam que nenhuma das possíveis famílias de Lepidoptera, de Hemiptera e nenhuma das prováveis subfamílias de Coleoptera são encontradas no Membro Crato. Em trabalho recente (SANTOS *et al.*, 2011), que também discute a interação inseto-planta desta unidade, foi descrito o representante mais antigo de Curculioninae (família Curculionidae, Coleoptera), subfamília possivelmente responsável por superfície de alimentação documentada por Braz *et al.* (2011). Esta relação está, aparentemente, de acordo com a associação disponível em Labandeira (2006): interação de ninfealeanas e coleópteros, que se alimentam da porção externa das folhas, presentes em rochas da Formação Patapsco (Albiano de Maryland, EUA). Outras publicações também revelam a presença de marcas de interação inseto-planta em

angiospermas do Eocretáceo da Chapada do Araripe, tais como esqueletização e galhas (BRAZ *et al.*, 2009; BRAZ *et al.*, 2010).

Segundo Martill e Bechly (2007), o Eocretáceo marca o início da coevolução entre os insetos polinizadores e as angiospermas. Segundo Grimaldi (1990), os primeiros polinizadores seriam coleópteros e dípteros, com probóscides curtas. Adicionalmente, Grimaldi e Engel (2005) propõem que os primeiros insetos polinizadores pertenciam, possivelmente, a grupos com alta diversidade, constituídos por indivíduos pequenos e generalistas (*e.g.* algumas linhagens de Diptera, de Hymenoptera e de Coleoptera, sendo que esta ordem é pouco representada na paleoentomofauna do Membro Crato).

Grimaldi (1990) concluiu que a diversificação dos insetos polinizadores foi maior no intervalo entre o Eocretáceo e o Neocretáceo, período condizente com o desenvolvimento de características relacionadas à polinização em angiospermas cretácicas. Labandeira (2000) divide a evolução da interação entre insetos polinizadores e polívoros e as plantas a que estão associados em quatro fases. A quarta e última fase, que engloba o Eocretáceo, é caracterizada pela interação entre as angiospermas e as ordens Thysanoptera, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera (apenas a primeira não é representada no Membro Crato).

O Membro Crato está, aproximadamente, inserido no intervalo 115-90 Ma, no qual ocorreu a maior diversificação das angiospermas (LIDGARD; CRANE, 1988), o que fornece a esta unidade grande potencial para pesquisas envolvendo a interação inseto-planta, mais especificamente a polinização. Este potencial é sustentado pela existência de fósseis cujos caracteres morfológicos mostram alto grau de preservação (BRAZ *et al.*, 2011). Portanto, há a viabilidade da análise das estruturas especializadas das flores para atrair insetos polinizadores, muito embora relações muito específicas, provavelmente, não eram comuns no início destas associações (GRIMALDI; ENGEL, 2005). Além desta possível linha de evidência direta, foi reportada a ocorrência de grãos de pólen, provavelmente de angiospermas, preservados no interior de Xielidae (Hymenoptera) do Membro Crato (CALDAS *et al.*, 1989).

De acordo com Grimaldi e Engel (2005), apenas o registro fóssil de famílias de insetos polinizadores atuais constitui evidência de polinização no período em questão. Assim, a descoberta de insetos com longas probóscides (*e.g.* alguns Diptera e Hymenoptera) e de estruturas que captam o pólen em fósseis de Hymenoptera do Membro Crato podem constituir importantes evidências de que estes organismos seriam polinizadores (GRIMALDI, 1990). Segundo estes autores, algumas feições das asas de alguns insetos polinizadores, tais como em certos Diptera (*e.g.* *Cratomyia macrorhyncha*, espécie do Membro Crato), em Hymenoptera e em Lepidoptera indicam a habilidade de planar durante a polinização. Entretanto, a relação de determinadas estruturas com função específica na polinização deve ser criteriosa, dado que estas feições podem ter outras aplicações (GRIMALDI, 1990).

Segundo informações de outros autores citados por Grimaldi e Engel (2005), atualmente existe relação de polinização envolvendo Gnetales e Diptera, respectivamente ordens de plantas e de insetos, ambas amplamente representadas no Membro Crato. Já Nymphaeales é

representada por ao menos dois táxons na paleoflora do Crato (MOHR *et al.*, 2007). Atualmente, os Diptera e besouros da família Scarabaeidae, cujos fósseis são encontrados no Membro Crato, estão entre os insetos polinizadores de Nymphaeales (GRIMALDI; ENGEL, 2005; MOHR *et al.*, 2007). Segundo Mohr *et al.* (2007), há registro de certa diversidade de eudicotiledôneas dentre a paleoflora do Crato. Grimaldi e Engel (2005) apresentam estudos de outros autores, que demonstram a polinização desta linhagem, particularmente por Hymenoptera e por Diptera.

O Membro Crato possui também o potencial para o estudo da relação, ainda não muito bem compreendida, entre a fisiologia das plantas e dos insetos com as condições paleoclimáticas (para discussão mais ampla, ver LABANDEIRA, 2006). Esta questão poderia ser explorada já que os fósseis, tanto de plantas como de insetos, do Membro Crato encontram-se excepcionalmente preservados, permitindo a avaliação da morfologia funcional (que apresenta estreita relação com a fisiologia) de ambos os grupos.

## 4. Estudos da Paleomastofauna no Brasil

Estudos paleontológicos no Brasil que enfocam na temática evolutiva do grupo dos mamíferos estão relacionados às classificações e revisões sistemáticas e filogenéticas, além de estudos paleobiogeográficos e paleoambientais.

### 4.1. Paleomamíferos do Cretáceo e do Terciário no Brasil

No que diz respeito aos estudos da paleomastofauna brasileira, o registro do Cretáceo/Terciário se revela muito promissor.

Neste sentido, a Bacia do Itaboraí tem fornecido uma grande quantidade de informação sobre a paleomastofauna do Paleoceno. Nesta unidade geológica foram registrados diversos grupos, incluindo: cinco ordens de marsupiais (BERGQVIST *et al.* 2004); o mais antigo fóssil de tatu conhecido no Brasil (Oliveira; Bergqvist, 1998); ungulados Protolipternidae (CIFELLI, 1983a, b) e Notoungulados (PAULA-COUTO, 1979); Condilarthras (PAULA-COUTO, 1979); o único Astrapotheria brasileiro, *Tetragonostylops* (PAULA-COUTO, 1979); e o *Xenoungulata carodnia* (BERGQVIST *et al.*, 2004).

A Formação Tremembé (estado de São Paulo), datada do Oligoceno, apresenta o mais antigo registro de um roedor brasileiro (VUCETCH *et al.*, 1993). O Mioceno Superior do Acre apresenta outras ocorrências de Caviomorpha (RANZI, 2000), assim como outros mamíferos, sendo entre eles, restos de Pyrotheriidae (PAULA-COUTO, 1989) e cetáceos (BERGQVIST *et al.*, 2004). Este último grupo está presente também no Mioceno da Formação Pirabas (PAULA-COUTO, 1979). Outros registros incluem Protheriidae e notoungulados presentes na Bacia de Taubaté (SORIA; ALVARENGA, 1989).

### 4.2. Paleomamíferos do Quaternário brasileiro

Sem dúvida, no que concernem as pesquisas sobre a paleofauna de mamíferos brasileira, é certo que os depósitos mais significativos são aqueles relacionados a megafauna pleistocênica.

Os primeiros estudos feitos no Brasil sobre esta temática foram realizados pelos naturalistas Karl Friedrich Philipp von Martius e Johann Baptist von Spix (NEVES; PILÓ, 2008), e o dinamarquês Peter Wilhenm Lund durante o século XIX (PAULA-COUTO, 1953), famoso entre arqueólogos e paleontólogos.

Porém, as primeiras ossadas fósseis provenientes de cavernas calcárias do interior do Brasil, foram reveladas brevemente pelo Padre Aires de Casal no início do século XIX (NEVES; PILÓ, 2008). Tais fósseis provinham de uma área perto do rio das Contas, Bahia.

Há ainda referências ao naturalista francês Auguste de Saint-Hilaire, que relata um molar de mastodonte achado no vale do rio São Francisco, e o barão de Eschwege que menciona fósseis em sedimentos nas grutas de Minas Gerais (NEVES; PILÓ, 2008).

A grande referência brasileira no que diz respeito à compilação de dados sobre estudos de mamíferos fósseis do Brasil, sem dúvida são as obras de Carlos de Paula Couto. A principal fonte de informação sobre depósitos quaternários em território brasileiro pode ser achada em suas obras tais como: “Paleontologia Brasileira: Mamíferos” e “Tratado de Paleomastozoologia”, além de muitos outros artigos publicados.

Registros de megafauna pleistocênica já foram documentados nos Estados do Acre, Amazonas, Pernambuco, Piauí, Bahia, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Alagoas, Sergipe, Espírito Santo, Minas Gerais, São Paulo, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Rio Grande do Sul (PAULA-COUTO, 1979).

É comum a ocorrência destes fósseis em regiões cársticas, principalmente nos Estados de Minas Gerais, Bahia, São Paulo e Mato Grosso do Sul, embora para estes dois últimos haja poucas publicações.

Ferigolo (1985) publicou um estudo intitulado “Evolutionary trends of the histological pattern in the teeth of Edentata (*Xenarthra*)”, onde ele afirma que o tecido central do dente deste grupo foi identificado como ortodontina modificada, exceto para Gliptodontidae onde a osteodontina foi encontrada. O autor conclui que algumas destas tendências evolutivas podem estar relacionadas com a extinção das preguiças terrícolas, e que tais estudos comparativos no tecido dentário de mamíferos podem ser usados como bons testes para sistemática. Trabalhos mais recentes sobre revisão sistemática e taxonômica podem ser encontrados para os grupos Scelidotheriine (CARTELLE *et al.*, 2009), Toxodontidae (MENDONÇA, 2007) e Gomphotheriidae (MOTHÉ *et al.*, 2012).

Outro importante enfoque evolutivo sobre mamíferos quaternários brasileiros é sua extinção explicada, dentre outros fatores, pela possível relação com grupos humanos durante limite Pleistoceno/Holoceno.

### 4.2.1. Teoria dos refúgios florestais e extinção da megafauna

No Estado do Piauí tem sido encontrado fósseis de megafauna pleistocênica que datam de ca. 6.000 a.p. (GUIDON *et al.*, 2002). Por esta razão, alguns autores utilizaram-se da Teoria dos Refúgios Florestais para explicar o que seria uma 'extinção tardia'. Tal teoria afirma que flutuações climáticas geraram uma fase mais seca e fria durante o Neopleistoceno fizeram com que a biota de florestas tropicais se retraísse a áreas de maior umidade, que constituíam refúgios ecológicos, diferenciando-se devido a este isolamento (HAFFER, 1969; WILLIAMS 1991; VIADANA, 2002).

A expansão destas manchas florestadas, que ocorreu após aumento da umidade no fim do período seco e frio, deixou setores de maior diversidade e endemismo no final do Pleistoceno (VIADANA, 2002).

Na região Nordeste, redutos de Cerrado nas Chapadas de Araripe (CE/PE), Chapada da Diamantina (BA), e na bacia do rio Parnaíba (PI) são importantes para afirmar que a região passou por um período sob influência de um clima mais úmido e que, além disso, por vastas extensões do Nordeste, os cerrados eram a cobertura vegetal dominante (SILVA, 2007).

As mudanças paisagísticas retratadas nesta teoria dão suporte às discussões sobre extinção da megafauna e para o seu desaparecimento quase que totalmente relacionado também aos indícios de presença humana, considerada como um dos registros mais antigos na região da Serra da Capivara, sudoeste do Piauí (SILVA, 2007).

Em trabalho recente (AVILLA *et al.*, 2012), foi demonstrado que uma população de mastodontes (Gomphotheriidae) culminou em um depósito fossilífero, atribuído a eventos de mortandade em massa, em períodos mais secos, há ca. 60.000 e 55.000 anos A.P.

Em contrapartida, vale ressaltar que alguns autores que tem afirmado que as terras baixas da região amazônica foram áreas florestadas úmidas durante o período glacial, e que esta se manteve estável desde o início do Pleistoceno, contrariando a ideia de uma Amazônia mais seca durante este período (COLINVOUX *et al.*, 2000).

### 4.2.2. Convivência da Megafauna com os primeiros humanos no Brasil

Também no Estado do Piauí, na Serra da Capivara, há sítios arqueológicos datados de 41.300 e 47.200 anos a.p., promovendo uma grande polêmica acerca da antiguidade do homem na América do Sul e sua convivência com a megafauna local (GUIDON *et al.*, 2003).

Algumas pinturas rupestres parecem mostrar um homem interagindo com provável *Xenarthra gigante*, talvez um tatu ou gliptodonte, mas tal fato ainda é visto com cautela

(SILVA, 2007). Porém, evidências de predação humana nestes animais são inexistentes para região (SILVA, 2007).

André Prous tem reunido e compilado em algumas publicações, indícios da contemporaneidade entre o homem e a megafauna extinta nos estados do Rio Grande do Sul, São Paulo, Piauí, Pernambuco, Mato Grosso, Bahia e Minas Gerais (PROUS; FOGAÇA, 1999). Ao que tudo indica, nos três últimos estados é que há as evidências mais aceitas desse tipo de interação (NEVES; PILÓ, 2008).

Neves e Piló (2008) comentaram sobre estes sítios, afirmando que: 1) em Mato Grosso alguns pesquisadores do Museu de História Natural da França constataram restos de megaterídeos associados a instrumentos líticos, cuja camada foi datada de 10,1 mil anos a.p.; 2) na Bahia Castor Cartelle encontrou úmero de megaterídeos com evidências de descarnamento; 3) em Lagoa Santa-MG Harold Walter encontrou restos de esqueleto humano associados a um crânio de cavalo, alguns dentes e um par de fêmures de mastodonte.

Também há o caso de "Luzia", um crânio descoberto na Lapa Vermelha IV na primeira metade do século XX, e datado de cerca de 11 mil anos a.p. (PILÓ; NEVES, 2003). Datações feitas em restos de preguiça terrícola (*Catonix cuiveri*) e o famoso Tigre-dente-de-sabre (*Smilodon populator*), retirados da mesma localidade, acusaram idades de 9,5 e 9,2 mil anos a.p. respectivamente (NEVES; PILÓ, 2008). Outro esqueleto humano exumado por Lund apresentou idade de 9,6 mil anos a.p. (NEVES; PILÓ, 2008).

Estes dados têm convencido os pesquisadores brasileiros sobre a convivência dos humanos com, pelo menos, estas duas espécies da megafauna pleistocênica (NEVES; PILÓ, 2002).

Há registros para a cidade de Rio Claro, Estado de São Paulo, artefatos líticos associados ao homem indicando sua presença ali há 14 mil anos (BELTRÃO, 1974). Restos humanos foram datados de 7 mil anos em Ivaí, Estado do Paraná (MENDES, 1988).

Em estudo recente Dantas (2012) apresenta evidências de alterações em dente de *Eremotherium laurillardi* causadas por ação humana, material este coletado em um "tanque" na Fazenda São José, município de Poço Redondo, Estado de Sergipe. O autor levanta uma discussão onde este achado leva duas possibilidades: (1) *Eremotherium laurillardi* viveu até o início do Holoceno e conviveu com os grupos humanos da região; ou (2) grupos de humanos chegaram na América do Sul há, pelo menos, 15 mil anos a.p.

Em Mato Grosso do Sul, foram apresentados dados, ainda preliminares, de restos de mamíferos fósseis (FIG. 4) com possíveis marcas de ação humana sobre eles, bem como, restos de megafauna (*Arctotherium* sp.) associados a um fêmur humano no interior de uma gruta calcária, na região de Bodoquena (OLIVEIRA *et al.*, 2009). O material humano e da megafauna associada está em processo de datação pelo método <sup>14</sup>C.



**Figura 4.** Parte mesial de osso de preguiça terrícola resgatado na Gruta das Fadas, Mato Grosso do Sul.

## 5. Perspectivas

O surgimento de organismos eucariontes e, posteriormente, capazes de realizar esqueletogênese é um grande marco na história da vida e representa o resultado de inovações ecológicas e evolutivas que estavam surgindo pela primeira vez, como, por exemplo, a predação (HUA et al., 2003).

Enquanto os VSMs constituem um marco na evolução dos eucariontes unicelulares, *Cloudina* e *Corumbella* do Grupo Corumbá pertencem a outro momento de grande importância na história evolutiva do grupo: a irradiação dos Metazoa. No entanto, muitas questões ainda permanecem em aberto com relação à ecologia e evolução dos VSMs, principalmente no que concerne às relações filogenéticas e o paleoambiente desses organismos.

Por outro lado, a esqueletogênese ainda é um processo não completamente resolvido para os metazoários *Cloudina* e *Corumbella*, especialmente no que diz respeito à composição química de seus tegumentos. Muito embora esse aspecto vem sendo investigado por pesquisadores brasileiros e estrangeiros.

Para *Cloudina* ainda é necessário à elucidação de suas relações filogenéticas, uma vez que alguns autores atribuem-na aos anelídeos poliquetas (HUA et al., 2005; CONWAY MORRIS et al., 1990), enquanto outros as relacionam com cnidários (GRANT, 1990). Futuras pesquisas com os metazoários do Grupo Corumbá podem trazer novas informações sobre a paleoecologia desses organismos, e também as implicações desse momento evolutivo do final do Ediacarano para a grande diversificação de vida no Cambriano.

Quanto aos estudos sobre coevolução entre os insetos e as plantas (sobretudo as angiospermas), no Membro Crato, novas pesquisas devem continuar a refinar a relação estabelecida entre os diferentes tipos ou grupos de alimentação (e.g. LABANDEIRA, 2006), as plantas consumidas e os insetos herbívoros responsáveis pelos danos causados nas plantas, do mesmo modo como vem sendo realizado em alguns trabalhos (BRAZ et al., 2009;

BRAZ et al., 2010; BRAZ et al., 2011; BRAZ, 2012). Além disso, os próximos trabalhos devem considerar, também, a associação das diferentes marcas em plantas com peças bucais específicas das diferentes linhagens de insetos.

Assim sendo, em vista dos temas brevemente abordados sobre paleomastofauna é possível perceber a importância do Brasil no cenário sobre estudos evolutivos ligados principalmente a extinção da megafauna do Pleistoceno e sua, quiçá, interação com as primeiras sociedades humanas. Desta forma, estudos sobre tal temática são bastante promissores no Brasil, visto que novos dados poderão levar a mudanças de paradigmas aceitos internacionalmente pela comunidade científica, no momento. Tais mudanças poderão ser o fato do continente sul-americano ter sido habitado pelo homem em momentos entre 15.000 e 47.000 anos A.P. A sobrevivência de algumas espécies da megafauna até o Holoceno (cerca de 4.000 anos A.P.) também poderá ser uma grande mudança no pensamento arqueológico/paleontológico.

Por fim, é possível observar que a comunidade paleontológica brasileira possui, antes de tudo, grande e inadiável compromisso de fazer uso de toda a sua capacidade e de modernas ferramentas de trabalho, para atender ao grande potencial do registro fóssil brasileiro quanto às questões evolutivas.

---

## REFERÊNCIAS

- [1] ALBANI, A. E.; BENGTSON, S.; CANFIELD, D. E.; et al. Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago. *Nature*, v. 466, p. 100–104, 2010.
- [2] ALLWOOD, A. C.; WALTER, M. R.; KAMBER, B. S.; MARSHALL, C. P.; BURCH, I. W. Stromatolite reef from early Archean era of Australia. *Nature*, v. 441, p. 714–718, 2006.

- [3] AVILLA, L. S.; FIGUEIREDO, A. M. G.; KINOSHITA, A.; BERTONI-MACHADO, C.; MOTHÉ, D.; ASEVEDO, S.; BAFFA, O.; DOMINATO, V. H. Extinction of a gomphothere population from Southeastern Brazil: Taphonomic, paleoecological and chronological remarks. **Quaternary International** xxx, 1–6, 2012.
- [4] BABCOCK, L. E.; GRUNOW, A. M.; SADOWSKI, G. R.; LESLIE, S. A. *Corumbella*, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 220, p. 7–18, 2005.
- [5] BABINSKI, M.; TRINDADE, R. I. F.; ALVARENGA, C. J. S.; BOGGIANI, P. C.; LIU, D.; SANTOS, R. V.; BRITO NEVES, B. B. Cronology of Neoproterozoic ice ages in Central Brazil. In: SOUTH AMERICAN SYMPOSIUM ON ISOTOPE GEOLOGY, 5., Punta del Este. **Short Papers**, Punta del Este. 2006p. 223-226.
- [6] BABINSKI, M.; BOGGIANI, P. C.; FANNING, M.; SIMON, C. M.; SIAL, A. N. U-Pb shrimp geochronology and isotope chemostratigraphy (C, O, Sr) of the Tamengo Formation, southern Paraguay belt, Brazil. In: SOUTH AMERICAN SYMPOSIUM ON ISOTOPE GEOLOGY, 6., San Carlos de Bariloche. **Proceedings**, San Carlos de Bariloche, v. 1, 2008, p. 160.
- [7] BECHLY, G. New Results about the arthropod fauna from the lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. In: **Philadelphia Annual Meeting**, 2006, 154–12.
- [8] BECHLY, G. Insects of the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. (ed.) **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World**, New York: Cambridge University Press, 2007, p. 142–429.
- [9] BELTRÃO, M. C. Datações arqueológicas mais antigas do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 46, n. 2, p. 211–251, 1974.
- [10] BENGTON, S.; RASMUSSEN, B.; KRAPEZ, B. The Paleoproterozoic megascopic Stirling biota. **Paleobiology**, v. 33, n. 3, p. 351–381, 2007.
- [11] BERTINI, R. J.; MARSHALL, L. G.; GAYET, M.; BRITO, P. Vertebrates faunas from the Adamantina and Marília Formation (Upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. **N. Jb. Geol. Paläont. Abh.**, v. 188, n. 1, p. 71–101, 1993.
- [12] BERGQVIST, P. L.; ABUHID, V. S.; GIUDICE, G. M. L. Mamíferos. In: CARVALHO, I. S (Ed.). **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Editora Interciência, v. 1, 2004. p.861.
- [13] BEURLIN, K.; SOMMER, F. W. Observações estratigráficas e paleontológicas sobre o calcário Corumbá. Rio de Janeiro, Departamento Nacional da Produção Mineral/Divisão de Geologia e Mineralogia: **Boletim** 168, p. 35, 1957.
- [14] BLOESER, B.; SCHOPF, J. W.; HORODYSKI, R. J.; BREED, W. J. Chitinozoans from the Late Precambrian Chuar Group of the Grand Canyon, Arizona. **Science**, v. 195, p. 676–679, 1977.
- [15] BOGGIANI, P. C., FAIRCHILD, T. R.; COIMBRA, A. M. O Grupo Corumbá (Neoproterozóico-Cambriano) na região Central da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul (Faixa Paraguai). **Revista Brasileira de Geociências**, v. 23, n. 3, p. 301-305, 1993.
- [16] BOGGIANI, P. C. **Análise Estratigráfica da Bacia Corumbá (Neoproterozóico) - Mato Grosso do Sul**. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 181 pp. 1998.
- [17] BOGGIANI, P. C.; GAUCHER, C.; SIAL, A. N.; BABINSKY, M.; SIMON, C. M.; RICCOMINI, C.; FERREIRA, V. P.; FAIRCHILD, T. R. 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, 2010.
- [18] BOGGIANI, P. C. **Sedimentação autigênica neoproterozóica e mineralizações associadas – um registro não uniformitarista**. Livre Docência - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. p. 137. 2010.
- [19] BOSAK, T.; LAHR, D. J. G.; PRUSS, S. B.; MACDONALD, F. A.; DALTON, L.; MATYS, E. Agglutinated tests in post-Sturtian cap carbonates of Namibia and Mongolia. **Earth and Planetary Science Letters**, v. 308, n 1-2, p. 29-40, 2011.
- [20] BRAIN, C. K. Some observations on *Cloudina*, a terminal Proterozoic index fossil from Namibia. **Journal of African Earth Sciences**, v. 33, p. 475–480, 2001.
- [21] BRAIN C. K.; PRAVE A. R.; HOFFMANN K. H.; FALLICK, A. E.; BOTHA, A.; HERD, D. A.; STURROCK, C.; YOUNG, I.; CONDON, D. J.; ALLISON, S. G. The first animals: ca. 760-million-year-old sponge-like fossils from Namibia. **South Africa Journal of Science**, v. 108, n. 1–2, p. 1–8, 2012.
- [22] BRASIER, M.; MCLOUGHLIN, N.; GREEN, O.; WACEY, D. A fresh look at the fossil evidence for early Archaean cellular life. **Philos. Trans. R. Br. Soc.**, v. 361, p. 887–902, 2006.
- [23] BRAZ, F. F. **Registro angiospérmico eocretáceo do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: interpretações paleoambientais, paleoclimáticas e paleofitogeográficas**. 2012. Dissertação de Mestrado- Universidade de São Paulo, 219 pp.
- [24] BRAZ, F. F.; UTIDA, G.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B. A. R.; WAPPLER, W. Marcas de atividades de insetos em folhas ninfaleanas eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE

- PALEONTOLOGIA, 22., Natal. *Anais...* Natal: SBP, 2011. v. 4., p. 57.
- [25] BRAZ, F. F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; MOHR, B. A. R.; UTIDA, G. Sinais de herbivoria e de outras estruturas de danos por insetos, em folhas angiospérmicas eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, Brasil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEOBOTÂNICA E PALINOLOGIA, 13., 2010. Salvador. *Anais...* Salvador, 2010. p. 79–79.
- [26] BRAZ, F. F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; UTIDA, G. Observações preliminares sobre marcas de atividades de insetos em folhas de angiospermas eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, Brasil. In: PALEO SP, 2009. Guarulhos. **Boletim de Resumos...** Guarulhos, 2009. p. 46.
- [27] BUTTERFIELD, N. J. *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the mesoproterozoic/neoproterozoic radiation of eukaryotes. **Paleobiology**, v. 26, n. 3, p. 386–404, 2000.
- [28] CALDAS, E. B.; MARTINS-NETO, R. G.; LIMA FILHO, F. P. *Afropollis* sp. (pollen) no trato intestinal de Vespa (Hymenoptera: Apocrita: Xyelidae) no Cretáceo da Bacia do Araripe. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO NORDESTE, 1989. Fortaleza. **Atas...** Fortaleza, 1989. v. 13, p. 195.
- [29] CARTELLE, C.; IULIIS, G.; FERREIRA, R. L. Systematic Revision of Tropical Brazilian Scelidotheriine Sloths (Xenarthra, Mylodontoidea). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 2, p. 555–566.
- [30] CIFELLI, R. L. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. **American Museum Novitates**, v. 2761, p. 1–31, 1983a.
- [31] CIFELLI, R. L. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). **American Museum Novitates**, v. 2772, p. 1–49, 1983b.
- [32] COLINVAUX, P. A.; DE OLIVEIRA, P. E.; BUSH, M. B. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. **Quaternary Science Reviews**, v. 19, p. 141–169, 2000.
- [33] COLTORTI, M.; FAZIA, J. D.; RIOS, F. P.; TITO, G. Ñuagapua (Chaco, Bolivia): Evidence for the latest occurrence of megafauna in association with human remains in South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 33, p. 56–67, 2012.
- [34] CONWAY MORRIS, S.; MATTES, B. W.; MENGE, C. The early skeletal organism *Cloudina*: new occurrences from Oman and possibly China. **American Journal of Science**, v. 290-A, p. 245–260, 1990.
- [35] CONWAY MORRIS, S. Evolution: bringing molecules into the fold. **Cell**, v. 100, p. 1–11, 2000.
- [36] DANTAS, M. A. T.; QUEIROZ, A. N.; SANTOS, F. V.; COZZUOL, M. A. An anthropogenic modification in an Eremotherium tooth from northeastern Brazil. **Quaternary International**, v. 253, p. 107–109, 2012.
- [37] DARDENNE, M. A.; TROMPETTE, R.; MAGALHAES, L. F.; SOARES, L. A. Proterozoic and Cambrian phosphorites - regional review: Brazil. In: COOK, P. J.; SHERGOLD, J. H. (Eds.). **Phosphate Deposits of the World, Proterozoic and Cambrian Phosphorites**. New York: Cambridge University Press, 1986. p.116–131. v.1.
- [38] DMITRIEV, V. Y.; PONOMARENKO, A. G. Dynamics of insect taxonomic diversity. In: RASNITSYN, A. P.; QUICKE, D. L. J. (Eds.) **History of Insects**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. p. 325–331.
- [39] DZIK, J. The Verdun Syndrome: simultaneous origin of protective armour and infaunal shelters at the Precambrian–Cambrian transition. In: VICKERS-RICH, P.; KOMAROWER, P. **The Rise and Fall of the Ediacaran Biota**. London: Geological Society, Special Publications, 286, 2007. p. 405–414.
- [40] ERWIN, D. H. & TWEEDT, S. Ecological drivers of the Ediacaran-Cambrian diversification of Metazoa. **Evolutionary Ecology**, 26: 417–433. 2012
- [41] FAIRCHILD, T. R., BARBOUR, A. P.; HARALYI, N. L. E. Microfossils in the “Eopaleozoic” Jacadigo Group at Urucum, Mato Grosso, Southwest Brazil. **Bol. IG.**, v. 9, p. 74-79, 1978.
- [42] FAIRCHILD, T. R.; SANCHEZ, E. A. M.; PACHECO, M. L. A. F.; LEME, J. M. Evolution of Precambrian life in the Brazilian Geological Record. **International Journal of Astrobiology**, v. 11, n. 4, p. 309-323, 2012.
- [43] FEDONKIN, M. A. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record. **Palaeontological Research**, v. 7, p. 9–41, 2003.
- [44] FERIGOLO, J. Evolutionary trends of the histological pattern in the teeth of Edentata (Xenarthra). **Archs oral Bid**, v. 30, n. 1, p. 71–82, 1985.
- [45] FONTANETA, G. T. **Dolomitização e fosfogênese na Formação Bocaina, Grupo Corumbá (Ediacarano)**. 2012. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. p. 139.
- [46] FORTEY, R.; JACKSON, J.; STRUGNELL, J. Phylogenetic fuses and evolutionary “explosions”: conflicting evidence and critical tests. **Systematics Association Special**, v. 12, p. 443–477, 2003.
- [47] FREITAS, B. T.; WARREN, L. V.; BOGGIANI, P. C.; DE ALMEIDA, R. P.; PIACENTINI, T. Tectono-sedimentary evolution of the Neoproterozoic BIF-bearing Jacadigo. **Sedimentary Geology**, v. 238, p. 48-70, 2011.

- [48] GEHLING, J. G.; RIGBY, J. K. Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia. **Journal of Paleontology**, v. 70, no. 2, p. 185–195, 1996.
- [49] GERMS, G. J. B. New shelly fossils from Nama Group, South West Africa. **American Journal of Science**, v. 272, p. 752–761, 1972.
- [50] GLAESSNER, M. F. Precambrian Coelenterata from Australia, Africa and England. **Nature**, v. 183, n. 4673, p. 1472–1473, 1959.
- [51] GLAESSNER, M. F.; WADE, M. The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia. **Palaeontology**, v. 9, n. 4, p. 599–628, 1966.
- [52] GLAESSNER, M. F.; WALTER, M. R. Australian Precambrian palaeobiology. In: HUNTER, D. R. (Ed.). **Precambrian of the Southern Hemisphere**. Amsterdam: Elsevier, 1981. p. 361–396.
- [53] GRANT, S. W. F. Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossil for the terminal Proterozoic. **American Journal of Science**, v. 290, p. 261–294, 1990.
- [54] GRIMALDI, D. (Ed.). **Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil**, New York, Bulletin of the AMNH, 1990, 196 p.
- [55] GRIMALDI, D. The Co-Radiations of Pollinating Insects and Angiosperms in the Cretaceous. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 86, n. 2, p. 373–406, 1990.
- [56] GRIMALDI, M.; ENGEL, M. S. The Cretaceous. In \_\_\_\_\_. **Evolution of the Insects**. New York: Cambridge University Press, 2005. p. 607–637.
- [57] GROTZINGER, J. P.; WATTERS, W. A.; KNOLL, A. H. Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia. **Paleobiology**, v. 26, n. 3, p. 334–359, 2000.
- [58] GUIDON, N.; VIDAL, I.; BUCO, C. A.; SALVIA, E. S.; FELICE, G. D.; PINHEIRO, P. Notas sobre a Pré História do Parque Nacional Serra da Capivara. **Revista Fumdhamentos**, v.1 n. 2, p. 106–141. 2002.
- [59] GUIDON, M. S.; BIRD, M. I.; PARENTI, F.; FIFIELD, L. K.; GUIDON N.; HAUSLADEN, P. A. A revised chronology of the lowest occupation layer of Pedra Furada Rock Shelter, Piauí, Brazil: the Pleistocene peopling of the Americas. **Quaternary Science Reviews**, v. 22, n. 21–22, p. 2303–2310, 2003.
- [60] HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, v. 165, p. 131–137, 1969.
- [61] HAHN, G.; HAHN, R.; LEONARDOS, O. H.; PFLUG, H. D.; WALDE, D. H. G. Kfirperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungprekambrium Brasiliens. **Geologica et Paleontologica**, v. 16, p. 1–18, 1982.
- [62] HAHN, G.; PFLUG, H. D. Die Cloudinidae n. fam., Kalk-Röhren aus dem Vendium und Unter-Kambrium. **Senckenbergiana Lethaea**, v. 65, p. 413–431, 1985.
- [63] HAN, T. M.; RUNNEGAR, B. Megascopic eukariotik algae from the 2.1- billion-year-old negeanee iron-formation, Michigan. **Science**, v. 257, p. 232–235, 1992.
- [64] HEIMHOFER, U. *et al.* Deciphering the depositional environment of the laminated Crato fossil beds (Early Cretaceous, Araripe Basin, Northeastern Brazil). **Sedimentology**, v. 57, p. 677–694, 2010.
- [65] HUA, H.; PRATT, B. R.; ZHANG, L. Y. Borings in *Cloudina* shells: complex predator–prey dynamics in the terminal Neoproterozoic. **Palaios**, v. 18, p. 454–459, 2003.
- [66] HUA, H.; CHEN, Z.; YUAN, X.; ZHANG, L.-Y.; XIAO, S. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal *Cloudina*. **Geology**, v. 33, n. 4, p. 277–280, 2005.
- [67] IVANTSOV, A. Y.; FEDONKIN, M. A. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary. **Palaeontology**, v. 45, p. 1219–1229, 2002.
- [68] KNOLL, A. H.; BAMBACH, R. K. Directionality in the history of life: diffusion from the left wall or repeated scaling of the right? **Paleobiology**, v. 26, n. 4, p. 1–14, 2000.
- [69] KNOLL A. H.; WALTER M. R.; NARBONNE G. M.; CHRISTIE-BLICK N. A new period for the geologic time scale. **Science**, v. 305, p. 621–622, 2004.
- [70] LABANDEIRA, C. C. The four phases of plant-arthropod associations in deep time. **Geologica Acta**, v. 4, n. 4, p. 409–438, 2006.
- [71] LABANDEIRA, C. C.; EBLE, G. J. The Fossil Record of Insect Diversity and Disparity. In: ANDERSON, J. (ed.) *et al.* **Gondwana Alive: Biodiversity and the Evolving Biosphere**. Witwatersrand University Press, 2000. p.?
- [72] LIDGARD, S.; CRANE, P. R. Quantitative analyses of the early angiosperm radiation. **Nature**, v. 331, p. 344–346, 1988.
- [73] MAISEY, J. G. (Ed.). **Santana fossils: an illustrated atlas**, New Jersey, Tropical Fish Hobbyist Publications, 1991. 459 p.
- [74] MALOOF, A. C.; ROSE, C. V.; BEACH R.; FALLICK, A. E.; BOTHA, A.; HERD, D. A.; STURROCK, C.; YOUNG, I.; CONDON, D. J.; ALLISON, S. G. Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia. **Nature Geosciences**, v. 3, n. 9, p. 653–659, 2010.
- [75] MARTILL, D. M.; BECHLY, G. Introduction to the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.;

- LOVERIDGE, R. (Eds.) **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World**. New York: Cambridge University Press, 2007. p. 3–7.
- [76] MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; HEADS, S. W. Appendix: species list for the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. (Eds.) **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World**. New York: Cambridge University Press, 2007a. p. 582-607.
- [77] MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. (Ed.). **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World**, New York, Cambridge University Press, 2007b. 675 p.
- [78] MARTINS-NETO, R. G. Sistemática dos Ensifera (Insecta, Orthopteroidea) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 14, n. 32, p. 3–162, 1991.
- [79] MCMENAMIN, M. A. S. The garden of Ediacara. **Palaios**, v. 1, p. 178–182, 1986.
- [80] MENDES, J. C. **Paleontologia Básica**. Queiroz, T. A. (Ed.). Editora da Universidade de São Paulo, 1988.
- [81] MENDONÇA, R. **Revisão dos toxodontes pleistocênicos brasileiros e considerações sobre Trigodonops lopesi (Roxo, 1921) (Notoungulata, Toxodontidae)**. 2007. 104 p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 2007.
- [82] MENON, F.; MARTILL, D. M. Taphonomy and preservation of Crato Formation arthropods. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. (Eds.) **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World**. New York: Cambridge University Press, 2007. p. 79–96.
- [83] MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; LOVERIDGE, R. The macrophyte flora of the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. (Eds.) **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World**. New York: Cambridge University Press, 2007. p. 537-565.
- [84] MOJZSIS, S. J.; ARRHENIUS, G.; MCKEEGAN, K. D.; HARRISON, T. M.; NUTMAN, A. P.; FRIEND, C. R. L. Evidence for life on Earth before 3,800 million years ago. **Nature**, v. 384, p. 55–59, 1996.
- [85] MONTHÉ, D.; AVILLA, L. S.; COZZUOL, M.; WINCK, G. R. Taxonomic revision of the Quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American lowlands. **Quaternary International**, v. 276–277, p. 2–7, 2012.
- [86] MORAIS, L. P. S.; PACHECO, M. L. A. F.; SANCHEZ, E. A. M.; BENDIA, A. G.; FONTANETA, G. T.; FAIRCHILD, T. R.; BOGGIANI, P. C.; LEME, J. M. Submetido. The rise of heterotrophic eukaryotic cells: when the Brazilian vase-shaped microfossils came out to the complexity of life. **FERMOR**, 2012.
- [87] NARBONNE, G. M. The Ediacara biota: neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. **Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences**, v. 33, p. 421–442, 2005.
- [88] NEVES, W. A.; PILÓ, L. B. **O povo de Luzia: em busca dos primeiros americanos**. São Paulo: Editora Globo, 2008.
- [89] NOGUEIRA, A. C. R.; RICCOMINI, C.; SIAL, A. N.; MOURA, C. A.; FAIRCHILD, T. R. Soft-Sediment deformation at the base of the neoproterozoic Puga cap carbonate (southwestern Amazon craton, Brazil): confirmation of rapid icehouse to greenhouse transition in snowball Earth. **Geology**, v. 31, p. 613-616, 2003.
- [90] OLIVEIRA, A. M. DE; MORAIS, L.; SCHEFFLER, S. M.; PACHECO, M. L. A. F.; CORDEIRO, L.M.; MARTINS, G. R. Ocorrência de megafauna pleistocênica associada a osso humano na Gruta das Fadas, Bodoquena, Mato Grosso do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 21., 2009. Belém, PA. **Livro de resumos**, Natal: SBP. 2009. p. 203-203.
- [91] OLIVEIRA, E. V.; BERGQVIST, L. P. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodidae) from the Itaboraí Basin, Brazil. **Asociación Paleontológica Argentina**, Publicación Especial, v. 5, p. 35–40, 1998.
- [92] OSTEN, T. Hymenoptera: bees, wasps and ants. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. (Eds.) **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window to an Ancient World**. New York: Cambridge University Press, 2007. p. 350-365.
- [93] PACHECO, M. L. A. F.; LEME, J. M.; FAIRCHILD, T. R. Reinterpretação de atributos morfológicos de *Corumbella wernerii* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Bacia Corumbá, Mato Grosso do Sul) por meio de uma análise tafonômica básica. In: PALEO SP 2010, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2010. Rio Claro. **Livro de resumos**, São Paulo: SBP, 2010a.
- [94] PACHECO, M. L. A. F.; LEME, J. M.; FAIRCHILD, T. R. Re-evaluation of the morphology and systematic affinities of *Corumbella wernerii* Hahn et al. 1982, Tamengo Formation (Ediacaran), Corumbá, Brazil. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 10., CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA, 7., 2010. La Plata, Argentina. **Livro de resúmenes**, p. 193. 2010b.
- [95] PACHECO, M. L. A. F.; LEME, J. M.; MACHADO, A. F. Taphonomic analysis and geometric modeling for the reconstitution of the Ediacaran metazoan *Corumbella wernerii* Hahn et al. 1982 (Tamengo Formation, Corumbá Basin, Brazil). **Journal of taphonomy**, v. 9, n. 4, p. 269–283, 2011a.
- [96] PACHECO, M. L. A. F.; GALANTE, D.; RODRIGUES, F.; LEME, J. M. *Corumbella wernerii*: The rise of animal mineralized skeletons? Activity Report, Brazilian Synchrotron Light Laboratory, p 1–2, 2011b.

- [97] PACHECO, M. L. A. F.; LEME, J. M.; FAIRCHILD, T. R. Análise tafonômica de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Grupo Corumbá, Mato Grosso do Sul): alterações morfológicas e implicações no estabelecimento de afinidades taxonômicas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 22., 2011. Natal, RN. **Atas**, Natal: SBP, 2011c. p. 449–452.
- [98] PACHECO, M. L. A. F. **Reconstituição morfológica e análise sistemática de *Corumbella weneri* Hahn et al. 1982 (Formação Tamengo, Ediacarano, Grupo Corumbá), Mato Grosso do Sul, Brasil: implicações paleoecológicas e tafonômicas.** 2012. Tese (Doutorado) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- [99] PAULA COUTO, C. **Paleontologia Brasileira: Mamíferos.** Rio de Janeiro: Ministério da Educação e Saúde, Instituto Nacional do Livro, Biblioteca Científica Brasileira, 1953. Série A-I.
- [100] PAULA COUTO, C. Tratado de Paleomastozoologia. Rio de Janeiro: **Academia Brasileira de Ciências**, 1979.
- [101] PAULA COUTO, C. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre in Brazil. Part.V. **Iheringia Ser. Geol.**, v. 7, p. 5–43, 1982.
- [102] PILÓ, L. B.; NEVES, W. A. Novas datações 14C (AMS) confirmam a tese da coexistência do homem com a megamastofauna pleistocênica na região cárstica de Lagoa Santa, MG. **Anais XXVII Congresso Brasileiro de Espeleologia**, 2003 Junária-MG.
- [103] PORTER, S. M.; KNOLL, A. H. Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. **Paleobiology**, v. 26, n. 3, p. 360-385, 2000.
- [104] PORTER, S. M.; MEISTERFELD, R.; KNOLL, A. Vase-shaped Microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: A Classification guided by modern testate amoebae. **Journal of Paleontology**, v. 77, n. 3, p. 409-429, 2003.
- [105] PORTER, S. M. The fossil record of early eukaryotic diversification. **Paleontol. Soc. Papers**, v. 10, p. 35–50, 2004.
- [106] PROUS, A.; FOGAÇA, E. Archeology of the Pleistocene-Holocene boundary in Brazil. **Quaternary International**, v. 53–54, p. 21–41, 1999.
- [107] RANZI, A. **Paleoecologia da Amazônia.** Florianópolis: Editora da UFSC, 2000. p. 101.
- [108] RASMUSSEN, B.; FLETCHER, I. R.; BROCKS, J. J.; KILBURN, M. R. Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature*, v. 455, p. 1101–1104, 2008.
- [109] ROSS, A. J.; JARZEMBOWSKI, E. A.; BROOKS, S. J. The Cretaceous and Cenozoic record of insects (Hexapoda) with regard to global change. In: CULVER, S. J.; RAWSON, P. F. (Eds.). **Biotic Response to Global change: The Last 145 Million Years.** Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 208–302.
- [110] SANTOS, M. F. A.; MERMUDES, J. R. M.; FONSECA, V. M. M. A specimen of Curculioninae (Curculionidae, Coleoptera) from the Lower Cretaceous, Araripe Basin, north-eastern Brazil. **Palaeontology**, v. 54, n. 4, p. 807–814, 2011.
- [111] SCHOPF, J. W. The first billion years: when did life emerge? *Elements*, v. 2, p. 229–233, 2006.
- [112] SEILACHER, A. Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere. **Lethaia**, v. 22, p. 229–239, 1989.
- [113] SEILACHER, A. Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. **Journal of the Geological Society**, London. v. 149, p. 607–613, 1992.
- [114] SEILACHER, A. Biomat-related lifestyles in the Precambrian. **Palaaios**, v. 14, p. 86–93, 1999.
- [115] SEILACHER, A.; GRAZHDANKIN, D.; LEGOUTA, A. Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. **Paleontological Research**, v. 7, n. 1, p. 43–54, 2003.
- [116] SEILACHER, A. The nature of vendobionts. In: VICKERS-RICH, P.; KOMAROWER, P. **The Rise and Fall of the Ediacaran Biota.** Geological Society of London Special Publications 286, 2007. p. 387–397.
- [117] SEPKOSKI, D.; RUSE, M. **The Paleobiological Revolution: essays on the growth of modern paleontology.** Chicago: The University of Chicago press, 2009. 568 p.
- [118] SILVA, P. A. H. A Teoria dos Refúgios Florestais e Sua Relação com a extinção da Megafauna Pleistocênica: Um estudo de caso. **Estudos Geográficos**, Rio Claro, v. 5, n. 1, p. 121–134, 2007.
- [119] SIMON, C. M. **Quimioestratigrafia isotópica (C, O, Sr) dos carbonatos da Formação Tamengo, Grupo Corumbá, MS.** 2007. Trabalho de Conclusão de Curso - Universidade de São Paulo, 43 pp.
- [120] SINICHENKOVA, N. D.; ZHERIKHIN, V. V. Mesozoic lacustrine biota: extinction and persistence of communities. **Paleontological Journal**, v. 30, p. 710–715, 1996.
- [121] SORIA, M. F.; ALVARENGA, H. Nuevos restos de mamíferos de la cuenca de Taubaté, estado de São Paulo, Brasil. **Anais da Academia de Brasileira de Ciências**, v. 61, n. 2, p.157–175, 1989.
- [122] SPERLING, E. A.; PETERSON, K. J.; LAFLAMME, M. Rangeomorphs, *Thectardis* (Porifera?) and dissolved organic carbon in the Ediacaran oceans. **Geobiology**, v. 9, p. 24–33, 2011.

- [123] STEINER, M.; LI, G.; QIAN, Y.; ZHU, M.; ERDTMANN, B. D., 2007. Neoproterozoic to early Cambrian small shelly fossil assemblages and a revised biostratigraphic correlation of the Yangtze Platform (China). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 254, p. 67–99, 2007.
- [124] TANG, F; BENGTSON, S.; WANG, Y.; WANG, X.-L.; YIN, C.-Y. *Eoandromeda* and the origin of Ctenophora. **Evolution & Development**, v. 13, n. 5, p. 408–414, 2011.
- [125] VIADANA, A. G. **A teoria dos refúgios florestais aplicada ao estado de São Paulo**. Rio Claro: Edição do Autor, 2002.
- [126] VUCETICH, M. G.; SOUZA-CUNHA, F. L.; ALVARENGA, H. Um roedor Caviomorpha de la Formación Tremembé (Cuenca de Taubaté) estado de São Paulo. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 65, n. 3, p. 157–175, 1993.
- [127] WACEY, D.; KILBURN, M.; SAUNDERS, M.; CLIFF, J.; BRASIER, M.D. Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia. **Nature Geosciences**, v. 4, p. 698–702, 2011.
- [128] WAGGONER, B. The Ediacaran biotas in space and time. **Integrative and Comparative Biology**, v. 43, p. 104–113, 2003.
- [129] WANG, Y.; WANG, X. New observations on *Cucullus* Steiner from the Neoproterozoic Doushantuo Formation of Guizhou, South China. **Lethaia**, v. 43, n. 3, p. 275–283, 2011
- [130] WARREN, L. V.; PACHECO, M. L. A. F.; FAIRCHILD, T. R.; SIMÕES, M. G.; RICCOMINI, C.; BOGGIANI, P. C.; CÁCERES, A. A. The Dawn of animal skeletogenesis: ultrastructural analysis of Ediacaran metazoan *Corumbella wernerii*. **Geology**, v. 40, n. 8, p. 691–694, 2012.
- [131] WOOD, R. A., GROTZINGER, J. P., DICKSON, J. A. D. Proterozoic modular biomineralized metazoan from the Nama Group, Namibia. **Science**, v. 296, p. 2383–2386, 2002.
- [132] WOOD, R. A. Paleoecology of the earliest skeletal metazoan communities: Implications for early biomineralization. **Earth Science Reviews**, v. 106, n. 1–2, p. 184–190, 2011.
- [133] XIAO, S.; YUAN, X.; STEINER, M.; KNOLL, A. H. Macroscopic carbonaceous compressions in a terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohé biota. **South China Journal of Paleontology**, v. 76, p. 345–374, 2002.
- [134] XIAO, S.; LAFLAMME, M. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 24, n. 1, p. 31–40, 2009.
- [135] ZAINÉ, M. F.; FAIRCHILD, T. R. Comparison of *Aulophycus lucianoii* Beurlen & Sommer from Ladário (MS) and the genus *Cloudina* Germs, Ediacaran of Namibia. **Anais Academia Brasileira de Ciências**, v. 57, p. 130, 1985.
- [136] ZAINÉ, M.F. **Análise dos fósseis de parte da Faixa Paraguai (MS, MT) e seu contexto temporal e paleoambiental**. 1991. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo. p. 218.
- [137] ZHURAVLEV, A. Y; LIÑÁN E.; VINTANED, G. A. J.; DEBRENNE, F.; FEDOROV, A. B. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian platform and Spain. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 57, n. 1, p. 205–224, 2012.

## Agradecimentos

Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) à CAPES e ao CNPq pelo apoio financeiro durante a vigência de muitos de nossos trabalhos citados aqui. Todos os autores tiveram igual peso na produção deste trabalho, sendo a ordem estabelecida conforme a disposição dos tópicos (sequência das megatrajetórias) no artigo.

# Paleobiology and Evolution: the potential of the Brazilian fossil record

Luana Pereira Costa de Moraes Soares<sup>1</sup>; Bruno Becker Kerber<sup>2</sup>; Gabriel Ladeira Osés<sup>3</sup>; Alessandro Marques de Oliveira<sup>4</sup>; Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Biologist (UFMS), Master in Geosciences (USP)

<sup>2</sup> Biologist (UFMS), Student of master in Geosciences (USP)

<sup>3</sup> Undergraduate student in Geology (USP)

<sup>4</sup> Biologist, graduate student in Regional Geology (UNESP)

<sup>5</sup> Biologist (UFMS), M.Sc in Archeology and Ph.D in Geosciences (USP), Professor at UFSCar

---

**Abstract:** Paleobiology is a worldwide known research area that concerns paleoecological, evolutionary and paleoenvironmental studies. Brazil has shown a great potential to the development of research that can contribute to the comprehension of evolutionary history of organisms. Brazilian vast territory holds many paleontological sites that keep crucial information about evolution and diversification of life on Earth. Some outcrops of Corumbá Group (Bocaina Formation) have evidences of first heterotrophic protists and also the following appearing of first metazoans that were capable of building skeletons (Tamengo Formation). Crato Member (northeastern Brazil) is worldwide known for its exceptional preservation of insects and plants and is one of the best sites to study insect-plant co-evolution. Other potential paleobiological field that has been developed in Brazil is paleomastozoology, whose fossils are especially abundant in the Pleistocene of many regions of Brazil and that can shed light about the extinction of megafauna and about its relationship with ancient human population. Therefore, Brazil has a quite complete fossil record that can help modern research, which will try to answer important evolutionary questions including those involving life mega-trajectories.

**Keywords:** Evolution; evolutionary mega-trajectories; fossil record; Brazil

---

## Informações sobre os autores:

### Luana Pereira Costa de Moraes Soares (USP)

Endereço para correspondência: Instituto de Geociências - USP Departamento de Mineralogia e Geotectônica - GMG -Rua do Lago, 562 - Cidade Universitária CEP 05508-080 - São Paulo - SP - Brasil  
E-mail: luainhabio@gmail.com  
Link para o currículo Lattes: <http://lattes.cnpq.br/6839167817275765>

### Bruno Becker Kerber (USP)

Endereço para correspondência: Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (USP)- Rua do Lago, 562, Cidade Universitária CEP 05508-080 - São Paulo - SP - Brasil  
E-mail: bruno.becker92@gmail.com  
Link para o currículo lattes: <http://lattes.cnpq.br/4211450630568081>

### Gabriel Ladeira Osés (USP)

Endereço para correspondência: Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências. Rua do Lago, 562-Butantã 05508-080 - São Paulo, SP - Brasil  
E-mail: gabriel.ladeiraoses@gmail.com  
Link para o currículo lattes: <http://lattes.cnpq.br/1967051500729086>

### Alessandro Marques de Oliveira (UNESP)

Endereço para correspondência: Instituto de Geociências e Ciências Exatas de Rio Claro. Av. 24-A, 1515- Bela Vista 13506-900 - Rio Claro, SP - Brasil  
E-mail: biolessandro@gmail.com  
Link para o currículo lattes: <http://lattes.cnpq.br/600545791043125>

**Mírian Liza Alves Forancelli Pacheco (UFSCar)**

Endereço para correspondência: Universidade Federal de São Carlos, Campus Sorocaba. Rodovia João Leme dos Santos - até km 104,000. Parque Reserva Fazenda Imperial CEP:18052780 - Sorocaba, SP – Brasil

E-mail: forancelli@gmail.com

Link para o currículo lattes: <http://lattes.cnpq.br/3481327026891705>

**Artigo Recebido em:** 05-02-2013

**Artigo Aprovado em:** 24-04-2013