

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

***PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DO REGISTRO  
FÓSSIL COM BASE EM ACUMULAÇÕES DE  
MOLUSCOS DA PLATAFORMA CONTINENTAL DO  
SUL DO BRASIL***

**Matias do Nascimento Ritter**

**TESE DE DOUTORADO**

**Porto Alegre - 2018**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DO REGISTRO FÓSSIL COM  
BASE EM ACUMULAÇÕES DE MOLUSCOS DA PLATAFORMA  
CONTINENTAL DO SUL DO BRASIL**

*Matias do Nascimento Ritter*

ORIENTADOR: Prof. Dr. João Carlos Coimbra

VOLUME ÚNICO

Porto Alegre – 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DO REGISTRO FÓSSIL COM  
BASE EM ACUMULAÇÕES DE MOLUSCOS DA PLATAFORMA  
CONTINENTAL DO SUL DO BRASIL**

*Matias do Nascimento Ritter*

ORIENTADOR: Prof. Dr. João Carlos Coimbra

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Jair Weschenfelder – Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof. Dr. Rodrigo Scalise Horodyski – Universidade do Vale do Rio dos Sinos

Prof. Dr. Sergio Agustín Martínez Chiappara – Universidad de la República Uruguay

Tese de doutorado apresentada  
como requisito parcial para a  
obtenção do Título de Doutor em  
Ciências.

Porto Alegre – 2018

#### CIP - Catalogação na Publicação

Ritter, Matias do Nascimento  
PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DO REGISTRO FÓSSIL COM  
BASE EM ACUMULAÇÕES DE MOLUSCOS DA PLATAFORMA  
CONTINENTAL DO SUL DO BRASIL / Matias do Nascimento  
Ritter. -- 2018.  
193 f.  
Orientador: João Carlos Coimbra.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio  
Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de  
Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,  
2018.

1. Tafonomia. 2. Resolução temporal. 3. Racemização  
de aminoácidos. 4. Moluscos. 5. Quaternário. I.  
Coimbra, João Carlos, orient. II. Título.

*Aos meus pais.*

*“O que vejo na Natureza é uma estrutura magnífica que podemos compreender apenas imperfeitamente e que nos inspira grande humildade”*

Albert Einstein (1879-1955).

## AGRADECIMENTOS

Esta tese não seria possível sem a colaboração de diversos pesquisadores bem como a disponibilização de recursos financeiros de agências de fomento no Brasil e no exterior. Neste sentido, sou grato:

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul, ao Instituto de Geociências, ao Programa de Pós-Graduação em Geociências, e ao Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, pela infraestrutura e pelo ensino público de excelência.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS), pelo financiamento majoritário das análises da presente tese (processo 1982-2551/13-7).

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de doutorado no país e taxa de bancada (processo 140568/2014-0).

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de doutorado-sanduíche no exterior (processo BEX 00195/2016-02), cota pertencente ao projeto IODP/CAPES (processo 091727/2014-01).

Ao meu orientador, Prof. Dr. João Carlos Coimbra, por abrir as portas do Laboratório de Microfósseis Calcários à Tafonomia. Sou grato também pelo seu esforço em buscar recursos financeiros que foram essenciais à presente tese.

À *University of Florida*, em especial ao *Florida Museum of Natural History*, que custeou parcialmente análises e viagens necessárias ao desenvolvimento final desta tese, através do *Jon L. and Beverly A. Thompson Endowment Fund* (UFF 013674). Igualmente sou grato ao meu supervisor, Dr. Michał Kowalewski, por ter compartilhado seu conhecimento e tempo durante meu período no exterior.

Ao Centro de Estudos de Geologia Costeira e Oceânica (CECO/UFRGS), em especial aos Profs. Jair Weschenfelder e Iran C.S. Corrêa, bem como à técnica Maribel S. Nunes, pela disponibilização de amostras sedimentares da plataforma continental do sul do Brasil. Sou grato também ao Dr. Felipe Caron, por ter doado coleções de bioclastos coletadas durante seu doutorado. Todo este material foi fundamental ao desenvolvimento da presente tese.

Aos pesquisadores e alunos do *Amino-Acid Geochronology Laboratory, Northern Arizona University*, por terem disponibilizado toda a infraestrutura para que eu pudesse realizar parte das análises que compõem os resultados desta tese. Em especial ao Dr. Darrell S. Kaufman e à M.Sc. Katherine Whitacre, pela orientação em todas as etapas da racemização de aminoácidos, bem como pelo acolhimento com tamanha disponibilidade e gentileza em Flagstaff, Arizona, EUA.

Ao Dr. Matthew A. Kosnik (*Conservation Paleobiology Laboratory, Macquarie University, Australia*), por ter me apresentado à modelagem bayesiana empregada nesta tese, bem como por ter me guiado neste componente metodológico.

Ao colega e amigo, Prof. Dr. Fernando Erthal, por ter me apresentado à Tafonomia em meados de 2010. Sem sua ponderação e seu conhecimento não teria chegado até aqui. Também sou imensamente grato ao Dr. Claudio G. De Francesco, à Dra. Eleonor Tietze, à Dra. Gabriela Hassan e ao Dr. Sergio Martínez pela oportunidade de formação de um grupo inicial de pesquisa em Tafonomia Atualística na América do Sul, agora em expansão.

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Microfósseis Calcários. Um especial agradecimento à Profa. Dra. María Alejandra G. Pivel, por ter compartilhado seu entusiasmo pela plataforma continental brasileira.

À minha família, em especial meus pais, Lauri e Gizelda, bem como ao Roberto Farias e à Vanessa Agostini pelo incentivo constante. Um agradecimento também a todos os membros da família Ochi & Agostini.



## RESUMO

A resolução temporal é uma questão-chave em Paleontologia, uma vez que a sua magnitude define a precisão dos estudos não somente paleoecológicos como também evolutivos. A resolução temporal é estimada pela magnitude de *time-averaging* (mistura de gerações em uma camada, uma amostra). Tais estimativas têm sido amplamente conduzidas em ambientes marinhos recentes. A plataforma continental do sul do Brasil (**PSB**; 22°S – 34°S) tem sido um laboratório natural para estudos desta natureza desde o início do século XXI. Conseqüentemente, possui um amplo acervo de dados disponíveis para comparação. Neste contexto, esta tese visou responder (i) qual a magnitude do *time-averaging* em acumulações de bivalves da **PSB**? (ii) como este processo varia ao longo de gradientes espaciais? e (iii) como o *time-averaging* reflete na informação biológica preservada no registro fóssil? Para isto, mais de 140 espécimes de bivalves foram datados integrando racemização de aminoácidos e <sup>14</sup>C AMS. Além disto, análises tafonômicas foram realizadas em todas as amostras datadas, incluindo mais sete amostras em sedimentos lamosos. A resolução temporal (*time-averaging*) e a variabilidade total de idades (mistura temporal) basearam-se em uma nova abordagem numérica, a estatística bayesiana, que integra os erros e as incertezas derivadas da distribuição posterior dos resíduos associados com os modelos resultantes das calibrações das idades. As tendências *onshore-offshore* — aumento da mediana e da uniformidade das curvas de frequência de distribuição de idades, redução da variabilidade tafonômica, ainda que a escala do *time-averaging* seja invariante — provavelmente refletem a interação entre as mudanças do nível relativo do mar e da bioprodutividade mais elevada em águas menos profundas.

**Palavras-chave:** Resolução temporal, racemização de aminoácidos, tafonomia.

## ABSTRACT

The temporal resolution of the fossil record plays a key role in paleontology because it determines the scale and the precision of paleoecological and evolutionary studies. The temporal resolution of the fossil record is estimated by the magnitude of time-averaging (non-contemporaneous generations preserved in a single layer, a bulk-sample). Quantitative estimates of time-averaging have been conducted primarily on mollusk shells from modern shallow-water marine settings. Most of them have been addressed in the Southern Brazilian continental shelf (**SBS**; 22°S up to 34°S), which is considered a natural laboratory for several similar studies since the earlier of current century (XXI). Consequently, the **SBS** has several available datasets that allow comparisons of the new results displayed here with those previous data. Thus, this thesis aimed answer (i) what is the magnitude of time-averaging on **SBS** mollusk death assemblages? (ii) how does time-averaging vary across spatial gradients? and (iii) how does time-averaging can reflect on the preservation of the fossil record? Here, >140 specimens were individually dated using amino acid racemization calibrated using radiocarbon ages (<sup>14</sup>C). In addition, taphonomic analyses were conducted in all samples, including more seven muddy sites. The time-averaging and the total age variability was based on a Bayesian approach that integrates the estimation errors and uncertainties derived from the posterior distribution associated with the <sup>14</sup>C–AAR calibration average model. The onshore-offshore trends — increased median age, decreased skewness of age distributions, decreased taphonomic variation, yet the invariant scale of time-averaging — likely reflect the interplay between sea-level changes and elevated bioproductivity in shallower water settings.

**Keywords:** Temporal resolution, amino acid racemization, taphonomy.

## LISTA DE FIGURAS

**Capítulo 1**

- Figura 1** – Magnitudes de *time-averaging* comparadas com escalas de processos ecológicos, evolutivos e geológicos ..... 15
- Figura 2** – Estrutura molecular de um aminoácido ..... 18
- Figura 3** – Comparação entre os valores da razão **D/L** dos aminoácidos ácido aspártico (**Asp**) e ácido glutâmico (**Glu**) em quatro diferentes grupos de organismos ..... 20
- Figura 4** – Modelo esquemático da lógica dos métodos numéricos baseyanos empregados na presente tese ..... 25
- Figura 5** – Frequência de distribuição de idades de 275 espécimes do bivalve *Semele casali* Doello-Jurado, 1949 coletados na costa de São Paulo ..... 27
- Figura 6** – Plataforma continental do sul do Brasil (**PSB**) com a localização de todas as amostras utilizadas na presente tese em cada capítulo ..... 32

**Capítulo 6**

- Figura 7** – Uma síntese integradora gráfica, embora um tanto simplista, da presente tese ..... 131

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	iii
<b>RESUMO</b> .....	vi
<b>ABSTRACT</b> .....	vii
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	viii
<b>ESTRUTURA DA TESE</b> .....	xi
<b>PRÓLOGO</b> .....	xii
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	14
INTRODUÇÃO .....	15
<b>Métodos: racemização de aminoácidos</b> .....	17
<b>Métodos: modelos numéricos</b> .....	19
<b>Estimativas de <i>time-averaging</i></b> .....	24
<b>Área de Estudo</b> .....	30
<i>Aspectos geomorfológicos</i> .....	30
<i>Aspectos oceanográficos</i> .....	33
OBJETIVOS .....	35
REFERÊNCIAS.....	36
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	47
ARTIGO PUBLICADO – <i>Manifesto of the south American school of (actualistic) taphonomy</i> (Palaios) .....	48
<b>CAPÍTULO 3</b> .....	53
ARTIGO PUBLICADO – <i>Spatial variation in the temporal resolution of subtropical shallow-water molluscan death assemblages</i> (Palaios) .....	54

<b>CAPÍTULO 4</b> .....	66
ARTIGO SUBMETIDO – <i>Onshore-offshore trends in the temporal resolution of the fossil record: insights from the Brazilian shelf and uppermost continental slope</i> (Geology).....	67
<b>CAPÍTULO 5</b> .....	93
ARTIGO SUBMETIDO – <i>Depth as an overarching environmental variable modulating the preservation potential and temporal mixing of shelly taphofacies</i> (Lethaia) .....	94
<b>CAPÍTULO 6</b> .....	126
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	127
PERSPECTIVAS.....	130
REFERÊNCIAS.....	133
<b>ANEXOS</b> .....	134
ANEXO 1.....	135
<b>Artigo publicado</b> – <i>El sesgo del operador en la replicabilidad de los estudios tafonómicos comparativos</i> (Revista Brasileira de Paleontologia) .....	136
ANEXO 2.....	152
<b>Artigo publicado</b> – <i>Time-averaging</i> e suas implicações para o registro fóssil marinho (Terrae Didática).....	153
<b>APÊNDICES</b> .....	176
APÊNDICE 1 – Dados Suplementares (Capítulo 3).....	177
APÊNDICE 2 – Dados Suplementares (Capítulo 4).....	181
APÊNDICE 3 – Dados Suplementares (Capítulo 5).....	186
APÊNDICE 4 – Scripts do R (Capítulos 3 e 4).....	193

## ESTRUTURA DA TESE

Esta tese segue a regulamentação da **Norma 103** do Programa de Pós-graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, apresentando o seguinte arquétipo:

- ✓ uma Introdução generalista que apresenta conceitos, a área de estudo e os métodos estatísticos empregados. Embora também estejam contidos diretamente nos manuscritos, muitos métodos utilizados são inéditos (em português), e carecem de uma apresentação prévia. Também são apresentados os objetivos.
- ✓ quatro artigos que compõem os capítulos 2, 3, 4 e 5 desta tese. O Capítulo 2, na forma de um editorial comentado, apresenta uma perspectiva abreviada da Tafonomia Atualística na América do Sul, contextualizando a presente tese neste cenário. Os capítulos (3, 4 e 5) representam os demais manuscritos científicos.
- ✓ considerações finais, no Capítulo 6, sumarizando as principais conclusões dos capítulos anteriores em forma de síntese integradora. Ademais, são apresentadas perspectivas sobre o assunto principal da tese.
- ✓ anexos, correspondentes às publicações complementares; e os apêndices, referente aos dados suplementares dos Capítulos 3, 4 e 5. Tais informações adicionais, publicadas com os respectivos artigos (*i.e.*, disponíveis também online), contém os resultados suplementares, os dados com os quais a presente tese foi baseada, e os *scripts* empregados (do software R). Assim, esta tese coopera para uma ciência transparente e colaborativa.

## PRÓLOGO

É cada vez mais comum encontrarmos nas ciências naturais estudos quantitativos, objetivando identificar padrões e propor modelos baseados em algumas variáveis mensuradas ao longo e ao largo de diversos ambientes. A quantificação, inegavelmente, ajudou a elucidar uma série de novos padrões, antes inacessíveis sem dados quantificáveis. Por exemplo, foi possível verificar que existe um aumento sinérgico de predadores ao longo do Fanerozoico, embora ainda explorem presas de tamanho similar (Klompaker *et al.*, 2017). Além disso, foi verificado que a presença de esclerobiontes (tradução livre do inglês *sclerobionts*) em moluscos está positivamente correlacionada tanto ao tamanho (Rodland *et al.*, 2004) quanto às irregularidades na superfície das conchas (Agostini *et al.*, 2017). A Paleontologia e a Tafonomia têm sistematicamente utilizado ferramentas quantitativas sofisticadas (Kowalewski & Novack-Gottshall, 2010; Sepkoski, 2012; McMenamin, 2016; Erthal, 2017). A quantificação também acarretou uma série de questões relacionadas tanto à transparência quanto à replicabilidade dos dados e dos métodos empregados (*e.g.*, Ritter *et al.*, 2016; Anexo 1). Ademais, a utilização de softwares estatísticos que usam uma linguagem livre, como por exemplo o R (R Core Team, 2017), bem como a disponibilização dos dados e dos códigos empregados (*scripts*), têm ambos facilitado tanto a verificação *post-hoc* das análises bem como aumentado a replicabilidade dos trabalhos.

A quantificação de variáveis em ambientes sedimentares recentes é geralmente mais acessível. A Tafonomia Atualística, que se concentra em utilizar métodos tafonômicos em organismos encontrados em ambientes modernos (interagindo com aspectos sedimentares destes ambientes), apresenta a vantagem

de empregar variáveis numéricas com maior resolução (Erthal & Ritter, 2017). Inegavelmente, existem restrições de tais resultados quando estes são generalizados ao registro fóssil (porém, veja Kowalewski, 1999). Não obstante, a presente tese se concentra — sob o ponto de vista quantitativo — em um tema que foi comprovadamente melhor compreendido com trabalhos realizados em ambientes sedimentares recentes: *time-averaging* e suas implicações ao registro fóssil marinho.

O conceito de *time-averaging* originalmente postulado por Walker & Bambach (1971), basicamente afirma que o registro fóssil é composto por organismos não contemporâneos. Isto por que normalmente a taxa de sedimentação é relativamente inferior ao tempo de vida de um organismo em um determinado ambiente. Conseqüentemente, organismos (após a morte) vão sendo acumulados dinamicamente até que uma mudança positiva na taxa de sedimentação ocorra. Embora seja um conceito intuitivo, a escala deste processo, isto é, quanto tempo uma associação fóssil pode representar, foi apenas refinada em estudos realizados em ambientes sedimentares modernos, nos quais a datação de remanescentes biológicos refratários (*e.g.*, conchas, ossos) é relativamente de fácil acesso. Da mesma forma, a utilização de modelagem numérica associada à estatística permitiu testes de hipóteses, predições e conclusões replicáveis com maior acuidade, criando uma base de dados numericamente acessível. Com esta lógica, a presente tese é fundamentada em modelos numéricos com base em datações de moluscos bivalves da plataforma continental do sul do Brasil. Assim, esta tese não apenas gera novos conhecimentos, mas também consolida novos métodos de análise numérica no que tange ao *time-averaging* e aos padrões de preservação de remanescentes biológicos ao longo de gradientes ambientais no ambiente marinho.

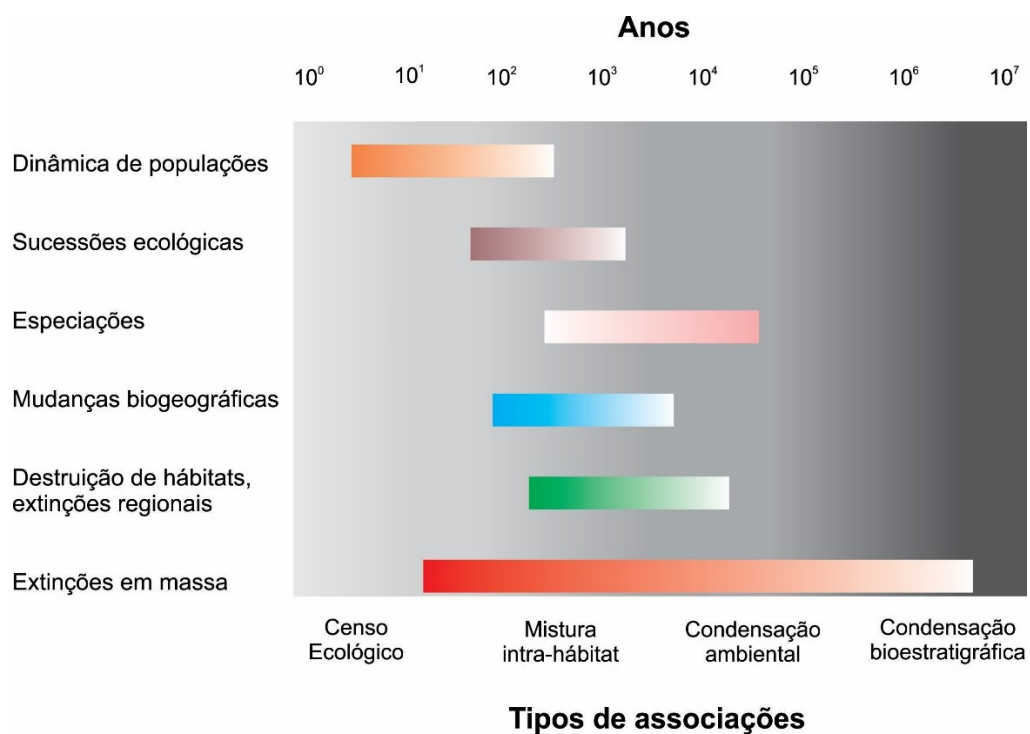


# CAPÍTULO 1

[Conceitos, métodos estatísticos,  
área de estudo e objetivos]

## INTRODUÇÃO

O registro fóssil é caracterizado tanto por raros depósitos contemporâneos (instantâneos), quanto por depósitos condensados. Estes últimos podem conter uma escala temporal de milhares ou até milhões de anos de informação. Contudo, a maior parte do registro fóssil é composta por remanescentes biológicos não contemporâneos, *time-averaged*, contidos entre estes dois extremos (Ritter & Erthal, 2016). O *time-averaging* é um tópico fundamental na Paleontologia, uma vez que sua magnitude define a resolução temporal do registro fóssil e, portanto, a precisão dos estudos não somente paleoecológicos como também evolutivos (Kowalewski, 1996; Kowalewski & Bambach, 2003; Hunt, 2004; Tomašových & Kidwell 2010; Kidwell, 2013; Fig. 1).



**Figura 1** – Magnitudes relativas (eixo x inferior) e absolutas (eixo x superior) de *time-averaging* comparadas com escalas de processos ecológicos, evolutivos e geológicos (eixo y) (modificada de Ritter & Erthal, 2016; consulte detalhes no Anexo 2).

*Time-averaging*, um processo intrínseco ao registro fóssil, pode ser definido como a acumulação de remanescentes biológicos durante um intervalo de tempo superior à vida de um organismo (Walker & Bambach, 1971). O conceito de *time-averaging*, como originalmente proposto, remete à mistura de gerações biológicas ao longo de um determinado intervalo de tempo. Em outras palavras, refere-se a diferenças na taxa de alternância de espécies dentro de uma comunidade em relação à taxa de sedimentação. Como a taxa de sedimentação de diversos ambientes é relativamente baixa (e.g., plataforma continental do sul do Brasil), remanescentes de organismos não contemporâneos irão se acumular em uma mesma camada sedimentar. Desta forma, a resolução temporal do registro fóssil é baseada na magnitude de *time-averaging* e tem sido numericamente estimada como o intervalo interquartil (**IQR**, medida não paramétrica de dispersão) do conjunto total de idades dentro de uma associação morta/fóssil (i.e., um conjunto identificável de remanescentes biológicos).

O termo mistura temporal (= *temporal mixing*), por outro lado, não é sinônimo de *time-averaging*. Embora o seu conceito seja amplo e subjetivo, pode ser definido simplesmente como a variabilidade total de idades dentro de uma associação morta/fóssil (ou camada geológica). É importante pontuar que devido ao retrabalhamento, organismos de camadas geológicas mais antigas (em termos de milhares ou milhões de anos) podem ser adicionados a depósitos mais recentes. Um exemplo clássico de retrabalhamento são dentes de dinossauros encontrados em sedimentos do Paleógeno (Cenozoico) (Argast *et al.*, 1987). Neste caso, o termo mistura temporal é também o mais adequado. *Time-averaging*, contrariamente, remete ao processo específico de mistura de gerações durante períodos de

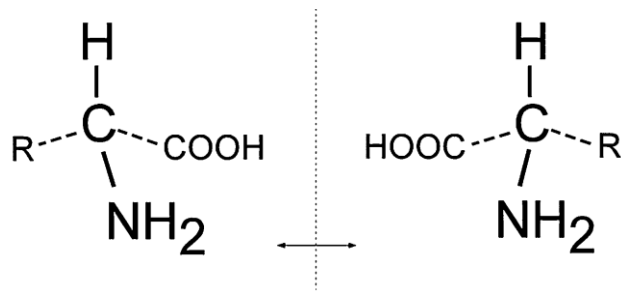
sedimentação nula ou muito baixa (numa escala de tempo não superior a milhares de anos) (Kowalewski & Bambach, 2003).

O conhecimento quantitativo sobre a magnitude de *time-averaging* deriva primariamente de estudos atualísticos, os quais são baseados em datações de espécimes individuais, permitindo, assim, acessar a escala e a estrutura do *time-averaging* de associações mortas superficiais (associações fósseis incipientes) (Krause *et al.*, 2010; Dexter *et al.*, 2014; Ritter *et al.*, 2017, Capítulo 3). Neste contexto, esta seção apresenta uma síntese dos métodos recentemente empregados nestes estudos, focando na racemização de aminoácidos e nos métodos estatísticos, bem como um resumo das estimativas da magnitude do *time-averaging* em associações de invertebrados recentes (consulte também Erthal & Ritter, 2017). Para uma revisão mais ampla sobre *time-averaging*, contudo, consulte Ritter & Erthal (2016; Anexo 2) e, principalmente, suas referências.

### **Métodos: racemização de aminoácidos**

A maior parte dos estudos que estimaram a magnitude do *time-averaging* em associações mortas de foraminíferos, braquiópodes e moluscos, integraram dois métodos de datação: um direto, com base no  $^{14}\text{C}$  (datação radiocarbônica; amplamente conhecida); e outro indireto, baseado na racemização de aminoácidos. Este último método se baseia no fato de que os aminoácidos possuem um carbono tetraédrico, no qual estão ligados quatro diferentes grupamentos. Este átomo de carbono é o centro assimétrico da molécula (Fig. 2). Uma molécula desse tipo pode existir em dois arranjos espaciais diferentes, que são estereoisômeros (levógiro ou L-aminoácido; dextrógiro ou D-aminoácido). Por razões que ainda não são totalmente

conhecidas pela ciência, praticamente todos os organismos vivos utilizam a forma levógira (L-aminoácido) para construir proteínas. Entretanto, uma vez que os organismos morrem, a degradação das proteínas converte espontaneamente os aminoácidos para a forma dextrógira (D-aminoácido), a uma taxa mais ou menos estável, embora não linear. Este processo em que um L-aminoácido se transforma em um D-aminoácido é denominado racemização.



**Figura 2** – Estrutura molecular de um aminoácido. Um aminoácido é um composto orgânico contendo um grupo amina ( $\text{NH}_2$ ), um grupo carboxílico ( $\text{COOH}$ ), e um ou vários grupos auxiliares, tendo a fórmula básica  $\text{NH}_2\text{RCOOH}$ . A estrutura básica é definida pelo carbono central. Devido a isto, os aminoácidos podem existir em duas formas isômeras, comumente referidas como dextrógira e levógira. A imagem ilustra esta isomeria, onde duas configurações ao redor do carbono central são possíveis, sendo elas não equivalentes (baseado em Wehmiller, 2015).

Os valores de racemização são expressos em uma taxa, abreviada como razão **D/L** (que varia de zero a 1), isto é, a racemização é uma medida de proporção relativa entre as formas quirais dextrógira e levógira, sendo um processo dependente do tempo e da temperatura: organismos recentes têm valores próximo a zero enquanto que a taxa de racemização é mais lenta em ambientes temperados. Veja maiores detalhes sobre este método em Demarchi & Collins (2015) e Kaufman (2015). Esta técnica tem um custo relativamente muito inferior à datação por  $^{14}\text{C}$ , sendo possível, portanto, datar centenas de espécimes a um custo razoável. Além disso, por permitir a datação de um número considerável de espécimes, é a técnica mais comumente

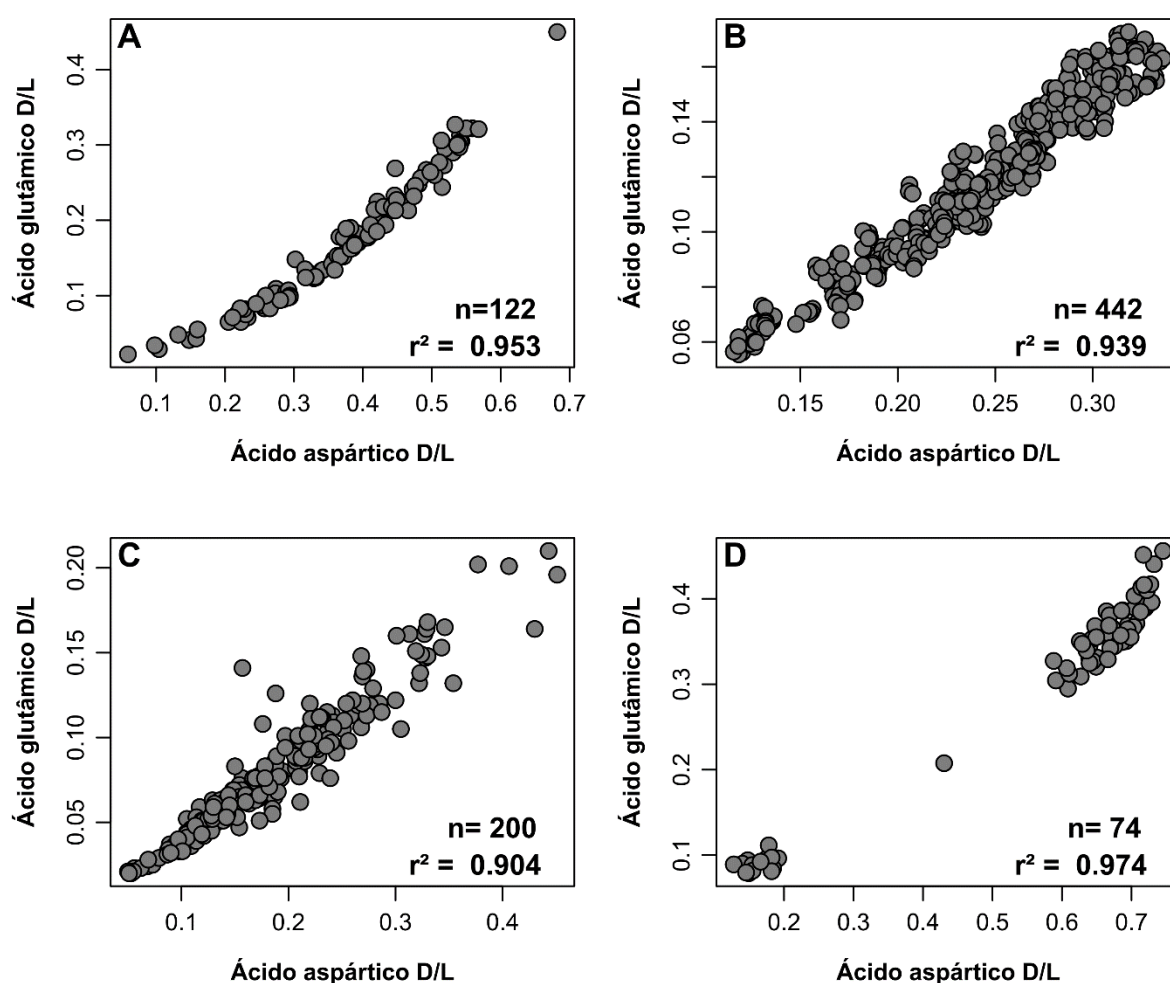
aplicada em estudos que visam estimar a magnitude do *time-averaging* em ambientes sedimentares recentes (e.g., Dexter *et al.*, 2014; Dominguez *et al.*, 2016; porém, veja também Kowalewski *et al.*, 2018). Em suma, os espécimes submetidos a este método indireto são analisados em laboratório quanto à razão **D/L** de diversos aminoácidos. Embora a racemização seja baseada na cromatografia em fase reversa, uma técnica já conhecida no Brasil, ainda não existem laboratórios em território nacional que realizam tais análises com o propósito de avaliar a taxa **D/L** em remanescentes biológicos, como conchas.

Os aminoácidos mais comuns em estudos que visam conhecer a variação total de idades em uma amostra, são o ácido aspártico (**Asp**) e o ácido glutâmico (**Glu**). Estes dois, bem como os demais, possuem uma taxa **D/L** semelhante entre si para diferentes espécies, pois a taxa de racemização de ambos é similar em ambiente fechado. *Outliers*, todavia, podem indicar contaminação por bactérias (biofilmes) ou mesmo recristalização. A racemização de aminoácidos tem sido empregada com sucesso em diferentes grupos de organismos, como corais, ostracodes, foraminíferos, braquiópodes e, majoritariamente, em moluscos bivalves (Fig. 3).

### **Métodos: modelos numéricos**

O uso da racemização de aminoácidos para inferir idades calibradas requer que algumas amostras sejam datadas por um método direto e independente, usualmente  $^{14}\text{C}$ . Com isto, em algumas amostras (e.g., conchas) têm-se tanto os valores da razão **D/L** de diversos aminoácidos, quanto idades calibradas. A partir destas poucas amostras, uma função de correlação pode ser inferida para estimar idades com base nos valores da razão **D/L**. Diversas funções têm sido utilizadas. As

primeiras empregadas foram lineares (funções de primeira ordem). Porém, embora a taxa de conversão entre os isômeros seja estável, ela não é linear, além de depender da temperatura. Neste sentido, uma série de funções foram criadas com base em dados empíricos no que tange à taxa **D/L**. A revisão a seguir é baseada principalmente em Allen *et al.* (2013), com atualizações providas nos Capítulos 3 e 4.



**Figura 3** – Comparação entre os valores da razão **D/L** dos aminoácidos ácido aspártico (**Asp**) e ácido glutâmico (**Glu**) em quatro diferentes grupos de organismos. **A)** 122 amostras (média de ~10 indivíduos por amostra) de *Pulleniatina obliquiloculata* (Foraminifera, planctônico) recuperados de Queensland Trough, Austrália (Kaufman *et al.*, 2013). **B)** 442 análises da razão **D/L** em recifes formados de *Porites* sp. (Cnidaria) oriundos tanto da Grande Barreira de Corais da Austrália (8 recifes) quanto da Ilha de Jarvis, Pacífico Equatorial (1 recife) (Hendy *et al.*, 2013). **C)** 200 espécimes do bivalve *Semele casali* (Bivalvia) coletados na costa de São Paulo (Dexter *et al.*, 2014). **D)** 74 espécimes de *Peronella peronii* (Echinoidea) procedentes de Sydney Harbour, Austrália (Kosnik *et al.*, 2017).

As primeiras duas funções não lineares foram baseadas na observação de padrões empíricos da taxa **D/L** em foraminíferos e bivalves. Simplificadamente, foi observado que a racemização de aminoácidos reduz com o tempo, não sendo, portanto, constante. Em outras palavras, a taxa **D/L** é maior logo após a morte do indivíduo reduzindo, entretanto, com o passar do tempo. Os pacotes de aminoácidos dentro de moléculas maiores não são inicialmente acessíveis para racemização, mas podem se tornar eventualmente disponíveis com a hidrólise das proteínas (Mitterer & Kriausakul, 1989). Tais funções, que consideram este fator, são denominadas de “função cinética aparentemente parabólica” e de “função cinética baseada em um expoente simples” (tradução do inglês, “*Apparent Parabolic Kinetics*” (**APK**), e “*Simple Power-law Kinetics*” (**SPK**), respectivamente). A função **APK** (Fórm. 1) assume a raiz quadrada da idade, em uma tentativa de linearizar as relações de idade **D/L**:

$$\text{Fórmula 1: } t = a(R_t - R_0)^b \text{ (APK e SPK),}$$

onde,  $t$  é o resultado numérico da função, que representa a idade calibrada, enquanto que  $R_0$  é o valor da taxa **D/L** no tempo zero (quando os organismos estão vivos), e  $b$  é igual a 2 nesta função (**APK**) (pois a idade é convertida na raiz quadrada). O coeficiente  $a$ , precisa ser obrigatoriamente maior que zero.  $R_t$  significa o valor de racemização (taxa **D/L**) do aminoácido utilizado, mensurado diretamente nos espécimes. Note que na função **SPK** a única diferença em relação à **APK** é que o valor de  $b$  não é necessariamente igual a 2, mas estimado. Em outras palavras, o poder da função é baseado empiricamente, uma vez que para alguns espécimes é conhecido o valor de  $t$  (pois tais espécimes são também datados diretamente por  $^{14}\text{C}$ ).



Embora o modelo **APK** tenha sido usado mais recentemente (e.g., Kidwell *et al.*, 2005), o **SPK** é o mais usual em estudos de *time-averaging* (e.g., Kowalewski *et al.*, 1998, 2000; Carroll *et al.*, 2003; Barbour-Wood *et al.*, 2006; Kosnik *et al.*, 2007, 2009, 2013; Krause *et al.*, 2010; Dexter *et al.*, 2014). Ambos os métodos assumem a ausência de um ponto de saturação da taxa **D/L** quando este valor chega próximo a 1,0 (i.e., valor máximo da taxa **D/L**), como é esperado para muitos aminoácidos. Manley *et al.* (2000) então propuseram uma nova função, denominada “função cinética baseada em um expoente restrito” (tradução de “*constrained power-law kinetics*”, **CPK**) (Fórm. 2):

$$\text{Fórmula 2: } t = a \left( \left[ \frac{1+R_t}{1-R_t} \right]^b - \left[ \frac{1+R_0}{1-R_0} \right]^b \right) \text{ (CPK)}$$

Esta função utiliza as mesmas variáveis da Fórmula 1 (modelos **APK** e **SPK**) ( $t$ ,  $a$ ,  $R_t$ ,  $R_0$  e  $b$ ) porém, aproxima assintoticamente os valores da taxa **D/L** quando estes estão próximos a 1,0. O modelo **CPK** mostra-se mais preciso quando alguns espécimes apresentam valores de racemização próximo a 1,0 (saturação). Em outras palavras, este modelo mostrou-se válido para espécimes mais antigos, como foi verificado por Kaufman (2006) em foraminíferos e Demarchi *et al.* (2013) em corais. Todos os modelos derivam de uma premissa básica: a racemização de aminoácidos ( $L \leftrightarrow D$ ) é uma reação cinética reversível de primeira ordem. Logicamente, tomando como exemplo o modelo **CPK**, como consequência de uma reação cinética de primeira ordem,  $R_t$  aproxima-se assintoticamente a 1 quando o  $t \rightarrow \infty$ . Em contraste, **APK** tem uma performance inferior quando  $R_t > 0,5$ , pois não assume este comportamento assintótico com o passar do tempo.

De certa forma, contudo, nenhum estudo havia previamente comparado os três modelos enunciados (**APK**, **SPK** e **CPK**) utilizando uma única base de dados empíricos. Neste cenário, o trabalho de Allen *et al.* (2013) foi pioneiro. Além de comparar estatisticamente os três modelos já existentes, eles também propuseram uma nova função, denominada “função cinética dependente do tempo” (do inglês “*time-dependent reaction kinetics*”, **TDK**) (Fórm. 3), que é matematicamente relacionada aos modelos **SPK** e **CPK**:

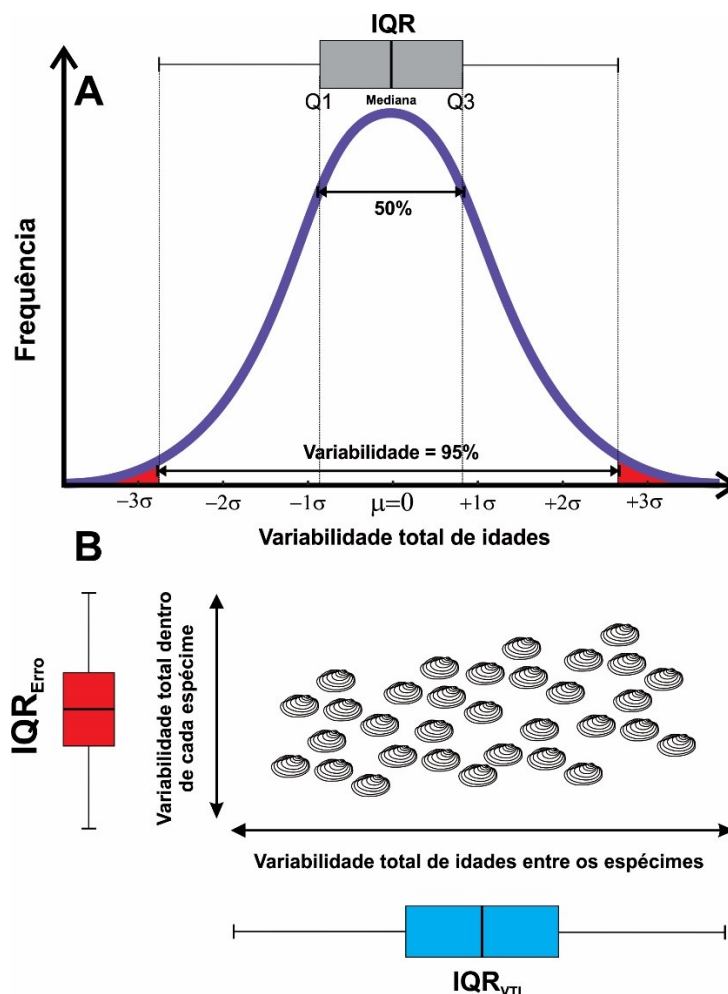
$$\text{Fórmula 3: } t = a \left( \operatorname{arctanh} \left[ \frac{R_t + R_0}{1 - R_t R_0} \right]^b \right) \text{ (TDK)}$$

O trabalho de Allen *et al.* (2013) ressaltou a importância de se analisar a distribuição dos resíduos derivados das quatro funções. Portanto, com base em uma abordagem estatística bayesiana eles construíram a ideia de modelos de calibração, que se refere às quatro funções (**APK**, **CPK**, **SPK** e **TDK**), levando-se em consideração as incertezas no que tange à relação idade/taxa **D/L** (*i.e.*, distribuição dos resíduos). O método inicialmente acessa o desempenho relativo das quatro funções descrevendo a relação idade/taxa **D/L**. Feito isso, verifica qual das três distribuições estatísticas – normal, logarítmica e gama – melhor caracteriza a variação dos resíduos em relação à função que melhor estima a relação idade/taxa **D/L**. Por fim, esta variação residual é contabilizada, bem com as incertezas sobre os parâmetros previamente estimados, provendo uma precisão mais robusta aos modelos de idades. A análise bayesiana permite também criar um modelo geral composto pela combinação de mais de uma função, bem como, às vezes, com mais de uma distribuição (veja os resultados do Capítulo 3).

Com base nesta nova abordagem, os pesquisadores não têm mais assumido *a priori* os melhores aminoácidos, mas sim utilizado modelos numéricos que podem (ou não) conter mais de um aminoácido para inferir idades calibradas. Tais estudos têm utilizado os oito aminoácidos que são mais precisamente mensurados por cromatografia em fase reversa. Além dos dois já citados, **Asp** e **Glu**, os aminoácidos serina (**Ser**), alanina (**Ala**), valina (**Val**), fenilalanina (**Phe**), isoleucina (**Ile**) e leucina (**Leu**) são também mensurados. Ademais, estudos recentes têm utilizado modelos mais complexos que empregam replicações. Nestes casos, a inferência da magnitude do *time-averaging* é baseada na variabilidade total das idades (mistura temporal), subtraindo o erro intrínseco da modelagem, com base em intervalos interquartis (Fig. 4) (veja maiores detalhes nos Capítulos 3 e 4).

### **Estimativas de *time-averaging***

Com base nas idades obtidas, é possível estimar a magnitude de *time-averaging* (resolução temporal do registro fóssil) (Tab. 1), bem como a frequência da distribuição das idades de acumulações de bioclastos recentes. Com base em diversos estudos em plataformas internas, foi verificado que braquiópodes (Krause *et al.*, 2010), moluscos (Kidwell, 2013) e foraminíferos bentônicos (Martin *et al.*, 1996) possuem uma variação de idades raramente superior ao Holoceno, com alguns elementos relictuais que podem alcançar idades superiores a 30 mil anos. Numericamente, no entanto, a maioria dos espécimes são relativamente jovens. Logo, a curva de frequência das idades é assimétrica à direita (Fig. 5).



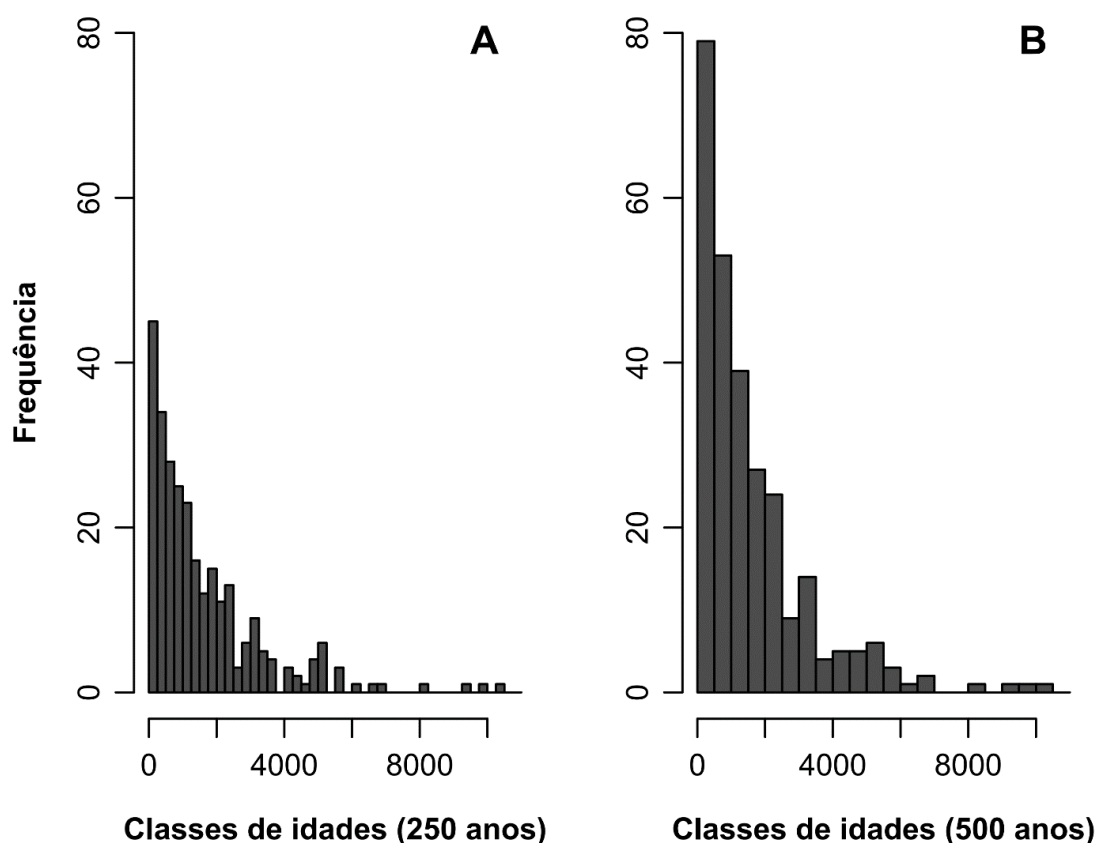
**Figura 4** – Modelo esquemático da lógica dos métodos numéricos baseados empregados na presente tese (Capítulos 3 e 4). **A)** Esquema simplista ilustrando como os intervalos interquartis (**IQRs**), uma medida não paramétrica de dispersão, poderiam ser estimados com base em uma curva gaussiana de frequência de distribuição dos dados. Neste caso, da variabilidade total de idades em uma amostra, região etc. Existem três principais intervalos interquartis, sendo que entre o primeiro (**Q1**) e o terceiro (**Q3**) quartil estão contidos 50% dos dados. O segundo quartil (**Q2**) representa a mediana, que separa os dados pela metade. Note que no eixo das abscissas é ilustrado, comparativamente, os desvio-padrões, uma outra medida de dispersão. **B)** Dentro desta lógica, o *time-averaging* é estimado com base na variabilidade total de idades derivada da calibração dos modelos de idade ( $^{14}\text{C}$ -racemização de aminoácidos). Para cada espécime, o modelo estima em torno de 10 mil idades, como consequência da replicação. Devido a esta expressiva quantidade de dados para cada indivíduo, faz mais sentido utilizar medidas não paramétricas de dispersão, como os **IQRs**. Assim, duas medidas são utilizadas: o  $IQR_{\text{vTI}}$ , que estima a dispersão das idades ao longo dos espécimes e o  $IQR_{\text{Erro}}$ , que estima a mesma dispersão dentro de cada espécime (uma vez que estas são replicadas ~10 mil vezes). A magnitude de *time-averaging* é, então, estimada com base na diferença simples entre os **Q2** (medianas):  $IQR_{\text{TA}} = IQR_{\text{vTI}} - IQR_{\text{Erro}}$ . Em ambos os eixos esquemáticos da figura B são ilustrados *boxplots*, que representam graficamente os intervalos interquartis. Os respectivos retângulos coloridos (azul,  $IQR_{\text{vTI}}$ ; vermelho,  $IQR_{\text{Erro}}$ ) compreendem 50% dos dados, enquanto que todo o *boxplot*, delimitado pelas linhas a partir dos retângulos, representa 95% dos dados. Medidas ainda mais dispersas (5% restantes), não compreendidas dentro dos *boxplots*, podem ser consideradas *outliers*. A mistura temporal, neste sentido, pode ser estimada como a amplitude de idades dentro dos limites do *boxplots*, contemplando 95% dos dados.

**Tabela 1** – Estimativas do *time-averaging*, com base no **IQR** das idades obtidas em cada estudo, para o ambiente marinho. Observe que a maioria dos estudos estão concentrados em águas rasas. Os dados de Flessa & Kowalewski (1994) foram excluídos porque não apresentavam datações individuais de conchas. “Moluscos” refere-se a datações realizadas tanto em conchas de bivalves quanto de gastrópodes.

Publicação	Organismo	Ambiente	Região	Estimativa (anos)
Flessa <i>et al.</i> (1993)	bivalves	intermarés	Golfo da Califórnia	>10 <sup>3</sup>
Wehmler <i>et al.</i> (1995)	moluscos	marinho raso	Golfo da Califórnia	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>
Martin <i>et al.</i> (1996)	moluscos	intermarés	Golfo da Califórnia	>10 <sup>3</sup>
Martin <i>et al.</i> (1996)	foraminíferos	intermarés	Golfo da Califórnia	>10 <sup>3</sup>
Goodfriend & Stanley (1996)	moluscos	deltaico	Delta do rio Nilo	>10 <sup>3</sup>
Anderson <i>et al.</i> (1997)	moluscos	marinho raso	Golfo do México	>10 <sup>3</sup>
Meldahl <i>et al.</i> (1997)	moluscos	marinho raso	Golfo do México	>10 <sup>3</sup>
Flessa (1998)	moluscos	marinho raso	Mar do Norte	>10 <sup>3</sup>
Kowalewski <i>et al.</i> (1998)	moluscos	<i>beach-ridges</i>	Golfo da Califórnia	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>
Kowalewski <i>et al.</i> (2000)	moluscos	<i>beach-ridges</i>	Baja California	>300
Carrol <i>et al.</i> (2003)	braquiópodes	marinho raso	Baía de Ubatuba, SP	>10 <sup>4</sup>
Kidwell <i>et al.</i> (2005)	bivalves	marinho raso	Arquipélago San Blas	>10 <sup>3</sup>
Edinger <i>et al.</i> (2007)	corais	marinho raso	Papua Nova Guiné	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>
Kosnik <i>et al.</i> (2009)	gastrópodes	marinho raso	Grande Barreira, Austrália	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>
Krause <i>et al.</i> (2010)	bivalves	marinho raso	Baía de Ubatuba, SP	>10 <sup>3</sup>
Krause <i>et al.</i> (2010)	braquiópodes	marinho raso	Baía de Ubatuba, SP	>10 <sup>3</sup>
Scarponi <i>et al.</i> (2013)	bivalves	marinho	Planície Po, Itália	>10 até >10 <sup>3</sup>
Dexter <i>et al.</i> (2014)	bivalves	marinho raso	Baía de Ubatuba, SP	>10 <sup>3</sup>
Olszewski & Kaufman (2015)	bivalves	lagunar	Copano Bay, EUA	<60
Tomašových <i>et al.</i> (2016)	bivalves	plataforma	Costa da Califórnia	>10 <sup>3</sup>
Dominguez <i>et al.</i> (2016)	bivalves	marinho raso	Sydney Harbour, Austrália	10 <sup>2</sup> até >10 <sup>3</sup>
Ritter <i>et al.</i> (2017; Cap. 3)	bivalves	marinho raso	Plataforma do RS	<15 até >10 <sup>3</sup>
Kowalewski <i>et al.</i> (2018)	bivalves	marinho raso	Bahamas	>10 <sup>3</sup>
Kowalewski <i>et al.</i> (2018)	equinoides	marinho raso	Bahamas	<10

Este tipo de dados também permite estimar a completude do registro fóssil, *i.e.*, a extensão na qual tais coleções de espécimes datados proveem séries temporais contínuas (Kowalewski *et al.*, 1998), em diferentes escalas. Por exemplo, Dexter *et al.* (2014), em um estudo na costa de São Paulo, verificaram que a completude das

associações mortas de moluscos, no Holoceno, era de 66% quando analisada em um intervalo a cada 250 anos (Fig. 5A); e 81% quando analisada a cada 500 anos (Fig. 5B). Contudo, estas análises são dependentes do tamanho amostral (veja Ritter *et al.*, 2017, Capítulo 3).



**Figura 5** – Frequência de distribuição de idades de 275 espécimes do bivalve *Semele casali* Doello-Jurado, 1949 coletados na costa de São Paulo (Dexter *et al.*, 2014). **A)** As barras representam classes de idade de 250 anos. **B)** As barras representam classes de idades de 500 anos. Nota-se que espécimes são numericamente dominantes em idades mais recentes. As figuras foram criadas a partir dos dados suplementares disponibilizados online em Dexter *et al.* (2014).

Como as estimativas de *time-averaging* mostraram-se semelhantes entre grupos taxonômicos morfológicamente similares, como braquiópodes e moluscos (Tab. 1), verificou-se que o ambiente sedimentar pode ser o maior controlador do grau de *time-averaging* em escala local, bem como variações na produtividade e perda de

material esquelético na zona tafonomicamente ativa (**ZTA**, Olszewski, 1999, 2004). As variações do *time-averaging* entre localidades mostraram-se superiores às variações entre os grupos taxonômicos, especialmente entre bivalves e braquiópodes (Krause *et al.*, 2010). Embora seja intuitivo que exista diferenças de preservação entre grupos taxonômicos distintos (e.g., Kowalewski, 1997), apenas recentemente Kowalewski *et al.* (2018) comprovaram que a resolução temporal pode apresentar variações de três ordens de magnitude entre espécimes de moluscos (*Tucetona pectinata* (Gmelin, 1791)) e equinoides (*Leodia sexiesperforata* (Leske, 1778)) em ambiente marinho tropical carbonático, com os equinoides apresentando uma melhor resolução temporal (menor magnitude de *time-averaging*).

Outros estudos relacionados ao *time-averaging* visaram quantificar a taxa de destruição, reciclagem e preservação de remanescentes biológicos no ambiente marinho, já que experimentos geralmente operam em uma amplitude temporal muito pequena. Por exemplo, para duas espécies de bivalves infaunais rasos (*Nuculana taphria* (Dall, 1897) e *Parvilucina tenuisculpta* (Carpenter, 1864)), plataforma continental sul da Califórnia, a taxa de desintegração das conchas é muito intensa inicialmente, mas reduz abruptamente (até 100 vezes menor) após 500 anos de residência na **ZTA** (Tomašových *et al.*, 2014). Como restos de conchas (ou qualquer remanescente biológico refratário) não permanecem todo o tempo no limite superior da **ZTA**, isto é, na interface água-sedimento, a idade da concha não é sinônimo de “o tempo que a concha permaneceu na interface água-sedimento”. Assim, a compreensão mais atual é que algumas conchas permanecem por um determinado tempo em uma zona mais segura da **ZTA**, abaixo do limite de bioturbação ou retrabalhamento físico (zona de sequestro; Olszewski, 2004). A destruição de material biológico e o retrabalhamento biológico e físico diminuem com a profundidade na

coluna sedimentar (Olszewski, 2004). Assim, a idade de conchas mais antigas pode ser interpretada como a extensão do tempo necessário para que aquelas conchas alcançassem esta zona relativamente mais estável em termos de destruição (Olszewski, 1999; Olszewski & Kaufman, 2015). Apesar de os remanescentes bioclásticos estarem predispostos a sofrerem diferentes enviesamentos tafonômicos na **ZTA** de plataformas passivas, com baixa taxa de sedimentação, como (i) normalmente altas taxas de desintegração na **ZTA** (Davies *et al.*, 1989), e (ii) taxa de destruição relativamente baixa na zona de sequestro (Olszewski, 2004), estes restos de bioclastos ainda são uma excelente fonte de informações paleoambientais, especialmente durante o Holoceno (Dexter *et al.*, 2014), especialmente para um campo de pesquisa relativamente novo denominado Paleobiologia da Conservação (veja mais em Kidwell, 2013, 2015, Kosnik & Kowalewski, 2016).

Ainda que diversos estudos já tenham sido realizados sobre *time-averaging*, corroborando que para plataformas internas, invertebrados (moluscos e braquiópodes) permanecem por um período relativamente longo na **ZTA** e espécimes mais recentes sejam numericamente dominantes, mais estudos ainda são imprescindíveis. Por exemplo, a magnitude do *time-averaging* ainda é desconhecida para associações de invertebrados em porções mais profundas das plataformas continentais (>100 m), que ficaram parcialmente expostas durante o Último Máximo Glacial (**UMG**). Embora existam limitações metodológicas quanto aos métodos de datação, a expansão destes estudos para outros grupos e ambientes sedimentares será um desafio nos próximos anos (veja um exemplo para equinodermas em Kosnik *et al.*, 2017). Ademais, estudar a variação do *time-averaging* ao longo da coluna sedimentar também é um ponto importante a ser considerado (Olszewski & Kaufman, 2015; Dominguez *et al.*, 2016).



## Área de Estudo

A área de estudo compreende a plataforma continental do sul do Brasil (**PSB**; Nagai *et al.*, 2014), entre os paralelos 22°S e 34°S (sete até 242 m de profundidade). A **PSB** é considerada uma das maiores plataformas do mundo, cobrindo uma área de aproximadamente  $270 \times 10^3 \text{ km}^2$  (Mahiques *et al.*, 2004; Fig. 6). A **PSB** é classificada como uma bacia do tipo marginal aberta, passiva, assentada sobre a borda continental sul-americana e a crosta oceânica (Villwock & Tomazelli, 1995; Tomazelli & Villwock, 2000; Corrêa *et al.*, 2007).

### *Aspectos geomorfológicos*

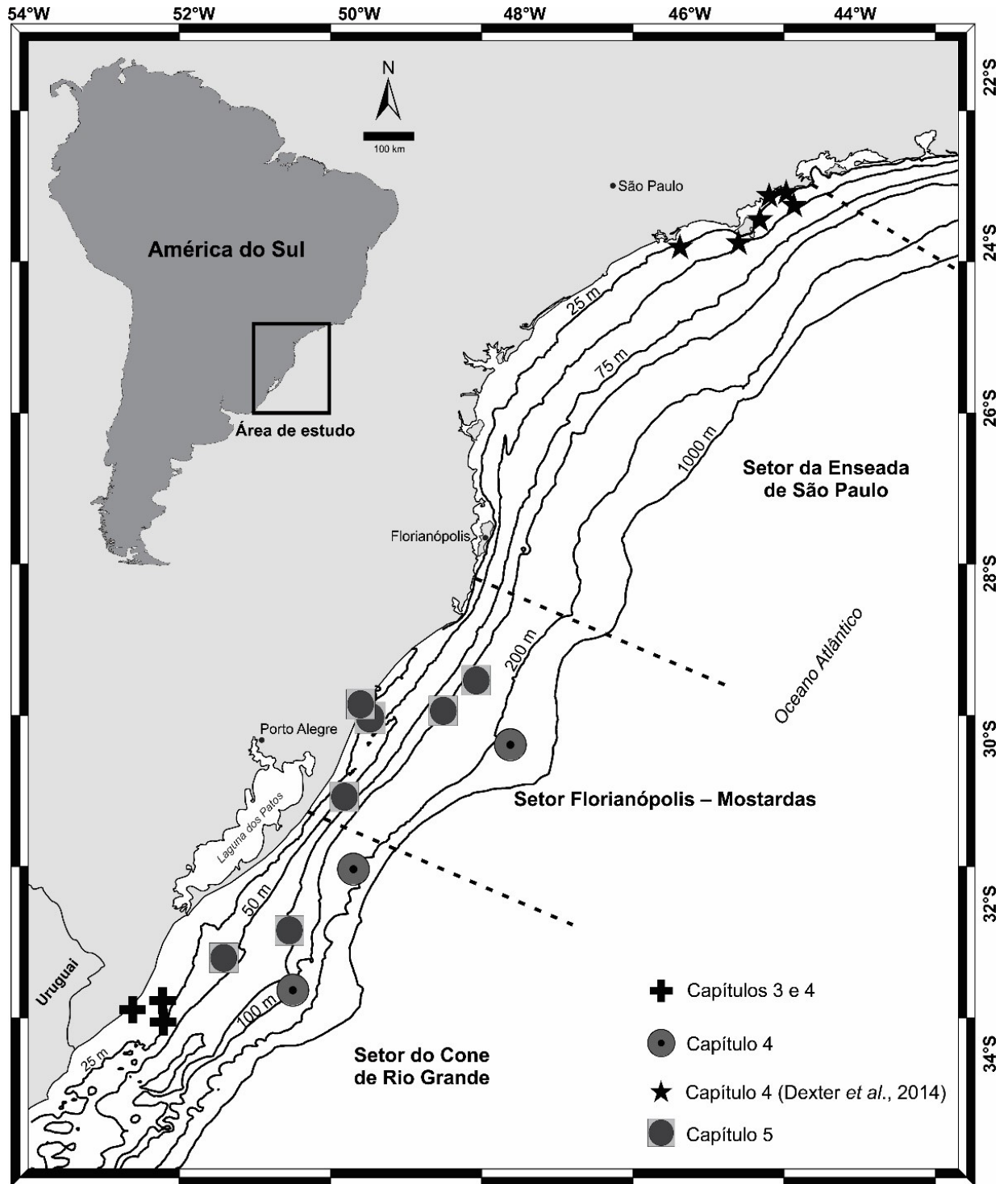
Zembruski (1979) primariamente dividiu morfologicamente a **PSB** em quatro setores: o setor de Cabo Frio-Cabo de São Tomé, o de Embaiamento de São Paulo, o de Florianópolis-Mostardas e o da região do Cone de Rio Grande. As três últimas são compreendidas na presente tese (Fig. 1). Para facilitar a compreensão do leitor, as características da área de estudo serão mais focadas na porção sul da **PSB**, compreendendo os setores Florianópolis-Mostardas e a região do Cone de Rio Grande.

O setor Florianópolis-Mostardas corresponde a uma porção mais convexa tanto da linha de costa quanto das isóbatas. Estas características estão relacionadas ao arco de Ponta Grossa, um alto estrutural que apresentou a maior atividade tectônica principalmente durante o Mesozoico (Nagai *et al.*, 2014). Este setor apresenta elevada regularidade morfológica, com escarpas proeminentes e cinturões lamosos (Mahiques

*et al.*, 2010). Nesta área a plataforma continental estende-se de 100 até 170 km (Zembruski, 1979).

O setor do Cone do Rio Grande, entretanto, constitui a região mais irregular da **PSB**. A plataforma continental estende-se entre 100 e 200 km (Zembruski, 1979). Esta área é caracterizada pela presença de bancos arenosos alongados paralelos à linha de costa, altos topográficos de até 30 m de altura e escarpas proeminentes (>10 m) entre as isóbatas de 110 e 60 m, as quais têm sido interpretadas como indicadores de períodos de estabilização do nível do mar durante o **UMG** e a outro evento há aproximadamente ~11 ka (provavelmente o *Younger Dryas*), respectivamente (Corrêa, 1996). Estas escarpas estão possivelmente associadas à alta taxa de sedimentação oriunda do Rio da Prata durante os períodos citados. A região do Cone de Rio Grande tem recebido uma carga considerável de sedimentos (especialmente silte) nos últimos 14 kyrs, com períodos de alternância de sedimentos mais grosseiros (Razik *et al.*, 2013). De forma geral, a **PSB** apresenta uma taxa de sedimentação nula (*starved-shelf*), devido à ausência de áreas-fontes, sendo primariamente controlada pela remobilização de sedimentos palimpsestos. Porém, é importante destacar que o setor do Cone de Rio Grande possuiu a maior taxa de sedimentação relativa da **PSB**.

Na área de plataforma interna há o predomínio de substratos arenosos, com exceção da região sob influência da desembocadura da Laguna dos Patos, onde existem depósitos lamosos costeiros (Calliari & Fachin 1993). Entre 25 e 40 m de profundidade, ocorrem depósitos calcários biodetríticos e, na plataforma média, os substratos apresentam aumento dos teores de lama (Calliari, 1997). Na plataforma externa predominam substratos lamosos, ocorrendo fácies arenosas e arenosas biodetríticas com restos de esqueletos de corais hermatípicos e substratos consolidados (Martins *et al.*, 1985).



**Figura 6** – Plataforma continental do sul do Brasil (**PSB**) com a localização de todas as amostras utilizadas na presente tese em cada capítulo. A compartimentação da **PSB** em setores é baseada em Zemruscki (1979) e Nagai *et al.* (2014).

Estes depósitos de cascalho biodetrítico, que foram desenvolvidos durante estabilizações pretéritas do nível do mar, já foram estudadas sob o ponto de vista

tafonômico (Erthal, 2012). Pelo padrão alongado das acumulações, elas devem ter sido formadas associadas a antigas linhas de praia, acumuladas em ambientes estuarino-lagunares e marinhos, sendo posteriormente retrabalhadas (Calliari *et al.*, 1994; Caruso, 1999; Martins *et al.*, 2003). A partir de perfis batimétricos, os quais foram correlacionados com perfis ecobatimétricos de 3,5 kHz (Kowsmann *et al.*, 1977), Corrêa (1996) identificou a presença de prováveis terraços marinhos situados, respectivamente, entre as isóbatas de 20-25 m, 32-45 m, 50 m, 60-75 m, 80-90 m, 100-110 m e 120-130 m. Quanto à idade destes terraços, o de 20-25 m apresentou  $\pm 7.500$  anos AP, o terraço de 32-45 m,  $\pm 9.000$  anos AP, o terraço de 50 m,  $\pm 10.000$  anos AP, o terraço de 60-75 m,  $\pm 11.000$  anos AP, o terraço de 80-90 m,  $\pm 14.000$  anos AP, o terraço de 100-110 m,  $\pm 16.000$  anos AP, e por fim o terraço de 120-130 m, ao qual foi atribuída idade de  $\pm 17.500$  anos AP.

A partir destas idades, Corrêa (1996) propôs, em uma síntese, a evolução eustática da porção sul da **PSB**. Segundo o autor, há  $\pm 17.500$  anos AP o nível do mar encontrava-se a  $\sim 130$  m abaixo do nível atual. Nesta etapa, a plataforma estava emersa e sofreu erosão, formando paleocanais associados à drenagem pretérita (Weschenfelder *et al.*, 2014). A partir disto, a evolução da **PSB** foi retrogradante e cada terraço marca níveis de estabilização do nível relativo do mar (Côrrea, 1996; Corrêa *et al.*, 1996), formando bancos arenosos ricos em conchas.

### *Aspectos oceanográficos*

A margem continental brasileira é influenciada por três grandes fluxos de água, a Corrente Norte do Brasil (**CNB**), a Corrente do Brasil (**CB**) e a Corrente das Malvinas (**CM**). As duas primeiras são correntes de água quente, originadas pela bifurcação (na

altura de 5°S) de uma corrente mais ampla, a Corrente Equatorial Sul (**CES**), que por sua vez é alimentada pela Corrente de Benguela. Todo o litoral ao norte do Cabo de São Roque (~5°30'S) é margeado pela **CNB**, mais intensa (até 1,2 m/s), que flui na direção noroeste para o Caribe, com águas bem oxigenadas e bastante salinas (28,8 a 37), e com temperatura de 27°C a 28,7°C (Peterson & Stramma, 1991). A **CB** transporta água quente, flui no sentido Norte-Sul (a partir de 10°S), paralela à linha de costa do Brasil, até a latitude aproximada de 35°S (Martins, 1984). A porção sul da margem atlântica da América do Sul é reconhecida como uma das zonas mais produtivas e energéticas do mundo, devido ao encontro da **CB** com a **CM**, formando a zona de confluência Brasil-Malvinas (**CBM**) (Franco-Fraguas *et al.*, 2014). Dependendo do regime de ventos, a **CBM** pode ocorrer próximo a 39°S no inverno e em latitudes mais baixas no verão (~36°S) (Schmid & Garzoli, 2009).

Em termos mais locais, a porção sul da **PSB** é dominada pela confluência de duas principais correntes oceânicas. A plataforma externa é dominada pela corrente do Brasil, caracterizada por águas tropicais relativamente quentes (>22,7°C) e salinas (>36,76). Na plataforma interna, por outro lado, duas principais massas d'água (salinidades entre 26 a 36) podem ser distinguidas: a pluma do rio da Prata (e da Laguna dos Patos, com menor intensidade), e a água plataformal subtropical. Estas massas apresentam uma variação sazonal de temperatura, com valores variando entre 10-21°C no inverno a 15-26°C no verão (Möller *et al.*, 2008). Durante o inverno, não obstante, estas massas d'água são transportadas para setores mais ao norte da **PSB** através da Corrente costeira brasileira (Souza & Robinson, 2004).

## OBJETIVOS

A carência de estudos sobre *time-averaging* em ambientes subtropicais, e em latitudes mais elevadas, foi uma das lacunas identificadas que esta tese visa preencher, mesmo que parcialmente. Além disto, a **PSB**, no seu setor norte, foi essencial para trabalhos sobre *time-averaging*, possuindo, assim, uma base de dados numericamente disponível para comparação (e.g., Dexter *et al.*, 2014). Trabalhos prévios na porção sul da **PSB** também motivaram esta tese, os quais relataram a existência de conchas com idades superiores a 30 ka em sedimentos rasos (Figueiredo, 1975), bem como a identificação de um padrão de preservação de moluscos bivalves com a profundidade (Erthal, 2012).

Esta tese visa, portanto, estimar a magnitude do *time-averaging* ao longo de gradientes espaciais com base em associações de bivalves da **PSB**, considerada um laboratório natural para estudos tafonômicos atualísticos (Capítulo 2). Especificadamente, objetiva responder as seguintes questões: (i) qual é a estimativa de *time-averaging* em associações marinhas rasas da **PSB**? (Capítulo 3); (ii) a resolução temporal destas associações rasas varia com a escala espacial? (Capítulo 3); (iii) qual é o padrão do *time-averaging* em associações marinhas ao longo de um amplo gradiente batimétrico (<10 até >240 m) ao longo da **PSB**? (Capítulo 4); (iv) qual é a contribuição quantitativa da profundidade no grau de *time-averaging*? (Capítulo 4); (v) quais as implicações dos resultados para a interpretação paleoambiental do registro fóssil, no que tange à dinâmica de formação de uma associação fóssil (Capítulos 3, 4 e 5), bem como se este sinal fica preservado em associações fósseis? (Capítulo 5).

## REFERÊNCIAS

- Agostini, V.A.; Ritter, M.N.; Macedo, A.J.; Muxagata, E. & Erthal, F. 2017. What determines sclerobiont colonization on marine mollusk shells? *PLoS ONE*, **12**:e0184745.
- Allen, P.A.; Kosnik, M.A. & Kaufman, D. 2013. Characterizing the dynamics of amino acid racemization using time-dependent reaction kinetics: a Bayesian approach to fitting age-calibration models. *Quaternary Geochronology*, **18**:63–77.
- Anderson, L.C.; Sen Gupta, B.K.; McBride, R.A. & Byrnes, M.R. 1997. Reduced seasonality of Holocene climate and pervasive mixing of Holocene marine section: Northeastern Gulf of Mexico shelf. *Geology*, **25**:127–130.
- Argast, S.; Farlow, J.O.; Gabet, R.M. & Brinkman, D.L. 1987. Transport-induced abrasion of fossil reptilian teeth: implications for the existence of Tertiary dinosaurs in Hell Creek Formation, Montana. *Geology*, **15**:927–930.
- Barbour-Wood, S.L.; Krause, Jr., R.A.; Kowalewski, M.; Wehmiller, J. & Simões, M. 2006. Aspartic acid racemization dating of Holocene brachiopods and bivalves from the southern Brazilian shelf, South Atlantic. *Quaternary Research*, **66**:323–331.
- Calliari, L.J. 1997. Geomorphological settings. In: U. Seeliger; C. Odebrecht & J. Castello (eds.) *Subtropical convergence marine ecosystem. The coast and the sea in the warm temperate southwestern Atlantic*, Springer Verlag, p. 91–94.
- Calliari, L.J.; Esteves, L.S.; Oliveira, C.P.L.; Tozzi, H.A.M.; Silva, R.P. & Cardoso, J.N. 1994. Padrões sonográficos e sedimentológicos de um afloramento de *beachrock* na plataforma interna do Rio Grande do Sul (COMEMIR/OSNLR). *Notas Técnicas*, **7**:27–32.

- Calliari, L.J., & Fachin, S. 1993. Laguna dos Patos. Influência nos depósitos lamíticos costeiros. *Pesquisas*, **20**:57–69.
- Carroll, M.; Kowalewski, M.; Simões, M.G. & Goodfriend, G.A. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology*, **29**:381–402.
- Caruso Jr., F. 1999. Shell deposits in the Santa Catarina coastal area, southern region of Brazil. *In*: L.R. Martins & C.I. Santana (eds.) *Non-living resources of the Southern Brazilian Coastal Zone and Continental Margin*, IOC-UNESCO, OSNLR, SERG, p. 69–79.
- Corrêa, I.C.S. 1996. Les variations du niveau de la mer durant les derniers 17.500 ans BP: l'exemple de la plate-forme continentale du Rio Grande do Sul. *Marine Geology*, **130**:163–178.
- Corrêa, I.C.S.; Martins, L.R.; Ketzer, J.M.M. & Elias, A.R.D. 1996. Evolução sedimentológica e paleogeográfica da plataforma continental Sul e Sudeste do Brasil. *Notas Técnicas*, **9**:51–61.
- Corrêa, I.C.S.; Toldo Jr., E.E.; Weschenfelder, J.; Baitelli, R.; Ayup-Zouain, R.N.; Dehnhardt, B.A. & Martins, L.R.S. 2007. Plataforma e talude continental do Rio Grande do Sul: síntese dos conhecimentos. *In*: R. Iannuzzi & J.C. Frantz (eds.) *50 Anos de Geologia, Contribuições, Comunicações e Identidade*, p. 341–354.
- Davies, D.J.; Powell, E.N.; Stanton, R.J. 1989. Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation: a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the seafloor? *Lethaia*, **22**:207–212.
- Demarchi, B. & Collins, M. 2015. Amino acid racemization dating. *In*: W. Rink & W. Thompson (eds.) *Encyclopedia of Scientific Dating Methods*, Springer Netherlands, p. 1–22.



- Dexter, T.A.; Kaufman, D.S.; Krause, R.A. Jr.; Barbour Wood, S.L.; Simões, M.G.; Huntley, J.W.; Yanes, Y.; Romanek, C.S. & Kowalewski, M. 2014. A continuous multi-millennial record of surficial bivalve mollusk shells from the São Paulo Bight, Brazilian shelf. *Quaternary Research*, **81**:274–283.
- Dominguez, J.G.; Kosnik, M.A.; Allen, A.P.; Hua, Q.; Jacob, D.E.; Kaufman, D.S. & Whitacre, K. 2016. Time-averaging and stratigraphic resolution in death assemblages and Holocene deposits: Sydney Harbour's molluscan record. *Palaios*, **31**:563–574.
- Edinger, E.N.; Burr, G.S.; Pandolfi, J.M. & Ortiz, J.C. 2007. Age accuracy and resolution of Quaternary corals used as proxies for sea level. *Earth and Planetary Science Letters*, **253**:37–49.
- Erthal, F. 2012. *Assinaturas tafonômicas em bivalves marinhos recentes na costa do Brasil e seu significado paleoambiental*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 212 f.
- Erthal, F. 2017. Estatística multivariada em Tafonomia (Atualística). In: R.S. Horodyski & F. Erthal (eds.) *Tafonomia: métodos, processos e aplicações*, CRV, p. 81–113.
- Erthal, F. & Ritter, M.N. 2017. Tafonomia Atualística: conceitos e aplicações. In: R.S. Horodyski & F. Erthal (eds.) *Tafonomia: métodos, processos e aplicações*, CRV, p. 29–79.
- Figueiredo, A.G. 1975. *Geologia dos depósitos calcários biodetríticos da Plataforma Continental do Rio Grande do Sul*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 72 p.
- Flessa, K.W. 1998. Well-traveled cockles: shell transport during the Holocene transgression of the southern North Sea. *Geology*, **26**:187–190.

- Flessa, K.W.; Cutler, A.H. & Meldahl, K.H. 1993. Time and taphonomy: quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, **19**:266–286.
- Flessa, K.L. & Kowalewski, M. 1994. Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimates from the radiocarbon literature. *Lethaia*, **27**:153–165.
- Franco-Fraguas, P.; Burone, L.; Mahiques, M.; Ortega, L.; Urien, C.; Muñoz, A.; López, G.; Marín, Y.; Carranza, A.; Lahuerta, N. & Mello, C. 2014. Hydrodynamic and geomorphological controls on surface sedimentation at the Subtropical Shelf Front/Brazil–Malvinas Confluence transition off Uruguay (Southwestern Atlantic Continental Margin). *Marine Geology*, **349**:24–36.
- Goodfriend, G.A. & Stanley, D.J. 1996. Reworking and discontinuities in Holocene sedimentation in the Nile Delta: documentation from amino acid racemization and stable isotopes in mollusk shells. *Marine Geology*, **129**:271–283.
- Hendy, E.J.; Tomiak, P.J.; Collins, M.J.; Hellstrom, J.; Tudhope, A.W.; Lough, J.M. & Penkham, K.E.H. 2012. Assessing amino acid racemization variability in coral intra-crystalline protein for geochronological applications. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **86**:338–353.
- Hunt, G. 2004. Phenotypic variation in fossil samples: modeling the consequences of time-averaging. *Paleobiology*, **30**:426–443
- Kaufman, D.S. 2015. Amino acid racemization, marine sediments. *In*: W. Rink & W. Thompson (eds.) *Encyclopedia of Scientific Dating Methods*, Springer Netherlands, p. 1–4.
- Kaufman, D.S.; Cooper, K.; Behl, R.; Billups, K.; Bright, J.; Gardner, K.; Hearty, P.; Jakobsson, M.; Mendes, I.; O'Leary, M.; Polyak, L.; Rasmussen, T.; Rosa, F. &

- Schmidt, M. 2013. Amino acid racemization in mono-specific foraminifera from Quaternary deep-sea sediments. *Quaternary Geochronology*, **16**:50–61.
- Kidwell, S.M. 2013. Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: building a taphonomic foundation for conservation paleobiology. *Palaeontology*, **56**:487–522.
- Kidwell, S.M.; Best, M.M. & Kaufman, D.S. 2005. Taphonomic trade-offs in tropical marine death assemblages: differential time averaging, shell loss, and probable bias in siliciclastic vs. carbonate facies. *Geology*, **33**:729–732.
- Klompaker, A.A.; Kowalewski, M.; Huntley, J.W. & Finnegan, S. 2017. Increase in predator-prey size ratios throughout the Phanerozoic history of marine ecosystems. *Science*, **356**:1178–1180.
- Kosnik, M.A.; Hua, Q.; Jacobsen, G.E.; Kaufman, D.S. & Wüst, R.A. 2007. Sediment mixing and stratigraphic disorder revealed by the age-structure of *Tellina* shells in Great Barrier Reef sediment. *Geology*, **35**:811–814.
- Kosnik, M.A.; Hua, Q.; Kaufman, D.S.; Kowalewski, M. & Whitacre, K. 2017. Radiocarbon-calibrated amino acid racemization ages from Holocene sand dollars (*Peronella peronii*). *Quaternary Geochronology*, **39**:174–188.
- Kosnik, M.A.; Hua, Q.; Kaufman, D.S. & Wust, R.A. 2009. Taphonomic bias and time-averaging in tropical molluscan death assemblages: differential shell half-lives in Great Barrier Reef sediment. *Paleobiology*, **35**:565–586.
- Kosnik, M.A.; Kaufman, D.S. & Hua, Q. 2013. Radiocarbon-calibrated multiple aminoacid geochronology of Holocene molluscs from Bramble and Rib Reefs (Great Barrier Reef, Australia). *Quaternary Geochronology*, **16**:73–86.
- Kosnik, M.A. & Kowalewski, M. 2016. Understanding modern extinctions in marine ecosystems: the role of palaeoecological data. *Biology Letters*, **12**:20150951.

- Kowalewski, M. 1996. Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. *The Journal of Geology*, **104**:317–326.
- Kowalewski, M. 1997. The reciprocal taphonomic model. *Lethaia*, **30**:86–88.
- Kowalewski, M. 1999. Actuopaleontology: the strength of its limitations. *Acta Palaeontologica Polonica*, **44**:452–454.
- Kowalewski, M. & Bambach, R.K. 2003. The limits of paleontological resolution. In: P.J. Harries (ed.) *Approaches in high-resolution stratigraphic paleontology*, New York, Springer, p. 1–48 (Topics in Geobiology 21).
- Kowalewski, M.; Casebolt, S.; Hua, Q.; Whitacre, K.E.; Kaufman, D.S. & Kosnik, M.A. 2018. One fossil record, multiple time resolutions: disparate time-averaging of echinoids and mollusks on a Holocene carbonate platform. *Geology*, **46**:51–54.
- Kowalewski, M.; Goodfriend, G.A. & Flessa, K.L. 1998. High resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time-averaging. *Paleobiology*, **24**:287–304.
- Kowalewski, M. & Novack-Gottshall, P. 2010. Resampling methods in Paleontology. In: J. Alroy & G. Hunt (eds.) *Quantitative methods in Paleobiology*, Boulder, The Paleontological Society, p. 19–54 (Papers 16).
- Kowalewski, M.; Serrano, G.E.A.; Flessa, K.W. & Goodfriend, G.A. 2000. Dead delta's former productivity: two trillion shells at the mouth of the Colorado River. *Geology*, **28**:1059–1062.
- Kowsmann, R.O.; Costa, M.P.A.; Vicalvi, M.A.; Coutinho, M.G.M. & Gambôa, L.A.P. 1977. Modelo da sedimentação holocênica na plataforma continental sul brasileira. *Série Projeto REMAC*, **2**:7–26.
- Krause, R.A.; Barbour, S.L.; Kowalewski, M.; Kaufman, D.S.; Romanek, C.S.; Simões, M.G. & Wehmiller, J.F. 2010. Quantitative comparisons and models of time-

- averaging in bivalve and brachiopod shell accumulations. *Paleobiology*, **36**:428–452.
- Mahiques, M.M. & Sousa, S.H.M.; Furtado, V.V.; Tessler, M.G.; Toledo, F.A.L.; Burone, L.; Figueira, R.C.L.; Klein, D.A.; Martins, C.C. & Alves, D.P.V. 2010. The Southern Brazilian Shelf: general characteristics, Quaternary evolution and sediment distribution. *Brazilian Journal of Oceanography*, **58**:25–34.
- Mahiques, M.M.; Tessler, M.G.; Ciotti, A.M.; Silveira, I.C.A.S.; Souza, S.H.M.; Figueira, R.C.L. & Tassinari, C.C.G. 2004. Hydrodynamically-driven patterns of recent sedimentation in the shelf and upper slope off southeast Brazil. *Continental Shelf Research*, **24**:1685–1697.
- Manley, W.F.; Miller, G.H. & Czywczynski, J. 2000. Kinetics of aspartic acid racemization in *Mya* and *Hiattella*: modeling age and paleotemperature of highlatitude Quaternary mollusks. In: G.A. Goodfriend; M.J. Collins; M.L. Fogel; S.A. Macko & J.F. Wehmiller (eds.) *Perspectives in amino acid and protein geochemistry*, Oxford University Press, p. 202–218.
- Martins, I.R. 1984. Modelo sedimentar do cone de Rio Grande. *Pesquisas*, **16**:91–189.
- Martins, L.R.; Martins, I.R. & Corrêa, I.C.S. 1985. Aspectos sedimentares da plataforma externa e talude superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas*, **17**:68–90.
- Martins, L.R.; Martins, I.R. & Urien, C.M. 2003. Aspectos sedimentares da plataforma continental na área de influência do Rio de La Plata. *Gravel*, **1**:68–80.
- Martin, R.E.; Wehmiller, J.F.; Harris, M.S. & Liddell, W.D. 1996. Comparative taphonomy of bivalves and foraminifera from Holocene tidal flat sediments, Bahia la Choya, Sonora, Mexico (Northern Gulf of California): taphonomic grades and temporal resolution. *Paleobiology*, **22**:80–90.

- McMenamin, M.A.S. 2016. *Dynamic Paleontology using quantification and other tools to decipher the history of life*. Switzerland, Springer, 251 p.
- Meldahl, K.H.; Flessa, K.W. & Cutler A.H. 1997. Time-averaging and postmortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: quantitative comparisons among Holocene environments. *Paleobiology*, **23**:207–229.
- Mitterer, R.M. & Kriausakul, N. 1989. Calculation of amino acid racemization ages based on apparent parabolic kinetics. *Quaternary Science Reviews*, **8**:353–357.
- Möller, O.O.; Piola, A.R.; Freitas, A.C. & Campos, E.J.D. 2008. The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. *Continental Shelf Research*, **28**:1607–1624.
- Nagai, R.H.; Sousa, S.H.M. & Mahiques, M.M. 2014. The southern Brazilian shelf. In: F.L. Chiocci & A.R. Chivas (eds.) *Continental Shelves of the World: their Evolution During the Last Glacio-Eustatic Cycle*, Boulder, The Geological Society of America, p. 305–313 (Memoirs 41)
- Olszewski, T.D. 1999. Taking advantage of time-averaging. *Paleobiology*, **25**:226–238.
- Olszewski, T.D. 2004. Modeling the influence of taphonomic destruction, reworking, and burial on time-averaging in fossil accumulations. *Palaaios*, **19**:39–50.
- Olszewski, T.D. & Kaufman, D.S. 2015. Tracing burial history and sediment recycling in a shallow estuarine setting (Copano bay, Texas) using postmortem ages of the bivalve *Mulinia lateralis*. *Palaaios*, **30**:224–237.
- Peterson, R.G. & Stramma, L. 1991. Upper-level circulation in the South Atlantic. *Progress in Oceanography*, **26**:1–73.

- Razik, S.; Chiessi, C.M.; Romero, O.E. & Dobeneck, T. 2013. Interaction of the South American Monsoon System and the Southern Westerly Wind Belt during the last 14 kyr. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **374**:28–40.
- Rodland, D.L.; Kowalewski, M.; Simões, M.G. & Carroll, M. 2004. Colonization of a “Lost World”: encrustation patterns in modern subtropical brachiopod assemblages. *Palaios*, **19**:381–395.
- R Development Core Team, 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, R Foundation for Statistical Computing ([www.R-project.org](http://www.R-project.org)) [October 2017].
- Ritter, M.N. & Erthal, F. 2016. *Time-averaging* e suas implicações para o registro fóssil marinho. *Terrae Didática*, **12**:81–103.
- Ritter, M.N.; Erthal, F.; Kosnik, M.A.; Coimbra, J.C. & Kaufman, D.S. 2017. Spatial variation in the temporal resolution of subtropical shallow-water molluscan death assemblages. *Palaios*, **32**:572–583.
- Ritter, M.N.; Francischini, H.; Kuhn, L.A.; Luz, N.C.; Michels, F.H.; Morais, A.L.M.; Paim, P.A.V.; Xavier, P.L.A. & De Francesco, C.G. 2016. El sesgo del operador en la replicabilidad de los estudios tafonómicos comparativos. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **19**:449–464.
- Scarponi, D.; Kaufman, D.S.; Amorosi, A. & Kowalewski, M. 2013. Sequence stratigraphy and the resolution of the fossil record. *Geology*, **41**:239–242.
- Sepkoski, D. 2012. *Rereading the fossil record. The growth of Paleobiology as an evolutionary discipline*. Chicago, The University of Chicago Press, 440 p.
- Schmid, C & Garzoli, S.L. 2009. New observations of the spreading and variability of the Antarctic intermediate water in the Atlantic. *Journal of Marine Research*, **67**:815–843.

- Souza, R.B. & Robinson, I.S. 2004. Lagrangian and satellite observations of the Brazilian Coastal Current. *Continental Shelf Research*, **24**:241–262.
- Tomašových, A. & Kidwell, S.M. 2010. Predicting the effects of increasing temporal scale on species composition, diversity, and rank-abundance distributions. *Paleobiology*, **36**:672–695.
- Tomašových, A.; Kidwell, S.M. & Barber, R.F. 2016. Inferring skeletal production from time-averaged assemblages: skeletal loss pulls the timing of production pulses towards modern period. *Paleobiology*, **42**:54–76.
- Tomašových, A.; Kidwell, S.M.; Barber, R.F. & Kaufman, D.S. 2014. Long-term accumulation of carbonate shells reflects a 100-fold drop in loss rate. *Geology*, **42**:819–822.
- Tomazelli, L.J. & Villwock, J.A. 2000. O Cenozóico no Rio Grande do Sul: Geologia da Planície Costeira. In: M. Holz & L.F. De Ros (eds.) *Geologia do Rio Grande do Sul*, CIGO/UFRGS, p. 375–406.
- Villwock, J.A. & Tomazelli, L.J. 1995. Geologia costeira do Rio Grande do Sul. *Notas Técnicas*, **8**:1–45.
- Walker, K.R. & Bambach, R.K. 1971. The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time-averaged communities. *Geological Society of America Annual Meeting Program with Abstracts*, **3**:783–784.
- Wehmiller, J.F. 2015. Amino acid. In: W. Rink & W. Thompson (eds.) *Encyclopedia of Scientific Dating Methods*, Springer Netherlands, p. 1–2.
- Wehmiller, J.F.; York, L.L. & Bart, M.L. 1995. Amino acid racemization geochronology of reworked Quaternary mollusks on U.S. Atlantic coast beaches: implications for chronostratigraphy, taphonomy, and coastal sediment transport. *Marine Geology*, **124**:303–337.



Weschenfelder, J.; Baitelli, R.; Corrêa, I.C.S.; Bortolin, E.C. & Santos, C.B. 2014.

Quaternary incised valleys in Southern Brazil coastal zone. *Journal of South American Earth Sciences*, **55**:83–93.

Zembruski, S.G. 1979. Geomorfologia da margem continental sul brasileira e das

bacias oceânicas adjacentes. *In*: H.A.F. Chaves (ed.) *Geomorfologia da margem continental brasileira e das bacias oceânicas adjacentes*, Rio de Janeiro, PETROBRAS, ENPES, DINTEP, p. 129–177 (Projeto REMAC Series 7).

## CAPÍTULO 2

[*Spotlight* – Editorial comentado]

PALAIOS, 2016, v. 31, p. 20–24

<https://doi.org/10.2110/palo.2015.065>

Submetido em 28 de agosto de 2015

Aceito em 06 de dezembro de 2015



Capa: Praia do Cassino, RS, Brasil  
Foto: cortesia de Vanessa Agostini ©

\*Devido às restrições de copyright, o manuscrito não pode ser publicado online. Contudo, o arquivo completo pode ser acessado através do seu *Digital Object Identification (DOI)*: <https://doi.org/10.2110/palo.2015.065>

# CAPÍTULO 3

[Manuscrito publicado]

PALAIOS, 2017, v. 32, p. 572–583

<https://doi.org/10.2110/palo.2017.003>

Submetido em 10 de janeiro de 2017

Aceito em 13 de julho de 2017

Dados disponíveis no Apêndice 1

*Scripts* do R disponíveis no Apêndice 4



Capa: Praia do Concheiros, RS, Brasil

Foto: Matias Ritter ©

\*Devido às restrições de copyright, o manuscrito não pode ser publicado online. Contudo, o arquivo completo pode ser acessado através do seu *Digital Object Identification (DOI)*: <https://doi.org/10.2110/palo.2017.003>

# CAPÍTULO 4

[Manuscrito submetido]

*Geology*

Submetido em 30 de janeiro de 2018

Dados suplementares disponíveis no Apêndice 2

*Scripts* do R disponíveis no Apêndice 4

**COMPROVANTE DE SUBMISSÃO DO MANUSCRITO\* À GEOLOGY**

Matias do Nascimento Ritter &lt;mnritter@gmail.com&gt;

---

**A manuscript number has been assigned to Onshore-offshore trends in the temporal resolution of the fossil record: insights from the Brazilian shelf and uppermost continental slope - [EMID:cd8a751b566e700f]**

1 message

---

**Journal Geology** <em@editorialmanager.com>  
Reply-To: Journal Geology <geology@geosociety.org>  
To: Matias do Nascimento Ritter <mnritter@gmail.com>

Tue, Jan 30, 2018 at 8:58 PM

Dear Mr. Ritter ,

Your submission entitled " Onshore-offshore trends in the temporal resolution of the fossil record: insights from the Brazilian shelf and uppermost continental slope " has been assigned the following manuscript number: G40114 .

You will be able to check on the progress of your paper by logging on to Editorial Manager.  
The URL is <https://geology.editorialmanager.com/> .

Thank you for submitting your work to GEOLOGY.

Kind regards,

Geology Staff

\*O manuscrito na presente versão foi diagramado visando facilitar sua leitura, com figuras e tabelas posicionadas posteriormente a sua chamada no texto.

# Onshore-offshore trends in the temporal resolution of the fossil record: insights from the Brazilian shelf and uppermost continental slope

**Matias do Nascimento Ritter<sup>1\*</sup>, Fernando Erthal<sup>2</sup>, Matthew A. Kosnik<sup>3</sup>, Michal Kowalewski<sup>4</sup>, Darrell S. Kaufman<sup>5</sup> and João Carlos Coimbra<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, CEP 91501-970, CP. 15001, Brazil.

<sup>2</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, CEP 91501-970, CP. 15001, Brazil.

<sup>3</sup>Department of Biological Sciences, Macquarie University, New South Wales 2109, Australia (ORCID: 0000-0001-5380-7041).

<sup>4</sup>Florida Museum of Natural History, University of Florida, 1659 Museum Road, Gainesville, FL 32611, USA.

<sup>5</sup>School of Earth Sciences and Environmental Sustainability, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona, 86011-4099, USA.

## ABSTRACT

Surficial shell accumulations from shallow marine settings are typically time-averaged over centennial-to-millennial time scales and dominated by specimens that died in the most recent centuries. Consequently, these age distributions tend to be strongly skewed; however, age distributions of shells from outer shelf and uppermost continental slope settings remain largely unexplored. Using numerical dates for individual shells, we compare age-distributions from multiple sites distributed along an onshore-offshore transect, from the shallow southern Brazilian shelf to the outer shelf and uppermost continental slope (depth range: 7 m to 242 m). These results indicate that the scale of time-averaging, estimated as the inter-quartile range [IQR] of shell ages, is comparable across the entire depositional profile. In contrast, shapes and median ages of the age distributions vary predictably along the onshore-offshore gradient. On the inner shelf age distributions are strongly right-skewed and dominated by shells from most recent millennia (median age range: 0.21 – 2.82 kyr). In contrast, on the outer shelf and the uppermost continental slope, age distributions are symmetrical to left-skewed and dominated by shells that died during the Last Glacial Maximum (median age range: 15.56 – 18.07 kyr). The onshore-offshore trends – increased median age, decreased skewness, yet the invariant scale of time-averaging – likely reflect changing sea-level and elevated bioproductivity in shallow water settings. These results suggest that on a passive continental margin subject to rapid high-amplitude eustatic changes, the magnitude of time-averaging of shell assemblages can be conserved along onshore-offshore depositional profile, while median shell ages and shapes of age distributions may vary significantly and predictably.

**Keywords:** Taphonomy, depth gradient, time-averaging, Bivalvia, sea-level change.

## INTRODUCTION

The temporal resolution of a fossil assemblage influences the informative value of paleontological data (e.g., Walker and Bambach, 1971; Kidwell and Bosence, 1991; Kowalewski, 1996; Kidwell, 2013). Quantitative estimates of time averaging have been mainly derived by dating mollusk shells from modern shallow-water marine settings (but see Krause et al., 2010; Terry and Novak, 2015; Tomašových et al., 2016; Kowalewski et al., 2018). In shallow marine environments age-frequency distributions (AFDs) of surficial shell accumulations are right-skewed and younger specimens tend to dominate, while pre-Holocene specimens tend to be rare or absent (based on mollusk [e.g. Dexter et al., 2014; Tomašových et al., 2016], brachiopod [e.g. Krause et al., 2010], and foraminiferal death assemblages [Martin et al., 1996]). However, the right-skewed, leptokurtic age-frequency distributions may be less common below the depositional surface, reflecting multiple processes that affect shell accumulations during transition from surface to subsurface (Scarponi et al., 2013; Kosnik et al., 2015; Terry and Novak, 2015). Numerical estimates of time-averaging have also been used to understand how the temporal resolution of the Late Quaternary marine fossil record varies at fine spatial scales (Dominguez et al., 2016; Ritter et al., 2017), during transgressive-regressive succession (Scarponi et al., 2013), and as a function of down-core stratigraphic mixing (Kosnik et al., 2015; Dominguez et al., 2016).

Despite numerous dating studies published so far, we lack regional-scale case studies that examine variation in time-averaging along onshore-offshore gradients. Similarly, estimates of time-averaging from deep water, offshore setting (> 100m water depth) are virtually absent, except one site reported off the coast of California (Tomašových et al., 2016). Here we estimate time-averaging along an onshore-offshore transect from shallow inner shelf to deep uppermost continental slope marine settings using individually dated bivalve shells collected from the Southern Brazilian Shelf (SBS). As many present-day



shelves, SBS represents a sediment-starved shelf which experienced substantial sea level rise since the Last Glacial Maximum (LGM; ca. 26.5–19 ka; Clark et al., 2009) and thus provides a useful empirical system for assessing variation in time-averaging along an onshore-offshore depositional profile.

## STUDY AREA AND METHODS

The SBS is a subtropical passive margin and represents one of the widest shelves in the world, varying in width from 100 to 160 km (Fig1. DR1; GSA Data Repository<sup>1</sup>). The shelf break, located at water depths between 140 and 180 m, is characterized by the presence of elongated sandbanks, topographical heights up to 30 m, which have been associated with periods of stable sea-level during the LGM (Corrêa, 1996). The present-day continental shelf surface has been interpreted as a subaerial coastal plain developed prior to the LGM and dissected by fluvial channels before the onset of the postglacial transgressive events (Weschenfelder et al., 2014).

Eight-six right valves of the deep infaunal bivalve *Nuculana larranagai* Klappenbach and Scarabino 1969 were dated in this study (Fig. 2 DR1). *N. larranagai* is a small (<6 mm), thin-shelled, deposit feeding bivalve that inhabits soft sediments (mud and sand with high organic content) at water depths between 70 and 100 m (Klappenbach and Scarabino, 1969). The shells were recovered from sediment samples collected from water depths of 100 (n=25), 160 (n=31) and 242 m (n=30). Shells were sampled from the top 10 cm of sediment collected using a box cores during the REVIZEE oceanographic project (Living Resources of the Brazilian Economic Exclusive Zone; Amaral and Rossi-Wongtschowski, 2004) (22°S up to 34°30'S), between April 4th and 15th, 1998.

Individual shells were dated using <sup>14</sup>C-calibrated amino acid racemization (AAR). Right valves were prepared for amino acid analysis at Northern Arizona University according

to the standard procedure (Wehmiller and Miller, 2000). The chromatographic instrumentation and procedure used to separate amino acid enantiomers were described by Kaufman and Manley (1998). D/L values for all amino acids are reported in Appendix DR1. Of the 86 *Nuculana* shells analyzed by AAR, 23 were dated using carbonate target AMS at the Keck Carbon Cycle Accelerator Mass Spectrometry Facility at the University of California–Irvine (Bush et al., 2013) (Appendix DR1). Radiocarbon ages were calibrated to calendar years using the database marine14 (Reimer et al., 2013). A regional marine reservoir correction of ( $\Delta R$ )  $33 \pm 24$  yr was used based on Angulo et al. (2005). Forty AAR age models were fit using Bayesian model fitting procedures implemented using updated versions of the analytical scripts published by Allen et al. (2013). We also used Bayesian model fitting to recalibrate two AAR bivalve datasets (*Semele casali* Doello-Jurado, 1949) from the northern portion of the SBS (Fig. DR1) (Barbour Wood et al., 2006; Krause et al., 2010; and Dexter et al., 2014;  $n = 275$ ), and Ritter et al. (2017) dataset ( $n = 60$ ) (Appendix DR2). The recalibrated dates combined from multiple studies made it possible for us to compare time-averaging estimates along the onshore-offshore SBS bathymetric gradient: from 7 m to 242 m water depth.

The time-averaging estimates are based on empirical posterior distributions (Allen et al. 2013). The approach partitions the observed dispersion into two components: (1) age-estimation error ( $IQR_{AER}$ ) estimated as the median IQR of the specimen posterior ages, and (2) total age variability ( $IQR_{TAV}$ ) estimated as the IQR of the combined assemblage-level calibrated posterior age. The corrected posterior estimate ( $IQR_{CPE} = IQR_{TAV} - IQR_{AER}$ ) based on those two measures represents a time-averaging estimate that accounts for dating uncertainty. R (programming language; R Core Team, 2017) scripts implementing the analyses and to produce the figures are provided in Appendix DR3.

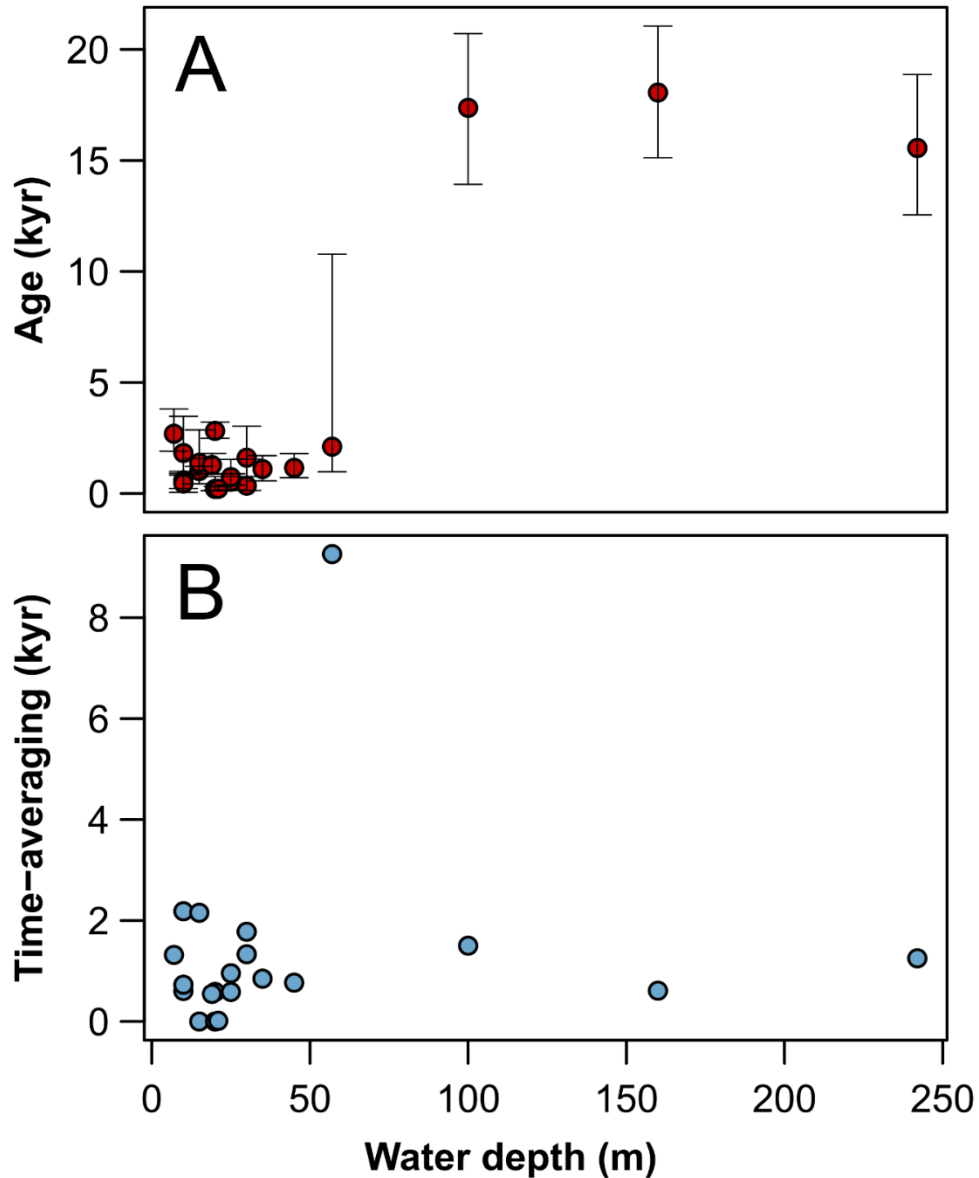
## RESULTS

Median shell ages differ dramatically between proximal and distal sites (Fig. 1A): the offshore deep water sites are dominated by late Pleistocene shells, whereas the shallow-water sites are dominated by mid-to-late Holocene shells. In contrast, the dispersion of age distributions (i.e., the scale of time-averaging measured using  $IQR_{CPE}$  metric) appears largely invariant to water depth and location along the depositional profile (Fig. 1B; Table 1).

However, time-averaging ( $IQR_{CPE}$ ) is more variable among shallow sites relative to deep water sites (Fig. 1B).

**Table 1** — Summary of age and time-averaging estimates by site. Age-estimation error ( $IQR_{AER}$ ) estimated as the median IQR of the specimen posterior ages, and the total age variability ( $IQR_{TAV}$ ) estimated as the median IQR of the combined assemblage-level calibrated posterior age. The corrected posterior estimate ( $IQR_{CPE}$ ) based on those two measures represents a time-averaging estimate that accounts for dating uncertainty. The groups were assembled based on those distributions within 25–75% overlapping time periods whereas collections outside of 5–95% are considered to sample distinct time periods (see also Fig. 1). The sites D1-D14 are those presented in the Table 1 of Dexter et al. (2014). The sites R1-R3 are described in Ritter et al. (2017), whereas T3-T5 are new analyses used here.

Site	Group	n	Depth (m)	$IQR_{TAV}$ (yrs.)	$IQR_{AER}$ (yrs.)	$IQR_{CPE}$ (yrs.)
D1	shallow 1	38	10	2645	461	2184
D10	shallow 1	37	30	1414	81	1333
D11	shallow 1	2	30	2270	491	1779
D12	shallow 1	24	35	1136	287	849
D13	shallow 1	2	45	1090	321	769
D14	shallow 1	9	57	9799	539	9260
D2	shallow 1	20	10	767	164	604
D3	shallow 1	23	10	857	128	729
D4	shallow 1	35	15	2430	275	2155
D5	shallow 1	1	15	358	358	.
D7	shallow 1	1	20	643	56	586
D8	shallow 1	11	25	734	734	.
D9	shallow 1	68	25	731	145	956
R1	shallow 1	20	7	1155	199	1320
R2	shallow 1	20	19	1905	586	547
D6	shallow 2	4	20	919	372	586
R3	shallow 2	20	21	165	152	14
T3	deep	25	100	6789	5286	1502
T4	deep	31	160	5931	5322	610
T5	deep	30	242	6323	5071	1252

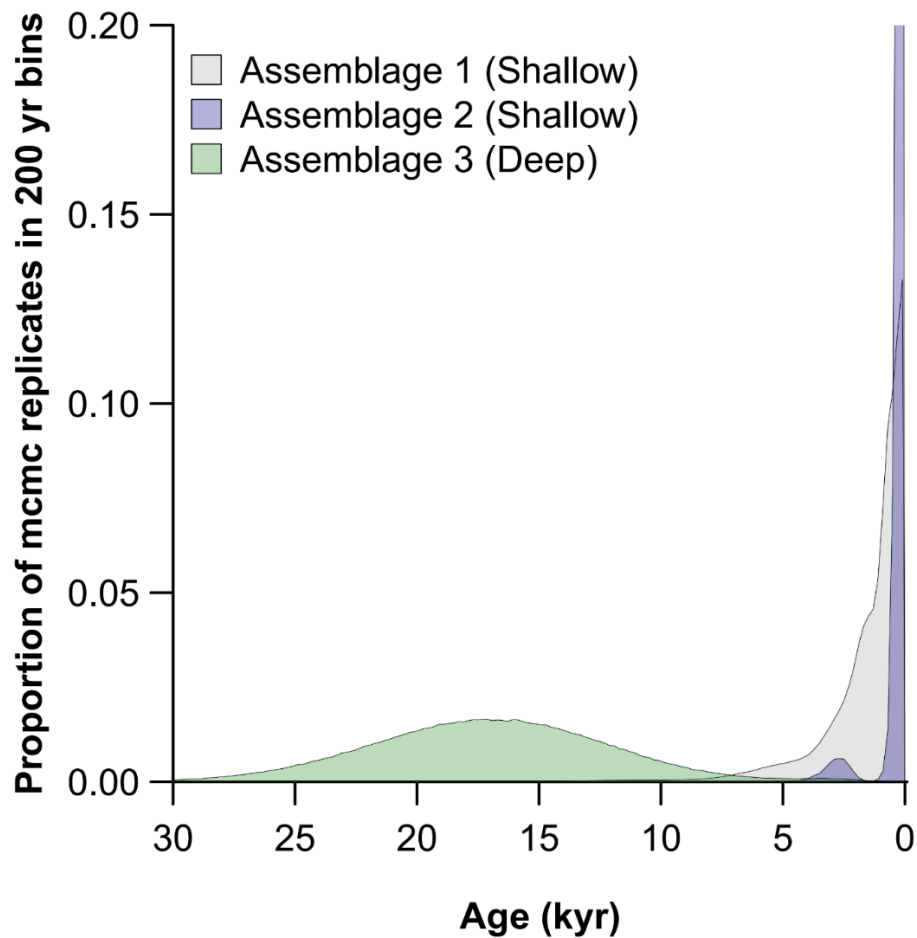


**Figure 1** — The relation between water depth (m) and age-frequency distribution parameters (see also Table 1). **A.** Water depth and median shell age, with bars showing the observed interquartile age range ( $IQR_{TAV}$ ). **B.** Water depth and time-averaging estimate accounting for age uncertainty ( $IQR_{CPE}$ ).

The three deep water sites yielded similar age-frequency distributions despite notable bathymetric differences (100 - 242 m) (Fig. DR3). The site-specific median ages based on the total age-estimate variability were indistinguishable from one another and ranged from 15.6 to 18.1 kyr (Fig. 1A). Time-averaging estimates ( $IQR_{CPE}$ ) varied between 0.6 and 1.5 kyr (Table 1), and the shapes of age distributions ranged from left-skewed to nearly symmetrical, with

skewness values ranging from  $g_1 = -3.03$  to  $0.58$  (Fig. DR3). In shallow water sites (ranging from 7 to 57 m in water depth), the median age based on the total age-estimate variability ranged from 0.2 to 2.8 kyr, while  $IQR_{CPE}$  varied from  $<0.01$  to 9.2 kyr (Table 1). The age distributions were moderately-to-strongly right-skewed ( $g_1$  range =  $0.87 - 2.56$ ) (Fig. DR3).

The three deep water sites are comparable to each other in terms of median ages and IQR estimates of time-averaging (Fig. 2). In contrast, the shallow sites yield two distinct sets of age distributions that differ in median ages and  $IQR_{CPE}$  estimates (Fig. 2). The median ages of these three distinct sets of age distributions varied by almost two orders of magnitude (Table DR4).



**Figure 2** — The three-distinct bathymetric-related age-assemblages, the deep water assemblage is older whereas the shallow water assemblages are younger. Numerical data are provided in Table DR4.

## ONSHORE-OFFSHORE TRENDS IN THE TEMPORAL RESOLUTION

Comparable estimates of age dispersion ( $IQR_{CPE}$ ) across all sites indicate that the scale of time-averaging is largely invariant to water depth and location along the depositional profile of the shelf (Fig. 1B). In contrast, the shape of the age distribution shifts from right-skewed distributions in proximal part of the shelf to left-skewed or symmetrical distributions in the distal, offshore settings (Fig. 2). Thus, whereas the temporal resolution of this incipient fossil record is comparable across a very wide bathymetric range, results indicate the presence of pronounced onshore-offshore trends in central tendency (median shell age) and the shape of age distributions.

High biological productivity, typical of shallow environments, should result in L-shape age distributions (Fig. 2; e.g., Kidwell, 2013) whereas both symmetrical and left-skewed AFDs are expected in regions with reduced bioproductivity (e.g., Tomašových et al., 2016). However, shapes of age distributions can be also influenced by other factors such as sequence stratigraphic context (Scarponi et al., 2013), boundary conditions (Terry and Novak, 2015) or burial processes (Kosnik et al., 2015; Dominguez et al., 2016). In our case, the onshore-offshore changes in the AFDs may be related to changes in bioproductivity controlled by the sea-level rise initiated following the LGM. The time-transgressive shift in the location of high-bioproductivity zone can potentially account for corresponding variations in median ages and overall shape of age distributions along an onshore-offshore gradient. Under this scenario, during the LGM the distal shelf-break sites were characterized by water depths comparable to present-day bathymetry of our shallow sites, resulting in the comparably high biological productivity (e.g., Toledo et al., 2007). The post-LGM transgression probably reduced the biological productivity at those deeper sites and, consequently, suppressed the input of new shell material into surficial sediments. The scarcity of shells in age classes younger than ~15 kyrs observed at offshore sites (Fig. 2; Fig. DR3) is consistent with the

increasingly suppressed shell input of new shell material as sea level continued to rise and the offshore sites increased in water depth.

Although within-bed depositional resolution (= time-averaging) tends to decrease with sea-level rise in coastal setting (Scarponi et al., 2013), the temporal resolution of surficial assemblages across Brazilian shelf does not show analogous patterns (Fig. 1B), despite the fact that median ages of shells increased offshore (Fig. 1A). Deep water sites were continuously submerged during the latest Quaternary enabling high biological productivity and high shell-input during the LGM when sea-level was substantially lower. Conversely, present-day shallow-water settings became conducive to high benthic productivity later, following the Holocene flooding of the proximal shelf (Corrêa, 1996). Consequently, due the sea level oscillations, median shell ages in shallow age-assemblages are much younger and even the oldest shells tend to be young comparing to offshore settings (“virgin area” effect of Craig and Oertel, 1966; see also Flessa and Kowalewski, 1994). The trend toward younger shell ages in proximal parts of the shelf demonstrates that, as a result of sea level oscillations in siliciclastic passive margins, surficial shell accumulations may form diachronous (time-transgressive) records along stratigraphic surfaces that are isochronous from a stratigraphic perspective. Also, because deep water shell beds largely represent relict accumulations from the time when sea-level was much lower, the distal shell assemblages represent environmental settings incongruent with their present-day depositional context.

In summary, the analyses of more than 400 individually dated shells along an onshore-offshore gradient across the SBS, with water depth ranging from 7 to 242 m, reveal pronounced trends in the age frequency distributions of surficial shell assemblages. Whereas shallow-water shell assemblages are dominated by shells from recent millennia and characterized by strongly right-skewed age distributions, deep water shell assemblages are dominated by pre-Holocene shells and characterized by symmetrical to left-skewed age

distributions (Fig. 2). However, the scale of time-averaging (measured as the IQR of the total age-variability;  $IQR_{CPE}$ ) is depth-invariant, indicating that the temporal resolution of the fossil record may be comparable in proximal and distal regions of depositional profiles. The geochronological discrepancies displayed in the AFDs (i.e., differences in median ages and shapes of distributions) most likely reflect the sea-level history during the latest Quaternary. Deep water sites were continuously submerged during the latest Quaternary enabling temporal mixing during the time interval when sea-level was substantially lower than today but hindering temporal mixing processes once these sites transitioned to more offshore, deep water settings as the transgression progressed. Conversely, shallow-water sites were flooded only in the Holocene limiting the maximum age of shells available for mixing ('virgin area effect') but allowing time-averaging processes to continue until present day. The results provide a first direct insight into the onshore-offshore dynamics of time-averaging on a passive continental margin during high-amplitude base-level changes.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

This study was supported primarily by the FAPERGS grant (1982-2551/13-7), International Ocean Discovery Program (CAPES/Brazil) (grant 091727/2014, and 010195/2016-02-BEX to MNR), the National Counsel of Technological and Scientific Development (CNPq/Brazil) (grants 140568/2014-0 to MNR, and 304453/2013-7 to JCC), and the Jon L. and Beverly A. Thompson Endowment Fund (Florida Museum of Natural History, University of Florida, UFF 013674) have provided additional funds. We also thank John Southon and Katherine Whitacre for analytical support.

## **REFERENCES CITED**

Allen, P.A., Kosnik, M.A., and Kaufman, D., 2013, Characterizing the dynamics of



- amino acid racemization using time-dependent reaction kinetics: a Bayesian approach to fitting age-calibration models: *Quaternary Geochronology*, v. 18, p. 63–77, doi: 10.1016/j.quageo.2013.06.003.
- Amaral, A.C.Z., and Rossi-Wongtschowski, C.L.D.B. 2004. Biodiversidade bentônica da região Sudeste-Sul do Brasil, plataforma externa e talude superior. São Paulo, Instituto Oceanográfico - USP, Série documentos Revizee Score Sul, 216 p. Available at <https://www.mar.mil.br/secirm/documentos/revizee/score-sul-6.pdf>.
- Angulo, R.J., Souza, M.C., Reimer, P.J., and Sasaoka, S.K., 2005, Reservoir effect of the Southern and Southeastern Brazilian Coast: *Radiocarbon*, v. 47, p. 67–73.
- Barbour-Wood, S.L., Krause, Jr., R.A., Kowalewski, M., Wehmiller, J., and Simões, M., 2006, Aspartic acid racemization dating of Holocene brachiopods and bivalves from the southern Brazilian shelf, South Atlantic: *Quaternary Research*, v. 66, p. 323–331, doi: 10.1016/j.yqres.2006.04.001.
- Bush, S.L.; Santos, G.M.; Xu, X.; Southon, J.R.; Thiagarajan, N.; Hines, S.K., and Adkins, J.F., 2013, Simple, rapid, and cost effective: a screening method for  $^{14}\text{C}$  analysis of small carbonate samples: *Radiocarbon*, v. 55, p. 631–40, doi: 10.2458/azu\_js\_rc.55.16192.
- Clark, P.U., Dyke, A.S., Shakun, J.D., Carlson, A.E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J.X., Hostetler, S.W., and McCabe, M., 2009, The Last Glacial Maximum: *Science*, v. 325, p. 710-714, doi: 10.1126/science.1172873.
- Corrêa, I.C.S., 1996, Les variations du niveau de la mer durant les derniers 17.500 ans BP: l'exemple de la plate-forme continentale du Rio Grande do Sul-Brésil: *Marine Geology*, v. 130, p. 163–178, doi: 10.1016/0025-3227(95)00126-3.
- Craig, G.Y., and Oertel, G., 1966, Deterministic models of living and fossil populations of animals: *Journal of the Geological Society*, v. 122, p. 315–354, doi:

10.1144/gsjgs.122.1.0315.

- Dexter, T.A., Kaufman, D.S., Krause, R.A., Jr., Barbour Wood, S.L., Simões, M.G., Huntley, J.W., Yanes, Y., Romanek, C.S., and Kowalewski, M., 2014, A continuous multi-millennial record of surficial bivalve mollusk shells from the São Paulo Bight, Brazilian shelf: *Quaternary Research*, v. 81, p. 274–283, doi: 10.1016/j.yqres.2013.12.007.
- Dominguez, J.G., Kosnik, M.A., Allen, A.P., Hua, Q., Jacob, D.E., Kaufman, D.S., and Whitacre, K., 2016, Time-averaging and stratigraphic resolution in death assemblages and Holocene deposits: Sydney Harbour's molluscan record: *Palaios*, v. 31, p. 563–574, doi: 10.2110/palo.2015.087.
- Doello-Jurado, M., 1949, Dos nuevas especies de bivalvos marinos: *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, v. 3, p. 1–8.
- Flessa, K.W., and Kowalewski, M., 1994, Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: Estimates from the radiocarbon literature: *Lethaia*, v. 27, p. 153–165, doi:10.1111/j.1502-3931.1994.tb01570.x.
- Kaufman, D.S., and Manley, W.F., 1998, A new procedure for determining DL amino acid ratios in fossils using reverse phase liquid chromatography: *Quaternary Science Reviews*, v. 17, p. 987–1000, doi: 10.1016/S0277-3791(97)00086-3.
- Kidwell, S.M., 2013, Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: building a taphonomic foundation for conservation paleobiology: *Palaeontology*, v. 56, p. 487–522, doi: 10.1111/pala.12042.
- Kidwell S.M., and Bosence D.W.J., 1991, Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas, in, P.A. Allison, and D.E.G. Briggs, eds., *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*, Plenum, pp. 115-209.
- Klappenbach, M.A., and Scarabino, V. 1969. Los géneros *Nuculana* Link, 1807 y *Adrana*

- H. and A. Adams, 1858 (Moll. Pelecypoda) en aguas atlánticas sudamericanas, con descripción de una nueva especie. *Revista del Instituto de Investigaciones Pesqueras*, v. 2, p. 237–247.
- Kosnik, M.A., Hua, Q., Kaufman, D.S., and Zawadzki, A., 2015, Sediment accumulation, stratigraphic order, and the extent of time-averaging in lagoonal sediments: A comparison of  $^{210}\text{Pb}$  and  $^{14}\text{C}$ /amino acid racemization chronologies: *Coral Reefs*, v. 34, p. 215–229, doi: 10.1007/s00338-014-1234-2.
- Kowalewski, M., 1996, Time-averaging, overcompleteness, and the geological record: *The Journal of Geology*, v. 104, p. 317–326, doi: 10.1086/629827.
- Kowalewski, M., Casebolt, S., Hua, Q., Whitacre, K.E., Kaufman, D.S., and Kosnik, M.A., 2018, One fossil record, multiple time resolutions: Disparate time-averaging of echinoids and mollusks on a Holocene carbonate platform: *Geology*, v. 46, p. 51–54, doi: 10.1130/G39789.1.
- Krause Jr., R.A., Barbour, S.L., Kowalewski, M., Kaufman, D.S., Romanek, C.S., Simões, M.G., and Wehmiller, J.F., 2010, Quantitative comparisons and models of time-averaging in bivalve and brachiopod shell accumulations: *Paleobiology*, v. 36, p. 428–452, doi: 10.1666/08072.1.
- Martin, R.E., Wehmiller, J.F., Harris, M.S., and Liddell, W.D., 1996, Comparative taphonomy of bivalves and foraminifera from Holocene tidal flat sediments, Bahia la Choya, Sonora, Mexico (Northern Gulf of California): taphonomic grades and temporal resolution: *Paleobiology*, v. 22, p. 80–90, doi: 10.1017/S0094837300016031.
- R Development Core Team, 2017, R: A language and environment for statistical computing: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, [www.R-project.org](http://www.R-project.org) (October 2017).

- Ritter, M.N.; Erthal, F.; Kosnik, M.A.; Coimbra, J.C. & Kaufman, D.S. 2017. Spatial variation in the temporal resolution of subtropical shallow-water molluscan death assemblages: *Palaios*, v. 32, p. 559–571, doi: 10.2110/palo.2017.003.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Ramsey, B.C., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M., and van der Plicht, J., 2013, IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP: *Radiocarbon*, v. 55, p. 1869–1887, doi: 10.2458/azu\_js\_rc.55.16947.
- Scarponi, D., Kaufman, D.S., Amorosi, A., and Kowalewski, M., 2013, Sequence stratigraphy and the resolution of the fossil record: *Geology*, v. 41, p. 239–242, doi: 10.1130/G33849.1.
- Stuiver, M., Reimer, P.J., Reimer, R.W., 2005. CALIB 7.1, Radiocarbon calibration program. <http://calib.qub.ac.uk/calib/>.
- Terry, R.C., and Novak, M., 2015, Where does the time go?: Mixing and the depth-dependent distribution of fossil ages: *Geology*, v. 43, p. 487–490, doi: 10.1130/G36483.1.
- Toledo, F.A.L., Cachão, M., Costa, K.B., and Pivel, M.A.G., 2007, Planktonic foraminifera, calcareous nannoplankton and ascidian variations during the last 25 kyr in the Southwestern Atlantic: A paleoproductivity signature?: *Marine Micropaleontology*, v. 65, p. 67–79, doi: 10.1016/j.marmicro.2007.03.001.
- Tomašových, A., Kidwell, S.M., and Barber, R.F., 2016, Inferring skeletal production from time-averaged assemblages: skeletal loss pulls the timing of production pulses towards the modern period: *Paleobiology*, v. 42, p. 54–76, doi: 10.1017/pab.2015.30.

- Walker, K.R., and Bambach, R.K., 1971, The significance of fossil assemblages from fine grained sediments: time-averaged communities: Geological Society of America Annual Meeting Program with Abstracts, v. 3, p. 783–784.
- Wehmiller, J.F., and Miller, G.H., 2000, Aminostratigraphic dating methods in Quaternary Geology, in J.S. Noller, J.M. Sowers, and W.R. Lettis (eds.), Quaternary Geochronology: Methods and Applications: American Geophysical Union, Washington, DC, p. 187–222, doi: 10.1029/RF004p0187.
- Weschenfelder, J., Baitelli, R., Corrêa, I.C.S., Bortolin, E.C., Santos, C.B. 2014. Quaternary incised valleys in southern Brazil coastal zone: Journal of South American Earth Sciences, v. 55, p. 83–93, doi: 10.1016/j.jsames.2014.07.004

<sup>1</sup>**GSA Data Repository item 2018XXX**, Study area and samples localization, species used for dating, Figures DR1-DR2, Age-frequency distributions of the 20 sites investigated, Fig. DR3, Numerical information of grouped time-averaging samples, Table DR4, and references, Appendix DR1 (<sup>14</sup>C-AAR data from individually analyzed *Nuculana* shells), Appendix DR2 (Best models and ages derived from the Bayesian calibration), Appendix DR3 (R script used to analyze data and produce figures), is available online at <http://www.geosociety.org/datarepository/2018/> or on request from [editing@geosociety.org](mailto:editing@geosociety.org).

**GSA Data Repository 2018XXXX****Supplementary information:**

Ritter et al. 2018. Onshore-offshore trends in the temporal resolution of the fossil record: insights from the Brazilian shelf and uppermost continental slope. *Geology*.

Appendix DR1:  $^{14}\text{C}$ -AAR data from individually analyzed *Nuculana* shells

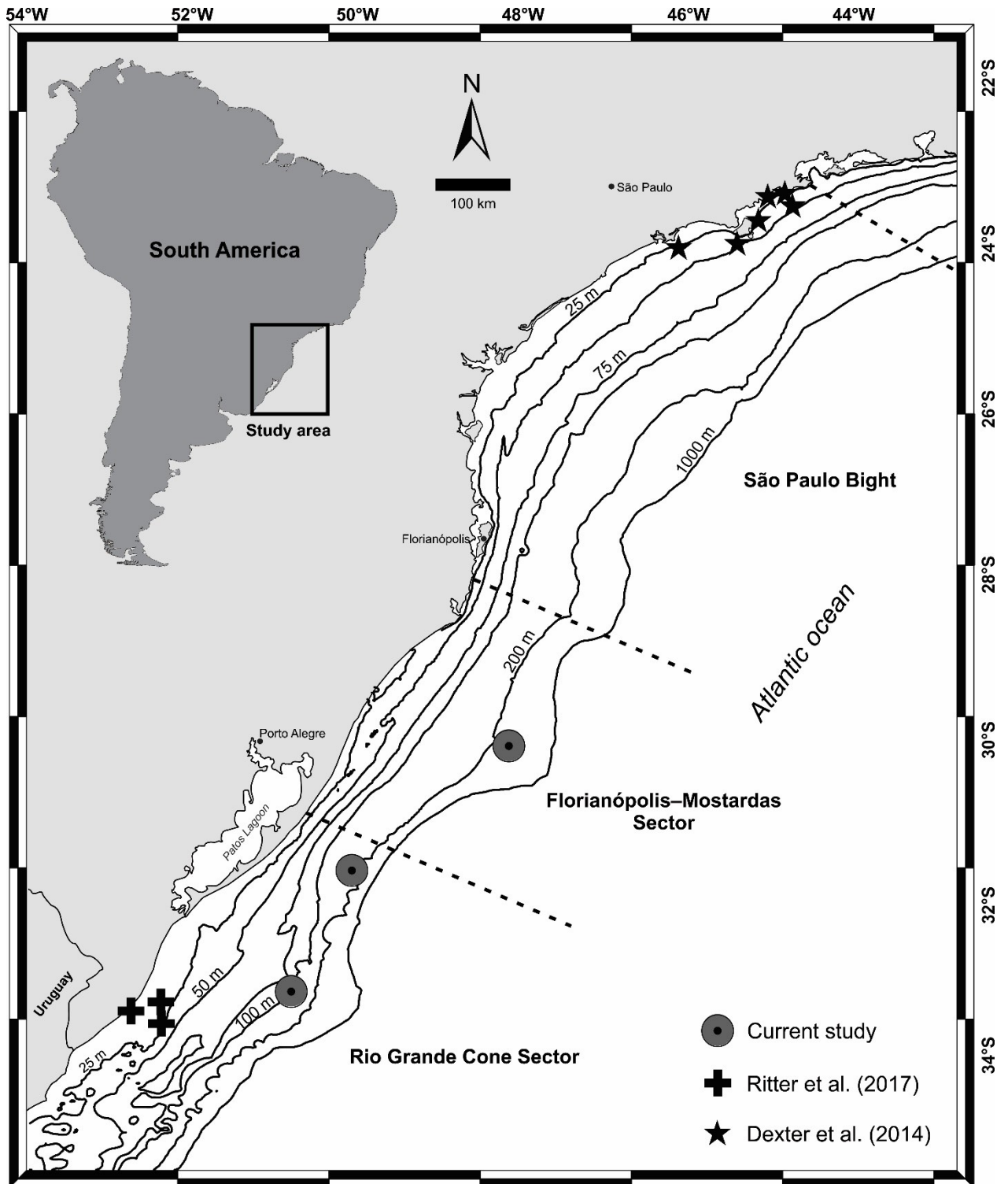
Appendix DR2: Best models and ages derived from the Bayesian calibration

Appendix DR3: R script used to analyze data and produce figures

Appendices are available online at: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.5849913>

**Figure DR1** — Study area and samples localization on the Southern Brazilian shelf. (SBS).

The SBS sectors is based on Nagai et al. (2014).



**Figure DR2** — A right valve of *Nuculana larranagai* Klappenbach and Scarabino 1969.

Scale bar: 1 mm.





**Figure DR3** — Age-frequency distributions of the 20 sites used in this study (site codes are described in Table 1). The sites D1-D14 are from Dexter et al. (2014); sites R1-R3 are from Ritter et al. (2017); sites T3-T5 are the new analyses used here.

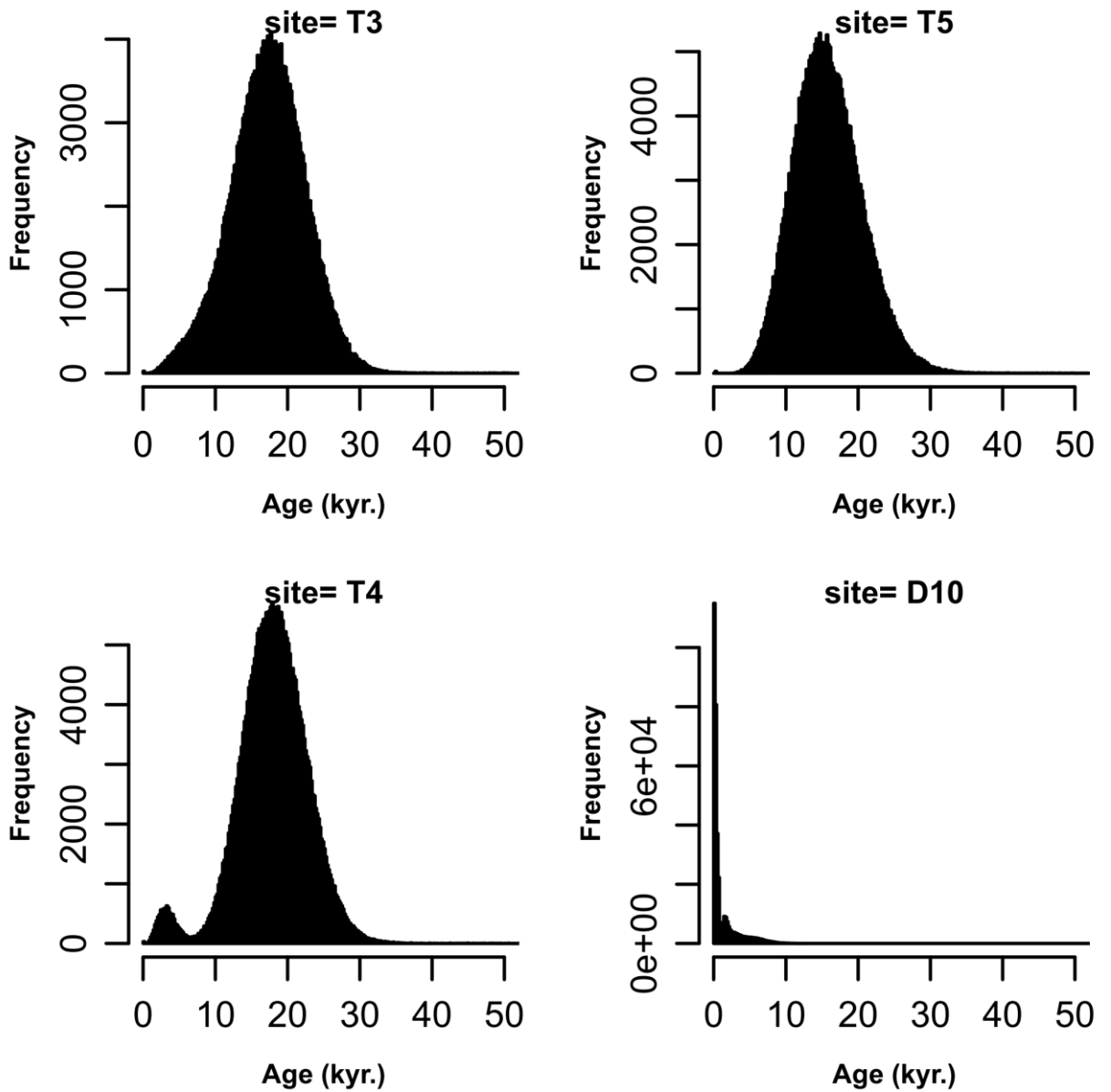


Figure DR3 — Cont.

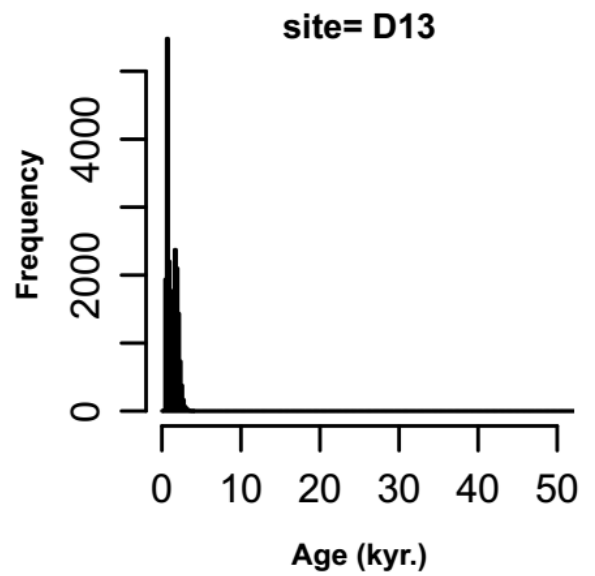
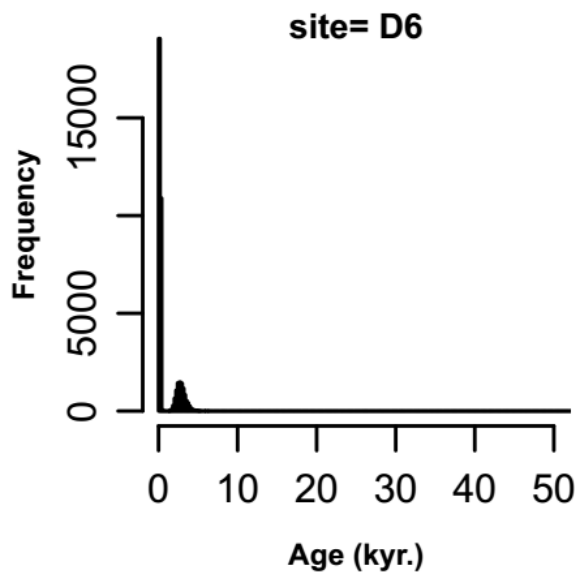
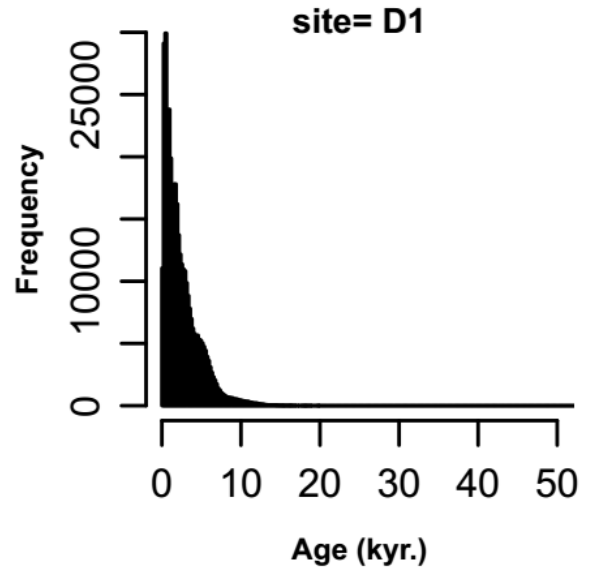
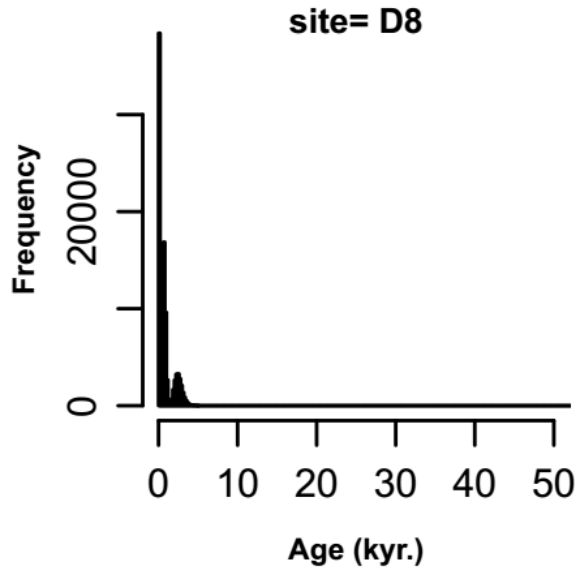


Figure DR3 — Cont.

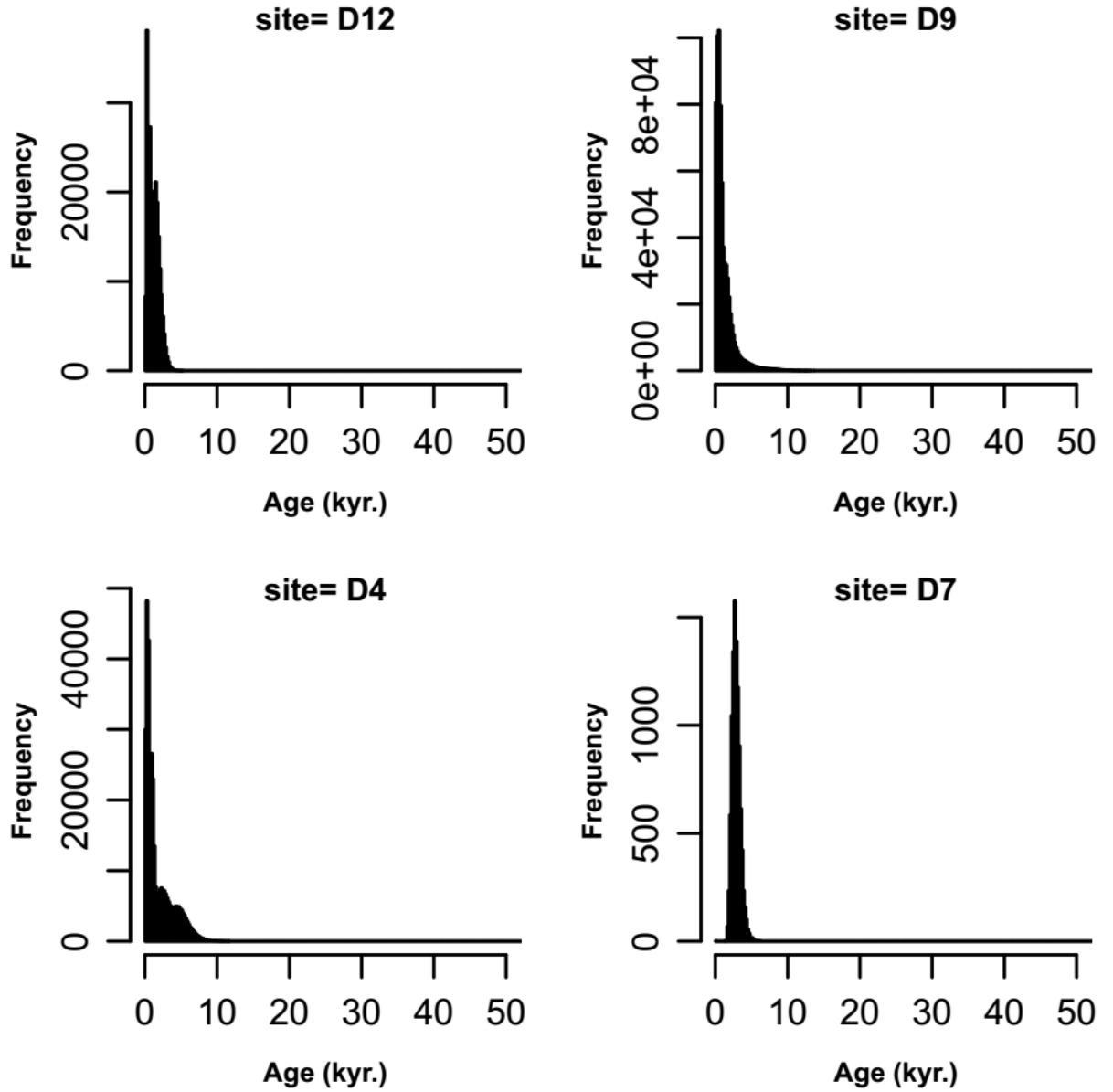


Figure DR3 — Cont.

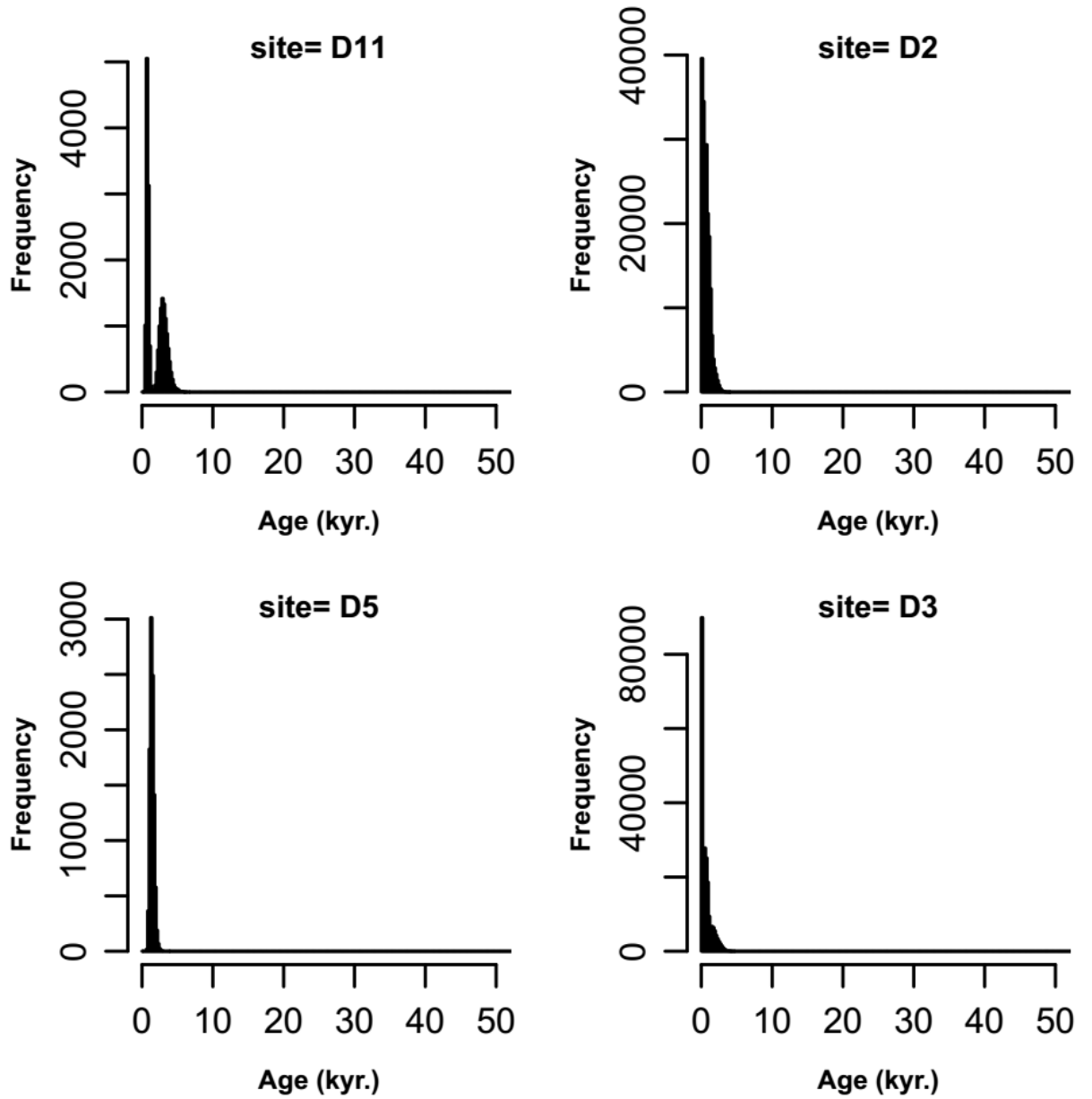
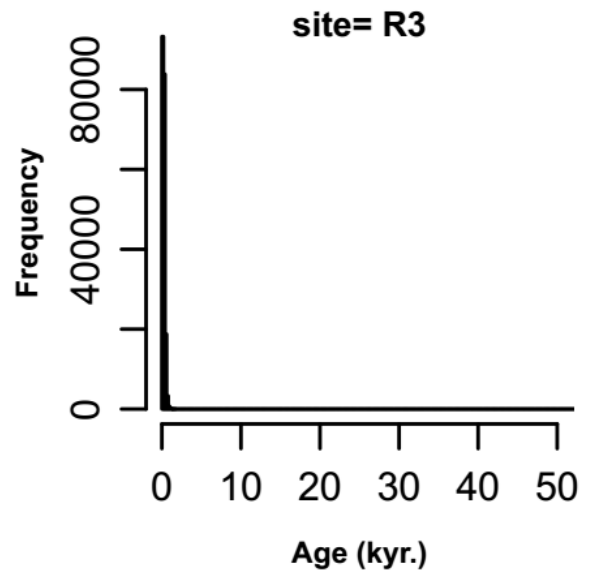
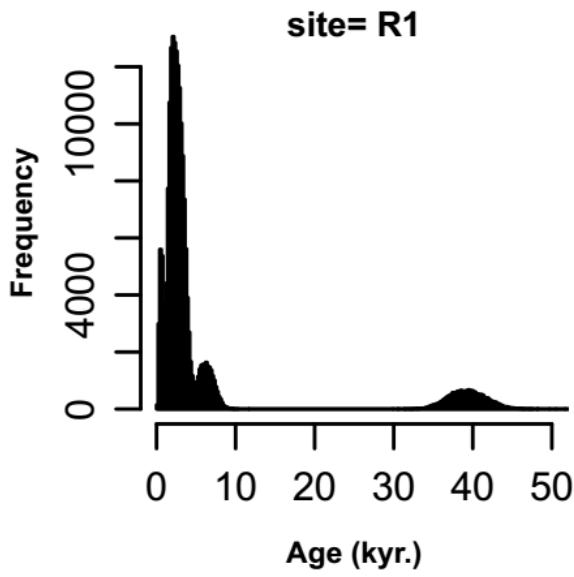
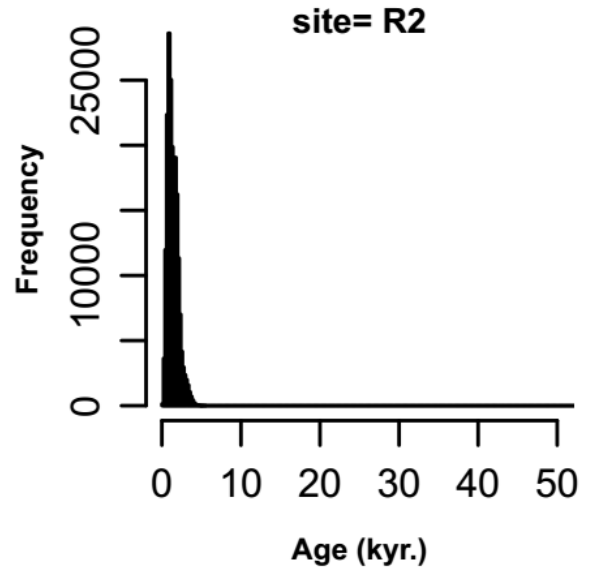
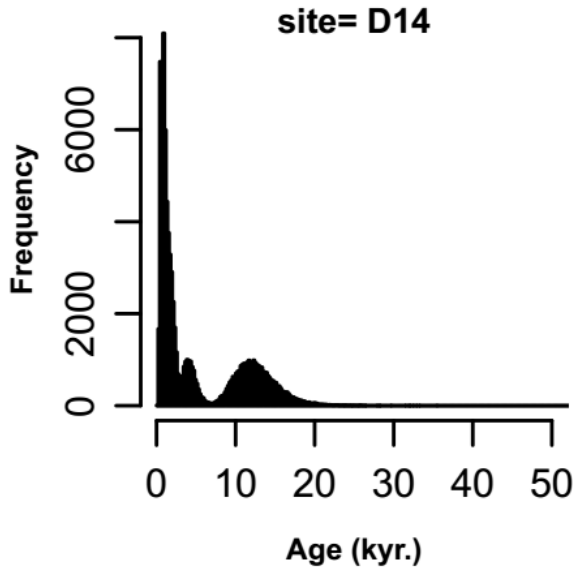


Figure DR3 — Cont.



**Table DR4** — Numerical summary of grouped age assemblages (see Fig. 2). The assemblages were grouped based on those distributions within 25–75% overlapping time periods whereas collections outside of 5–95% are considered to sample distinct time periods. Quantiles of the ‘‘total age-estimate variability’’ ( $IQR_{AER}$ ), the interquartile range of the total age-estimate variability ( $IQR_{TAV}$ ). The total age-estimate variability includes both time-averaging and age-estimation error. Median of age estimation error determined using the interquartile ranges of the individual shell’s age distribution in each site. Time-averaging ( $IQR_{CPE}$ ) for each site using the median, mean and 95% age-estimation error.

Total age-variability (yrs.)						
Assemblages	25%	50%	75%	$IQR_{AER}$ (yrs.)	$IQR_{TAV}$ (yrs.)	$IQR_{CPE}$ (yrs.)
shallow	397	933	2045	1648	257	1391
shallow	139	210	308	169	148	20
deep	13773	17027	20308	6535	5236	1299

## References

- Dexter, T.A., Kaufman, D.S., Krause, R.A., Jr., Barbour Wood, S.L., Simões, M.G., Huntley, J.W., Yanes, Y., Romanek, C.S., and Kowalewski, M., 2014, A continuous multi-millennial record of surficial bivalve mollusk shells from the São Paulo Bight, Brazilian shelf: *Quaternary Research*, v. 81, p. 274–283, doi: 10.1016/j.yqres.2013.12.007.
- Nagai, R.H., Sousa, S.H.M., and Mahiques, M.M., 2014, The southern Brazilian shelf, in F.L. Chiocci and A.R. Chivas (eds.), *Continental Shelves of the World: Their Evolution During the Last Glacio-Eustatic Cycle: Geological Society Memoirs*, v. 41, p. 305–313, doi: 10.1144/M41.5.
- Ritter, M.N.; Erthal, F.; Kosnik, M.A.; Coimbra, J.C. & Kaufman, D.S. 2017. Spatial variation in the temporal resolution of subtropical shallow-water molluscan death assemblages: *Palaios*, v. 32, p. 559–571, doi: 10.2110/palo.2017.003.

# CAPÍTULO 5

[Manuscrito submetido]

*Lethaia*

Submetido em 05 de fevereiro de 2018

Dados suplementares disponíveis no Apêndice 3

## COMPROVANTE DE SUBMISSÃO DO MANUSCRITO\* À *LETHAIA*



### **Depth as an overarching environmental variable modulating the preservation potential and temporal mixing of shelly taphofacies**

Journal:	<i>Lethaia</i>
Manuscript ID	LET-OA-02-18-0788
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	05-Feb-2018
Complete List of Authors:	Ritter, Matias; Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia Erthal, Fernando; Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia Coimbra, João; Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia
Keywords:	Taphonomy, Bivalvia, time-averaging, spatial scale, Southern Brazilian shelf

SCHOLARONE™  
Manuscripts

\*O manuscrito na presente versão foi diagramado visando facilitar sua leitura, com figuras e tabelas posicionadas posteriormente a sua chamada no texto.



**Depth as an overarching environmental variable modulating the preservation potential and temporal mixing of shelly taphofacies**

**Matias do Nascimento Ritter<sup>1,\*</sup>, Fernando Erthal<sup>2</sup> and João Carlos Coimbra<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, CEP 91501-970, PO Box 15001, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

<sup>2</sup> Universidade Federal do Rio Grande do Sul, CEP 91501-970, PO Box 15001, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

\*Corresponding author ([mnritter@gmail.com](mailto:mnritter@gmail.com))

## ABSTRACT

In the marine realm, the interpretation of taphofacies relies heavily on how oceanographic and sedimentary conditions affected the preservation state of fossils. Several taphonomic variables are either covariate with depth or are directly influenced by depth. Facies-level factors influence the taphonomic profile of mollusc death assemblages rather than broad, basin-scale parameters, according to actualistic and experimental evidence. To determine the possible interplay between depth and the taphonomic conditions of bivalve remains, we used samples gathered over a comprehensive bathymetric gradient (from seven to 150 m below mean sea level; topmost 10-20 cm layer, roughly corresponding to the taphonomically active zone). We selected samples from predominantly muddy facies on the Southern Brazilian Shelf (SBS). A standard taphonomic analysis (categorical scoring system) of shells and fragments larger than 4 mm allowed the discrimination of site damage patterns. Constraining the sedimentary grain size (samples from fine sediments) made it possible to determine the variation in damage with depth among the samples. Two previous datasets of > 140 individually dated shells, spanning a > 30-fold variation in water depth, were also used to test the degree to which the taphonomic profile reflects the temporal resolution (time-averaging) of the fossil record. Canonical analysis of proximities (CAP) revealed that up to 46% of the taphonomic variation observed was related to variation in depth (with approximately 28% still unexplained by environmental factors). Part of the unexplained fraction was due to the effect of temporal mixing, which is predictable along large-scale patches but is inversely linked to the taphonomic damage profile (TDP). Our results corroborate that taphonomic analysis, considering large spatial scales in recent environments, can explain the variations present in shell beds that formed during distinct time periods of the evolution of a Quaternary sedimentary basin.

**Keywords:** Taphonomy, Bivalvia, time-averaging, Southern Brazilian Shelf, spatial scale.

## Unpredictability in taphonomy

Approaches to taphofacies require the consideration of an appropriate spatial scale. To what extent does each (measurable) environmental variable explain the taphonomic variation of accumulated biological remains over environmental gradients both past and present?

Depending on the sampling design (fine or broad spatial scale), the entire taphonomic damage profile may be explained as a consequence of spatial autocorrelation (as defined by Legendre & Fortin 1989); this violates the premise of independence between variables in statistical analyses (Legendre & Legendre 2012). In those cases, explanations of the effect of environmental variables on taphonomic signatures will be poor. In other words, the correlation between environmental factors and taphonomic variables will have poor explanatory power, reducing the explicative power and acuity of taphofacies, due to both the superimposition of non-independent variables and the spatial effect. Despite these analytical biases, they have only recently been directly addressed in actualistic taphonomic studies (Tomašových & Zuschin 2009, using brachiopod assemblages in the Red Sea and Aden Gulf, and recently in Zuschin *et al.* 2017, considering taxonomic resolution in Miocene marine assemblages).

Actualistic taphonomic research comparing the taphonomic damage profile (TDP) to environmental factors (thereby producing taphofacies; e.g., Parsons-Hubbard 2005) revealed little dependence along environmental gradients at broad spatial scales (e.g., Callender *et al.* 2002; Powell *et al.* 2011). This variability probably occurs due to either variable superimposition (spatially autocorrelated variables that behave as covariables) or unmeasurable aspects, such as the intrinsic variables of biological remains (Best & Kidwell 2000; Tomašových & Zuschin 2009). Studies exploring spatial scale as an environmental variable (predictor variable) are uncommon in the taphonomic literature. However, its

relevance has been addressed in previous works (e.g., Kowalewski *et al.* 2006; Bennington *et al.* 2009; Tomašových & Kidwell 2009, 2010).

The correlation between environmental factors (e.g., temperature, sediment type, dissolved nutrients and gases, and irradiance), intrinsic properties of the target organisms (shell width, chemical composition, and life habit), and TDP (fragmentation, dissolution, encrustation, bioerosion, and colour alteration) generated overlaid results because of non-integrative analyses between these groups of variables. Partitioning the variables (following the same methodology used in ecological studies; Legendre & Legendre 2012) allows the estimation of how much each set of factors contributes to the TDP, and what cannot be explained by the measured variables (residual; see a good taphonomic example in Tomašových & Zuschin 2009), producing results that are robust with better predictive power for the fossil record. One of the advantages of variation partitioning is the fact that taphonomic databases can be explained by environmental factors in a stepwise manner. In other words, further inclusions of uncorrelated environmental variables increase the proportion of explained variation. However, understanding that some variation is unexplained is also advantageous, for it illustrates that predictive variables may be included or that different taphonomic biases affect the damage profile (e.g., time-averaging; Kidwell 2013).

Individually dating shallow-water marine mollusc death assemblages has revealed that they are mostly composed of shells with ages approximately spanning from contemporary to > 10,000 years old, and shells predating the Holocene are rare (Kidwell & Bosence 1991; Kowalewski *et al.* 1998; Krause *et al.* 2010; Kidwell 2013; Dexter *et al.* 2014; Dominguez *et al.* 2016; Ritter *et al.* 2017). Commonly, time-averaging does not vary within taxa from the same habitat (Krause *et al.* 2010, but see Kowalewski *et al.* 2018). Furthermore, the magnitude of time-averaging (interquartile range of ages) probably does not vary according to depth (e.g., Tomašových *et al.* 2016; Ritter *et al.* 2018, *submitted*; but see Scarponi *et al.*

2013), although some types of taphonomic damage do (Tomašových & Zuschin 2009; Tomašových *et al.* 2017; Scarponi *et al.* 2017), suggesting that time-averaging may not be a critical factor for determining the TDP in a bathymetric transect.

### **Confounding variables: measures of unpredictability**

In the present study, we assume that depth is also a predictive (environmental) variable for TDP and that other unmeasured variables such as temperature, depth of the photic zone and productivity are correlated with depth (Davis 1972). We use mollusc shells from death assemblages collected exclusively from muddy sediments from the topmost sedimentary layer, more or less related to the upper centimetres of the taphonomically active zone. In other words, we assume that depth predicts the TDP and consider the possibility that several uncorrelated variables act together. However, if one could ideally measure all environmental variables (which is time and resource-consuming), it would be found that these variables are correlated with depth. For clarity, we regard depth as a numerical environmental predictor.

Taphonomic studies are used to understand the influence of the rates and key agents affecting the destruction of natural accumulations of dead remains (Best & Kidwell 2000; Best 2008). Extensive research conducted in contemporary marginal marine settings has demonstrated a close correlation between taphonomic conditions and the specific location of deposition environments (e.g., Parsons-Hubbard 2005; Scarponi *et al.* 2017), although in recent works, shells experimentally deposited in marine sediments showed that the taphonomic range is variable within the taphofacies (e.g., Powell *et al.* 2011).

One of the key variables in actualistic taphonomic research is bathymetry (Tomašových & Zuschin 2009; Powell *et al.* 2011; Tyler & Kowalewski 2014; Tomašových

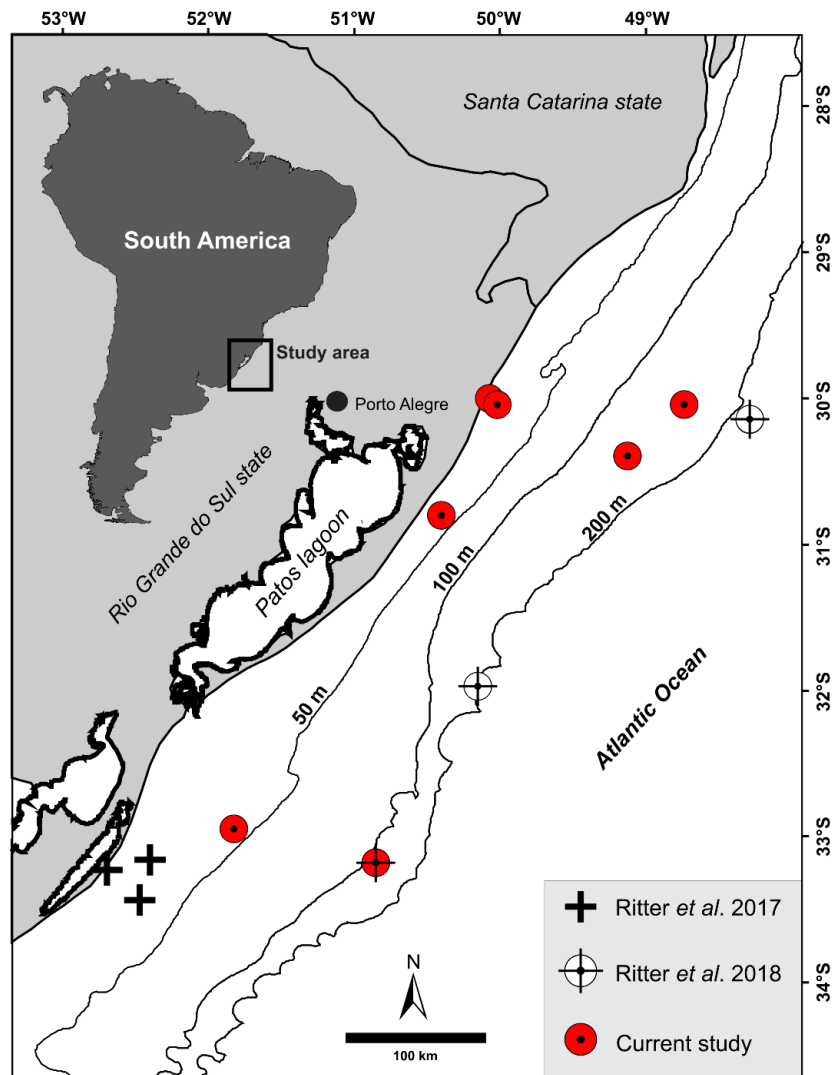
*et al.* 2017). Some preservation potential of biological remains depends directly upon depth, but bathymetry also encompasses several environmental properties (such as light penetration, nutrient availability, pressure, and temperature). A simplistic hypothesis may be stated as follows: considering sea level oscillations from the Last Glacial Maximum (LGM; observed on the Southern Brazilian Shelf (SBS); Corrêa 1996), the deep continental shelf (> 100 m) experienced long-term oceanographic and sedimentary variation, leading to high variation in the taphonomic profile of dead shell accumulations. Conversely, on the shallow shelf (<< 100 m), short-term oceanographic and sedimentary variation occurred, leading to low variation in taphonomic variation. This hypothesis has never been tested directly, except in a succession of transgressive/regressive deltaic systems (Scarponi *et al.* 2017).

To test the extent to which depth (as a predictor variable) directly and indirectly affects taphonomic damage in recent marine deposits and to demonstrate that, while depth may confound several environmental variables, it is more than a simple spatial (geometrical) variable, we raised the following series of questions: (i) How much influence do depth and spatial scale have on the taphonomic profile? (ii) To what degree does the taphonomic profile reflect temporal resolution (time-averaging) on the subtropical shelf? (iii) What are the palaeobiological implications?

### **Geological setting: study area**

The SBS is a sediment-starved (Kowsmann & Costa 1979; Corrêa 1996) passive margin, where the deposition of a large amount of post-rift, primarily clastic sediment produced a wide (100-300 km; 125 km on average), shallow (100-140 m) continental shelf characterized by a smooth morphology (Dillenburg & Barboza 2014; Weschenfelder *et al.* 2014; and references therein) (Fig. 1). On land, a low-relief coastal plain, representing the

emergent portion of the Pelotas Basin, was formed during the Quaternary by the juxtaposition of sedimentary deposits from four barrier/lagoon systems (Dillenburg *et al.* 2009). This coastal plain ranges from 15 to 100 km wide and is bordered landward by bedrock highlands (average 500–600 m), with the northern and southern ends limited by rock outcrops (Palaeozoic and Mesozoic sediments and Early Cretaceous flood basalt) of Cape Santa Marta (Santa Catarina State) and La Coronilla (Uruguay), which represent the longitudinal limits of the Pelotas Basin.



*Fig. 1.* Location of seven sampled muddy sites and six complementary stations that include previous datasets of individually dated shells on the southernmost Southern Brazilian Shelf. See further details in Table 1.

*Table 1.* Muddy samples used in this study. The sedimentological features are in %. The mud was artificially assessed by the sum of silt and clay. All samples for which mud values were higher than (or equal to) 50% were classified as muddy facies.

Site	Lat. (S)	Long. (W)	Depth (m)	sand	silt	clay	mud	gravel	carbonate
1	-29.951	-50.150	7	19	30	41	71	0	0
2	-29.988	-50.098	15	42	25	23	48	0	0
3	-30.800	-50.400	25	47	26	26	52	1	0
4	-32.950	-51.800	41	49	21	29	50	1	14
5	-33.103	-50.510	100	42	41	17	58	0	14
6	-30.458	-49.041	126	43	24	26	50	7	42
7	-30.058	-48.866	150	42	28	20	48	9	53

Sandy sediments dominate the adjacent continental shelf out to a water depth of approximately 60 m, and muddy sediments predominate in areas of deeper water (Kowsmann & Costa 1979; Corrêa 1996). The northern section of the SBS is narrow and homogeneous, whereas the southern is wider and gently dissected. Marine terraces with steeper slopes throughout the shelf have been interpreted as a record of periods of stabilization in sea level during the Holocene transgressive event (Corrêa 1996).

The geological evolution of the southern Brazilian coastal plain and continental shelf during the Quaternary was strongly controlled by sea level variations (Villwock *et al.* 1986; Corrêa 1996). The present physiography of the coastal plain and shelf is mainly the result of Quaternary high-frequency, glacio-eustatic sea level changes, the cycles of which have affected sedimentary systems along the coast. The post-glacial sea level history of this area extends back approximately 15.5 kyrs, when the sea level was approximately 120-130 m lower than at present (Corrêa 1996). After that time, sea level rose at an average rate of 1.2 cm/yr, beginning immediately after the start of the Postglacial Marine Transgression (PMT). Whereas no reliable data exist on sea level behaviour during the middle to late Holocene, sea level curves for areas to the north indicate that at the culmination of the PMT, the sea level was 1-3 m above its present level (Tomazelli *et al.* 1996; Angulo *et al.* 2006; but see also



Lima *et al.* 2013).

Therefore, the SBS is an excellent natural laboratory for taphonomic studies (Ritter *et al.* 2016a) given the extensive presence of shelly deposits as well as its relictual sedimentation. Modern environmental gradients along a large geographical extent allow the verification of taphonomic variation along several spatial and temporal scales (in the context of Quaternary geological evolution), making available potentially analogous data for the fossil record of passive continental margins (Fig. 1).

## **Quantitative approach**

### *Sampling*

We used samples gathered from a variety of depths (from 7 to 150 m) along the SBS, predominantly mud facies, to determine the extent to which depth dictates the taphonomic condition observed in bivalve remains. Controlling the facies of the samples (only samples from mud), it was possible to attain the damage exclusively to depth variation among samples. The direct implication for a taphofacies analysis of the fossil record is that some damage types can be targeted to more accurately evaluate the depth gradients present, at least in mudstones.

Surface sediment (topmost 15–20 cm layer, roughly corresponding to the taphonomically active zone, TAZ; Davies *et al.* 1989) was sampled during oceanographic expeditions along the Brazilian coast (GEOMAR VII and Living Resources of the Brazilian Economic Exclusive Zone, REVIZEE). We conducted standard taphonomic analyses, using a categorical scoring system, on shells and fragments larger than 4 mm. At least 150 shell fragments larger than 4 mm were inspected for taphonomic damage following the protocol

presented in Table 2. This number of bioclasts is considered to produce a stable taphonomic profile sufficient for comparisons among studies (Kidwell *et al.* 2001).

Table 2 - Taphonomic protocol employed in this study.

Taphonomic attributes	Key	More information
Fragmentation	0 = whole valves articulated 1 = 1 whole valve 2 = large fragment (80% of shell) 3 = small fragment (< 20% of shell)	Zuschin <i>et al.</i> 2003
Commissure	0 = none 1 = chipped 2 = rounded	Davies <i>et al.</i> (1989)
Margin modification	0 = none 1 = chipped 2 = rounded 3 = thinned 4 = frayed	Davies <i>et al.</i> (1989)
Fine-scale surface alteration	0 = pristine 1 = Corrasion 1.1 = small pits 1.2 = large pits 1.3 = small and large pits 1.4 = holes 1.5 = small pits and holes 1.6 = large pits and holes 1.7 = small and large pits and holes 2 = Corrasion extent 2.1 = < 30% of corrasion 2.2 = 30 to 60% of corrasion 2.3 = > 60% of the shell surface with corrasion	Best (2008)
Bioerosion and predation	0 = absent 1 = present 1.1 = drill 1.2 = sponge 1.3 = worn 1.4 = bryozoan 1.5 = fungi 1.6 = unidentified	Lescinsky <i>et al.</i> (2002)
Encrustation	0 = absent; 1 = present; 1.1 = serpulid; 1.2 = bivalve; 1.3 = barnacle; 1.4 = foram; 1.5 = Sponge; 1.6 = algae; 1.7 = oyster	Best (2008)
Secondary colour (or colour alteration)*	0 = none 1 = oxidized colour 2 = reduce colour	Callender <i>et al.</i> (2002) and Best (2008)

\*oxidized colour (cream, yellow, ochre and red); reduced colour (white, grey and black)

### Taphonomic data

Identifiable shells and fragments were assigned to damage states using a categorical scoring system developed and adapted from previous work (Kidwell & Bosence 1991; Best &

Kidwell 2000; Kidwell *et al.* 2001; Best 2008 and references therein). Kidwell *et al.* (2001) examined these disparate approaches and recommended a standardization of collection techniques and approaches to data analysis. Recommendations for the examination of molluscan remains include the following: (i) separate analyses of large (> 4 mm) and small (2-4 mm) size fractions should be conducted because small fractions show significantly lower damage profiles than larger fractions; (ii) all molluscan material should be analysed, including fragments and unidentified molluscan material; (iii) different variables, such as fragmentation and encrustation, should be scored independently; and (iv) sample sizes need not exceed 150 specimens per collection site but should exceed 50 to remain robust. The techniques followed in this study conform to these recommendations, only deviating in that the lower fraction (< 4 mm) was not examined.

For taphonomic analysis, bivalve specimens (shells and shell fragments) were examined under low (10-20 x) magnification using a stereoscopic microscope and coded for variables describing encrustation, bioerosion, margin modification, fragmentation, fine-scale surface alteration (outside), and colour alteration (summarized in Table 2). In our protocol, fine-scale alteration refers to various degrees of degradation in original lustre; it may be due to any combination of microboring and other microbioerosion, partial dissolution of mineral crystallites, maceration of the shell organic matrix, and physical abrasion, which require a scanning electron microscope (SEM) to distinguish (Best & Kidwell 2000; Best 2008). The original colour was compiled from Abbott (1974), Abbott & Dance (2000) and Mikkelsen & Bieler (2008).

### *Multivariate analysis*

Prior to analysis, the taphonomic profile (proportion of damage for each signature at

each sampling site) was transformed using standardization (scaling to zero mean and unit variance) followed by normalization (sum of squares equal to one; Legendre & Gallagher 2001; Tomašových & Zuschin 2009; Legendre & Legendre 2012), and environmental variables were proportionalized (values were divided by the maximum attained in each variable) (Supplementary Data 1). All statistical analyses and production of graphics were performed using statistical software R (R Development Core 2017).

The degree of bathymetric influence over the taphonomic profile was determined using a constrained analysis of proximities (CAP), which is the canonical version of principal coordinate analysis (Anderson & Willis 2003). This technique quantifies the relationship between two sets of variables (data matrices) by exploring a series of causal models (see Legendre & Legendre 2012; Tomašových & Zuschin 2009 for further examples). This analysis employed Manhattan distance, which is preferable over the more classical Euclidean distance, especially when evaluating taphonomic data (Tomašových & Zuschin 2009). We also conducted a partial CAP in order to examine the degree of spatial autocorrelation present in the taphonomic profile for the samples (see Legendre and Fortin 1989; Legendre and Legendre 2012).

The *vegan* package in the R software (Oksanen *et al.* 2017) allows gradients to fit any variable of interest by adjusting thin-plate splines that use general linear models with the function *ordisurf* (Wood 2003). The variation of any target environmental variable can be fitted to the CAP using this function as a primary resource to visualize the variation of that variable in the studied area. R-mode cluster analysis (grouping variables instead of sampling units) was performed to determine the probability that a set of taphonomic signatures would co-occur. To test whether groups of taphonomic signatures clustered significantly, we used multivariate analysis of variance with permutation (PERMANOVA), also based on the Manhattan distance (Anderson 2001).

Two previous directly dated datasets (shallow, < 25 m: Ritter *et al.* 2017; deep, > 100 m: Ritter *et al.* 2018, *submitted*; > 140 individually dated shells; Fig. 1) were used to test the relationship between age and the taphonomic condition of shells (Supplementary Data 2). We accounted for the taphonomic variation between datasets (shallow vs. deep) in the very same dated shell remains. Prior to analysis, the taphonomic profile (scoring damage for each signature on each shell) was standardized, dividing the weighted mean of the taphonomic damage by the maximum value scored for each shell. Thus, the total taphonomic profile for each shell ranged between 0 (pristine) and 1 (maximum taphonomic alteration). See further details in Ritter *et al.* (2017).

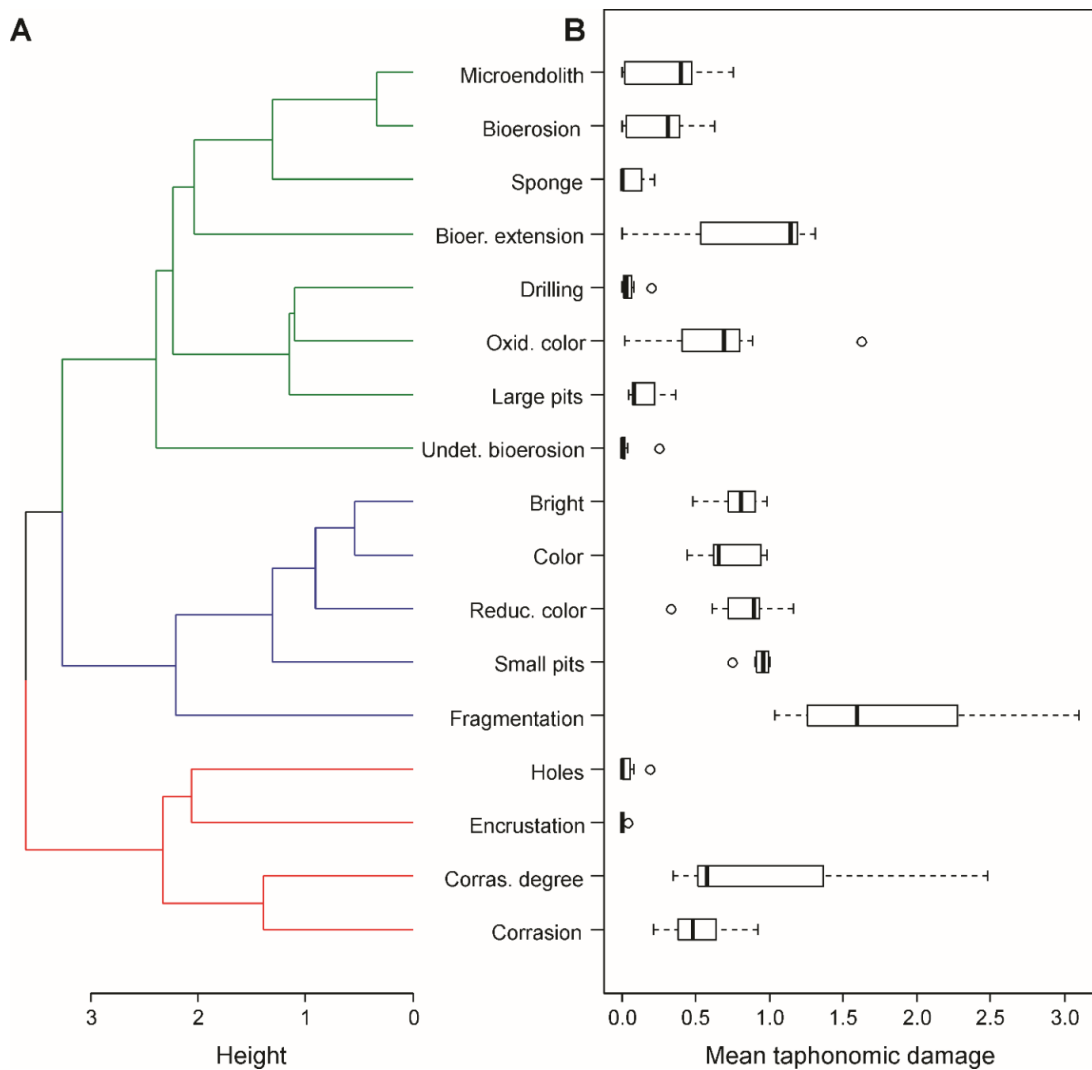
## Results

### *Depth gradient as influencing preservation state*

R-mode cluster analysis based on the Manhattan distance revealed three main groups of taphonomic signatures, which were significantly different according PERMANOVA ( $F = 8.2005$ ,  $R^2 = 0.354$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 2). The three groups of signatures are mainly represented by (i) biological damage traces associated with oxidized colours and large dissolution pits; (ii) colour and bright alteration, as well as fragmentation; and (iii) corrosion (including dissolution holes) and encrustation (which was very low; Fig. 2B).

The degree of spatial autocorrelation present in the taphonomic profile of the samples, expressed here as a variation partition, is presented in Table 3. Briefly, this approach decomposes the influence of environmental variables (in our case, depth) into four fractions: fraction [a] represents the proportion of constrained inertia that is explained by depth exclusively; fraction [b] represents the influence of depth that is spatially (geographical

distance; latitude x longitude) structured; fraction [c] represents the proportion of taphonomic variation exclusively influenced by the spatial structure; and fraction [d] represents the taphonomic variation that is influenced by both unmeasured response variables and the spatial structure. CAP provides the sum between fractions [a+b] and fractions [c+d]. Partial CAP (including the geographical location as a matrix of covariables) provides fractions [a] and [d], and the sum of fractions influenced by spatial structure [b+c]. Using both together, one can easily address the individual proportions of fractions [a], [b], [c] and [d].



*Fig. 2.* PERMANOVA showing groups of taphonomic variables. **A)** Cluster analysis. **B)** Boxplot showing interquartile range, 95% confidence intervals, and outliers of the variation range for taphonomic variables considered here.

The proportion of taphonomic variation that is caused by predictor variables alone (depth,  $R^2 = 0.185$ , Adjusted  $R^2 = 0.134$ ) is smaller than the spatially structured effect ( $R^2 = 0.253$ , Adjusted  $R^2 = 0.074$ ). The spatially controlled environmental variation accounted for 27% of the taphonomic variation observed in SBS, while nearly 28% of the damage profile was unexplained by the environmental/spatial set considered here (Table 3).

*Table 3.* Variation partition – spatial effect over taphonomic damage. [a] = Depth without spatial influence; [b] = Influence of depth that is spatially structured; [c] = Spatial influence alone; [d] = Unknown or unmeasured environmental influence. Adjusted R-squared was determined using the function varpart in the vegan package (Oksanen *et al.* 2017).

Fraction	Inertia	$R^2$	Adjusted $R^2$
[a+b]	8.557	0.462	0.354
[c+d]	9.973	0.538	0.646
[b+c]	9.813	0.529	0.294
[a]	3.425	0.185	0.134
[b]	5.132	0.277	0.219
[c]	4.681	0.253	0.074
[d]	5.229	0.285	0.571
[a+b+c+d]	18.531	Total = 1	Total = 1

#### *Depth and temporal resolution*

CAP showed that up to 46% of the taphonomic variation observed related to variation in depth (Fig. 3). Additionally, bioerosion (including sponge and microendolithic traces), dissolution (large pits), drilling predation and colour oxidation form a group of taphonomic damage types exhibiting a positive relationship with the depth gradient as displayed by the thin-plate splines (two-dimensional surfaces) in the CAP plot (Fig. 3A). Encrustation, corrosion and dissolution holes are more evident in shallower sites; biological damage (microendolithic traces, bioerosion, sponge encrustation and drilling predation) are related to deeper sites. Highly variable taphonomic attributes (fragmentation, bright, colour alteration, and small dissolution pits) are intermediate in relationship to depth (Fig. 2).

Shallow sites are represented by a more heterogeneous (i.e., high dispersion) ensemble

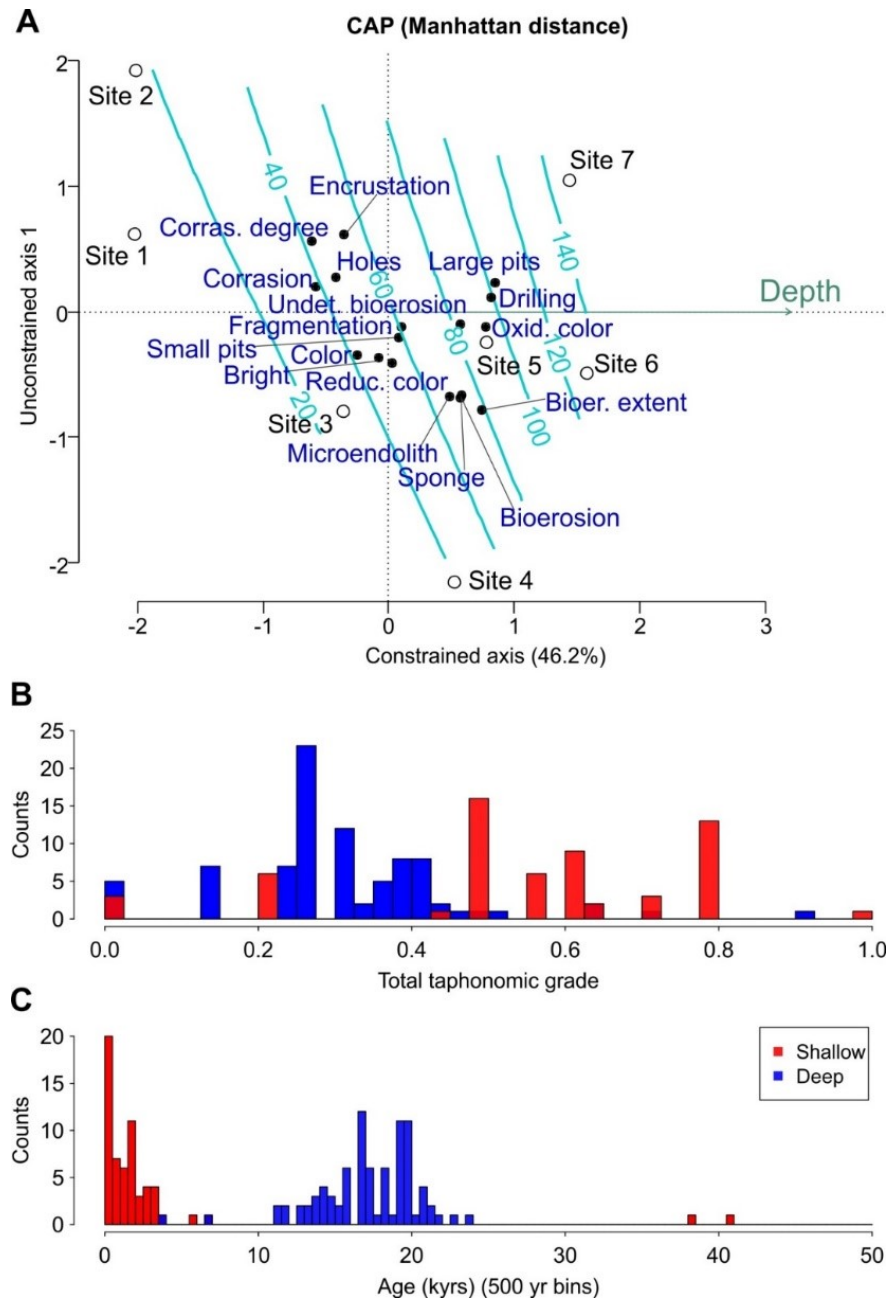
of damage properties, whereas deep sites present less variation in taphonomic variables ( $IQR_{TAPHO\_shallow} = 0.21$ ,  $IQR_{TAPHO\_deep} = 0.13$ ; Fig. 2B). This pattern is also clearly observed in individually dated specimens when considering the counts in total taphonomic grades binned by depth (shallow vs. deep; Fig. 3B). Conversely, counts of individually dated shells (grouped into 500 yr bins) reveal the exact opposite pattern; deep sites exhibit high age dispersion (high interquartile range), whereas shallow sites present little interquartile range of ages ( $IQR_{shallow} = 1.8$  kyrs;  $IQR_{deep} = 4.2$  kyrs; Ritter *et al.* 2018, *submitted*; Fig. 3C).

## Discussion

### *Is depth an overarching variable?*

Using a dip transect with samples regularly spaced through a depth gradient may reduce the proportion of variation explained by spatial structure in the sampling design (Fig. 4A). However, here, we selected widely spaced localities to improve spatial extension in the actualistic taphonomic design. We focused on samples exclusively from muddy substrates in order to reduce the widely recognized effect of sedimentary variables on the taphonomic profile of recent shelly accumulations (Callender *et al.* 2002; Lescinsky *et al.* 2002; Parsons-Hubbard 2005; Powell *et al.* 2011). This approach allowed the examination of only the effect of depth, which may be regarded as an environmental variable per se but also modulates other environmental variables, such as water temperature, salinity, and water mass stacking (Davis 1972).





**Fig. 3.** Relationship between depth and TDP in muddy death assemblages from the SBS. **A)** Constrained analysis of proximities using depth as a constraining variable (generalized additive model-based thin-plate splines – light blue lines indicate the gradient of depth). **B)** Counts of shells according to total taphonomic grade (each bin corresponds to 0.025). **C)** 500 kyr age bins, segregated by depth (shallow vs. deep shelf). Figures B and C are based on a compilation of data available in Ritter *et al.* (2017) from shallow areas, and deep assemblages are from Ritter *et al.* (2018, submitted).

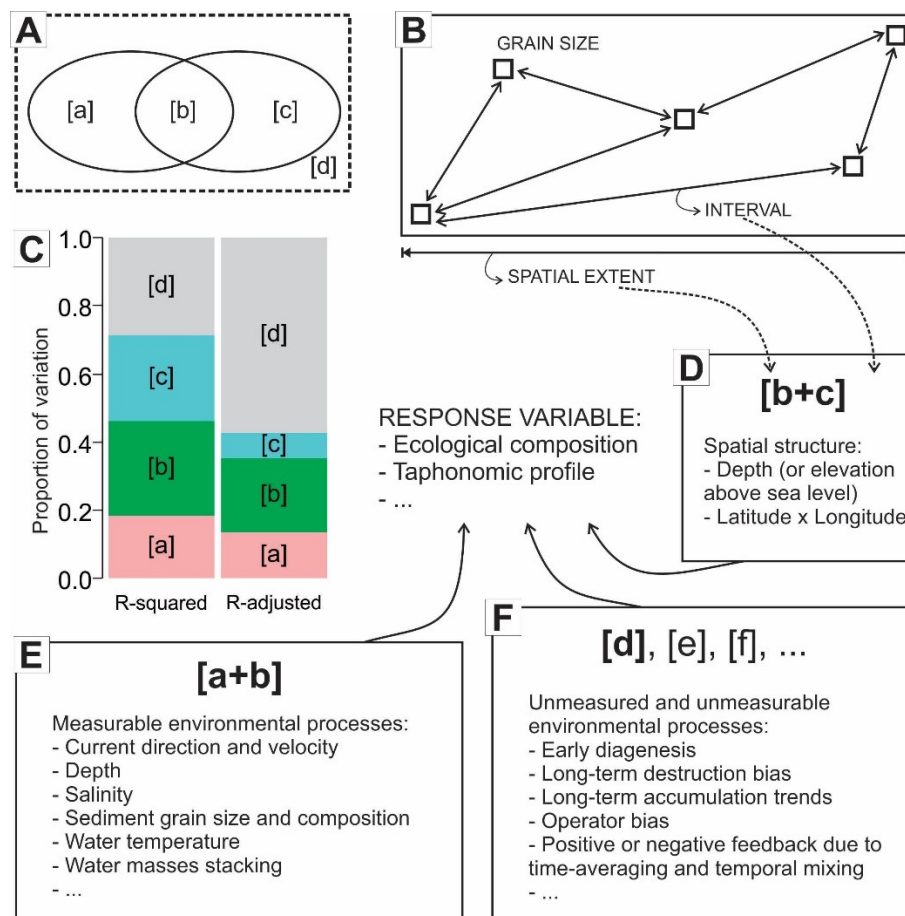
Bathymetry acts as a spatially structured variable on both modern (Walton 1955; Smale 2008) and fossil assemblages (Scarponi & Kowalewski 2004; Redman *et al.* 2007).

Using canonical analyses allied with variation partition, we observed that spatial extent is responsible for an important fraction of taphonomic variation (Fig. 4B; Table 3). However, this is the first time in the taphonomic literature that the influence of depth on the mollusc shell damage profile has been reported. In our study, depth accounted for, on average, 18% of the TDP, while the influence of depth that is spatially structured was as high as 28%.

Obviously, variable depth is inextricably linked in some degree to spatial assembly; both depth and space explain nearly 46% of the taphonomic variation. Latitudinal variation between shallow and deep samples in this study probably explains the high percentage of spatially structured influence of depth on the TDP (Fig. 4C-E). Explicitly, the depth gradient herein is not exactly a transect (linear relation between depth and space) but a laterally heterogeneous profile. In this case, the depth increases its spatial component compared to a transect. This condition has implications for palaeoecological analyses of dip section using linear transects to compare to other studies that also account for lateral variation within a given section. In this case (i.e., lateral variation at fine spatial scales; e.g., Redman *et al.* 2007), the depth may mostly account for the spatially structured component rather than depth as an environmental variable (and its associated covariables). As a result, water depth and its environmental covariates might not be strong variables at high-resolution spatial scales (Redman *et al.* 2007). Nevertheless, fine-scale studies could also provide useful results once the regional pool is at least partially transferred to local scales, for example, due to time-averaging (Tomašových & Kidwell 2009).

Going further from the now classical approach of variation partitioning (Peres-Neto *et al.* 2006; Anderson *et al.* 2011; Legendre & Legendre, 2012), is it possible that (measured) depth acts in a quantic (or multi-hierarchical) fashion is estimates of the extent of environmental influence over the distribution of the taphonomic imprint in marine shells? We conclude that it is, with the following reasoning: measurable environmental variables affect

(the taphonomic pattern of) sampling units in an atomized manner (i.e., affecting mainly sampling units, or the “grain” of the experiment; see Fig. 4). Furthermore, depth may exert effects at various and multiple scales of organization (hierarchies) (e.g., Patzkowsky & Holland 2012), from the sampling unit (“grain”), to the average distance between sampling units (the interval of the experiment), and finally to the extent of the studied area.



*Fig. 4.* Generalized model illustrating how response variables (such as taphonomic damage, taxonomic composition, etc.) are affected by environmental processes and variables. **A**) Model for partitioning the variance in multivariate response variables using constrained ordination according to Legendre *et al.* (2005). **B**) Conceptual model for a sampling design considering “grain size” (i.e., the relative size of the sampling unit; Dungan *et al.* 2002), sampling interval (the average distance between sampling units), and spatial extent (the geographical area where sampling units are located) (Anderson *et al.* 2011). **C**) Variation partition of taphonomic damage as influenced by environmental variables (depth, fractions [a+b]), spatial organization (geographical location of sampling units, fractions [b+c]) and the unexplained variation (fraction [d]). **D**) Factors typically responsible for spatial structure (~autocorrelation) in taphonomic analysis. **E**) Listing of environmental variables and processes that typically influence taphonomic properties. **F**) Unmeasured factors affecting the taphonomic condition of bioclasts.

There is also a relatively high amount of TDP that is not explained by either depth (and its environmental covariates) or space: the fraction [d] that accounts for 28% of the TDP. The unexplained variables can simply be consequences of unmeasurable environmental processes (Fig. 4F). The temporal resolution of the fossil record (measured by time-averaging; Kowalewski *et al.* 1998; Kidwell 2013), for example, is a predictable down-dip (Scarponi *et al.* 2013), and this process is one of many that may be decreasing the amount of explained fraction over TDP (see next section). Furthermore, time-averaging is not necessarily a negative bias (Kowalewski 1996; Kidwell, 2013).

The methodological bias, however, is listed here as a negative bias that impacts the unexplained fraction (Kidwell *et al.* 2001) (Fig. 4F). Operator bias (Rothfus 2004), for example, accounted for a messy feature related to the standard process of scoring taphonomic attributes among different observers. Similarly, Ritter *et al.* (2016b) highlighted the high heterogeneity of taphonomic-like studies (either taphonomic attributes or statistical analyses) as another analytical bias that might result in a poor correlation between environmental variables and taphonomic damage. Those authors also noted the effect of operator bias on the interpretative power of taphonomic signatures. A relatively minor discrepancy between two operators (~8%), for example, yields a significantly different environmental signal in lagoonal systems. These methodological biases may account for the unexplained variables.

With respect to the unexplained fraction, although we were unable to account for how much of each of the previous effects explained the unexplained, we provided empirical data (see above) indicating temporal mixing as the variable that is responsible for the greatest percentage that was neither explained by depth or space (or some interaction between them). These inexplicable variables are not interpreted as diminishing the robustness of taphonomic studies. Conversely, we can explain nearly half of the environmental effect on TDP, which would strengthen the explanation of the unexplained fraction by taking into account temporal

mixing. In other words, this unexplained fraction may represent a new frontier for upcoming taphonomic studies, such as the investigation of long-term trends in preservation.

Additionally, the unpredictable proportion (Fig. 4F) in the environmental explanation for the taphonomic signal is not a weakness of the fossil record (i.e., it is not a consequence of this unexplained fraction).

*How does depth modulate the relationship between temporal resolution and TDP?*

Previous studies established that there are predictable changes, both in the quality of preservation and the temporal resolution, in the fossil record along a depositional profile (Scarponi *et al.*, 2013; 2017). Despite these previous studies, we found contradictory results: shells directly dated from shallow locations showed high taphonomic dispersion (interquartile ranges) but displayed little age variability (temporal mixing). Meanwhile, deep age assemblages showed the opposite pattern, with homogeneous TDP and high temporal mixing. Independently tallied TDP from shell deposits recovered from muddy death assemblages in the same spatial extension have displayed an analogous variability pattern with respect to taphonomic damage. Scarponi *et al.* (2017), however, found the opposite pattern in a transgressive-regressive succession of a deltaic system: nearshore shell deposits were both less time averaged and taphonomically pristine, while offshore shell assemblages presented a lower temporal resolution (> time-averaging) and more altered shells than proximal counterparts. While time-averaging appears to be depth-invariant with shell median ages increasing basin-wide (as demonstrated by Ritter *et al.* 2018), we demonstrate that, apparently, the preservation of macrofossils improves offshore. This discrepancy may be related to differences in shelf sedimentation rates; for example, the deltaic Po Plain (Scarponi *et al.* 2017) has a high sediment supply, whereas the SBS has little to negligible present-day

clastic input (Kowsmann & Costa 1979). However, this remains to be directly tested.

Certain taphonomic attributes are more strongly related to (or influenced by) depth, as indicated by the canonical analysis. Based on cluster analyses, we grouped taphonomic variables that are covariate, implying that they are affected or caused by the same (environmental) processes. PERMANOVA showed that three groups of taphonomic signatures are significantly different; these groups reflect, at least grossly, depth. Therefore, depth may be regarded as an overarching (umbrella) variable for several environmental variables that are covariate or are directly influenced by depth. Additionally, and this is the novel finding of this study, *depth may also reflect time*: the influence of time on taphonomic variation is also represented by depth, producing a spatial-temporal continuum.

This continuum between time and depth may modulate the environmental variation and turnover (*taphonomic turnover*) between sampling units, both directionally and non-directionally. An accurate analogy may be the variation in beta diversity, that is, the amount of variation added (additive model of MacArthur *et al.* 1966) or the ratio or turnover (multiplicative model of Whittaker 1960, 1972) of richness between sampling intervals across a given sampled area or extent. Considering that depth affects TDP and age variation at different operational scales, variable depth should be regarded more precisely as a “depth gradient”.

One of our main indications is that time-averaged shelly assemblages in subtropical marine settings (such as the SBS) record average environmental gradients accurately, at least when (i) controlling for facies (e.g., selecting bioclastic samples from single sedimentary facies, such as muddy facies) and (ii) removing the effect of overarching “environmental” variables such as depth. This reasoning may be useful when examining fossil samples with environmental variables not directly (quantitatively) available from sedimentary or stratigraphic evidence. In other words, taphonomic analysis of fossilized samples allows

useful palaeobiological reconstructions once confounding variables (see Tomašových & Zuschin 2009) are ruled out or directly estimated (Fig. 3).

### **Concluding remarks**

Using a comprehensive mollusc death assemblage dataset of (i) samples gathered from exclusively fine substrata (muddy facies) and (ii) > 140 individually dated shells with scored taphonomic damage at a broad spatial scale on the southernmost Southern Brazilian Shelf, it was possible to reveal depth as *an overarching* variable affecting the damage state of bioclasts. CAP revealed that up to 46% of the taphonomic variation observed was related to variation in depth (with approximately 28% still unexplained by environmental factors). Part of the unexplained fraction is due to temporal mixing, which also contributes to structuring the samples along large-scale patches; shallow sites are represented by a more heterogeneous (i.e., high dispersion) ensemble of damage properties, whereas deep sites present less variation in taphonomic variables.

Conversely, deep sites exhibit high age dispersion (high interquartile range), whereas shallow sites present narrow interquartile age ranges. This pattern suggests that, in a regional stratigraphic context (such as a passive marine setting), taphonomic turnover is an indirect indication of age-variability (temporal mixing). In addition, our study corroborates that taphonomic analysis, when considering large spatial scales in recent environments, explains the variation present in shell beds likely formed during pulses of distinct time periods in the evolution of a sedimentary basin in 4<sup>th</sup>- to 5<sup>th</sup>-order sequences.

## Acknowledgements

This study was supported by the FAPERGS/Brazil (grant 1982-2551/13-7). CAPES/IODP/Brazil (grant 091727/2014 and 010195/2016-02-BEX to MNR) and CNPq (grant 407922/2016-4) provided additional funds. MNR and JCC thank CNPq for the financial support (grants 140568/2014-0 and 304453/2013-7, respectively). Marcello G. Simões and Claudio G. De Francesco provided useful comments on earlier drafts of this report.

## References

- Abbot, R.T. 1974: *American Seashells*, 663. 2<sup>nd</sup> edition, Van Nostrand Reinhold, New York.
- Abbot, R.T. & Dance, S.P. 2000: *Compendium of seashells*, 411. Odissey Publishing, New York.
- Anderson, M.J. 2001: A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26, 32–46.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. 2011: Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19–28.
- Anderson, M.J. & Willis, T.J. 2003: Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84, 511–525.
- Angulo, R.J., Lessa, G.C. & Souza, M.C. 2006: A critical review of mid- to late- Holocene sea-level fluctuations on the eastern Brazilian coastline. *Quaternary Science Reviews* 25, 486–506.



- Bennington, J.B., Dimichele, W.A., Badgley, C., Bambach, R.K., Barrett, P.M., Behrensmeyer, A.K., Bobe, R., Burnham, R.J., Daeschler, E.B., Dam, J.V., Eronen, J.T., Erwin, D.H., Finnegan, S., Holland, S.M., Hunt, G., Jablonski, D., Jackson, S.T., Jacobs, B.F., Kidwell, S.M., Koch, P.L., Kowalewski, M., Labandeira, C.C., Looy, C.V., Lyons, S.K., Novack-Gottshall, P.M., Potts, R., Roopnarine, P.D., Strömberg, C.A.E., Sues, H.-D., Wagner, P.J., Wilf, P. & Wing, S.L. 2009: Critical issues of scale in paleoecology. *Palaios* 24, 1–4.
- Best, M.M.R. 2008: Contrast in preservation of bivalve death assemblages in siliciclastic and carbonate tropical shelf settings. *Palaios* 23, 796–809.
- Best, M.M.R. & Kidwell, S.M. 2000: Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: II. Effect of bivalve life habitats and shell types. *Paleobiology* 26, 103–115.
- Callender, W.R., Staff, G.M., Parsons-Hubbard, K.M., Powell, E.N., Rowe, G.T., Walker, S.E., Brett, C.E., Raymond, A., Carlson, D.D., White, S. & Heise, E.A. 2002: Taphonomic trends along a forereef slope: Lee Stocking Island, Bahamas. I. Location and water depth. *Palaios* 17, 50–65.
- Corrêa, I.C.S. 1996: Les variations du niveau de la mer durant les derniers 17.500 ans BP: l'exemple de la plate-forme continentale du Rio Grande do Sul-Brésil. *Marine Geology* 130, 163–178.
- Davis, R.A. 1972: *Principles of oceanography*, 434. Addison-Wesley Pub. Co.
- Davies, D.J., Powell, E.N. & Stanton, R.J., Jr. 1989: Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation – a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor? *Lethaia* 22, 207–212.
- Dexter, T.A., Kaufman, D.S., Krause, R.A., Jr., Barbour Wood, S.L., Simões, M.G., Huntley, J.W., Yanes, Y., Romanek, C.S. & Kowalewski, M. 2014: A continuous multi-millennial

record of surficial bivalve mollusk shells from the São Paulo Bight, Brazilian shelf.

*Quaternary Research* 81, 274–283.

Dillenburg, S.R. & Barboza, E.G. 2014: The strike-fed sandy coast of Southern Brazil. In Martini, I.P. & Wanless, H.R. (eds): *Sedimentary coastal zones from high to low latitudes*, 333–352. Geological Society, London, Special Publications 388.

Dillenburg, S.R., Barboza, E.G., Tomazelli, L.J., Hesp, P.A., Clerot, L.C.P. & Ayup-Zouain, R.N. 2009: The Holocene coastal barriers of Rio Grande do Sul. In Dillenburg, S.R. & Hesp, P.A. (eds): *Geology and Geomorphology of Holocene Coastal Barriers of Brazil*, 53–91. Lecture Notes in Earth Sciences, Springer, Berlin.

Dominguez, J.G., Kosnik, M.A., Allen, A.P., Hua, Q., Jacob, D.E., Kaufman, D.S. & Whitacre, K. 2016: Time-averaging and stratigraphic resolution in death assemblages and Holocene deposits: Sydney Harbour's molluscan record. *Palaios* 31, 563–574.

Dungan, J.L., Perry, J.N., Dale, M.R.T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M.-J., Jakomulska, A., Miriti, M. & Rosenberg, M.S. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25, 626–640.

Kidwell, S.M. 2013: Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: building a taphonomic foundation for conservation paleobiology. *Palaeontology* 56, 487–522.

Kidwell S.M. & Bosence D.W.J. 1991: Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: Allison, P.A. & Briggs, D.E.G. (eds): *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*, 115–209. Plenum, New York.

Kidwell, S.M., Rothfus, T.A. & Best, M.M.R. 2001: Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system and target taxa. *Palaios* 16, 26–52.

Kowsmann, R.O. & Costa, M.O.A. 1979: Sedimentação quaternária da margem continental brasileira e das áreas oceânicas adjacentes. In: *REMAC PROJECT (Final Report)*, 55.

Petrobras Rio de Janeiro

- Kowalewski, M. 1996: Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. *The Journal of Geology* 104, 317–326.
- Kowalewski, M., Casebolt, S., Hua, Q., Whitacre, K.E., Kaufman, D.S. & Kosnik, M.A. 2018: One fossil record, multiple time resolutions: Disparate time-averaging of echinoids and mollusks on a Holocene carbonate platform. *Geology* 46, 51–54.
- Kowalewski, M., Barbour Wood, S.L., Kiessling, W., Aberhan, M., Fürsich, F.T., Scarponi, D. & Hoffmeister, A.P. 2006: Ecological, taxonomic, and taphonomic components of the post-Paleozoic increase in sample-level species diversity of marine benthos. *Paleobiology* 32, 533–561.
- Kowalewski, M., Goodfriend, G.A. & Flessa, K.W. 1998: High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time-averaging. *Paleobiology* 24, 287–304.
- Krause, R.A., Barbour, S.L., Kowalewski, M., Kaufman, D.S., Romano, C.S., Simões, M. G. & Wehmiller, J.F. 2010: Quantitative comparisons and models of time-averaging in bivalve and brachiopod shell accumulations. *Paleobiology* 36, 428–452.
- Lescinsky, H.L., Edinger, E. & Risk, M.J. 2002: Mollusc shell encrustation and bioerosion rates in a modern epeiric sea: taphonomy experiments in the Java Sea, Indonesia. *Palaios* 17, 171–191.
- Legendre, P. 1993: Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74, 1659–1673.
- Legendre, P. & Fortin, M.-J. 1989: Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80, 107–138.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. 2001: Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280.
- Legendre, P. & Legendre, L. 2012: *Numerical ecology*, 1006. Developments in Environmental Modelling, Springer, Amsterdam.

- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. 2005: Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecology Monographs* 75, 435–450.
- Lima, L.G., Dillenburg, S.R., Medeanic, S., Barboza, E.G., Rosa, M.L.C.C., Tomazelli, L.J., Dehnhardt, B.A. & Caron, F. 2013: Sea-level rise and sediment budget controlling the evolution of a transgressive barrier in southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 42, 27–38.
- MacArthur, R.H., Recher, H. & Cody, M. 1966: On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* 100, 319–332.
- Mikkelsen, P.M. & Bieler, R. 2008: *Seashells of Southern Florida: living marine mollusks of the Florida Keys and adjacent regions. Bivalves*, 503. Princeton University, New Jersey.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R. B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. 2017: vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-3.  
<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Patzkowsky, M.E. & Holland, S.M. 2012: *Stratigraphic paleobiology: understanding the distribution of fossil taxa in time and space*, 257. The University of Chicago Press, Chicago.
- Parsons-Hubbard, K.M. 2005: Molluscan taphofacies in Recent carbonate reef/lagoon systems and their application to sub-fossil samples from reef cores. *Palaios* 20, 175–191.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. 2006: Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87, 2614–2625.
- Powell, E.N., Staff, G.M., Callender, W.R., Ashton-Alcox, K.A., Brett, C.E., Parsons-Hubbard, K.M., Walker, S.E. & Raymond, A. 2011: The influence of molluscan taxon on taphofacies development over a broad range of environments of preservation: The SSETI experience. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 312, 233–264.

- R Development Core Team. 2017: R: A language and environment for statistical computing: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, [www.R-project.org](http://www.R-project.org) (October 2017).
- Rothfus, T.A. 2004: How many taphonomists spoil the data? Multiple operators in taphofacies studies. *Palaios* 19, 514–519.
- Ritter, M.N., De Francesco, C.G., Erthal, F., Hassan, G.S., Tietze, E. & Martínez, S. 2016a: Manifesto of the South American school of (actualistic) taphonomy. *Palaios* 31, 20–24.
- Ritter, M.N.; Erthal, F.; Kosnik, M.A.; Coimbra, J.C. & Kaufman, D.S. 2017: Spatial variation in the temporal resolution of subtropical shallow-water molluscan death assemblages. *Palaios* 32, 559–571.
- Ritter, M.N.; Erthal, F.; Kosnik, M.A.; Kowalewski, M.; Kaufman, D.S. & Coimbra, J.C. 2018: Onshore-offshore trends in the temporal resolution of the fossil record: insights from the Brazilian shelf and continental slope. *Geology* (G40114, *submitted*).
- Ritter, M.N.; Francischini, H.; Kuhn, L.A.; Luz, N.C.; Michels, F.H.; Morais, A.L.M.; Paim, P.A.V.; Xavier, P.L.A. & De Francesco, C.G. 2016b: El sesgo del operador en la replicabilidad de los estudios tafonómicos comparativos. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19, 449–464.
- Redman, C.M., Leighton, L.R., Schellenberg, S.A., Gale, C.N., Nielsen, J.L., Dressler, D.L. & Klinger, M.K. 2007: Influence of spatiotemporal scale on the interpretation of paleocommunity structure: lateral variation in the Imperial Formation of California. *Palaios* 22, 630–641.
- Scarponi, D., Azzarone, M., Kusnerik, K., Amorosi, A., Bohacs, K.M., Drexler, T.M. & Kowalewski, M. 2017: Systematic vertical and lateral changes in quality and time resolution of the macrofossil record: insights from Holocene transgressive deposits, Po coastal plain, Italy. *Marine and Petroleum Geology* 87, 128–136.

- Scarponi, D., Kaufman, D.S., Amorosi, A. & Kowalewski, M. 2013: Sequence stratigraphy and the resolution of the fossil record. *Geology* 41, 239–242.
- Scarponi, D. & Kowalewski, M. 2004: Stratigraphic paleoecology: bathymetric signatures and sequence overprint of mollusk associations from upper Quaternary sequences of the Po Plain, Italy. *Geology* 32, 989–992.
- Smale, D.A. 2008: Continuous benthic community change along a depth gradient in Antarctic shallows: evidence of patchiness but not zonation. *Polar Biology* 31, 189–198.
- Tomašových, A. & Kidwell, S.M. 2009: Fidelity of variation in species composition and diversity partitioning by death assemblages: time-averaging transfers diversity from beta to alpha levels. *Paleobiology* 35, 97–121.
- Tomašových, A. & Kidwell, S.M. 2010: Predicting the effects of increasing temporal scale on species composition, diversity, and rank-abundance distributions. *Paleobiology* 36, 672–695.
- Tomašových, A., Kidwell, S.M. & Barber, R.F. 2016: Inferring skeletal production from time-averaged assemblages: skeletal loss pulls the timing of production pulses towards the modern period. *Paleobiology* 42, 54–76.
- Tomašových, A., Schlögl, J., Biroň, A., Hudáčková, N. & Mikuš, T. 2017: Taphonomic clock and bathymetric dependence of cephalopod preservation in bathyal, sediment-starved environments. *Palaios* 32, 135–152.
- Tomašových, A. & Zuschin, M. 2009: Variation in brachiopod preservation along a carbonate shelf-basin transect (Red Sea and Gulf of Aden): environmental sensitivity of taphofacies. *Palaios* 24, 697–716.
- Tomazelli, L.S., Dillenburg, S.R. & Villwock, J.A. 1996: Late Quaternary geological history of Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. *Revista Brasileira de Geociências* 30, 474–476.

- Walton, W.R. 1955: Ecology of living benthonic foraminifera, Todos Santos Bay, Baja California. *Journal of Paleontology* 29, 952–1018.
- Weschenfelder, J., Baitelli, R., Corrêa, I.C.S., Bortolin, E., and Santos, C.B. 2014: Quaternary incised valleys in southern Brazil coastal zone. *Journal of South American Earth Sciences* 55, 83–93.
- Whittaker, R.H. 1967: Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42, 207–264.
- Tyler, C.L. & Kowalewski, M. 2014: Utility of marine benthic associations as a multivariate proxy of paleobathymetry: a direct test from recent coastal ecosystems of North Carolina. *PLoS ONE* 9, e95711.
- Whittaker, R.H. 1960: Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279–338.
- Whittaker, R.H. 1972: Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21, 213–251.
- Wood, S.N. 2003: Thin plate regression splines. *Journal of the Royal Statistical Society* 65, 95–114.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M. & Stanton Jr., R.J. 2003: Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth-Science Reviews* 63, 33–82.

# CAPÍTULO 6

[Síntese integradora: considerações finais e perspectivas]



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base em uma visão ampla e integradora dos resultados, os quais foram apresentados nos manuscritos da presente tese, foi possível elencar algumas conclusões gerais, embora muitas delas ainda necessitem ser melhor testadas para se tornarem aceitas ou refutadas total ou parcialmente.

Associações de moluscos bivalves em ambientes marinhos rasos, em margens passivas siliciclásticas, possuem curvas de frequência de distribuição de idades assimétricas à direita, o que implica que remanescentes biológicos estão sendo constantemente adicionados à zona tafonomicamente ativa (**ZTA**). Em nosso estudo (Capítulo 3), 97% dos espécimes são mais recentes que 6 ka. Entretanto, alguns remanescentes bioclásticos apresentaram idades por volta de 40 ka. Estes resultados vão ao encontro de trabalhos prévios (discutidos no Capítulo 3). Além disto, quando comparamos a magnitude do *time-averaging* (estimado através do intervalo interquartil da variabilidade total de idades, descontando o erro dos modelos) entre as amostras com resolução espacial considerada alta (de 7 a 21 m de profundidade), notamos uma relação inversa com a profundidade: associações rasas apresentaram uma maior magnitude do *time-averaging* (menor resolução temporal do registro fóssil) em aproximadamente uma ordem de magnitude comparada às associações bioclásticas em regiões mais profundas. Esta variação na resolução temporal em amostras relativamente próximas, aponta que ambientes rasos podem apresentar heterogeneidade tanto sedimentar quanto biológica. Diferenças na sedimentação, produção biológica (adição de conchas na **ZTA**, no nosso caso) e exumação, todos aumentando com a profundidade (Capítulo 3), muitas vezes são crípticas dependendo da escala espacial utilizada (e.g., Capítulo 4).

Por outro lado, associações de moluscos ao longo (gradiente batimétrico) e ao largo (latitudinal) de ambientes profundos (de 100 a 242 m de coluna d'água; baixa resolução espacial) não apresentaram variação considerável na magnitude do *time-averaging* entre amostras. Não obstante, os valores foram comparáveis àqueles encontrados em estudos prévios em ambientes marinhos mais rasos (Capítulo 4).

As tendências *onshore-offshore* no que tange à resolução temporal das acumulações de bivalves — aumento da mediana e da uniformidade das curvas de frequência de distribuição de idades, ainda que a escala do *time-averaging* seja invariante (Fig. 7A) — provavelmente refletem a interação entre as mudanças do nível relativo do mar e, conseqüentemente, da elevada bioprodutividade em águas menos profundas (Capítulo 4). Ademais, ambientes marinhos rasos em plataformas siliciclásticas de margem passiva, como a plataforma continental do sul do Brasil (**PSB**), apresentam uma mistura temporal (variabilidade total de idades, 95% dos dados) não superior ao tempo de ativação do respectivo ambiente deposicional. Em outras palavras, áreas mais rasas foram expostas durante o Último Máximo Glacial (**UMG**) e inundadas após este evento. Portanto, a inundação destes ambientes após o **UMG** reativou tais ambientes sob o ponto de vista de formação do registro sedimentar e fóssil. Logo, o registro fóssil (e.g., acumulações de moluscos bivalves) apresenta idades delimitadas por este período. Este efeito é o que denominamos aqui “**área virgem**”. Ambientes profundos (>100 m), contudo, mesmo durante o **UMG** continuaram ativos e a formação do registro fóssil manteve-se relativamente constante. Por conseguinte, sua mistura temporal é relativamente maior do que ambientes rasos (Capítulo 4).

Apesar da mistura temporal variar com a profundidade, a magnitude de *time-averaging* é relativamente invariante com a profundidade. Em outras palavras, apesar

da variação nas medidas de tendência central, o registro fóssil parece ter uma resolução temporal comparável através de um amplo gradiente batimétrico. O *time-averaging*, quando medido para uma área relativamente pequena (e.g., plataforma interna), contudo, apresenta uma magnitude muitas vezes dependente da escala espacial.

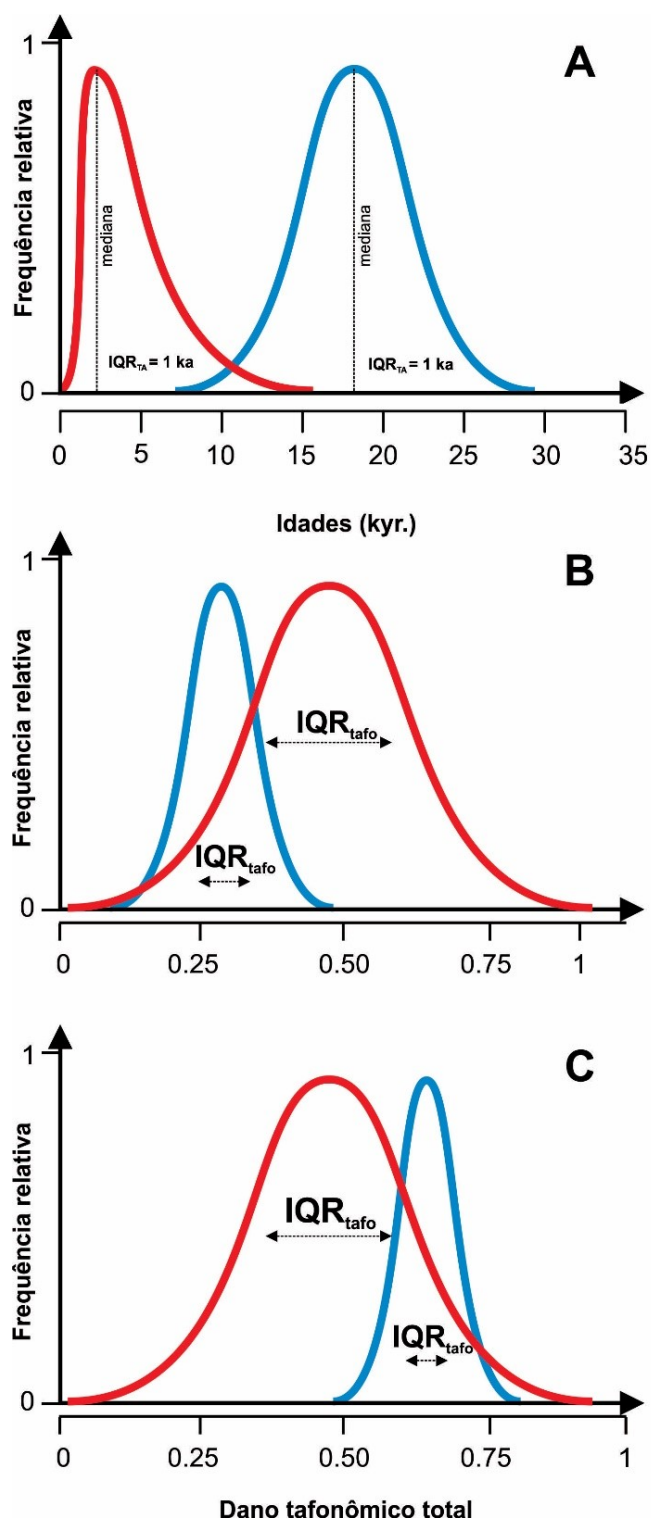
Apesar do fundo marinho da **PSB** atualmente representar uma superfície sedimentar isócrona, o registro fóssil preservado é diacrônico com a mediana de idades aumentando com a profundidade. Consequentemente, acumulações de conchas formadas ao longo de superfícies isócronas podem ser residualmente transgressivas, e potencialmente representam configurações batimétricas inconsistentes com a atual estratigrafia e contexto de fácies nos quais foram formadas.

O estado de preservação relativa dos remanescentes bioclásticos (dano tafonômico) é dependente da profundidade, assim como a mistura temporal (Capítulo 5). A profundidade — como uma variável “guarda-chuva”, uma vez que diversas outras variáveis são correlacionadas com ela (e.g., produtividade primária, zona fótica, granulometria, temperatura, etc.) — é responsável por explicar em torno de 46% da variação tafonômica em associações de bivalves coletados em sedimentos predominantemente lamosos na **PSB**. Uma parcela significativa do dano tafonômico destas acumulações (~28%), no entanto, deve-se a fatores que não foram mensurados diretamente, como o *time-averaging* e a mistura temporal, muito embora a relação entre preservação individual de remanescentes biológicos e idades não seja linear (e.g., Capítulo 3). Não obstante, quando analisamos o resultado da análise tafonômica daquelas amostras diretamente datadas (Capítulo 3; e dados inéditos similares para os espécimes do Capítulo 4, Apêndice 3), amostras mais profundas, apesar de apresentarem maior mistura temporal (maior variabilidade total de idades)

(Fig. 7A), possuem menor variação tafonômica comparada a ambientes rasos (Fig. 7B-C). Nesses ambientes, a variabilidade tafonômica é relativamente maior a despeito de uma menor variabilidade de idades. Ou seja, a preservação tafonômica em ambientes profundos, apesar de um tempo relativamente maior de formação de registro fóssil e sedimentar (diastemas mais longos), parece ser mais homogênea (*i.e.*, menor variância, por exemplo). Este resultado pode ser explicado analogamente com aqueles encontrados previamente sobre a assimetria de curvas de frequência de distribuição de idades ao longo de testemunhos sedimentares. Nestes casos, apenas pequenos pulsos são preservados, formando curvas mais leptocúrticas (Fig. 7B-C), o que poderia resultar em menor variabilidade de estados de preservação. Comparativamente, os resultados descritos na presente tese, ao longo de um extenso gradiente batimétrico (sete até 242 m), foram similares (em termos de *time-averaging* e mistura temporal) aos resultados encontrados ao longo de testemunhos.

## PERSPECTIVAS

As conclusões apresentadas aqui podem ser consideradas apenas padrões espaço-temporais do registro fóssil (especialmente o incipiente) empiricamente suportados. Nossos resultados podem (ou não) representar um modelo geral de associações mortas e fósseis concernente variações temporais (*time-averaging*) e espaciais (gradientes) em margens passivas siliciclásticas subtropicais. Qualquer estudo é limitado e reconhecer isto é um passo importante. Portanto, aqui são apresentadas algumas propostas de estudos futuros que podem ajudar a refutar ou dar maior suporte às conclusões apresentadas.



**Figura 7** – Uma síntese integradora gráfica, embora um tanto simplista, da presente tese. **A)** Curvas de frequência de distribuição de idades (CFI) de associações de moluscos em ambientes rasos (Capítulo 3, em vermelho) e amostras profundas (Capítulo 4, em azul). Note que amostras rasas possuem CFI assimétricas à direita (e.g., Ritter *et al.*, 2017), enquanto que as amostras profundas possuem CFI mais simétricas e mesocúrticas (veja os dados empíricos das CFI das 20 associações de bivalves utilizadas no Capítulo 4; Dados Suplementares). Além disto, amostras rasas possuem medidas de tendência central mais recentes comparadas a amostras profundas (amostras rasas possuem menor mistura

temporal, na terminologia da presente tese), enquanto que amostras profundas são temporalmente mais antigas. Entretanto, apesar disto, ambas as associações possuem magnitudes de *time-averaging* numericamente comparáveis, mensuradas através do intervalo interquartil ( $IQR_{TA}$ ) da variabilidade total de idades derivada da calibração dos modelos de idades (Capítulo 4). **B)** Embora amostras rasas possuam menor variabilidade de idades (menor mistura temporal), possuem maior dispersão tafonômica (mensuradas também através do intervalo interquartil;  $IQR_{tafo}$ ) comparada a amostras profundas, que possuem maior mistura temporal e menor dispersão tafonômica ( $IQR_{tafo}$ ). Este resultado, embora contra intuitivo, pode ser consequência do fato de amostras profundas serem relativamente mais antigas, sendo melhor análogas ao registro fóssil. Nestes casos, tem sido apontado (e.g., Kosnik *et al.*, 2015; Terry & Novak, 2015) que a formação de associações fósseis provavelmente acontece aos pulsos, formando **CFI** mais leptocúrticas e, conseqüentemente, que apresentam menor dispersão. Outro fato, também possível, é que amostras profundas apresentam um conjunto menor de assinaturas típicas (e de certa forma de natureza mais homogênea), comparadas a amostras rasas naturalmente mais heterogêneas (e.g., Capítulo 5). Não obstante, tais resultados poderiam ainda derivarem de problemas de amostragem (embora este padrão tenha sido comprovado entre amostras com mensuração direta de idades, e ao longo de outras mais sete amostras distribuídas por um extenso gradiente batimétrico, na **PSB**). Outro viés analítico poderia ser decorrente do efeito do observador (pequenas variações podem resultar em diferentes interpretações, e.g., Ritter *et al.*, 2016; Anexo 1), além da variação intrínseca entre espécies ou ainda outros aspectos não mensurados. **C)** Um exemplo que ilustra que menor dispersão tafonômica ( $IQR_{tafo}$ ) não implica, necessariamente, menor dano tafonômico total nas amostras profundas em relação às amostras rasas. Nesta figura, por exemplo, embora associações profundas apresentem menor  $IQR_{tafo}$ , elas podem ser caracterizadas por um maior dano tafonômico quando comparadas às rasas.

Embora o organismo alvo (*i.e.*, variações dentro de um grupo morfológicamente similar, como braquiópodes e moluscos bivalves) parece não influenciar a resolução temporal de um ambiente sedimentar, seria interessante analisar outras espécies de bivalves em ambientes profundos ou, desejavelmente, analisar a mesma espécie ao longo de um gradiente batimétrico semelhante ao abordado aqui. Adicionalmente, seria importante também analisar a variação latitudinal da resolução temporal de acumulações desta natureza.

Como alguns estudos já demonstraram, tanto a resolução temporal quanto a preservação tafonômica do registro fóssil estão limitadas a momentos sedimentares específicos. Portanto, a avaliação de como o *time-averaging* pode influenciar no padrão de preservação é extremamente importante especialmente em estudos que, por exemplo, abordem testemunhos sedimentares sob o contexto regional da

Estratigrafia de sequências. Estudos desta natureza poderiam auxiliar na aplicação mais direta dos resultados atualísticos no registro fóssil.

## REFERÊNCIAS

- Kosnik, M.A.; Hua, Q.; Kaufman, D.S. & Zawadzki, A. 2015. Sediment accumulation, stratigraphic order, and the extent of time-averaging in lagoonal sediments: a comparison of  $^{210}\text{Pb}$  and  $^{14}\text{C}$ /amino acid racemization chronologies. *Coral Reefs*, **34**:215–229.
- Ritter, M.N.; Erthal, F.; Kosnik, M.A.; Coimbra, J.C. & Kaufman, D.S. 2017. Spatial variation in the temporal resolution of subtropical shallow-water molluscan death assemblages. *Palaios*, **32**:572–583.
- Ritter, M.N.; Francischini, H.; Kuhn, L.A.; Luz, N.C.; Michels, F.H.; Morais, A.L.M.; Paim, P.A.V.; Xavier, P.L.A. & De Francesco, C.G. 2016. El sesgo del operador en la replicabilidad de los estudios tafonómicos comparativos. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **19**:449–464.
- Terry, R.C. & Novak, M. 2015. Where does the time go?: mixing and the depth-dependent distribution of fossil ages. *Geology*, **43**:487–490.

# ANEXOS



# ANEXO 1

[Manuscrito publicado]

Revista Brasileira de Paleontologia, 2016, v. 19, p. 449–464

<https://doi.org/10.4072/rbp.2016.3.10>

Submetido em março de 2016

Aceito em agosto de 2016

Dados Suplementares disponíveis em: <https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.859093>

\*Devido às restrições de copyright, acesse o manuscrito completo através do seu *Digital Object Identification* (DOI):

<https://doi.org/10.4072/rbp.2016.3.10>

## ANEXO 2

[Manuscrito publicado]

Terrae Didática, 2016, v. 12, p. 81–103

<https://doi.org/10.20396/td.v12i2.8646318>

Submetido em 18 de agosto de 2015

Aceito em 01 de fevereiro de 2016

\*Devido às restrições de copyright, acesse o manuscrito completo através do seu *Digital Object Identification* (DOI):  
<https://doi.org/10.20396/td.v12i2.8646318>.

# APÊNDICES

# APÊNDICE 1

[Dados\*]

Capítulo 3

PALAIOS, 2017, v. 32, p. 572–583

Valores da taxa de racemização de aminoácidos e de idade  $^{14}\text{C}$  para cada espécime de *Mactra isabelleana* d'Orbigny, 1846 analisado. **Lab.** refere-se ao código atribuído pelo *Amino Acid Geochronology*, NAU, Arizona, EUA. **Prof.:** profundidade em metros. **Lat.:** Latitude. **Long.:** Longitude. Ambas em graus decimais. **DL** refere-se à taxa de racemização dos respectivos aminoácidos. **Asp:** ácido aspártico. **Glu:** ácido glutâmico. **Ser:** serina. **Ala:** alanina. **Val:** valina. **Phe:** fenilalanina. **Ile:** isoleucina. **Leu:** leucina.

Espécime	Lab.	Lat.	Long.	Prof.	Asp DL	Glu DL	Ser DL	Ala DL	Val DL	Phe DL	Ile DL	Leu DL	Idade $^{14}\text{C}$ calibrada
1	10983	-33.3	-52.74	7	0.365	0.172	0.48	0.367	0.112	0.201	0.130	0.170	-
2	10984	-33.3	-52.74	7	0.249	0.181	0.237	0.331	0.106	0.211	0.095	0.181	-
3	10985	-33.3	-52.74	7	0.201	0.105	0.181	0.195	0.045	0.110	0.060	0.092	-
4	10986	-33.3	-52.74	7	0.172	0.059	0.288	0.127	0.030	0.063	0.036	0.051	177
5	10987	-33.3	-52.74	7	0.304	0.109	0.531	0.216	0.059	0.137	0.082	0.117	-
6	10988	-33.3	-52.74	7	0.299	0.107	0.548	0.192	0.053	0.125	0.073	0.101	-
7	10989	-33.3	-52.74	7	0.287	0.131	0.453	0.265	0.085	0.172	0.112	0.149	-
8	10990	-33.3	-52.74	7	0.632	0.393	0.260	0.811	0.451	0.670	0.598	0.591	36521
9	10991	-33.3	-52.74	7	0.285	0.107	0.457	0.226	0.058	0.128	0.096	0.100	-
10	10992	-33.3	-52.74	7	0.622	0.413	0.240	0.797	0.453	0.674	0.565	0.551	43007
11	10993	-33.3	-52.74	7	0.256	0.094	0.432	0.194	0.056	0.119	0.071	0.078	1306
12	10994	-33.3	-52.74	7	0.272	0.109	0.521	0.196	0.055	0.118	0.089	0.114	1475
13	10995	-33.3	-52.74	7	0.290	0.111	0.565	0.204	0.064	0.138	0.109	0.124	-
14	10996	-33.3	-52.74	7	0.314	0.115	0.419	0.220	0.063	0.141	0.098	0.101	-
15	10997	-33.3	-52.74	7	0.320	0.134	0.468	0.265	0.088	0.181	0.132	0.152	-
16	10998	-33.3	-52.74	7	0.309	0.132	0.368	0.258	0.084	0.176	0.123	0.132	3087
17	10999	-33.3	-52.74	7	0.262	0.105	0.499	0.189	0.057	0.122	0.091	0.129	-
18	11000	-33.3	-52.74	7	0.276	0.121	0.590	0.206	0.066	0.130	0.112	0.119	-
19	11001	-33.3	-52.74	7	0.259	0.090	0.450	0.177	0.047	0.104	0.086	0.081	-
20	11002	-33.3	-52.74	7	0.387	0.190	0.362	0.373	0.143	0.259	0.232	0.216	5934

---

21	11003	-33.45	-52.37	19	0.190	0.058	0.404	0.078	0.027	0.053	0.069	0.052	704
22	11004	-33.45	-52.37	19	0.218	0.069	0.466	0.092	0.032	0.068	0.038	0.044	1215
23	11005	-33.45	-52.37	19	0.173	0.052	0.383	0.071	0.027	0.048	0.032	0.034	681
24	11006	-33.45	-52.37	19	0.262	0.092	0.555	0.141	0.059	0.093	0.091	0.097	2161
25	11007	-33.45	-52.37	19	0.303	0.095	0.536	0.139	0.041	0.108	0.136	0.095	-
26	11008	-33.45	-52.37	19	0.215	0.071	0.437	0.102	0.035	0.067	0.107	0.066	-
27	11009	-33.45	-52.37	19	0.257	0.089	0.544	0.137	0.067	0.089	0.065	0.088	-
28	11010	-33.45	-52.37	19	0.206	0.071	0.476	0.094	0.037	0.067	0.086	0.061	-
29	11011	-33.45	-52.37	19	0.246	0.079	0.526	0.129	0.041	0.087	0.052	0.055	1776
30	11012	-33.45	-52.37	19	0.216	0.063	0.468	0.088	0.032	0.063	0.037	0.038	1055
31	11013	-33.45	-52.37	19	0.197	0.063	0.448	0.088	0.038	0.064	0.072	0.039	-
32	11014	-33.45	-52.37	19	0.256	0.091	0.475	0.144	0.049	0.094	0.080	0.094	-
33	11015	-33.45	-52.37	19	0.208	0.073	0.441	0.093	0.033	0.064	0.072	0.068	-
34	11016	-33.45	-52.37	19	0.251	0.077	0.506	0.119	0.043	0.086	0.072	0.075	-
35	11017	-33.45	-52.37	19	0.260	0.096	0.369	0.141	0.053	0.106	0.117	0.095	-
36	11018	-33.45	-52.37	19	0.214	0.069	0.423	0.103	0.037	0.072	0.085	0.072	-
37	11019	-33.45	-52.37	19	0.265	0.093	0.504	0.146	0.050	0.099	0.126	0.089	-
38	11020	-33.45	-52.37	19	0.220	0.069	0.454	0.105	0.039	0.066	0.060	0.057	-
39	11021	-33.45	-52.37	19	0.255	0.057	0.141	0.119	0.052	0.086	0.052	0.055	-
40	11022	-33.45	-52.37	19	0.221	0.079	0.423	0.108	0.045	0.076	0.107	0.064	-
41	13471	-33.19	-52.38	21	0.127	0.037	0.242	0.060	0.018	0.026	0.024	0.022	0
42	13472	-33.19	-52.38	21	0.131	0.039	0.247	0.054	0.016	0.036	0.026	0.023	0
43	13473	-33.19	-52.38	21	0.128	0.037	0.235	0.058	0.016	0.031	0.030	0.027	-
44	13474	-33.19	-52.38	21	0.144	0.040	0.251	0.059	0.017	0.037	0.024	0.024	-
45	13475	-33.19	-52.38	21	0.140	0.043	0.259	0.064	0.018	0.037	0.025	0.027	-

---

---

46	13476	-33.19	-52.38	21	0.131	0.039	0.248	0.062	0.020	0.029	0.029	0.024	-
47	13477	-33.19	-52.38	21	0.133	0.037	0.247	0.087	0.015	0.034	0.023	0.026	-
48	13478	-33.19	-52.38	21	0.132	0.041	0.224	0.058	0.021	0.034	0.051	0.031	-
49	13479	-33.19	-52.38	21	0.129	0.044	0.239	0.067	0.018	0.036	0.042	0.029	-
50	13480	-33.19	-52.38	21	0.127	0.037	0.244	0.061	0.019	0.034	0.029	0.030	0
51	13481	-33.19	-52.38	21	0.130	0.038	0.229	0.060	0.016	0.040	0.026	0.020	-
52	13482	-33.19	-52.38	21	0.143	0.042	0.284	0.073	0.022	0.039	0.036	0.025	-
53	13483	-33.19	-52.38	21	0.136	0.045	0.285	0.060	0.017	0.036	0.026	0.034	-
54	13484	-33.19	-52.38	21	0.128	0.035	0.236	0.049	0.017	0.027	0.029	0.023	-
55	13485	-33.19	-52.38	21	0.152	0.056	0.318	0.089	0.017	0.047	0.063	0.042	0
56	13486	-33.19	-52.38	21	0.138	0.043	0.287	0.068	0.016	0.045	0.036	0.032	138
57	13487	-33.19	-52.38	21	0.146	0.049	0.306	0.077	0.020	0.041	0.022	0.031	124
58	13488	-33.19	-52.38	21	0.135	0.040	0.254	0.074	0.015	0.031	0.027	0.022	-
59	13489	-33.19	-52.38	21	0.133	0.042	0.243	0.059	0.018	0.034	0.044	0.026	-
60	13490	-33.19	-52.38	21	0.123	0.037	0.249	0.057	0.018	0.036	0.026	0.024	-

---

# APÊNDICE 2

[Dados e resultados suplementares]  
Capítulo 4, Artigo submetido (*Geology*)



Valores da taxa de racemização de aminoácidos e de idade  $^{14}\text{C}$  para cada espécime de *Nuculana larranagai* Klappenbach & Scarabino, 1969 analisado. **Lab.** refere-se ao código atribuído pelo *Amino Acid Geochronology*, NAU, Arizona, EUA. **Prof.:** profundidade em metros. **Lat.:** Latitude. **Long.:** Longitude. Ambas em graus decimais. **DL** refere-se à taxa de racemização dos respectivos aminoácidos. **Asp:** ácido aspártico. **Glu:** ácido glutâmico. **Ser:** serina. **Ala:** alanina. **Val:** valina. **Phe:** fenilalanina. **Ile:** isoleucina. **Leu:** leucina.

Espécime	Lab.	Lat.	Long.	Prof.	Asp DL	Glu DL	Ser DL	Ala DL	Val DL	Phe DL	Ile DL	Leu DL	Idade $^{14}\text{C}$ calibrada
1	11023	-33.10	-50.51	100	0.369	0.155	0.477	0.288	0.122	0.246	0.359	0.195	8857
2	11024	-33.10	-50.51	100	0.396	0.173	0.510	0.334	0.123	0.261	0.317	0.204	13929
3	11025	-33.10	-50.51	100	0.383	0.164	0.506	0.355	0.106	0.269	0.364	0.171	10294
4	11026	-33.10	-50.51	100	0.346	0.143	0.526	0.292	0.087	0.234	0.198	0.170	-
5	11027	-33.10	-50.51	100	0.389	0.171	0.481	0.323	0.099	0.248	0.284	0.188	-
6	11028	-33.10	-50.51	100	0.304	0.115	0.537	0.226	0.065	0.150	0.244	0.134	417
7	11029	-33.10	-50.51	100	0.394	0.172	0.371	0.331	0.137	0.301	0.329	0.216	-
8	11030	-33.10	-50.51	100	0.366	0.158	0.497	0.329	0.105	0.268	0.330	0.163	-
9	11031	-33.10	-50.51	100	0.363	0.138	0.427	0.277	0.090	0.210	0.338	0.155	-
10	11032	-33.10	-50.51	100	0.343	0.138	0.576	0.298	0.099	0.254	0.295	0.169	-
11	11033	-33.10	-50.51	100	0.346	0.137	0.500	0.268	0.090	0.206	0.276	0.146	6981
12	11034	-33.10	-50.51	100	0.375	0.166	0.545	0.344	0.104	0.233	0.237	0.196	-
13	11035	-33.10	-50.51	100	0.320	0.111	0.560	0.218	0.067	0.157	0.145	0.133	-
14	11036	-33.10	-50.51	100	0.396	0.171	0.543	0.333	0.103	0.250	0.328	0.182	-
15	11037	-33.10	-50.51	100	0.389	0.163	0.572	0.347	0.102	0.267	0.234	0.175	-
16	11038	-33.10	-50.51	100	0.389	0.178	0.488	0.355	0.118	0.280	0.296	0.182	-
17	11039	-33.10	-50.51	100	0.297	0.119	0.352	0.220	0.070	0.184	0.211	0.111	-
18	11040	-33.10	-50.51	100	0.335	0.134	0.503	0.254	0.079	0.199	0.356	0.136	7353
19	11041	-33.10	-50.51	100	0.308	0.108	0.577	0.182	0.058	0.156	0.255	0.133	-

20	15361	-33.10	-50.51	100	0.205	0.076	0.264	0.098	0.023	0.138	0.090	0.070	-
21	15362	-33.10	-50.51	100	0.352	0.130	0.502	0.256	0.080	0.231	0.116	0.149	8779
22	15363	-33.10	-50.51	100	0.369	0.152	0.503	0.291	0.085	0.200	0.055	0.110	-
23	15364	-33.10	-50.51	100	0.369	0.135	0.513	0.315	0.096	0.220	0.056	0.134	-
24	15365	-33.10	-50.51	100	0.399	0.163	0.564	0.340	0.098	0.279	0.154	0.143	-
25	15366	-33.10	-50.51	100	0.277	0.103	0.443	0.188	0.045	0.178	0.087	0.104	1051
26	11042	-31.58	-50.09	160	0.370	0.148	0.494	0.294	0.108	0.242	0.212	0.182	
27	11043	-31.58	-50.09	160	0.349	0.143	0.521	0.291	0.094	0.246	0.180	0.167	8655
28	11044	-31.58	-50.09	160	0.404	0.175	0.593	0.385	0.113	0.260	0.174	0.186	13254
29	11045	-31.58	-50.09	160	0.330	0.135	0.539	0.271	0.094	0.213	0.228	0.157	-
30	11046	-31.58	-50.09	160	0.353	0.142	0.537	0.264	0.084	0.207	0.164	0.189	2992
31	11047	-31.58	-50.09	160	0.373	0.157	0.583	0.318	0.111	0.243	0.207	0.192	10644
32	11048	-31.58	-50.09	160	0.319	0.127	0.458	0.242	0.079	0.182	0.180	0.136	7394
33	11049	-31.58	-50.09	160	0.345	0.118	0.415	0.237	0.092	0.209	0.287	0.151	-
34	11050	-31.58	-50.09	160	0.406	0.189	0.488	0.401	0.124	0.277	0.352	0.211	-
35	11051	-31.58	-50.09	160	0.361	0.167	0.443	0.332	0.103	0.260	0.332	0.208	-
36	11052	-31.58	-50.09	160	0.384	0.147	0.600	0.336	0.103	0.253	0.164	0.185	-
37	11053	-31.58	-50.09	160	0.394	0.165	0.543	0.333	0.103	0.259	0.294	0.163	-
38	11054	-31.58	-50.09	160	0.384	0.162	0.531	0.359	0.101	0.255	0.288	0.191	-
39	11055	-31.58	-50.09	160	0.407	0.179	0.562	0.420	0.114	0.298	0.216	0.197	-
40	11056	-31.58	-50.09	160	0.351	0.133	0.554	0.277	0.098	0.219	0.127	0.149	-
41	11057	-31.58	-50.09	160	0.404	0.182	0.536	0.350	0.099	0.230	0.198	0.182	-
42	11058	-31.58	-50.09	160	0.393	0.168	0.506	0.335	0.104	0.258	0.205	0.172	12020
43	11059	-31.58	-50.09	160	0.353	0.139	0.392	0.293	0.090	0.182	0.180	0.157	-
44	11060	-31.58	-50.09	160	0.368	0.148	0.520	0.318	0.111	0.245	0.279	0.193	-
45	11061	-31.58	-50.09	160	0.349	0.139	0.488	0.257	0.087	0.195	0.172	0.138	-

46	11062	-31.58	-50.09	160	0.125	0.047	0.246	0.053	0.027	0.036	0.106	0.033	418
47	15367	-31.58	-50.09	160	0.366	0.138	0.522	0.279	0.075	0.174	0.059	0.104	-
48	15368	-31.58	-50.09	160	0.390	0.163	0.494	0.320	0.105	0.254	0.104	0.201	-
49	15369	-31.58	-50.09	160	0.379	0.154	0.576	0.305	0.095	0.207	0.126	0.171	-
50	15370	-31.58	-50.09	160	0.341	0.127	0.519	0.238	0.072	0.233	0.108	0.151	-
51	15371	-31.58	-50.09	160	0.385	0.161	0.449	0.329	0.106	0.244	0.122	0.182	-
52	15372	-31.58	-50.09	160	0.369	0.149	0.493	0.289	0.086	0.192	0.074	0.149	-
53	15373	-31.58	-50.09	160	0.366	0.143	0.497	0.282	0.083	0.210	0.093	0.170	-
54	15374	-31.58	-50.09	160	0.400	0.173	0.531	0.369	0.101	0.244	0.056	0.156	8335
55	15375	-31.58	-50.09	160	0.408	0.161	0.527	0.368	0.103	0.271	0.123	0.193	-
56	15376	-31.58	-50.09	160	0.356	0.135	0.473	0.303	0.080	0.224	0.170	0.179	6941
57	11063	-30.09	-48.17	242	0.353	0.146	0.579	0.323	0.103	0.241	0.270	0.182	17653
58	11064	-30.09	-48.17	242	0.327	0.128	0.547	0.266	0.073	0.188	0.217	0.138	8287
59	11065	-30.09	-48.17	242	0.368	0.155	0.458	0.329	0.114	0.240	0.207	0.225	20970
60	11066	-30.09	-48.17	242	0.296	0.102	0.500	0.206	0.072	0.168	0.186	0.104	-
61	11067	-30.09	-48.17	242	0.374	0.155	0.534	0.364	0.102	0.251	0.372	0.217	-
61	11068	-30.09	-48.17	242	0.307	0.115	0.494	0.232	0.065	0.165	0.372	0.113	8061
63	11069	-30.09	-48.17	242	0.416	0.172	0.526	0.417	0.147	0.295	0.441	0.250	12082
64	11070	-30.09	-48.17	242	0.341	0.137	0.538	0.282	0.085	0.208	0.156	0.159	-
65	11071	-30.09	-48.17	242	0.347	0.136	0.539	0.284	0.084	0.222	0.119	0.165	10603
66	11072	-30.09	-48.17	242	0.329	0.126	0.536	0.244	0.066	0.188	0.147	0.140	-
67	11073	-30.09	-48.17	242	0.322	0.126	0.559	0.258	0.072	0.199	0.128	0.140	-
68	11074	-30.09	-48.17	242	0.393	0.183	0.481	0.374	0.111	0.286	0.326	0.209	-
69	11075	-30.09	-48.17	242	0.335	0.141	0.508	0.261	0.076	0.214	0.346	0.147	-
70	11076	-30.09	-48.17	242	0.352	0.128	0.578	0.296	0.071	0.222	0.138	0.138	-
71	11077	-30.09	-48.17	242	0.306	0.126	0.532	0.284	0.089	0.215	0.192	0.180	-

72	11078	-30.09	-48.17	242	0.366	0.158	0.563	0.337	0.110	0.265	0.308	0.198	-
73	11079	-30.09	-48.17	242	0.371	0.152	0.569	0.297	0.089	0.241	0.265	0.145	-
74	11080	-30.09	-48.17	242	0.307	0.100	0.545	0.183	0.044	0.154	0.142	0.109	-
75	11081	-30.09	-48.17	242	0.359	0.142	0.492	0.304	0.096	0.244	0.291	0.142	-
76	11082	-30.09	-48.17	242	0.341	0.140	0.466	0.291	0.085	0.221	0.231	0.166	-
77	15377	-30.09	-48.17	242	0.300	0.117	0.491	0.212	0.063	0.158	0.060	0.102	-
78	15378	-30.09	-48.17	242	0.314	0.115	0.573	0.244	0.071	0.186	0.073	0.112	-
79	15379	-30.09	-48.17	242	0.333	0.126	0.536	0.256	0.066	0.174	0.084	0.122	-
80	15380	-30.09	-48.17	242	0.312	0.120	0.277	0.216	0.063	0.188	0.081	0.125	-
81	15381	-30.09	-48.17	242	0.313	0.108	0.507	0.198	0.055	0.158	0.045	0.093	-
82	15382	-30.09	-48.17	242	0.289	0.102	0.448	0.188	0.046	0.174	0.079	0.110	2944
83	15383	-30.09	-48.17	242	0.361	0.148	0.492	0.310	0.086	0.194	0.062	0.112	-
84	15384	-30.09	-48.17	242	0.303	0.109	0.476	0.222	0.056	0.168	0.071	0.100	-
85	15385	-30.09	-48.17	242	0.314	0.117	0.505	0.218	0.068	0.199	0.082	0.120	-
86	15386	-30.09	-48.17	242	0.292	0.099	0.522	0.183	0.044	0.172	0.110	0.113	-

---

# APÊNDICE 3

[Dados]

Capítulo 5, Artigo submetido (*Lethaia*)

Estados tafonômicos categóricos atribuídos para os 60 espécimes de *Mactra isabelleana* d'Orbigny, 1846 (Capítulo 5; veja também Capítulo 3). **Lab.** refere-se ao código atribuído pelo *Amino Acid Geochronology*, NAU, Arizona, EUA. **Prof.:** profundidade em metros. **Frag.:** fragmentação. **FSA:** alteração de escala fina (do inglês, *Fine Scale Alteration*).

Espécime	Lab	Prof.	Tamanho (mm)	Fragmentação	FSA	Extensão da FSA	Bioerosão	Alteração de cor
1	10983	7	25	0	1	2	0	2
2	10984	7	19	0	1	3	0	2
3	10985	7	16	0	1	1	0	2
4	10986	7	17	0	1	2	0	2
5	10987	7	12	0	1	1	0	2
6	10988	7	18	0	1	1	0	2
7	10989	7	10	0	1	3	0	2
8	10990	7	18	0	1	1	0	2
9	10991	7	10	0	1	3	0	2
10	10992	7	13	1	1	1	0	2
11	10993	7	10	2	1	1	0	0
12	10994	7	12	0	1	2	0	2
13	10995	7	12	0	3	2	0	2
14	10996	7	11	0	3	2	0	0
15	10997	7	11	0	1	2	0	2
16	10998	7	12	1	3	3	0	2
17	10999	7	10	0	1	2	0	2
18	11000	7	11	0	1	3	0	2
19	11001	7	9	1	1	2	0	2
20	11002	7	11	1	1	1	0	2
21	11003	19	14	1	1	1	0	0
22	11004	19	12	0	1	1	0	0
23	11005	19	10	1	1	1	0	0
24	11006	19	11	0	1	1	0	0
25	11007	19	9	1	1	1	0	2

26	11008	19	9	1	1	1	0	1
27	11009	19	7	0	1	1	0	2
28	11010	19	8	1	1	1	0	0
29	11011	19	12	2	1	1	0	0
30	11012	19	12	1	1	1	0	0
31	11013	19	7	1	0	0	0	0
32	11014	19	7.5	0	3	2	0	2
33	11015	19	10	2	1	1	0	2
34	11016	19	13	0	1	1	0	0
35	11017	19	10	1	2	1	0	2
36	11018	19	12	2	1	1	0	0
37	11019	19	11	1	1	1	0	0
38	11020	19	7.5	0	1	1	0	0
39	11021	19	8	0	1	1	0	0
40	11022	19	7.5	0	0	0	0	1
41	13471	21	25	0	0	0	0	0
42	13472	21	21	1	0	0	0	0
43	13473	21	22	1	1	1	0	0
44	13474	21	20	1	1	1	0	0
45	13475	21	15	1	1	1	0	0
46	13476	21	13	2	1	1	0	0
47	13477	21	11	0	3	1	0	0
48	13478	21	8	2	1	1	0	2
49	13479	21	11	2	1	1	0	0
50	13480	21	10	0	0	0	0	0
51	13481	21	8.5	1	1	1	0	0
52	13482	21	9	0	1	1	0	2
53	13483	21	9	0	0	0	0	0
54	13484	21	10	1	0	0	0	0
55	13485	21	7	1	1	1	0	0
56	13486	21	8	1	1	1	0	2

57	13487	21	13.5	1	0	0	0	0
58	13488	21	10	1	0	0	0	0
59	13489	21	9	1	1	1	0	0
60	13490	21	9	0	1	1	0	0

---



Estados tafonômicos categóricos atribuídos para os 86 espécimes de *Nuculana larranagai* Klappenbach & Scarabino, 1969 (Capítulo 5; dados inéditos do Capítulo 4). **Lab.** refere-se ao código atribuído pelo *Amino Acid Geochronology*, NAU, Arizona, EUA. **Prof.:** profundidade em metros. **Frag.:** fragmentação. **FSA:** alteração de escala fina (do inglês, *Fine Scale Alteration*).

Espécime	Lab.	Prof.	Tamanho (mm)	Frag.	Borda	Borda alterada	FSA	Extensão FSA	Bioerosão	Tipo de bioerosão	Alteração de cor
1	11023	100	4	1	2	4	1	1	1	5	2
2	11024	100	4.5	0	2	0	0	0	0	0	0
3	11025	100	4.1	1	2	2	3	0	0	0	0
4	11026	100	4	1	2	3	0	0	0	0	0
5	11027	100	4	0	2	0	1	1	0	0	2
6	11028	100	3.8	1	2	1	1	0	0	0	2
7	11029	100	3.8	1	2	4	1	1	0	0	2
8	11030	100	3.8	0	2	0	0	0	0	0	0
9	11031	100	4	1	2	2	0	0	0	0	0
10	11032	100	4	0	2	0	0	0	0	0	0
11	11033	100	4	1	2	3	0	0	0	0	0
12	11034	100	4	1	2	3	1	1	0	0	2
13	11035	100	4	1	2	3	0	0	0	0	0
14	11036	100	4	1	2	3	1	1	0	0	2
15	11037	100	3.8	1	2	3	0	0	0	0	0
16	11038	100	3.5	1	2	3	0	0	0	0	2
17	11039	100	4	1	2	1	0	0	0	0	0
18	11040	100	3.5	1	2	3	1	1	0	0	2
19	11041	100	3.5	1	2	2	0	0	0	0	2
20	11042	100	3.2	0	2	0	0	0	0	0	0
21	15361	100	3.5	1	2	2	1	1	1	2	0
22	15362	100	5	1	1	2	1	1	0	0	0
23	15363	100	4.5	1	1	2	1	1	0	0	0
24	15364	100	5.2	1	1	2	1	1	0	0	0
25	15365	100	4	0	1	0	2	1	0	0	0

26	15366	100	4.5	1	1	1	1	1	0	0	0
27	11043	160	5	1	2	3	0	0	0	0	0
28	11044	160	5.1	1	2	4	1	1	1	5	0
29	11045	160	4	1	2	3	0	0	0	0	0
30	11046	160	4.5	1	2	3	1	1	0	0	2
31	11047	160	5	1	2	3	0	0	0	0	2
32	11048	160	4.5	1	2	3	0	0	0	0	0
33	11049	160	4.5	1	2	3	0	0	0	0	0
34	11050	160	4.5	1	2	3	0	0	0	0	0
35	11051	160	4	1	2	3	0	0	0	0	0
36	11052	160	4.5	0	2	0	0	0	0	0	0
37	11053	160	4.2	1	2	3	0	0	0	0	0
38	11054	160	4	1	2	3	0	0	0	0	2
39	11055	160	4.5	1	2	1	0	0	0	0	0
40	11056	160	4.5	1	2	3	0	0	0	0	0
41	11057	160	4.2	1	2	3	0	0	0	0	0
42	11058	160	4.2	1	2	3	0	0	0	0	0
43	11059	160	4	1	2	3	0	0	0	0	0
44	11060	160	4	0	2	0	0	0	0	0	0
45	11061	160	4.5	1	2	3	0	0	0	0	0
46	11062	160	4.1	1	2	2	0	0	0	0	0
47	15367	160	6.5	1	1	2	1	1	0	0	0
48	15368	160	5	1	1	2	1	1	0	0	0
49	15369	160	4.5	0	0	0	1	1	0	0	0
50	15370	160	6	0	0	0	0	0	0	0	0
51	15371	160	3.5	1	1	2	1	1	0	0	0
52	15372	160	6.9	1	1	2	1	1	0	0	1
53	15373	160	5	1	1	2	1	1	0	0	2
54	15374	160	5	1	1	2	3	1	0	0	2
55	15375	160	3.2	0	0	0	1	1	0	0	0
56	15376	160	5.2	1	1	2	1	1	0	0	0

57	11063	242	5	1	2	2	0	0	0	0	0
58	11064	242	4.5	1	2	3	0	0	0	0	0
59	11065	242	5.1	1	2	1	0	0	0	0	0
60	11066	242	5.1	1	2	2	0	0	0	0	0
61	11067	242	5.2	1	2	1	1	1	0	0	0
61	11068	242	4.5	1	2	2	0	0	0	0	0
63	11069	242	4.7	1	2	2	1	1	1	5	0
64	11070	242	4.5	1	2	2	0	0	0	0	0
65	11071	242	4.8	1	2	3	0	0	0	0	0
66	11072	242	4	1	2	2	0	0	0	0	0
67	11073	242	4.5	0	2	0	0	0	0	0	0
68	11074	242	4	1	2	1	3	1	1	5	0
69	11075	242	4.5	1	2	2	0	0	0	0	1
70	11076	242	4.2	0	0	0	0	0	0	0	0
71	11077	242	4	1	2	2	0	0	0	0	0
72	11078	242	4	1	2	2	0	0	0	0	0
73	11079	242	9	1	2	3	0	0	0	0	0
74	11080	242	4	0	0	0	0	0	0	0	0
75	11081	242	4	0	0	0	0	0	0	0	0
76	11082	242	4.2	1	2	3	0	0	0	0	0
77	15377	242	6	1	1	1	0	0	0	0	0
78	15378	242	5.5	1	1	2	0	0	0	0	0
79	15379	242	5.5	1	1	1	1	1	1	1	0
80	15380	242	4.2	1	1	2	0	0	0	0	0
81	15381	242	6	0	0	0	0	0	0	0	0
82	15382	242	6	1	1	1	1	1	0	0	0
83	15383	242	4.5	0	0	0	0	0	1	2	0
84	15384	242	5	1	1	2	0	0	0	0	0
85	15385	242	4.5	1	1	1	0	0	0	0	0
86	15386	242	3.9	1	1	1	0	0	0	0	0

---

# APÊNDICE 4\*

[*Scripts do R*]  
Capítulos 3 e 4

\*Disponíveis apenas online em: <https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.885479>.

Ritter, M.N. 2018. *R script used for the analysis of spatio-temporal patterns of fossil molluscs on the continental shelf of southern Brazil*. Ph.D. Thesis, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 193 p.