

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

BIOEROSÃO EM FORAMINÍFEROS PLANCTÔNICOS: ESTUDO DE CASO NO
QUATERNÁRIO TARDIO DA BACIA DE PELOTAS

CRISTIANE FRAGA FROZZA

Orientadora – Prof. Dra. María Alejandra Gómez Pivel

Coorientador – Prof. Dr. João Carlos Coimbra

Porto Alegre – 2020

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

BIOEROSÃO EM FORAMINÍFEROS PLANCTÔNICOS: ESTUDO DE CASO NO
QUATERNÁRIO TARDIO DA BACIA DE PELOTAS

CRISTIANE FRAGA FROZZA

Orientadora – Profa. Dra. María Alejandra Gómez Pivel

Coorientador – Prof. Dr. João Carlos Coimbra

COMISSÃO EXAMINADORA

Profa. Dra. Carla Van der Haagen Custódio Bonetti

Prof. Dr. Cristianini Trescastro Bergue

Dra. Daiane Ceolin

Dissertação de Mestrado apresentada como requisito
parcial para a obtenção do título de Mestre em
Geociências.

CATALOGAÇÃO DA BIBLIOTECA

AGRADECIMENTOS

À Capes/IODP, pelo custeio do projeto que permitiu a realização deste trabalho.

À Agência Nacional do Petróleo (ANP), pela doação das amostras ao Laboratório de Microfósseis Calcários do IGeo/UFRGS.

À minha orientadora, Profa. Dra. María Alejandra Gómez Pivel, por acreditar e me incentivar a levar este trabalho adiante.

Ao meu coorientador, Prof. Dr. João Carlos Coimbra, pelas conversas e conselhos sempre construtivos.

Ao Prof. Dr. Matias do Nascimento Ritter, pela ajuda com o mundo da estatística e, sobretudo, pela paciência.

À toda equipe do Laboratório de Microfósseis Calcários, pelo apoio, motivação e companheirismo.

À Marília, que esteve ao meu lado em toda essa etapa me dando forças e motivos para seguir em frente, obrigada pela paciência e compreensão.

À minha família, por nunca ter me deixado esquecer que só existe liberdade no saber.

RESUMO

Os foraminíferos planctônicos são os microfósseis mais utilizados em reconstruções paleoceanográficas. Apesar disso, estudos das suas interações tróficas ainda são raros, principalmente aqueles específicos sobre predação. Traços de bioerosão são caracterizados por furos e são os registros mais frequentes nas testas e podem indicar não apenas predação, mas também parasitismo. Os fatores ambientais que controlam a bioerosão ainda não são compreendidos. Desta forma, o objetivo do presente trabalho foi determinar quais variáveis paleoambientais e paleoceanográficas influenciam as taxas de bioerosão em foraminíferos planctônicos. Para isto, foi realizado um estudo de caso no Quaternário tardio (<41 mil anos) da Bacia de Pelotas. O mesmo se baseia na análise de 50 amostras do testemunho SAT048A coletado no talude continental (29°11'52,110"S 47°15'10,219"O) a 1542 m de profundidade. Análises de isótopos estáveis de O e C e de composição da fauna foram utilizadas para reconstruir as condições paleoceanográficas, com foco em indicadores de paleoprodutividade ($\delta^{13}\text{C}$, abundância relativa de foraminíferos bentônicos, razão *Globigerina bulloides*/*Globigerinoides ruber*). Por outro lado, foram contabilizadas as frequências de testas com traços de bioerosão, verificando sua morfologia para distinguir os traços de origem biótica dos causados por dissolução. Através da análise de agrupamentos foram identificados dois grupos distintos de amostras de acordo com as associações de foraminíferos planctônicos. O primeiro grupo engloba as amostras correspondentes ao Holoceno e o segundo, que pôde ainda ser subdividido em dois, as amostras do intervalo glacial. Os traços de bioerosão foram encontrados em 21 das 25 espécies identificadas e as taxas, que variaram de 8,84% a 16,7%, se revelaram diferentes entre os grupos e subgrupos, com maior intensidade no glacial. Com a diferenciação das frequências de bioerosão entre os grupos identificados na análise de agrupamento, foi possível observar como as flutuações paleoceanográficas deste período foram determinantes para a bioerosão. A correlação positiva entre as taxas de bioerosão e os indicadores de paleoprodutividade sugerem que a bioerosão é mais frequente em condições eutróficas, sendo inibida em condições predominantemente oligotróficas dominadas pela influência da Corrente do Brasil. No entanto, mesmo com uma forte correlação da bioerosão com a produtividade, existe também uma correlação negativa com a temperatura superficial do mar na área de estudo. Dado que as condições que promovem uma maior produtividade são acompanhadas por uma diminuição da temperatura superficial, a distinção precisa entre a influência de ambas as variáveis é dificultada. O aprofundamento da pesquisa sobre bioerosão em estudos futuros permitirá avaliar o potencial das taxas de bioerosão como ferramenta em análises paleoceanográficas.

ABSTRACT

Planktonic foraminifera are the most widely used microfossils in paleoceanographic reconstructions. Despite this, studies of their trophic interactions are still rare, especially those focusing on predation. Shell holes are the most frequent traces of bioerosion in foraminifera and may indicate not only predation, but also parasitism. The environmental factors that control bioerosion are not yet understood. In this dissertation, a case study of the late Quaternary (<41 thousand years) of the Pelotas Basin is presented, based on the analysis of 50 samples of core SAT048A collected on the continental slope (29°11'52,110 "S 47°15'10,219" W) at 1542 m water depth). The goal was to determine which paleoenvironmental and paleoceanographic variables would have influencing the bioerosion rates in planktonic foraminifera in the late Quaternary of the Pelotas Basin. Analyses of stable O and C isotopes and fauna composition were used to reconstruct paleoceanographic conditions, focusing on paleoproductivity indicators ($\delta^{13}\text{C}$, benthic/planktonic foraminifera ratio, *Globigerina bulloides*/*Globigerinoides ruber* ratio). On the other hand, the frequencies of boring shells were counted and checking the morphology to distinguish biotic traces from those caused by dissolution. Through cluster analysis, two distinct groups of samples were identified based on planktonic foraminifera associations. The first group includes samples corresponding to the Holocene and the second, which could be further subdivided into two, comprises samples from the glacial interval. Traces of bioerosion were found in 21 of the 25 identified species and the rates, which ranged from 8.84% to 16.7%, were found to be different between groups and subgroups, with higher intensity during glacial times. Based on the differentiation on bioerosion frequencies between the groups identified in the cluster analysis, it was possible to observe how the paleoceanographic changes of this period were determinant for bioerosion. The positive correlation between bioerosion rates and paleoproductivity indicators suggest that bioerosion is more frequent in eutrophic conditions and inhibited in dominantly oligotrophic conditions dominated by the Brazil Current. Since conditions that promote higher productivity are accompanied by a decrease in surface temperature, the precise distinction between the influence of both variables is hampered. However, even with a strong correlation between bioerosion and productivity and a negative association with sea surface temperature in the study area, such a precise distinction between the influence of both variables is unlikely. Further research on bioerosion will allow us to assess the potential of bioerosion rates as a tool in paleoceanographic studies.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ocorrências de predação no registro fóssil. (A) Tipos de evidência de predação, (B) tipos de presas e (C) predadores inferidos no estudo. Modificado de Klompmaker <i>et al.</i> (2019).	13
Figura 2. Localização da Bacia de Pelotas, do testemunho SAT048A (ponto branco) e das cidades de Montevideu, Porto Alegre e São Paulo (pontos amarelos). Temperatura Superficial do Mar (TSM) média anual (Locarnini <i>et al.</i> , 2013) e principais correntes atuais (modificado de Peterson & Stramma, 1991). CB: Corrente do Brasil; CM: Corrente das Malvinas; FCB: Frente da Corrente do Brasil; FSA: Frente Subantártica; FST: Frente Subtropical; CSA: Corrente Sul Atlântica; CCA: Corrente Circumpolar Antártica.....	15
Figura 3. Representação esquemática, em seção transversal, de furo (A) e cova (B) identificados como traços de bioerosão.	19
Figura 4. Representação esquemática dos furos circular (A) e oval (B) com bordas suaves características de bioerosão, e dos furos com bordas angulosas causadas por dissolução (C). 20	
Figura 5. Abundâncias relativas das espécies mais abundantes (máximas superiores a 10%) ao longo do tempo.	24
Figura 6. Dendrograma (B) com os agrupamentos das amostras de acordo com a composição da fauna de foraminíferos planctônicos representadas pelas suas respectivas idades, e (A) disposição dos grupos no testemunho. Ponto de corte em 0,12 (linha tracejada).	26
Figura 7. NMDS ilustrando grupos distintos, identificados com a análise de agrupamentos de acordo com a composição da fauna de foraminíferos planctônicos.	27
Figura 8. Vestígios de bioerosão nas espécies com as maiores frequências de indivíduos furados, quando consideradas abundâncias superiores a 5%. (A) <i>G. glutinata</i> ; (B) <i>G. bulloides</i> ; (C) <i>G. inflata</i> ; (D) <i>N. incompta</i> ; (E) <i>G. ruber</i> . Escalas: A1, B1 e E1 = 50 µm; C1 e D1 = 100 µm; A2, B2, C2, D2 e E2 = 10 µm.	28
Figura 9. Abundâncias relativas das espécies para as amostras do Grupo 1 <i>versus</i> a proporção de bioerosão em cada espécie.	30
Figura 10. Abundâncias relativas das espécies para as amostras do Subgrupo 2a <i>versus</i> a proporção de bioerosão em cada espécie.	30
Figura 11. Abundâncias relativas das espécies para as amostras do Subgrupo 2b <i>versus</i> a proporção de bioerosão em cada espécie.	31
Figura 12. Taxa de bioerosão relativa por amostra ao longo do tempo.	31
Figura 13. <i>Box plots</i> das frequências de bioerosão entre os grupos 1 e 2 (A) e do grupo 1 em relação aos subgrupos 2a e 2b (B).	32
Figura 14. (A) Abundância relativa do Plexo menardiiforme e (B), (C) e (D), variáveis relacionadas à paleoprodutividade. Figura B com escala invertida para facilitar a visualização das tendências.	33
Figura 15. Estimativas de paleoprodutividade comparadas à taxa de bioerosão ao longo do tempo. Barras horizontais correspondem aos grupos identificados na análise de agrupamentos (G1 = Grupo 1; S2a = Subgrupo 2a; S2b = Subgrupo 2b).	39

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista de espécies planctônicas identificadas no censo de fauna.....	22
Tabela 2. Abundância relativa total (para todo o conjunto das amostras analisadas), máxima, média e mínima (por amostra) das espécies identificadas.	23
Tabela 3. Indicadores de bioerosão para as espécies com abundância relativa total superior a 5%. Da esquerda à direita as colunas representam a bioerosão relativa total de cada espécie (para todo o conjunto das amostras analisadas) e valores máximos, médios e mínimos (entre amostras). O n amostral é indicado entre parênteses ao lado de cada dado.....	29
Tabela 4. Proporção (%) de espécies características das regiões biogeográficas (Kucera, 2007) em cada grupo da análise de agrupamentos.	36

LISTA DE SIGLAS E ABREVIACOES

AT	gua Tropical
CB	Corrente do Brasil
CBM	Confluncia Brasil-Malvinas
CCA	Corrente Circumpolar Antrtica
CM	Corrente das Malvinas
CSA	Corrente Sul Atlntica
FCB	Frente da Corrente do Brasil
FSA	Frente Subantrtica
FST	Frente Subtropical
NMDS	<i>Non-metric Multidimensional Scaling</i>
PERMANOVA	Anlise de Varincia Multivariada Permutacional
TSM	Temperatura Superficial do Mar
VPDB	<i>Vienna Pee-Dee Belemnite</i>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
1.1.	QUADRO GERAL E OBJETIVOS DO TRABALHO.....	11
1.2.	ESTADO DA ARTE.....	12
1.2.1.	Análises de conteúdo estomacal.....	13
1.2.2.	Estruturas bioerosionais.....	13
1.2.3.	Associações com outras variáveis.....	14
2	ÁREA DE ESTUDO	15
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	17
3.1.	PREPARAÇÃO DAS AMOSTRAS E ANÁLISES DE FAUNA	17
3.2.	ISÓTOPOS ESTÁVEIS E MODELO DE IDADE.....	17
3.3.	ESTIMATIVAS DE PALEOPRODUTIVIDADE E PALEOTEMPERATURA.....	18
3.4.	ANÁLISES DE AGRUPAMENTO.....	18
3.5.	BIOEROSÃO.....	19
3.6.	ANÁLISE DA SÉRIE TEMPORAL.....	21
4	RESULTADOS	22
4.1.	CENSO DE FAUNA.....	22
4.2.	ANÁLISES DE AGRUPAMENTO.....	25
4.3.	BIOEROSÃO.....	27
4.4.	ESTIMATIVAS DE PALEOPRODUTIVIDADE E PALEOTEMPERATURA.....	32
5	DISCUSSÃO	34
5.1.	CARACTERIZAÇÃO DA FAUNA	35
5.2.	TAXAS DE BIOEROSÃO.....	36
5.3.	PALEOPRODUTIVIDADE E PALEOTEMPERATURA.....	37
6	CONCLUSÕES.....	40
6.1.	TRABALHOS FUTUROS.....	41
7	MANUSCRITO SUBMETIDO	42
9	REFERÊNCIAS.....	72

1 INTRODUÇÃO

1.1. QUADRO GERAL E OBJETIVOS DO TRABALHO

Os padrões de distribuição e abundância dos foraminíferos planctônicos têm sido frequentemente associados aos recursos necessários à sua sobrevivência e reprodução, seu nicho fundamental, no entanto parte do seu nicho realizado, predação e parasitismo, continuam praticamente inexplorados. Para se referir às interações que resultam na ingestão de foraminíferos Hickman & Lipps (1983) introduziram o termo “foraminiferivoria”.

Esse fenômeno ocorre principalmente de forma acidental e não seletiva e, devido à dificuldade de observações tanto *in situ* como em meio controlado, suas evidências são quase sempre indiretas, consistindo geralmente em análises do conteúdo estomacal de invertebrados e vertebrados (Culver & Lipps, 2003). Um outro motivo ligado à dificuldade em reconhecer a foraminiferivoria são os danos provocados às testas nesse processo. Tais danos podem ser causados pela dissolução diferencial do conteúdo estomacal ácido dos consumidores (Herbert, 1991) e ainda pela fragmentação das carapaças por um dano mecânico (Berger, 1971; Gudmundsson *et al.*, 2000) tornando-as, por vezes, irreconhecíveis. Há também registros de testas que podem passar pelo trato intestinal desses organismos sem sofrer danos, e até mesmo indivíduos que continuam vivos após esse processo (Goldbeck *et al.*, 2005).

A foraminiferivoria pode ainda deixar vestígios mais sugestivos de uma interação intencional por parte dos consumidores do que o conteúdo estomacal, os furos. As perfurações são estruturas bioerosionais causadas, principalmente, por predadores e parasitas em uma tentativa de penetrar o interior das câmaras para acessar o protoplasma (Boltovskoy & Wright, 1976). Entretanto, mesmo nesses casos, o protoplasma pode não ser o principal alvo dos bioerodidores, que podem simplesmente procurar refúgio no interior das câmaras ou um substrato no qual se fixar, caracterizando-se como outra interação que não a predação e parasitismo (Culver & Lipps, 2003).

Os registros desses vestígios são extremamente raros para foraminíferos planctônicos (Sliter, 1971; Nielsen, 1999; Nielsen & Nielsen, 2001; Nielsen *et al.*, 2003; Jozsa *et al.*, 2016), e essa escassez fica ainda mais evidente quando comparadas à quantidade de estudos que relatam tais marcas de bioerosão nas testas de foraminíferos bentônicos (*e.g.* Reyment, 1966; Collen, 1973; Douglas, 1973; Sliter, 1975; Hickman & Lipps, 1983; Arnold *et al.*, 1985; Nielsen, 2002; Malumian *et al.*, 2007; Sengupta & Nielsen, 2009).

Dos registros de bioerosão, caracterizados por furos em foraminíferos planctônicos, apenas Nielsen *et al.* (2003) fazem uma associação entre esses traços e variáveis ambientais, nesse caso para o Pleistoceno tardio e Holoceno. De modo geral, essa tentativa de desvendar os padrões relacionados à foraminiferivoria foi realizada em poucos estudos com foraminíferos, tanto fósseis como recentes (Sliter, 1971, 1975; Malumian *et al.*, 2007). De acordo com McIlroy (2004) os icnofósseis são importantes fontes de informação do comportamento animal em resposta ao seu ambiente, e são comumente específicos para condições ambientais particulares. Dessa forma reconstruções paleoambientais com base nesses traços são possíveis, mas extremamente difíceis quando as interações ecológicas do grupo são ainda incompreendidas.

O principal objetivo desse trabalho, portanto, foi determinar quais variáveis paleoambientais e paleoceanográficas podem influenciar as taxas de bioerosão em foraminíferos planctônicos. Para isto, foi realizado um estudo de caso no Quaternário tardio da Bacia de Pelotas buscando: (i) caracterizar as associações de foraminíferos planctônicos no seu contexto paleoceanográfico no Oceano Atlântico Sudoeste; (ii) inferir a paleotemperatura e paleoprodutividade através de análises da fauna de foraminíferos planctônicos e análises com foraminíferos bentônicos; e (iii) definir as frequências de bioerosão ao longo do tempo para associar à variáveis paleoambientais e paleoceanográficas.

Minha hipótese é de que as oscilações da paleoprodutividade na Bacia de Pelotas ao longo do Quaternário tardio possam ter influenciado a intensidade e frequência da bioerosão nos foraminíferos planctônicos.

1.2. ESTADO DA ARTE

Os foraminíferos estão presentes em todos os oceanos e constituem importantes fontes nutricionais em diversos tipos de habitat (Lipps, 1983). Esse é um dos grupos mais utilizados em reconstruções paleoambientais, paleoceanográficas e paleoclimáticas mas, apesar disso, estudos das suas interações tróficas são escassos e, sobretudo, estudos específicos que envolvam o seu consumo (Culver & Lipps, 2003). Isso pode ser observado, por exemplo, quando a quantidade de registros de predação em foraminíferos é comparada a outros táxons no registro fóssil (Figura 1B).

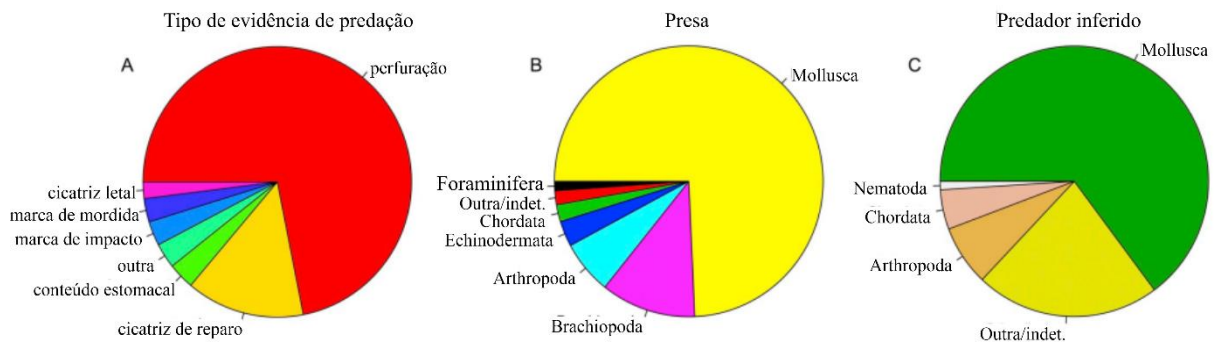


Figura 1. Ocorrências de predação no registro fóssil. (A) Tipos de evidência de predação, (B) tipos de presas e (C) predadores inferidos no estudo. Modificado de Klompmaker *et al.* (2019).

1.2.1. Análises de conteúdo estomacal

Ainda que poucos estudos sejam dedicados ao consumo de foraminíferos, existem evidências consideráveis dessa interação quando os recursos alimentares de outros táxons são analisados. Os principais registros de foraminiferivoria correspondem às análises do conteúdo estomacal de diversos grupos, como peixes (Lipps, 1983), crustáceos (Gudmundsson *et al.*, 2000), equinóides (Douglas, 1981), nematódeos (Sliter, 1965), gastrópodes (Hickman & Lipps, 1983; Herbert, 1991), escafópodes (Langer *et al.*, 1995), holoturoídes (Goldbeck, *et al.*, 2005), tunicados, pterópodes, sergestídeos (Bradbury *et al.*, 1970), entre outros.

Em uma extensa revisão sobre diversos registros de parasitismo e predação em foraminíferos planctônicos e bentônicos ao longo de 100 anos, Boltovskoy & Wright (1976) discutem a dificuldade em saber se os foraminíferos são escolhidos seletivamente ou ingeridos acidentalmente quando seus restos são encontrados no conteúdo estomacal de outros organismos. Atentando-se para isso, Lipps (1983) categorizou os registros de estudos reportando o consumo de foraminíferos entre acidentais ou seletivos, e observou que as atividades desses consumidores acidentais podem reduzir drasticamente a biomassa dos foraminíferos, embora constituam uma pequena parte de seus itens alimentares. Por outro lado, Culver & Lipps (2003) apresentaram estudos com espécies de escafópodes especializados no consumo de foraminíferos, que por vezes podem se tornar sua fonte exclusiva de alimentação.

1.2.2. Estruturas bioerosionais

Quando as testas dos foraminíferos não são completamente destruídas no processo de ingestão dos seus consumidores ou em uma interação que não resulte na sua digestão completa,

diversos tipos de marcas podem ficar evidentes. Rhumbler (1911, *apud* Boltovskoy & Wright, 1976) descreveu anomalias em formato de gotas em foraminíferos planctônicos construídas como uma série de canais nas carapaças calcárias que ele atribuiu à atividade de parasitas. Outros vestígios mais extremos de interação trófica entre os foraminíferos e outros táxons foram descritas por Hageman & Kaesler (2002), que foram inferidos como mordidas de predação e posterior reparo em fusulinídeos do Pensilvaniano tardio, constituindo-se também como a evidência mais antiga de predação em foraminíferos (Culver & Lipps, 2003). Como o registro fóssil geralmente não apresenta conteúdo estomacal, as evidências das interações tróficas com foraminíferos são comumente relacionadas aos traços bioerosionais que resultam delas. Ainda assim, devido aos efeitos tafonômicos, muitos traços se perdem ou ficam irreconhecíveis, mas quando presentes se constituem importantes informações paleoecológicas e paleoambientais desse grupo.

As perfurações são as estruturas de bioerosão mais registradas, não só nos estudos com foraminíferos, mas também para outros táxons (Figura 1.A). Tais furos são atribuídos geralmente a nematódeos e gastrópodes (Lipps, 1983) e quando ocorrem em foraminíferos têm sido estudados basicamente em assembleias bentônicas. Ainda que haja relatos de foraminíferos planctônicos bioerodidos em alguns estudos (Sliter, 1971; Jozsa, 2016) apenas Nielsen (1999), Nielsen & Nielsen (2001) e Nielsen *et al.* (2003) atentam para os detalhes das estruturas bioerosionais e com foco em sua morfologia e icnotaxonomia.

1.2.3. Associações com outras variáveis

Poucos trabalhos associam o consumo de foraminíferos variáveis que não incluem a predação. Geralmente, para grupos bentônicos, as correlações mais comuns são com tipos de substrato (Brand & Lipps, 1982), diferentes profundidades (Gooday, 1986), estudos que relacionam baixas frequências de bioerosão com eventos de anoxia do fundo marinho (Phleger & Soutar, 1973) e também correlações com produtividade (Phleger & Soutar, 1973; Shafer & Cole, 1982).

A penas um estudo estabeleceu uma relação entre a bioerosão em foraminíferos planctônicos e variáveis ambientais (Nielsen *et al.*, 2002). Esses autores, ao classificarem furos de bioerosão nas testas de foraminíferos bentônicos e planctônicos, atribuíram à temperatura a ausência de um traço específico em amostras de regiões tropicais e subtropicais.

2 ÁREA DE ESTUDO

A Bacia de Pelotas é uma bacia mesozoica proveniente da formação do Oceano Atlântico Sul (Miranda, 1970), e compreende a porção do extremo sul da Margem Continental Brasileira, localizada entre os paralelos 28°40'S e 34°S (Figura 2).

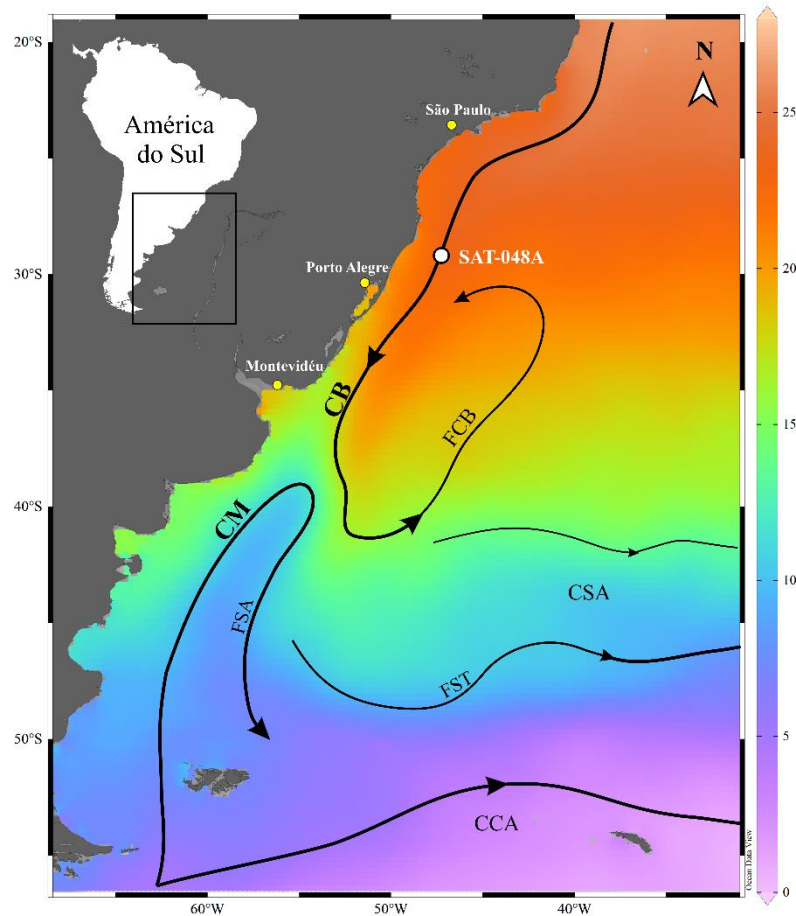


Figura 2. Localização da Bacia de Pelotas, do testemunho SAT048A (ponto branco) e das cidades de Montevidéu, Porto Alegre e São Paulo (pontos amarelos). Temperatura Superficial do Mar (TSM) média anual (Locarnini *et al.*, 2013) e principais correntes atuais (modificado de Peterson & Stramma, 1991). CB: Corrente do Brasil; CM: Corrente das Malvinas; FCB: Frente da Corrente do Brasil; FSA: Frente Subantártica; FST: Frente Subtropical; CSA: Corrente Sul Atlântica; CCA: Corrente Circumpolar Antártica.

Essa bacia é influenciada na porção *offshore* pela Corrente do Brasil (CB), uma corrente superficial marinha que transporta águas quentes (temperatura, $T > 20^{\circ}\text{C}$) e salinas (salinidade, $S > 36\text{‰}$), a Água Tropical (AT) (Silveira *et al.*, 2000). A CB contorna a margem Sul-Americana até convergir com a Corrente das Malvinas (CM), corrente marinha de superfície que se desprende como um ramo da Corrente Circumpolar Antártica (CCA) fluindo para norte,

transportando águas frias ($T < 15^{\circ} \text{C}$) e menos salinas ($S < 34,2\text{‰}$) (Peterson & Stramma, 1991). O encontro da CB e CM cria a Confluência Brasil/Malvinas (CBM) aproximadamente aos 39°S (Piola & Matano, 2001).

A CBM forma um grande meandro que se separa ao sul da margem continental (Piola & Matano, 2019) e varia sazonal e interanualmente, movendo-se para o norte no outono e inverno austrais e para o sul na primavera e no verão, influenciando a distribuição de nutrientes ao longo da plataforma continental das costas da Argentina, Uruguai e sul do Brasil (González-Silvera *et al.*, 2006).

Na costa sul-americana oriental existem duas fontes de água doce e nutrientes, em direção à plataforma continental, que favorecem o crescimento de biomassa planctônica. Essas fontes são: (i) o Rio da Prata, que drena a segunda maior bacia da América do Sul, cuja pluma norte pode alcançar o Cabo de Santa Marta, como registrado por dados levantados durante o inverno austral (Piola *et al.*, 2005; Pimenta *et al.*, 2005), ou mesmo latitudes menores sob condições de ventos favoráveis (já foi registrada atingindo a latitude 23°S (Campos *et al.*, 1999), e (ii) o maior complexo lagunar da América do Sul, o sistema lagunar Patos-Mirim (Oliveira *et al.*, 2015) que apresenta uma vazão de água dez vezes menor do que o Rio da Prata (Marques *et al.*, 2009).

3 MATERIAL E MÉTODOS

O material foi coletado pela empresa holandesa FUGRO a serviço da Agência Nacional do Petróleo (ANP) e cedido ao Laboratório de Oceanografia Geológica da Universidade Federal do Rio Grande (FURG). Foram analisadas 50 amostras do testemunho de sondagem SAT048A, perfurado no talude continental da Bacia de Pelotas (29°11'52,110"S 47°15'10,219"O) a 1542 m de profundidade de lâmina d'água (Figura 2). O testemunho dispõe de 315 cm de recuperação e sua composição consiste principalmente de lama hemipelágica rica em carbonatos intercalada por finas camadas ricas em matéria orgânica. As lâminas contendo os foraminíferos encontram-se depositadas no Laboratório de Microfósseis Calcários (LMC) do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, UFRGS.

3.1. PREPARAÇÃO DAS AMOSTRAS E ANÁLISES DE FAUNA

As amostras, com aproximadamente 10 cm³ de sedimentos cada, foram peneiradas a úmido através de uma malha de 63 µm, secas a 60°C e novamente peneiradas para obtenção da fração maior que 150 µm. A amostragem foi realizada com espaçamento variando de 2,5 a 12 cm.

O censo de fauna de foraminíferos planctônicos é de Rocha *et al.* (2019) e foi realizado a partir da seleção de pelo menos 300 indivíduos por amostra e, ainda, separados os foraminíferos bentônicos para contagem. Posteriormente, os foraminíferos planctônicos foram identificados a nível específico e dispostos em lâminas de células múltiplas. Os critérios taxonômicos para a identificação seguiram Bé (1967, 1977), Bolli & Saunders (1985), Hemleben *et al.* (1989) e Schiebel & Hemleben (2017).

3.2. ISÓTOPOS ESTÁVEIS E MODELO DE IDADE

A cronologia das amostras é de Rocha *et al.* (2019), e se baseia em datações de radiocarbono por espectrometria de massas em amostras monoespecíficas de foraminíferos planctônicos, assim como no registro de isótopos de oxigênio ($\delta^{18}\text{O}$) em foraminíferos bentônicos (*Uvigerina* sp.).

As datações foram realizadas no Laboratório de Radiocarbono do Instituto de Física da Universidade Federal Fluminense (LAC-UFF). As idades de radiocarbono foram transformadas em idades calibradas utilizando o software Calib 7.1 (Stuiver & Reimer, 1993) e a curva de

calibração Marine 13 (Reimer *et al.*, 2013), considerando um ΔR de 54.0 \pm 42.0 aplicado à base de dados de correção do efeito reservatório (*Marine Reservoir Correction Database*) com idades de Nadal de Masi (1999), Angulo *et al.* (2005) e Alves *et al.* (2015).

As composições isotópicas, tanto de oxigênio como de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), de foraminíferos bentônicos (*Uvigerina* sp.) foram realizadas com aproximadamente sete indivíduos de cada amostra, em frações maiores que 250 μm . As análises foram realizadas com o espectrômetro de massas Thermo Scientific MAT-253, acoplado a um periférico Kiel IV, pelo Laboratório de Isótopos Estáveis da Universidade da Califórnia, Santa Cruz (SIL – UCSC). Todos os resultados são expressos em relação ao padrão *Vienna Pee-Dee Belemnite* (VPDB).

3.3. ESTIMATIVAS DE PALEOPRODUTIVIDADE E PALEOTEMPERATURA

Os indicadores utilizados para as estimativas de paleoprodutividade foram a razão entre *Globigerina bulloides* e *Globigerinoides ruber* (Conan *et al.*, 2002; Toledo *et al.*, 2008), a proporção entre foraminíferos bentônicos e planctônicos (*e.g.* Berger & Diester-Haas, 1988; Loubere, 1991) e a curva isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ (Sen Gupta, 2003).

Os testes de correlação entre as estimativas de paleoprodutividade com a bioerosão foram realizados através do Software R (R Core Team, 2014) utilizando-se os Coeficientes de Correlação de Pearson e Spearman, com uma significância de $\alpha = 0,05$. A normalidade dos dados foi testada através do teste Shapiro-Wilk.

As abundâncias relativas do Plexo menardiiforme foram utilizadas como indicadoras de águas quentes seguindo os critérios de Vicalvi (1999).

Cabe salientar que tais indicadores são indiretos e não unicamente dependentes da produtividade/temperatura, podendo refletir outras variáveis ambientais e ecológicas. Tais estimativas serão abordadas com mais detalhes no tópico 6.

3.4. ANÁLISES DE AGRUPAMENTO

A fim de identificar similaridades entre as amostras do testemunho, foi realizada uma análise de agrupamento (Modo Q) através do coeficiente de similaridade Bray-Curtis e estratégia UPGMA (*Unweighted Pair Group Method using Arithmetic Averages*) utilizando-se uma matriz de dados das abundâncias relativas das espécies com abundância superior a 2%. As

variáveis da matriz foram padronizadas com $\sqrt{x + 0,5}$ para evitar desvios de ajuste à curva normal, diminuindo a heterogeneidade das variâncias. O nível de corte adotado foi de 0,12%.

Uma Análise de Variância Multivariada com permutação (PERMANOVA; Anderson *et al.*, 2001) foi realizada para testar as diferenças entre os grupos identificados com base em uma matriz de similaridade de Bray-curtis. O nível de significância admitido foi de $\alpha = 0,01$. Para agrupar as amostras em um espaço bidimensional, um NMDS (*Non-metric Multidimensional Scaling*) foi realizado. As análises foram geradas através do Software R (R Core Team, 2014). Antes de realizar o NMDS, a matriz original de dados biológicos fora duplamente transformada, inicialmente dividindo todos os valores pela abundância máxima das colunas, e posteriormente pela amostra com maior abundância de foraminíferos. Essas transformações foram realizadas utilizando a função “decostand” do pacote “vegan” (Oksanen *et al.*, 2019). O NMDS foi executado com a função “metaMDS”, configurado para duas dimensões ($k=2$).

3.5. BIOEROSÃO

Os foraminíferos planctônicos contendo vestígios de bioerosão foram selecionados e separados das amostras de fauna para contagem. As testas foram examinadas para verificar a presença de furos, caracterizados por abertura completa da parede, e covas, geradas por perfurações incompletas que não transpassaram totalmente a parede (Figura 3). A terminologia utilizada segue Nielsen & Nielsen (2001).

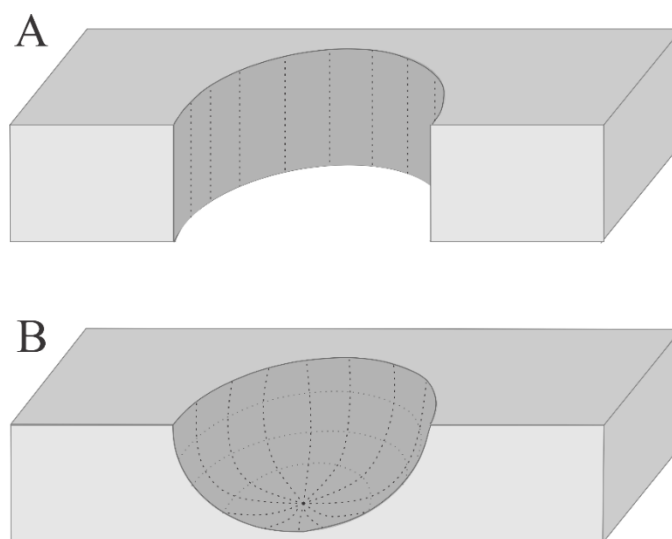


Figura 3. Representação esquemática, em seção transversal, de furo (A) e cova (B) identificados como traços de bioerosão.

Todas as análises foram realizadas com o auxílio de estereomicroscópio Zeiss modelo Stemi 508 e aumento de 100x, para evitar que lente, aumento e iluminação distintos pudessem alterar a acurácia no levantamento dos dados causando discrepância entre as amostras. Também foram obtidas imagens com microscópio eletrônico de varredura (MEV) no Centro de Microscopia e Microanálise (CMM) da UFRGS, para documentação mais detalhada dos traços de bioerosão.

Além dos critérios supracitados, a seleção de furos e covas com margens regulares e suaves, circulares a semicirculares e oval a semioval, foi utilizada para distinguir os traços de origem biótica dos causados por dissolução (Kowalewski 1993, 2002; Brom, 2014; Klompmaker *et al.*, 2019 e referências) (Figura 4). As características dos vestígios foram utilizadas unicamente como um registro de interação entre dois organismos, sem entrar na discussão da natureza da interação. Esta foge ao escopo do presente trabalho, mas deverá ser abordada em estudos futuros. Portanto, para fins de comparação com outros trabalhos assume-se que a causa da bioerosão possa estar relacionada tanto à predação como ao parasitismo.

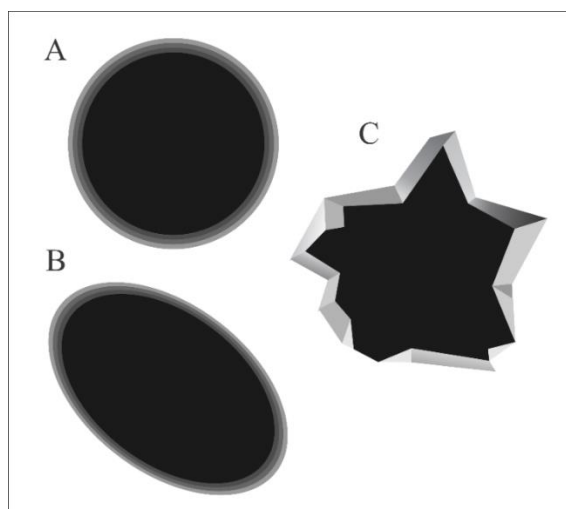


Figura 4. Representação esquemática dos furos circular (A) e oval (B) com bordas suaves características de bioerosão, e dos furos com bordas angulosas causadas por dissolução (C).

A frequência das associações de foraminíferos planctônicos bioerodidos, que permite determinar as potenciais taxas dessas interações ao longo do tempo, foi modificada da equação sugerida por Kowalewski (2002): $E1: AF = \frac{\sum BA}{\sum TA} * 100$. Onde BA é o número de espécimes de foraminíferos planctônicos em cada amostra com ao menos um vestígio de bioerosão, e TA é o número total de foraminíferos planctônicos por amostra.

Para definir a correlação entre a abundância relativa das espécies nas amostras e a proporção de bioerosão para cada espécie, tanto nos grupos formados pela análise de agrupamento como para espécies, foram aplicados o Coeficiente de Correlação de Pearson (r) e o Coeficiente de Correlação de Spearman (ρ). O teste Shapiro-Wilk foi utilizado para testar a normalidade dos dados, sendo o nível de significância admitido para as correlações $\alpha = 0,05$.

O teste Mann-Whitney U foi utilizado para avaliar a associação entre pares de grupos definidos na análise de agrupamento e as taxas de bioerosão, e o teste Kruskal Wallis (KW) para os grupos e subgrupos. O valor de significância adotado foi $\alpha = 0,05$. As análises foram geradas através do Software R (R Core Team, 2014).

3.6. ANÁLISE DA SÉRIE TEMPORAL

Para determinar se as estimativas relacionadas à paleoprodutividade e à bioerosão apresentaram tendência, positiva ou negativa, ao longo do tempo, e se tais variações são estatisticamente significativas, o Teste de Mann-Kendall (S) foi aplicado com nível de significância adotado de $\alpha = 0,05$.

4 RESULTADOS

4.1. CENSO DE FAUNA

Dos 20216 indivíduos analisados foram identificadas 25 espécies pertencentes a 14 gêneros (Tabela 1). No conjunto total das amostras a espécie mais abundante foi *Globigerinoides ruber* (34,44%), seguida de *Globigerinita glutinata* (15,24%) e *Globigerina bulloides* (14,91%). Além dessas, mais duas espécies obtiveram abundâncias máximas superiores a 10%, *Neogloboquadrina incompta* e *Globoconella inflata*. Três espécies obtiveram abundâncias relativas máximas inferiores a 1%: *Turborotalita humilis*, *Candeina nitida* e *Dentigloborotalia anfracta*. As abundâncias relativas total, máxima, média e mínima das espécies identificadas ao longo do testemunho estão listadas na Tabela 2.

Tabela 1. Lista de espécies planctônicas identificadas no censo de fauna.

Espécie
<i>Candeina nitida</i> d'Orbigny, 1839
<i>Dentigloborotalia anfracta</i> (Parker, 1967)
<i>Globigerina bulloides</i> d'Orbigny, 1826
<i>Globigerina falconensis</i> Blow, 1959
<i>Globigerinella calida</i> (Parker, 1962)
<i>Globigerinella siphonifera</i> (d'Orbigny, 1839)
<i>Globigerinita glutinata</i> (Egger, 1893)
<i>Globigerinoides conglobatus</i> (Brady, 1879)
<i>Globigerinoides ruber</i> (d'Orbigny, 1839)
<i>Globoconella inflata</i> (d'Orbigny, 1839)
<i>Globorotalia crassaformis</i> (Galloway & Wissler, 1927)
<i>Globorotalia hirsuta</i> (d'Orbigny, 1839)
<i>Globorotalia menardii</i> (d'Orbigny, 1826)
<i>Globorotalia scitula</i> (Brady, 1882)
<i>Globorotalia truncatulinoides</i> (d'Orbigny, 1839)
<i>Globoturborotalita rubescens</i> (Hofker, 1956)
<i>Globoturborotalita tenella</i> (Parker, 1958)
<i>Neogloboquadrina dutertrei</i> (d'Orbigny, 1839)
<i>Neogloboquadrina incompta</i> (Cifelli, 1961)
<i>Neogloboquadrina pachyderma</i> (Ehrenberg, 1861)
<i>Orbulina universa</i> d'Orbigny, 1839
<i>Pulleniatina obliquiloculata</i> (Parker & Jones, 1865)
<i>Trilobatus sacculifer</i> (Brady, 1877)
<i>Turborotalita humilis</i> (Brady, 1884)
<i>Turborotalita quinqueloba</i> (Natland, 1938)

Tabela 2. Abundância relativa total (para todo o conjunto das amostras analisadas), máxima, média e mínima (por amostra) das espécies identificadas.

Espécie	Abundância relativa (%)			
	Total	Máxima	Média	Mínima
<i>Globigerinoides ruber</i>	34,44	56,03	34,13	22,41
<i>Globigerinita glutinata</i>	15,24	24,39	15,35	8,33
<i>Globigerina bulloides</i>	14,91	35,96	15,22	3,55
<i>Neogloboquadrina incompta</i>	7,83	16,79	7,77	0
<i>Globoconella inflata</i>	7,36	16,64	7,27	1,39
<i>Trilobatus sacculifer</i>	3,30	9,72	3,23	0,50
<i>Globorotalia truncatulinoides</i>	2,60	7,49	2,68	0
<i>Globoturborotalita tenella</i>	2,22	4,96	2,24	0,19
<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	2,17	6,63	2,12	0,28
<i>Globorotalia crassaformis</i>	2,04	6,67	1,98	0
<i>Globorotalia scitula</i>	1,44	4,01	1,48	0
<i>Globigerinella calida</i>	1,31	5,25	1,26	0
<i>Globoturborotalita rubescens</i>	1,26	3,41	1,29	0,25
<i>Globigerina falconensis</i>	0,81	2,83	0,82	0
<i>Globorotalia hirsuta</i>	0,63	1,65	0,63	0
<i>Globorotalia menardii</i>	0,48	7,50	0,49	0
<i>Globigerinella siphonifera</i>	0,46	1,23	0,44	0
<i>Orbulina universa</i>	0,39	3,33	0,39	0
<i>Pulleniatina obliquiloculata</i>	0,33	1,79	0,34	0
<i>Globigerinoides conglobatus</i>	0,30	1,65	0,30	0
<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	0,22	1,08	0,22	0
<i>Turborotalita quinqueloba</i>	0,19	2,82	0,22	0
<i>Turborotalita humilis</i>	0,04	0,54	0,05	0
<i>Candeina nitida</i>	0,03	0,29	0,03	0
<i>Dentigloborotalia anfracta</i>	0,005	0,23	0,005	0

Em 47 das 50 amostras analisadas, *G. ruber* dominou as associações de foraminíferos planctônicos e alcançou até 56,03% de representatividade aos 5,8 ka AP, obtendo abundâncias relativas menores na base do testemunho, com mínima de 22,41% aos 39,9 ka AP. As espécies com abundância relativa máxima superior a 10% estão representadas na Figura 5. Apenas *G. bulloides* apresentou abundâncias relativas superiores a *G. ruber* (nas amostras com idades estimadas de 23,1, 37,6 e 39,9 ka AP) e, apesar de praticamente compartilhar com *G. glutinata* a segunda maior abundância relativa em todo o testemunho, ao longo do tempo a abundância de *G. bulloides* obteve oscilações mais expressivas. Isso fica evidenciado pela diferença de 32% entre as abundâncias relativas mínimas e máximas de *G. bulloides* em comparação aos 16,02%

para o mesmo parâmetro em *G. glutinata*. Essas duas espécies apresentam excursões positivas nas abundâncias relativas do topo para a base do testemunho (Figura 5C e D).

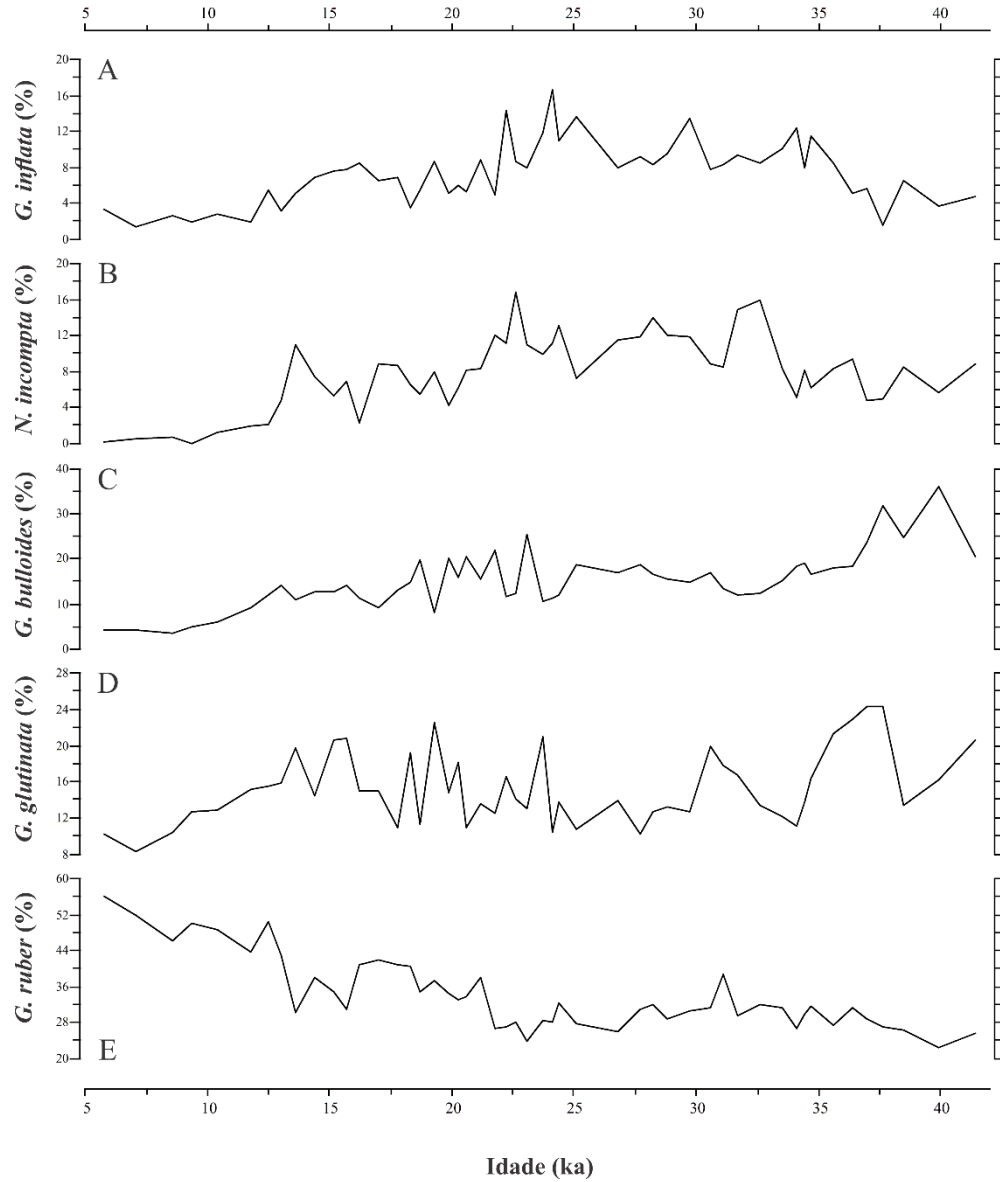


Figura 5. Abundâncias relativas das espécies mais abundantes (máximas superiores a 10%) ao longo do tempo.

4.2. ANÁLISES DE AGRUPAMENTO

Através da análise de agrupamentos, representada na Figura 6.B pelo dendrograma de área (Modo Q), foram identificados dois grupos distintos nas associações de foraminíferos planctônicos ao longo testemunho. O primeiro grupo engloba as amostras da porção superior do testemunho, correspondentes ao Holoceno (<11 ka AP). O segundo e mais abrangente dos grupos corresponde às amostras das porções média e inferior do testemunho. Este grupo pode ainda ser subdividido em dois, sendo que um dos subgrupos compreende a maioria das amostras do intervalo glacial do testemunho, e o outro, pequeno, inclui apenas amostras da base (Figura 6A). A PERMANOVA, representada pelo NMDS na Figura 7, demonstrou que os grupos identificados na análise de agrupamentos são significativamente diferentes ($F = 22,093$; $p < 0,001$), assim como os subgrupos identificados dentro do grupo 2 ($F = 14,933$; $p < 0,001$).

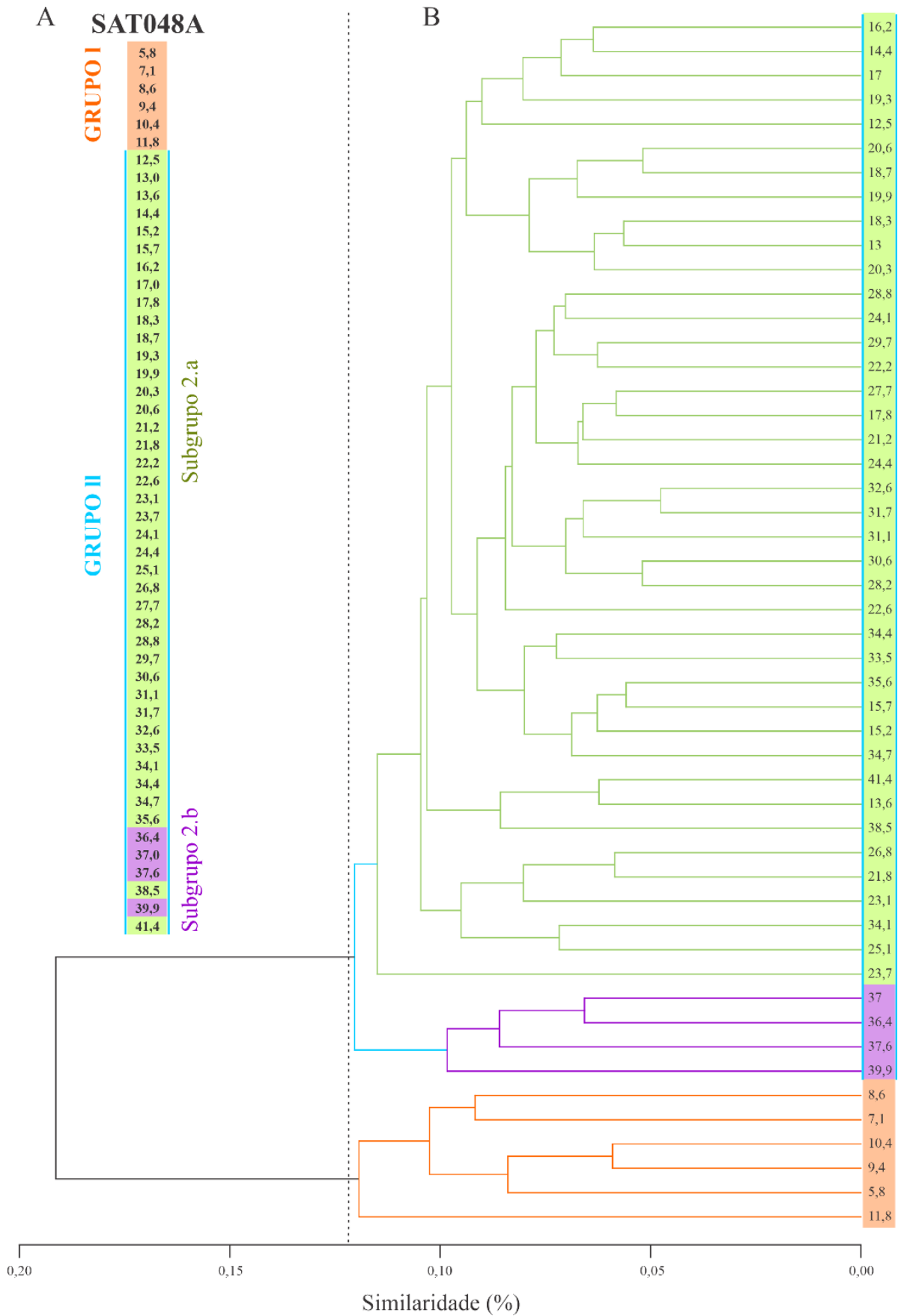


Figura 6. Dendrograma (B) com os agrupamentos das amostras de acordo com a composição da fauna de foraminíferos planctônicos representadas pelas suas respectivas idades, e (A) disposição dos grupos no testemunho. Ponto de corte em 0,12 (linha tracejada).

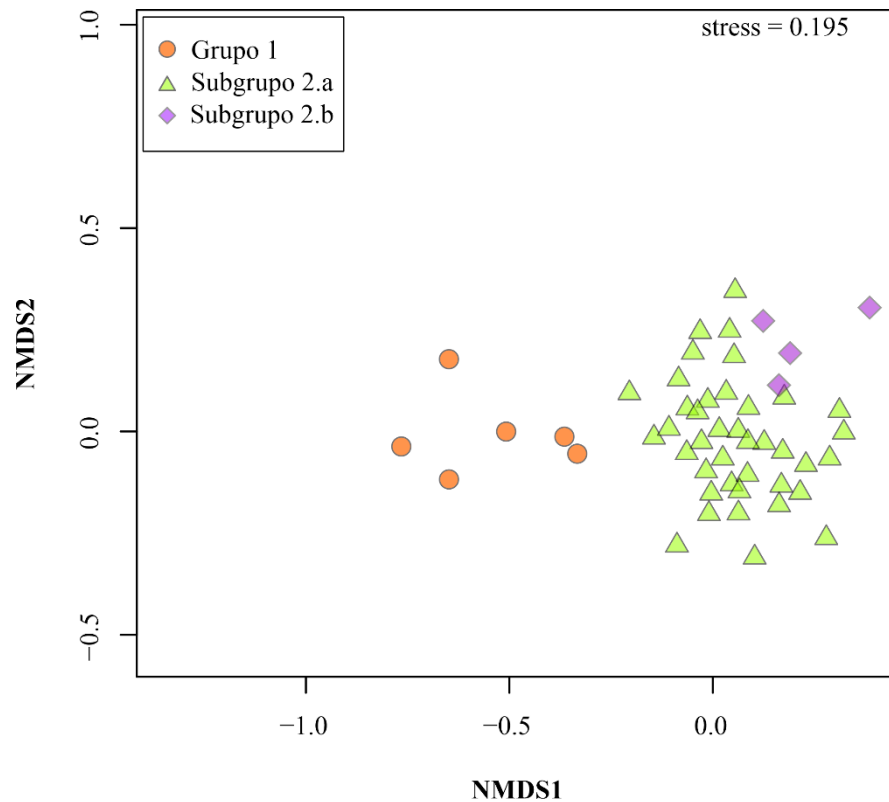


Figura 7. NMDS ilustrando grupos distintos, identificados com a análise de agrupamentos de acordo com a composição da fauna de foraminíferos planctônicos.

4.3. BIOEROSÃO

Os vestígios de bioerosão foram encontrados em 21 das 25 espécies identificadas. Apenas *Globigerinoides conglobatus*, *Turborotalita humilis*, *Dentigloborotalia anfracta* e *Candeina nitida* não apresentaram ocorrências de bioerosão, contudo, estas espécies somadas representam menos do que 0,4% do total de espécimes analisados. A frequência total de bioerosão foi de 14,45% (2921/20216) e, ao longo do testemunho, as frequências entre as amostras variaram de 8,84% a 16,7% de indivíduos bioerodidos, com média de 10,6%.

Das cinco espécies cujas abundâncias relativas totais foram superiores a 5% (Figura 8), *G. glutinata* (687/3081) obteve a maior proporção de bioerosão nos indivíduos da espécie, e *G. ruber* (770/6963) a menor. Os valores de bioerosão relativa por espécie, das espécies mais abundantes, estão listados na Tabela 3.

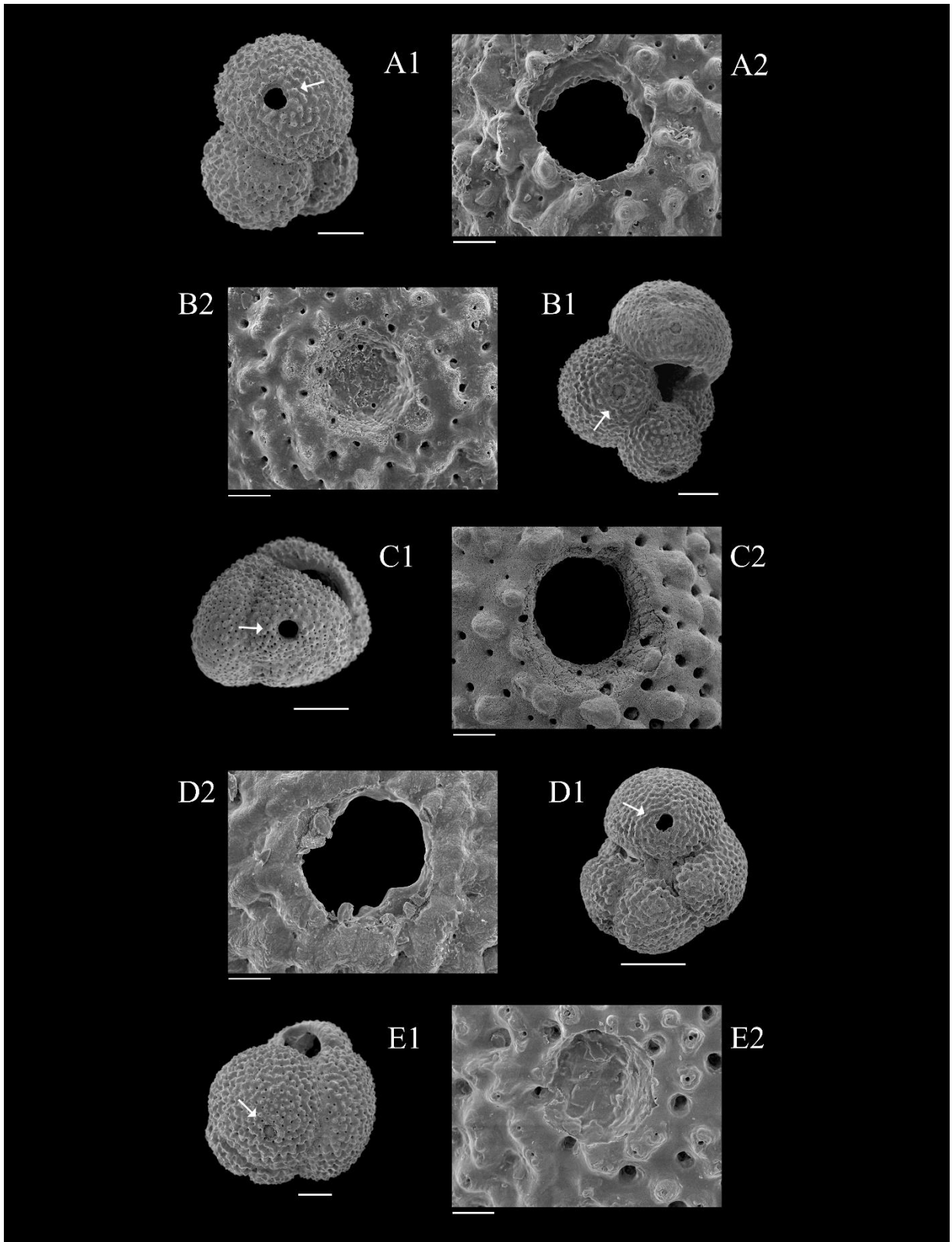


Figura 8. Vestígios de bioerosão nas espécies com as maiores frequências de indivíduos furados, quando consideradas abundâncias superiores a 5%. (A) *G. glutinata*; (B) *G. bulloides*; (C) *G. inflata*; (D) *N. incompta*; (E) *G. ruber*. Escalas: A1, B1 e E1 = 50 μm; C1 e D1 = 100 μm; A2, B2, C2, D2 e E2 = 10 μm.

Tabela 3. Indicadores de bioerosão para as espécies com abundância relativa total superior a 5%. Da esquerda à direita as colunas representam a bioerosão relativa total de cada espécie (para todo o conjunto das amostras analisadas) e valores máximos, médios e mínimos (entre amostras). O n amostral é indicado entre parênteses ao lado de cada dado.

Espécie	Bioerosão relativa por espécie (%)			
	Total	Máxima	Média	Mínima
<i>Globigerinita glutinata</i>	22,30 (687/3081)	37,5 (18/48)	22,7	12,2 (5/41)
<i>Neogloboquadrina incompta</i>	16,62 (263/1582)	37,5 (6/16)	16,5	0 (0/3)
<i>Globigerina bulloides</i>	16,29 (491/3014)	29,41 (5/17)	15,86	0 (0/34)
<i>Globoconella inflata</i>	13,58 (202/1488)	100 (5/5)	14,8	0 (0/5)
<i>Globigerinoides ruber</i>	11,06 (770/6963)	20 (18/90)	11,5	4,17 (8/192)

A proporção de espécimes bioerodidos por espécie não aumentou ou diminuiu significativamente quando comparada a um aumento de abundância em *G. bulloides* ($r = 0,22$; $p = 0,11$), *G. glutinata* ($\rho = -0,07$; $p = 0,59$), *N. incompta* ($r = 0,09$; $p = 0,5$) e *G. inflata* ($\rho = 0,0008$; $p = 0,99$) nas amostras. *G. ruber* apresentou uma correlação significativamente negativa fraca ($\rho = -0,31$; $p = 0,026$), indicando que a bioerosão diminui razoavelmente nessa espécie quando sua abundância está alta e vice-versa. Quando utilizados os grupos para a correlação entre a abundância das espécies e a proporção de indivíduos com bioerosão, das espécies com abundâncias superiores a 5% em todo o testemunho, nenhum grupo apresentou correlação significativa: Grupo 1 ($\rho = -0,4$; $p = 0,51$) (Figura 9); Subgrupo 2b ($r = -0,37$; $p = 0,53$) (Figura 10) e Subgrupo 2a ($r = -0,41$; $p = 0,49$) (Figura 11).

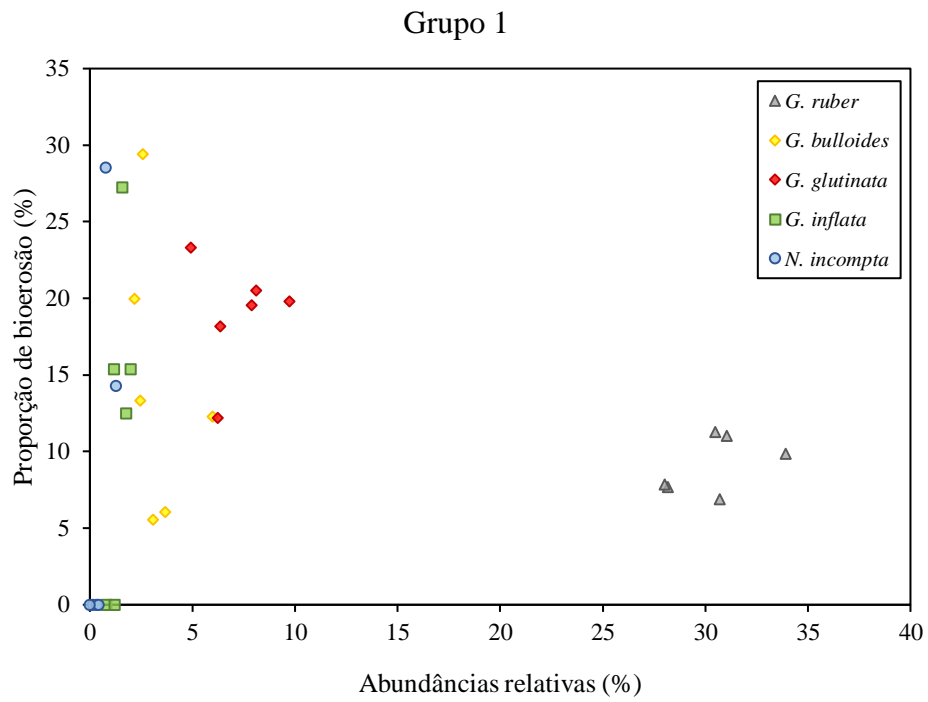


Figura 9. Abundâncias relativas das espécies para as amostras do Grupo 1 *versus* a proporção de bioerosão em cada espécie.

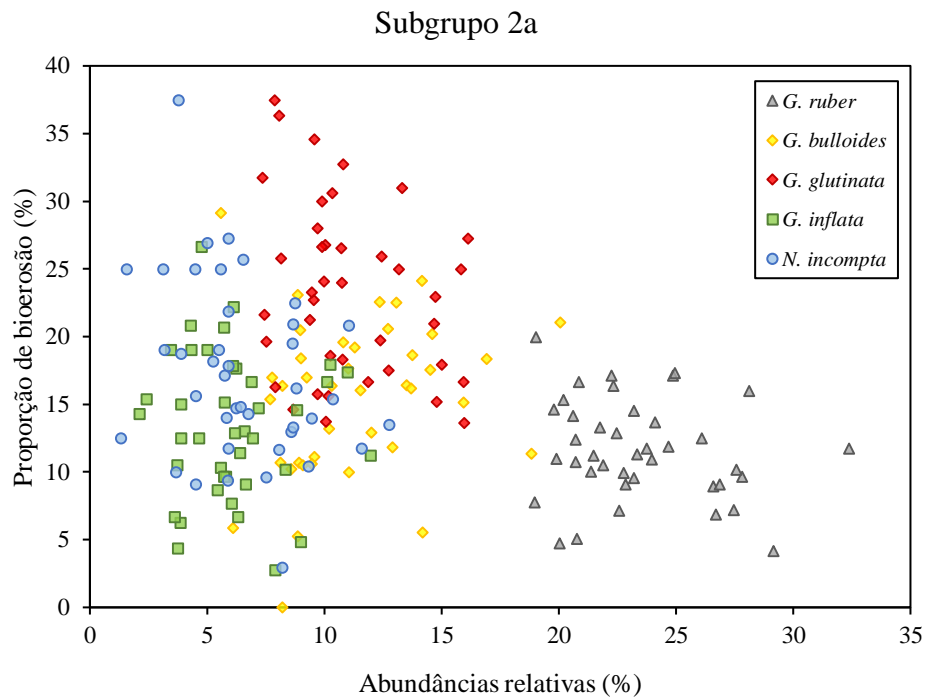


Figura 10. Abundâncias relativas das espécies para as amostras do Subgrupo 2a *versus* a proporção de bioerosão em cada espécie.

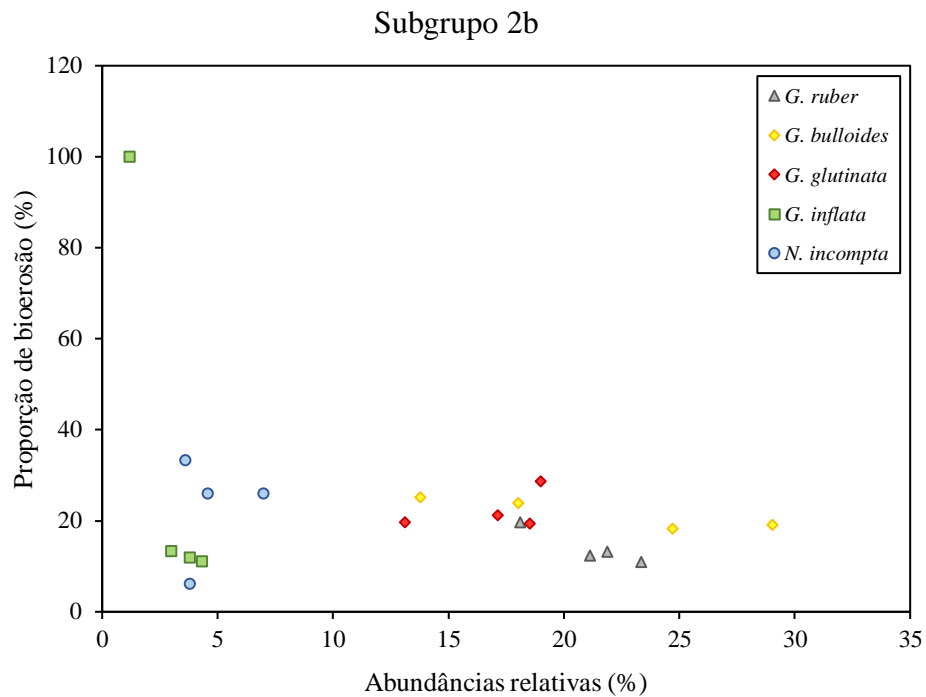


Figura 11. Abundâncias relativas das espécies para as amostras do Subgrupo 2b *versus* a proporção de bioerosão em cada espécie.

As taxas de bioerosão ao longo do tempo estão representadas na Figura 12 e revelam uma tendência significativa de aumento em direção à base do testemunho ($S = 303$, $p = 0,011$) iniciada por volta de 11 ka AP, com picos aos 20 e 40 ka AP. A comparação das taxas de bioerosão entre os grupos distinguidos na análise de agrupamentos revelou que a correlação entre o grupo 1 e o grupo 2 foi significativa ($W = 2$; $p < 0,05$), assim como a correlação entre o grupo 1 e os subgrupos 2a e 2b ($H = 16,403$; $p = 0,00027$) (Figura 13).

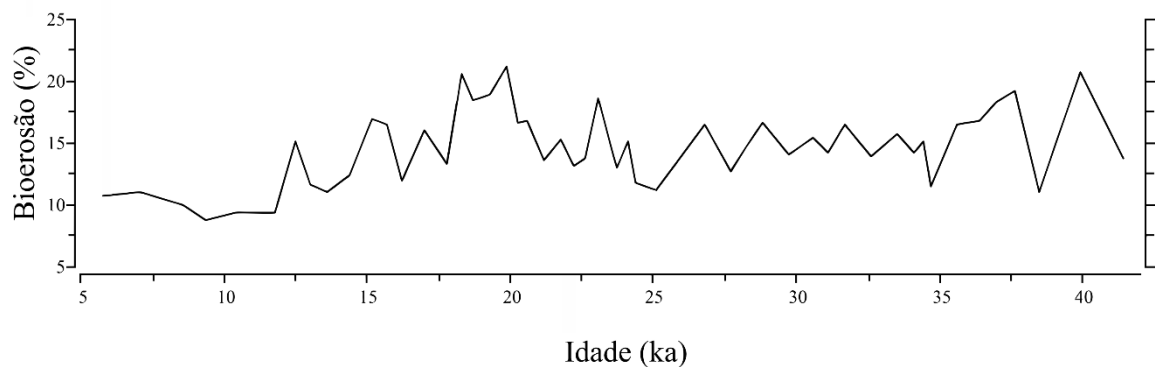


Figura 12. Taxa de bioerosão relativa por amostra ao longo do tempo.

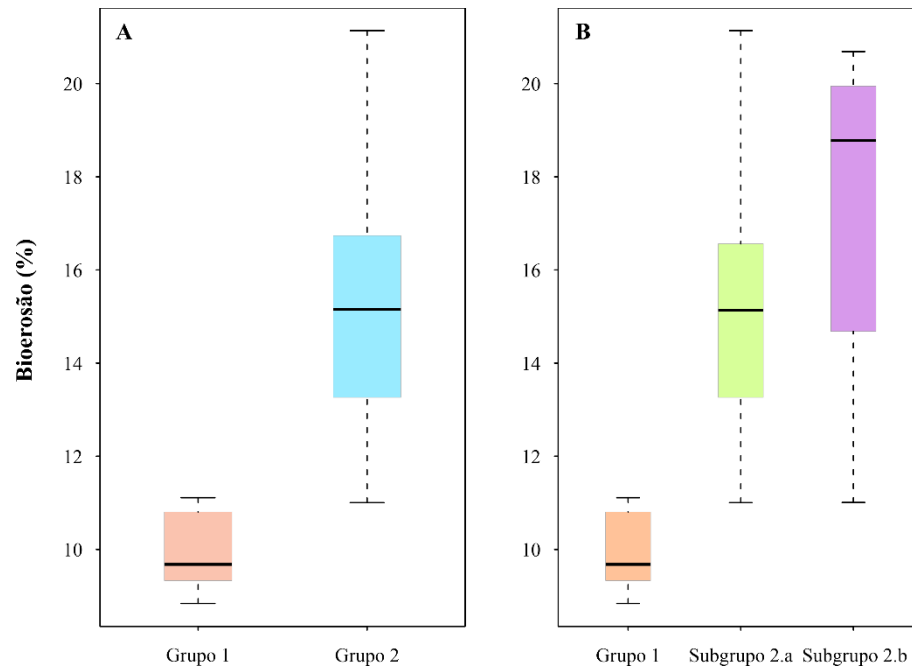


Figura 13. *Box plots* das frequências de bioerosão entre os grupos 1 e 2 (A) e do grupo 1 em relação aos subgrupos 2a e 2b (B).

4.4. ESTIMATIVAS DE PALEOPRODUTIVIDADE E PALEOTEMPERATURA

As abundâncias relativas do Plexo menardiiforme estão representadas na Figura 14, onde observa-se uma subida abrupta iniciada por volta dos 10 ka AP ($S = -365$; $p < 0,05$).

As variáveis relacionadas à paleoprodutividade, ao longo do tempo, estão representadas na Figura 14. A razão entre *G. bulloides* e *G. ruber* é expressa pela curva da Figura 14D, que apresenta clara tendência de aumento em direção à base do testemunho ($S = 749$, $p < 0,05$). Tal tendência também é registrada para a proporção de foraminíferos bentônicos em relação aos planctônicos ($S = 573$, $p < 0,05$) (Figura 14C).

A análise de isótopos estáveis de carbono possibilitou a elaboração da curva apresentada na Figura 14D, a qual está plotada ao longo do tempo com valores em escala invertida para facilitar a visualização das tendências. A curva de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de *Uvigerina* sp. revela um aumento progressivo dos valores em direção ao recente ($S = -389$, $p < 0,05$), com uma subida expressiva próxima ao início do Holoceno.

Quando comparadas às taxas de bioerosão, ao longo do testemunho, todas as estimativas relacionadas à paleoprodutividade foram significativas. A razão *G. bulloides*/*G. ruber* apresentou uma forte correlação positiva ($\rho = 0,49$; $p = 0,0003$), enquanto que a proporção de

foraminíferos bentônicos em relação aos planctônicos foi positivamente correlacionada de forma moderada ($\rho = 0,39$; $p = 0,005$) e os valores de $\delta^{13}\text{C}$ fortemente correlacionados, mas de forma negativa ($r = -0,4$; $0,004$).

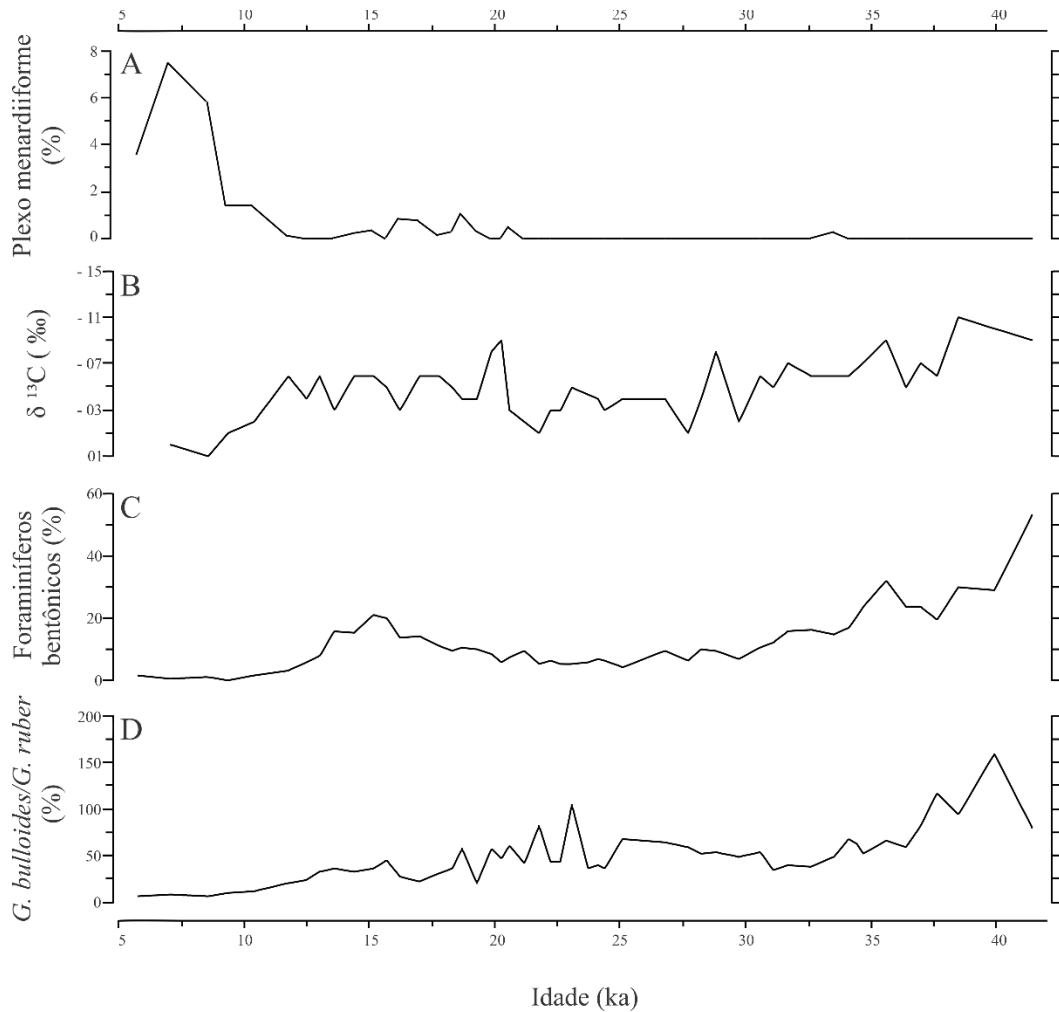


Figura 14. (A) Abundância relativa do Plexo menardiiforme e (B), (C) e (D), variáveis relacionadas à paleoprodutividade. Figura B com escala invertida para facilitar a visualização das tendências.

5 DISCUSSÃO

Embora não seja raro encontrar espécimes de foraminíferos planctônicos com traços de bioerosão, este fenômeno ainda foi pouco explorado na literatura científica, principalmente para esse grupo. De fato, não foi encontrado nenhum trabalho utilizando uma abordagem quantitativa para estimar a bioerosão em foraminíferos planctônicos. Os estudos que citam a bioerosão em foraminíferos planctônicos (Nielsen, 1999; Nielsen & Nielsen, 2001; Nielsen *et al.*, 2003) apresentam apenas o número de amostras e indivíduos analisados, mas não a quantidade de espécimes bioerodidos. Desta forma, comparações deste com outros estudos do mesmo grupo se tornam virtualmente impossível.

No entanto, há diversos trabalhos que analisam de forma quantitativa a bioerosão em foraminíferos bentônicos (*e.g.* Sliter, 1971; Arnold *et al.*, 1985; Shroba, 1993). Embora os processos que regem sua distribuição e abundância sejam distintos quanto aos das espécies planctônicas (Sen Gupta, 2003), a comparação das taxas de bioerosão entre planctônicos e bentônicos pode ser realizada, mas apenas para comparar a intensidade da bioerosão em ambas as comunidades.

Cabe ressaltar que a possibilidade desses traços serem realizados após a incorporação das testas planctônicas ao bentos já foi considerada. Porém, registros de indivíduos planctônicos contendo furos cobertos de uma nova camada de calcita, com a mesma textura da parede original (Nielsen *et al.*, 2003; Frozza, *et al.*, 2019), sugerem que um suposto processo de cicatrização da carapaça se deu após a interação (Bé & Spero, 1981), quando da sobrevivência do indivíduo. Isso aponta para uma interação ocorrida de fato no plâncton.

Por outro lado, quase toda a comunidade que sedimenta é composta de testas vazias de indivíduos que passaram por reprodução ou morreram antes dessa fase, sendo que uma pequena parte é composta por organismos ainda com protoplasma (Schiebel & Hemleben, 2017). A hipótese de que a presença de protoplasma deve significar que os indivíduos que perderam a flutuabilidade continuam vivos após chegarem ao fundo, parte da premissa de que o tempo de sua decomposição é suficientemente rápido na coluna d'água para que após a morte seu protoplasma ainda esteja presente quando a carapaça sedimentar (Parker, 1954).

No entanto, Boltovskoy & Lena (1970), através de uma série de experimentos, constataram que a decomposição pode durar de semanas a meses. Isso permitiria a presença de organismos parcialmente intactos em locais com profundidade baixa e altas taxas de sedimentação, impedindo que essa decomposição ocorra inteiramente na coluna d'água. Parece improvável que mesmo vivos, os foraminíferos planctônicos que chegam ao fundo mantenham

seu metabolismo por tempo suficiente para cicatrizar o furo. De toda forma, a hipótese de que parte das testas tenha sofrido bioerosão por organismos detritívoros após sedimentarem no bentos com o protoplasma ainda presente, não pode ser descartada.

De qualquer maneira, o foco do presente trabalho está não no processo em si (o que será abordado em trabalhos futuros), mas no potencial para estudos paleoceanográficos. Conforme apresentado na Introdução, partiu-se da hipótese de que a bioerosão esteja associada à paleoprodutividade sendo que esta, por sua vez, varia em função da configuração das correntes oceanográficas e aportes de nutrientes. Desta forma, nas próximas seções são discutidas, respectivamente, as variações de fauna, as taxas de bioerosão observadas e a relação entre a bioerosão e a paleoprodutividade ao longo do tempo.

5.1. CARACTERIZAÇÃO DA FAUNA

A separação das amostras que compreendem o Holoceno (<11,7 ka AP) do resto do testemunho, evidenciada pela análise de agrupamentos, revela como a distribuição das faunas locais reflete as variáveis ambientais associadas às flutuações características do Quaternário tardio.

A composição de espécies do testemunho, que varia ao longo do tempo com uma característica dominância alternada entre as faunas de águas quentes e águas frias, sugere a influência da CB e da CM na área de estudo (Boltovskoy *et al.*, 1996). Essa dominância alternada pode ser melhor visualizada através da Tabela 4. Assim como em escala sazonal, em períodos glaciais ocorre um deslocamento para norte da CBM ocasionada pelo fortalecimento da CCA de onde se origina a CM (Laprida *et al.*, 2011). Nessa configuração, a CB, causa da ocorrência das faunas tropicais e subtropicais, é enfraquecida, o que está representado na queda da abundância das espécies vindas das baixas latitudes. De forma contrária, quando a CM e/ou a Pluma do Rio da Prata atingem o Sul/Sudeste do Brasil, um aumento expressivo na abundância relativa de foraminíferos de águas frias a temperadas é esperado (Boltovskoy *et al.*, 1996).

Tabela 4. Proporção (%) de espécies características das regiões biogeográficas (Kucera, 2007) em cada grupo da análise de agrupamentos.

Regiões biogeográficas	Grupo 1	Subgrupo 2.a	Subgrupo 2.b
Tropical	10,46	5,78	2,59
Subtropical	67,17	43,97	35,95
Transicional	21,13	40,59	54,47
Subantartica	1,07	9,41	6,93
Polar	0,18	0,25	0,06

5.2. TAXAS DE BIOEROSÃO

Diversos táxons têm sido estudados quanto às eventuais perfurações em suas carapaças, que são geralmente atribuídas à predação ou parasitismo. A utilização da frequência desses traços para estimar a sua intensidade é amplamente difundida, e uma das mais importantes ferramentas de análise quantitativa para a bioerosão no registro fóssil (Kowalewski, 2002).

Vermeij (1987) caracterizou a intensidade em bivalves como “frequentes” quando as taxas de predação em espécies com mais de 20 indivíduos são superiores a 10%. Analisando espécies de foraminíferos bentônicos atuais da Califórnia, Sliter (1971) encontrou frequências de predação de 6 a 8% em suas amostras e, comparando com amostras do Holoceno do Golfo do México, deparou-se com frequências de até 16%. Malumian *et al.* (2007) caracterizou como baixa a frequência de 10% encontrada para foraminíferos bentônicos com furos de predação, utilizando-se do mesmo critério de Vermeij (1987).

Se comparada às taxas expostas acima, a frequência total de bioerosão deste estudo, de 14,45%, pode ser classificada como frequente, e até mesmo alta para algumas amostras (21,14%) e espécies com mais de 5% de representatividade (*G. glutinata*; 37,5%), considerando que a bioerosão ocorre com muito mais intensidade nos habitats bentônicos (Allen & McAlister, 2007).

A análise da proporção de indivíduos bioerodidos por amostra comparada à quantidade de espécimes por amostra para as cinco espécies mais abundantes (Figura 9-11), demonstra que a bioerosão não ocorre preferencialmente em altas abundâncias. Isto é válido para os três grupos de amostras (Grupo 1, Subgrupo 2a e Subgrupo 2b). Ou seja, as variações nas taxas de bioerosão observadas não representam artefato do esforço amostral e a bioerosão não ocorreu necessariamente nas espécies mais abundantes. Em diversos estudos sobre predação (Carriker & Yochelson, 1968; Arnold *et al.*, 1985; Sliter, 1971; Malumian *et al.*, 2007) a abundância das

populações predadas é crucial para a intensidade de bioerosão. Isso porque se assume que há mais probabilidade de ocorrer um encontro entre o indivíduo causador da bioerosão quando a densidade da população alvo está alta (Smith *et al.*, 2018). Quando analisadas as espécies separadamente, *G. ruber* foi a única que apresentou correlação significativa, porém negativa. Isso sugere que provavelmente as condições que promovem a presença do organismo causador de bioerosão não sejam as mesmas que favorecem a presença dessa espécie.

5.3. PALEOPRODUTIVIDADE E PALEOTEMPERATURA

A curva de bioerosão nos foraminíferos planctônicos para o testemunho analisado (Figura 12) indica que esse processo não foi constante ao longo dos 41 ka AP, e que sua frequência é influenciada por variáveis que oscilam ao longo do tempo. Com a diferenciação das frequências de bioerosão entre os grupos e subgrupos, identificados na análise de agrupamento, é possível observar como as flutuações paleoceanográficas e paleoclimáticas deste período foram também determinantes para a bioerosão.

Os últimos 40 ka no Atlântico Sudoeste subtropical foram marcados por uma tendência de alta produtividade durante o glacial e condições oligotróficas durante o Holoceno (Pereira *et al.*, 2018). As estimativas de paleoprodutividade obtidas para o testemunho SAT048A (Figura 15. A-C) indicam que a produtividade na Bacia de Pelotas começou a diminuir no início do Holoceno e continuou até os 8 ka AP, como pode ser observado também nas taxas de bioerosão (Figura 15D). De acordo com Gu *et al.* (2018) e Voigt *et al.* (2015), a posição da CBM foi estável do início do Holoceno aos 8 ka AP, em uma configuração mais ao sul do que a atual. Isso demonstra que além das variáveis associadas à paleoprodutividade, uma diminuição na bioerosão a partir do Último Máximo Glacial poderia estar refletindo principalmente as condições oligotróficas ocasionadas pela diminuição da influência da Pluma do Rio da Prata (Portilho-Ramos *et al.*, 2019).

A bioerosão/predação em ambientes bentônicos e planctônicos tem sido associada à produtividade em alguns estudos (*e.g.* Berger, 1971; Leibold, 1989; Bohannan & Lenski, 2000). Isso se observa porque a produtividade, muitas vezes, é o principal fator influenciando o tamanho da população de presas, no entanto, essa é uma relação complexa entre variáveis que nem sempre corresponde ao modelo previsto (Kompmaker *et al.*, 2019). De acordo com Hemleben *et al.* (1989) parecem não existir consumidores exclusivos de foraminíferos planctônicos, dessa forma, quando a produtividade aumenta é provável que a quantidade natural

de possíveis consumidores aumente também, afetando a população de foraminíferos planctônicos naquela área através do seu consumo (Boltovskoy & Wright, 1976).

A correlação da bioerosão com a razão *G. bulloides*/*G. ruber*, proporção de foraminíferos bentônicos e isótopos de carbono (Figura 15) sugere que sua frequência seja fortemente influenciada pelas condições tróficas da água do mar. Apesar de demonstrarem certas limitações, tais variáveis são amplamente utilizadas e se constituem importantes indicadores de paleoprodutividade.

Os isótopos de carbono em *Uvigerina* sp. apresentaram uma tendência a valores menores na base do testemunho (Figura 15C). Valores menores de $\delta^{13}\text{C}$ indicam que uma maior proporção do isótopo leve (^{12}C) está relacionada a um maior aporte de alimento para o fundo como consequência de uma alta produtividade primária na zona fótica (Sen Gupta, 2003).

A proporção de foraminíferos bentônicos em relação aos planctônicos é outra forma bastante difundida de inferir as condições de paleoprodutividade (*e.g.* Berger & Diester-Haas, 1988; Loubere, 1991). Juntamente com a oxigenação das águas de fundo, o aporte de matéria orgânica para o fundo oceânico se constitui no principal parâmetro controlador da estruturação das faunas de foraminíferos bentônicos (Jorissen *et al.*, 2007). Quando comparada à bioerosão (Figura 15B, D) pode-se observar que a principal semelhança das curvas reside na base do testemunho, onde as frequências se mostraram altas.

A correlação mais forte dentre as variáveis analisadas foi a relação entre *G. bulloides* e *G. ruber*. Esse tem se mostrado um *proxy* relevante para a paleoprodutividade (Conan *et al.*, 2002; Toledo *et al.*, 2008) isso porque tais espécies são características de condições eutróficas e oligotróficas, respectivamente (Hemleben *et al.*, 1989) e, mesmo que o principal fator influenciando a distribuição de *G. ruber* seja a temperatura, *G. bulloides* demonstra uma clara preferência para ambientes produtivos. Dessa forma, quando apresentam padrões de abundância contrárias, valores elevados de sua razão podem ser interpretados como uma correlação fortemente negativa, inferindo-se que sejam provenientes de uma produtividade elevada (Toledo *et al.*, 2008). A comparação das frequências de bioerosão com essa variável revela uma similaridade não apenas entre as tendências, mas também entre os principais picos. Ambas as curvas (Figura 15A, D) indicam taxas mais altas por volta dos 40 ka e 20 ka AP.

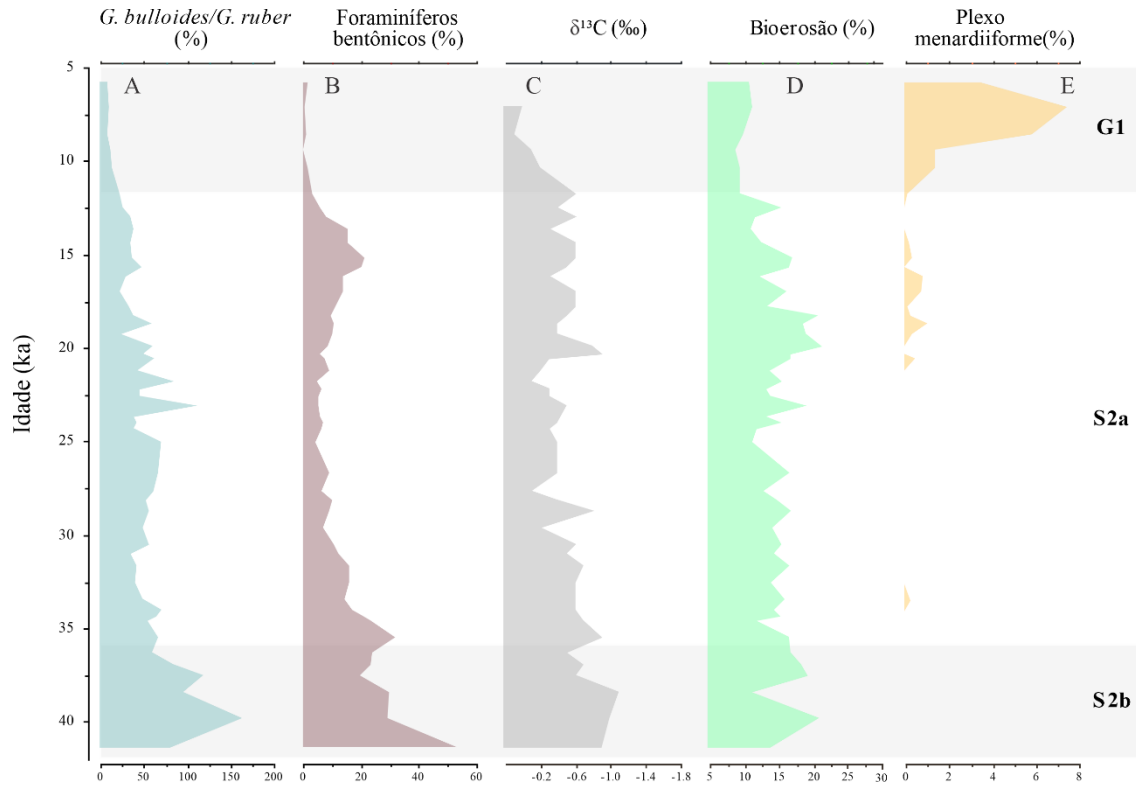


Figura 15. Estimativas de paleoprodutividade comparadas à taxa de bioerosão ao longo do tempo. Barras horizontais correspondem aos grupos identificados na análise de agrupamentos (G1 = Grupo 1; S2a = Subgrupo 2a; S2b = Subgrupo 2b).

Ao contrário de Nielsen *et al.* (2003), que atribuíram à temperatura o controle da presença de furos específicos em foraminíferos planctônicos e bentônicos de faunas de águas frias, a bioerosão das faunas aqui estudadas parece responder principalmente à paleoprodutividade. No entanto, a temperatura não pode ser totalmente descartada uma vez que a comparação das taxas de bioerosão com as frequências do Plexo menardiiforme, que é associado a águas quentes (Vicalvi, 1999) sugere uma correlação negativa (Figura 15).

Além disso, embora a presença do Plexo sugira águas mais quentes no Holoceno, ela também é reflexo de uma mudança na configuração da circulação global que permitiu a reentrada do Plexo no Oceano Atlântico como um todo (*e.g.* Peeters *et al.*, 2004), e não necessariamente refletiria uma variação local de temperatura. Por outro lado, a correlação negativa entre a abundância de indivíduos bioerodidos e a abundância relativa da espécie de águas quentes *Globigerinoides ruber* também parece indicar que a bioerosão é favorecida em condições de águas frias. Entretanto, a diminuição da temperatura na região de estudo costuma estar associada a uma maior produtividade pela presença das águas frias, as quais vêm do sul através da Corrente das Malvinas ou da Pluma do Rio da Prata, ou que se estabelecem em função de processos de ressurgência. Desta forma, a paleotemperatura e a paleoprodutividade são difíceis de serem dissociadas.

6 CONCLUSÕES

Pelo fato da bioerosão ser comumente mais intensa no bentos, esperava-se que sua frequência em espécies planctônicas fosse menos expressiva. Isso demonstra como a pressão de predação/parasitismo em foraminíferos planctônicos pode ser crucial para a biomassa das populações desse grupo, principalmente quando observadas as frequências das espécies separadamente.

Como as frequências de bioerosão não são constantes e parecem não atender a uma distribuição randômica, é natural que estejam relacionadas a processos que também oscilam. Além das flutuações do clima no Quaternário, a área de estudo é afetada por uma das maiores oscilações de temperatura, salinidade e produtividade do Atlântico Sul.

As frequências de bioerosão pareceram corresponder, de modo geral, a todos os *proxies* de paleoprodutividade testados. Em dois deles, a proporção de bentônicos e o $\delta^{13}\text{C}$ em *Uvigerina* sp., essa correspondência pôde ser observada apenas na tendência das curvas, mas suas oscilações parecem estar dessincronizadas. Já, a curva de *G. bulloides*/*G. ruber* apresenta uma correlação mais forte com a bioerosão, oscilando de maneira semelhante.

Os dados de paleoprodutividade podem ter ruídos que estejam influenciando a bioerosão primariamente e mascarando a influência de outras variáveis que oscilam juntamente com ela. Como a temperatura é um dos fatores que mais influencia a distribuição e abundâncias de diversos táxons, e oscila significativamente na área de estudo ao longo do tempo, essa variável poderia ser determinante para a bioerosão quando são relevadas não apenas as abundância dos potenciais bioerodidores, mas as diferentes espécies/grupos aos quais pertencem. Em um período com águas mais quentes no Atlântico Sudoeste, outras comunidades poderiam estar ocupando a área de estudo no Holoceno que não tenham os foraminíferos como possíveis fontes de alimentação, situação que se inverteria em condições glaciais.

Compreender os processos que regem a bioerosão em foraminíferos planctônicos pode ser muito importante para auxiliar na inferência de paleoambientes quando outros dados são escassos. Contudo, tal informação não deve ser utilizada de forma isolada visto que, realizar reconstruções paleoambientais com base em apenas um indicador complexo, que depende de diversas variáveis é, no mínimo, arriscado.

6.1. TRABALHOS FUTUROS

Dada a quantidade de informações necessária para começar a elucidar os elementos envolvidos no consumo de foraminíferos planctônicos por furos de bioerosão, sugerem-se alguns trabalhos de maior urgência:

- (i) levantamentos atuais, tanto em rede de plâncton como de sedimento, devem ser realizados em escala sazonal e, se possível, latitudinal para compreender o processo de bioerosão nas populações recentes;
- (ii) as características dos traços e seus causadores são importantes para relacionar as taxas de bioerosão com a ecologia de outros táxons e suas implicações ambientais;
- (iii) a bioerosão deve ser comparada com registros em diferentes testemunhos e locais, a fim de inferir com maior propriedade a influência das variáveis ambientais na sua frequência.

7 MANUSCRITO SUBMETIDO

AGU journal submission 2020PA003865

1 mensagem

paleoceanography@agu.org <paleoceanography@agu.org>

24 de janeiro de 2020 19:03

Responder a: paleoceanography@agu.org

Para: cristiane.frozza@ufrgs.br

Cc: crisfragafozza@gmail.com

Dear Dr. Fraga Frozza:

We would like to inform you that you have been listed as an author on manuscript 2020PA003865, Bioerosion on late Quaternary planktonic foraminifera related to paleoproductivity in the western South Atlantic, which has been submitted for possible publication in *Paleoceanography* and *Paleoclimatology*.

The corresponding author, Miss Fraga Frozza, has indicated that the submission has been made with the consent of all authors. Please note, manuscript communications are sent to the corresponding author. All authors may check the status of the manuscript at any time using this link: <https://paleoceanography-submit.agu.org/cgi-bin/main.plex?el=A4FZ4GKhe6A4HXyY2F7A9fdMnRcQsXChQLeTlaEWcAZ>

ORCIDS will now be required for all corresponding authors and strongly encouraged for coauthors.

AGU has officially joined with many other publishers in a [commitment](#) to include the [ORCID](#) (Open Researcher and Contributor ID) for authors of all papers published starting in 2016. Funding agencies are also asking for ORCIDs.

Including the ORCID as part of published author information in papers will better enable linking of content and accurate discovery across individuals, similar to the way DOIs have enabled reference linking across journals. Given a specific scientist's permission, AGU can also add published papers to his or her ORCID record. See our statement <https://eos.org/agu-news/agu-opens-its-journals-to-author-identifiers>. We can also provide credit to you through ORCID when you serve as a reviewer.

If you have not already created an ORCID or linked it to your GEMS profile, please do so as soon as possible. You can both create and link an ORCID from your profile: from your homepage, under General Tasks, click [Modify Profile/Password](#). Under the ORCID field, select "Click here" to register or link your ORCID.

We appreciate your contribution to *Paleoceanography* and *Paleoclimatology*, and we will make every effort to efficiently and fairly handle your submission.

Sincerely,

Paleoceanography and Paleoclimatology Editorial Office

Bioerosion on late Quaternary planktonic foraminifera related to paleoproductivity in the western South Atlantic

C. F. Frozza¹, M. A. G. Pivel², J. Y. Suárez-Ibarra¹, M. N. Ritter² & J. C. Coimbra²

¹ Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.

² Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.

Abstract

Planktonic foraminifera are widely used in paleoceanographic reconstructions, although studies of their trophic interactions are still rare, especially those focusing on predation. Drilling holes are the most frequent traces of bioerosion in foraminifera tests, but environmental factors that control bioerosion are not understood yet. To determine if paleoceanographic variables were associated to bioerosion rates in late Quaternary planktonic foraminifera of the Western South Atlantic Ocean geochemical and faunal analyses were made. Age model was based on 10 AMS ¹⁴C datings and the $\delta^{18}\text{O}$ record. To reconstruct the paleoproductivity $\delta^{13}\text{C}$, benthic/planktonic foraminifera and *Globigerina bulloides*/*Globigerinoides ruber* ratios were used. Shells with traces of bioerosion were counted, being found in 21 of the 25 species identified, ranging from 8.84% to 16.7%. Bioerosion was different in the two groups identified by cluster analysis, with a higher intensity during glacial times, showing a strong correlation with paleoceanographic fluctuations. Paleoproductivity estimates and bioerosion rates show a significant correlation, suggesting that bioerosion is more frequent in an eutrophic environment and inhibited in oligotrophic conditions. However, even with a strong correlation between bioerosion and productivity, there is also a negative correlation with sea surface temperature in the study area. Since conditions that promote higher productivity are accompanied by a decrease in surface temperature, the precise distinction between the influence of both variables is hampered. Such a precise distinction between the influence of both variables is unlikely. Further research on bioerosion will allow us to assess the potential of bioerosion rates as a tool in paleoceanographic studies.

Key words: drilled, paleoecology, microboring, paleoceanography, stable isotopes, paleotemperature.

Key Points:

- For the first time, drill holes in late Quaternary planktonic foraminifera from the western south Atlantic were analyzed with paleoceanographic porpoises.
- Paleoproductivity of the western south Atlantic was reconstructed using faunal and geochemical indexes for the last 40 ka.
- Paleoproductivity estimates and bioerosion rates of planktonic foraminifera tests showed a strong relation during late Quaternary.

1. Introduction

The patterns of distribution and abundance of planktonic foraminifera have often been associated with the resources necessary for their survival, reproduction and fundamental niche, however, part of their realized niche, predation and parasitism, remain largely unexplored. To refer to the interactions that result in the ingestion of foraminifera, Hickman & Lipps (1983) introduced the term “foraminiferivory”.

This phenomenon occurs mainly in an accidental and non-selective way and, due to the difficulty of observations both *in situ* and in a controlled environment, its evidence is almost always indirect, generally consisting of analyses of gut contents of invertebrates and vertebrates (Culver & Lipps, 2003). Another difficulty in recognizing foraminiferivory is the damage caused to the tests in this process. Such damage can be caused by the differential dissolution within the acidic stomach contents of consumers (Herbert, 1991) and also by shell fragmentation by crushing (Berger, 1971; Gudmundsson et al., 2000) making them, sometimes, unrecognizable. There are also records of shells that can pass through the digestive tract of these organisms without suffering damage, and even individuals that remain alive after this process (Goldbeck et al., 2005).

In an extensive review of several records of parasitism and predation in planktonic and benthic foraminifers over 100 years, Boltovskoy & Wright (1976) questioned the difficulty in knowing whether foraminifers are selectively chosen or accidentally ingested when their remains are found in the stomach contents of other organisms. In view of this, Lipps (1983) categorized the records of studies reporting the consumption of foraminifera among accidental or selective, and noted that the activities of these accidental consumers can drastically reduce the biomass of foraminifera, although they constitute a small part of their food items. On the other hand, Culver & Lipps (2003) presented studies with species of scaphopods specialized in the consumption of foraminifera, which can sometimes become their exclusive source of food.

Foraminiferivory can still leave traces more suggestive of an intentional interaction on the part of consumers than the stomach content: the boring holes. These drillings are bioerosional structures caused mainly by predators and parasites to penetrate the interior of the chambers and access the protoplasm (Boltovskoy & Wright, 1976). However, even in these cases, the protoplasm may not be the main target of bioeroders, who can simply seek refuge

inside the chambers or a substrate to fix themselves on, characterized as an interaction different from predation and parasitism (Culver & Lipps, 2003).

The records of these traces are extremely rare for planktonic foraminifera (Sliter, 1971; Nielsen, 1999; Nielsen & Nielsen, 2001; Nielsen et al., 2003) and this scarcity is even more evident when compared to the quantity of studies that report such marks of bioerosion in the tests of benthic foraminifera (*e.g.* Reyment, 1966; Collen, 1973; Douglas, 1973; Sliter, 1975; Hickman & Lipps, 1983; Arnold et al., 1985; Nielsen, 2002; Malumian et al., 2007; Sengupta & Nielsen, 2009).

From the bioerosion records, characterized by boring holes in planktonic foraminifera, only Nielsen et al., (2003) make an association between these traits and environmental variables, in this case for the late Pleistocene and Holocene. In general, this attempt to unveil patterns related to foraminiferivory has been carried out in a few studies with both fossil and recent foraminifera (Sliter, 1971, 1975; Malumian et al., 2007). According to McIlroy (2004), ichnofossils are important sources of information on animal behavior in response to their environment and are commonly specific to particular environmental conditions. In this way, paleoenvironmental reconstructions based on these features are possible, but extremely difficult when the ecological interactions of the group are still not understood.

Thus, here we present a study case of bioerosion on late Quaternary planktonic foraminifera of the Pelotas Basin and its correlation with paleoproductivity and paleotemperature proxies for the last 41 ka at the Southwest Atlantic Ocean.

2. Regional Setting

The Pelotas Basin is a Mesozoic basin, result of the South Atlantic Ocean formation (Miranda, 1970) and comprises the southernmost portion of the Brazilian Continental Margin, between the parallels 28°40'S and 34°S (Figure 1).

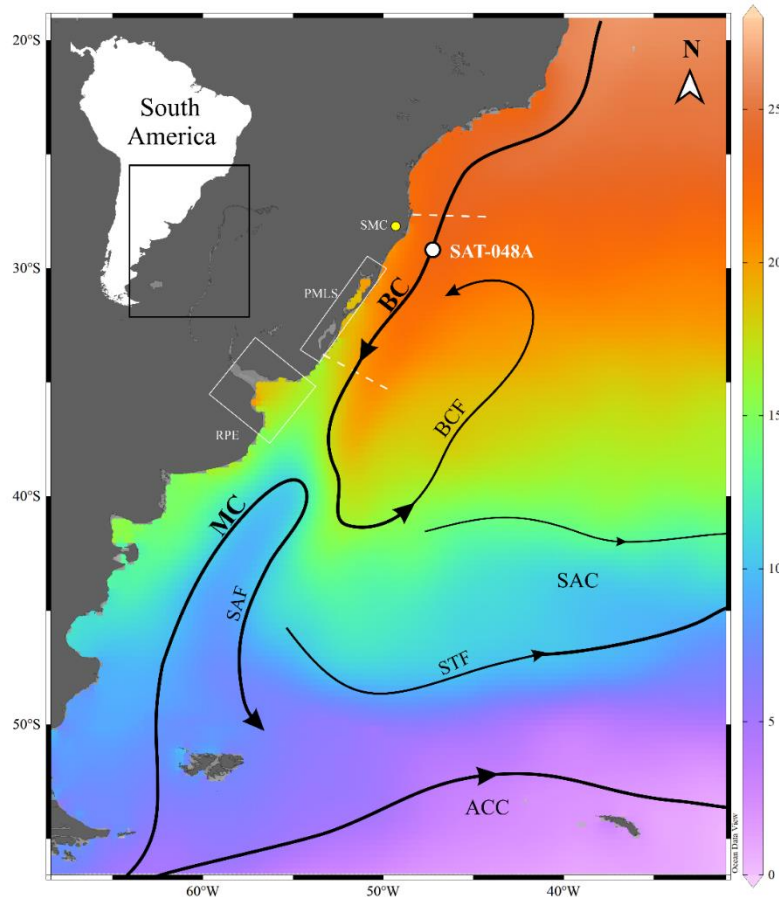


Figure 1. Study area at the western South Atlantic. Locations of: the Pelotas Basin (dashed lines); core SAT048A (white circle); the Patos-Mirim Lagoon System (PMLS); the Río de La Plata Estuary (RPE); the Cape Santa Marta (CSM). Mean annual Sea Surface Temperature (SST, °C) (Locarnini et al., 2013) and main modern surface currents (modified from Peterson & Stramma, 1991). Brazil Current (BC); Malvinas Current (MC); Brazil Current Front (BCF); Subantarctic Front (SAF); Subtropical Front (STF); South Atlantic Current (SAC); Antarctic Circumpolar Current (ACC).

This basin is influenced in the offshore portion by the Brazil Current (BC), a surface current that transports the warm ($T > 20^{\circ}\text{C}$) and saline ($S > 36$ psu) Tropical Water (TW; Silveira et al., 2000). The BC flows along the South American Margin until it meets the Malvinas Current (MC), a surface marine current that detaches as a northward flowing branch of the Antarctic Circumpolar Current (ACC), carrying cold ($T < 15^{\circ}\text{C}$) and less saline ($S < 34.2$ psu) water (Peterson & Stramma, 1991). The meeting of BC and MC creates the Brazil-Malvinas Confluence (BMC) at approximately 39°S (Piola & Matano, 2001).

The BMC forms a large meander that separates to the south of the continental margin (Piola & Matano, 2019) and varies seasonally and interannually, reaching its northernmost position in the austral autumn and winter and its southernmost in spring and summer, thus

influencing the distribution of nutrients along the continental shelf off the coasts of Argentina, Uruguay and southern/southeastern Brazil (González-Silvera et al., 2006).

On the Eastern South American Coast there are two sources of freshwater and nutrients to the continental shelf, benefiting the plankton biomass growth. These sources are: (i) the Río de la Plata plume draining the second largest hydrographic basin in South America, and (ii) the largest lagoon complex in South America, the Patos-Mirim Lagoon System (Oliveira et al., 2015) with a ten times lesser water discharge than the Plata River (Marques et al., 2009). In the austral winter, the Río de la Plata plume flows northwards reaching the Cape Santa Marta (Piola et al., 2005; Pimenta et al., 2005) or even lower latitudes, having been recorded as far north as 23°S under favorable wind conditions (Campos et al., 1999),

3. Material and Methods

The piston core was collected by FUGRO for the Brazilian National Petroleum Agency (ANP) and transferred to the *Laboratório de Oceanografia Geológica* at the *Universidade Federal do Rio Grande* (FURG). The core was drilled on the continental slope of the Pelotas Basin (29°11'52,110"S 47°15'10,219"W; 1542 m.b.s.l.; Figure 1), with a recovery of 315 cm. The core is composed mainly by hemipelagic mud rich in carbonates interlaced with thin layers rich in organic matter. Fifty samples of the core SAT048A were analyzed for foraminifera fauna and bioerosion. The slides containing the foraminifera are deposited at the *Laboratório de Microfósseis Calcários* of the *Departamento de Paleontologia e Estratigrafia* from the *Instituto de Geociências*, of the *Universidade Federal do Rio Grande do Sul* (LMC, IGeo, UFRGS).

3.1 Sample preparation and faunal analyses

Samples of approximately 10 cm³ of sediment were wet sieved through a 63 µm mesh dried at 60 ° C and sieved again to obtain the fraction greater than 150 µm. Sampling was performed with spacing ranging from 2.5 to 12 cm.

The planktonic foraminifera census counts were performed on samples containing at least 300 planktonic specimens, and counting benthic foraminifera abundances as well.

Subsequently, planktonic foraminifera were identified at a specific level and arranged in multi-cell slides. The taxonomic criteria for identification followed Bé (1967), Bé et al., (1977), Bolli & Saunders (1985), Hemleben et al. (1989) and Schiebel & Hemleben (2017).

3.2 Stable isotopes and age model

The age model is based on 10 AMS ^{14}C datings, using monospecific samples of planktonic foraminifera (approximately 1000 shells of *Globigerinoides ruber*) and of the oxygen isotopes record ($\delta^{18}\text{O}$) in the benthic foraminifera (*Uvigerina* sp.).

The radiocarbon datings were performed at the Radiocarbon Laboratory of the Physics Institute of Universidade Federal Fluminense (LAC-UFF). The ^{14}C ages were calibrated using the Calib 7.1 software (Stuiver & Reimer, 1993) and the Marine 13 calibration curve (Reimer et al., 2013), considering a ΔR of 54.0 +/- 42.0 applied to the base correction data for Reservoir Effect (Marine Reservoir Correction Database) with ages from Nadal de Masi (1999), Angulo et al. (2005) and Alves et al. (2015).

Isotopic compositions of both oxygen and carbon ($\delta^{13}\text{C}$) of benthic foraminifera (*Uvigerina* sp.) were performed with approximately seven individuals larger than 250 μm from each sample. The analyses were performed with a Thermo Scientific MAT-253 mass spectrometer, coupled to a Kiel IV carbonate device, by the Laboratory of Stable Isotopes of the University of California, Santa Cruz (SIL - UCSC). All results are expressed relative to the Vienna Pee-Dee Belemnite (VPDB) standard.

3.3 Paleoproductivity and paleotemperature estimates

Indicators used for paleoproductivity estimates were: (i) the ratio between *Globigerina bulloides* and *Globigerinoides ruber* (Conan et al., 2002; Toledo et al., 2008); (ii) the ratio between benthic and planktonic foraminifera (e.g. Berger & Diester-Haas, 1988; Loubere, 1991) and (iii) the benthic $\delta^{13}\text{C}$ isotopic curve (Sen Gupta, 2003). Relative abundances of Menardiiform plexus were used as indicators of warm waters as suggested by Vicalvi (1999).

Correlation tests between paleoproductivity estimates and bioerosion were performed with the Software R (R Core Team, 2014) using Pearson and Spearman's Correlation Coefficients, with a significance of $\alpha = 0.05$. The normality of the data was tested using the Shapiro-Wilk test.

It should be noted that such indicators are indirect and not exclusively dependent on productivity or temperature and may thus reflect other environmental and ecological variables.

3.4 Cluster analysis

In order to identify similarities between the core samples, a cluster analysis (Mode Q) was performed. The similarity coefficient Bray-Curtis and UPGMA strategy (Unweighted Pair Group Method using Arithmetic Averages) with a data matrix of relative abundances of species with an abundance greater than 2% were used. The matrix variables were standardized with $\sqrt{x} + 0.5$ to avoid deviations from adjustment to the normal curve, and reduce the heterogeneity of the variances. The cut-off level adopted was 0.12%.

A Multivariate Analysis of Variance with permutation (PERMANOVA; Anderson, 2001) was performed to test the differences between the groups identified based on a Bray-Curtis similarity matrix. The level of significance was set at $\alpha = 0.01$. To group the samples in a two-dimensional space, an NMDS (Non-metric Multidimensional Scaling) was performed. The analyses were generated using Software R (R Core Team, 2014). Before performing the NMDS, the original matrix of biological data was doubly transformed, initially dividing all values by the maximum abundance of the columns, and later by the sample with the greatest abundance of foraminifera. These transformations were performed using the “decostand” function of the “vegan” package (Oksanen et al., 2019). NMDS was performed with the “metaMDS” function, configured for two dimensions ($k = 2$).

3.5 Bioerosion

Planktonic foraminifera containing traces of bioerosion were selected and separated from fauna samples for counting. Shells were checked for the presence of boring holes, characterized

by complete opening of the wall (Figure 2a), and pits, generated by incomplete perforations that did not fully penetrate the wall (Figure 2b). The terminology used follows Nielsen & Nielsen (2001).

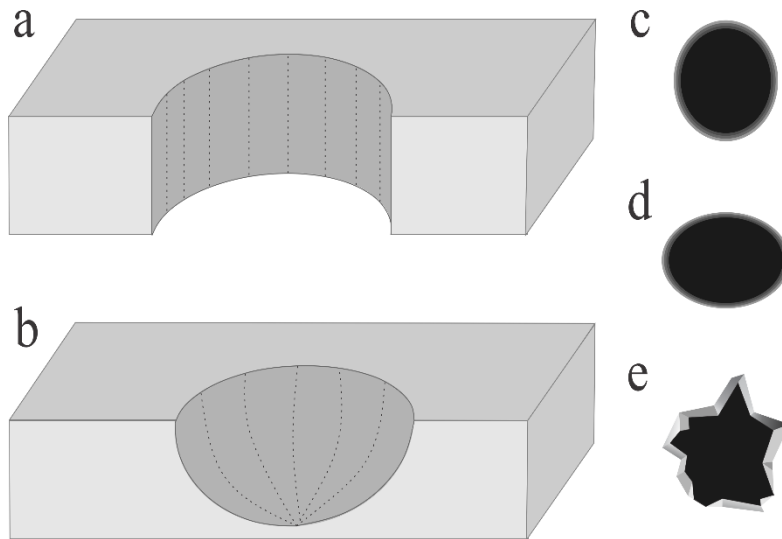


Figure 2. Schematic representation, in cross section, of holes (a) and pits (b) identified as traces of bioerosion, and representation of circular (c) and oval (d) holes with smooth edges characteristic of bioerosion, and holes with angular edges caused by dissolution (e).

All analyses were performed with a Zeiss stereomicroscope, model Stemi 508, and fixed magnification of 100x, to prevent the alteration between the samples by using different lenses, magnifications and illumination. Images were also obtained with a Scanning Electron Microscope (SEM) at the Microscopy and Microanalysis Center (CMM) at UFRGS, for a more detailed documentation of the bioerosion traces.

In addition to the aforementioned criteria, the selection of holes and pits with smooth and regular margins, circular to semicircular and oval to semioval, was used to distinguish traces of biotic origin from those caused by dissolution (Kowalewski 1993, 2002; Brom 2014; Klompaker et al., 2019 and references therein) (Figure 2c-e). The trace characteristics were used solely as a record of interaction between two organisms, without discussion of the nature of the interaction, being outside the scope of the present work, but should be addressed in future studies. Therefore, for the purpose of comparison with other studies, it is assumed that the cause of bioerosion may be related to both predation and parasitism.

The frequency of bioeroded planktonic foraminifera associations, which allows determining the potential rates of these interactions over time, was modified from the equation suggested by Kowalewski (2002): $E1: AF = \sum BA / \sum TA * 100$, where BA is the number of planktonic foraminifera specimens in each sample with at least a trace of bioerosion, and TA is the total number of planktonic foraminifera per sample.

To define the correlation between the relative abundance of species in the samples and the proportion of bioerosion for each species, both in the groups formed by the cluster analysis and for species, the Pearson Correlation Coefficient (r) and the Correlation Coefficient of Spearman (ρ) were applied. The Shapiro-Wilk test was used to test the normality of the data, with the level of significance admitted for the $\alpha = 0.05$ correlations.

The Mann-Whitney U test was used to assess the association between pairs of groups defined in the cluster analysis and bioerosion rates, and the Kruskal Wallis (KW) test for groups and subgroups. The significance value adopted was $\alpha = 0.05$. The analyses were generated using Software R (R Core Team, 2014).

3.6 Analysis of time series

To determine whether the estimates related to paleoproductivity and bioerosion showed a trend, positive or negative, over time, and if such variations are statistically significant, the Mann-Kendall Test (S) was applied with a significance level of $\alpha = 0.05$.

4. Results

Of 20,216 individuals analyzed, 25 species belonging to 14 genera were identified. Overall, the most abundant species was *Globigerinoides ruber* (34.44%), and another four species showed abundances greater than 10%, namely *Globigerinita glutinata*, *Globigerina bulloides*, *Neogloboquadrina incompta* and *Globoconella inflata*. Three species obtained maximum relative abundances below 1%: *Turborotalita humilis*, *Candeina nitida* and *Dentigloborotalia anfracta* (supplementary material, Table 1).

In 47 of the 50 samples analyzed, *G. ruber* dominated the planktonic foraminifera associations and reached up to 56.03% at 5.8 ka BP, obtaining smaller relative abundances at the base of core, with a minimum of 22.41% at 39, 9 ka BP. Only *G. bulloides* presented relative abundances greater than *G. ruber* (in samples with estimated ages of 23.1, 37.6 and 39.9 ka BP) and, although it practically shares with *G. glutinata* the second largest relative abundance downcore, over time the abundance of *G. bulloides* displayed more expressive oscillations. This is evidenced by the difference of 32% between the minimum and maximum relative abundances of *G. bulloides* compared to 16.02% for the same parameter in *G. glutinata*.

4.1 Cluster Analysis

Two distinct groups were identified in the planktonic foraminifera associations along the core using cluster analysis (supplementary material, Figure 1b). The first group includes samples from the upper portion, corresponding to the Holocene (<11 ka BP). The second and largest group corresponds to the samples of the middle and lower portions of the core. This group can further be subdivided into two, with one of the subgroups comprising most of the samples from the core's glacial interval, and the other, small, including only samples from the base (supplementary material, Figure 1a). PERMANOVA, represented by NMDS in Figure 3, demonstrated that the groups identified in the cluster analysis are significantly different ($F = 22.093$; $p < 0.001$), as well as the subgroups identified within group 2 ($F = 14.933$; $p < 0.001$).

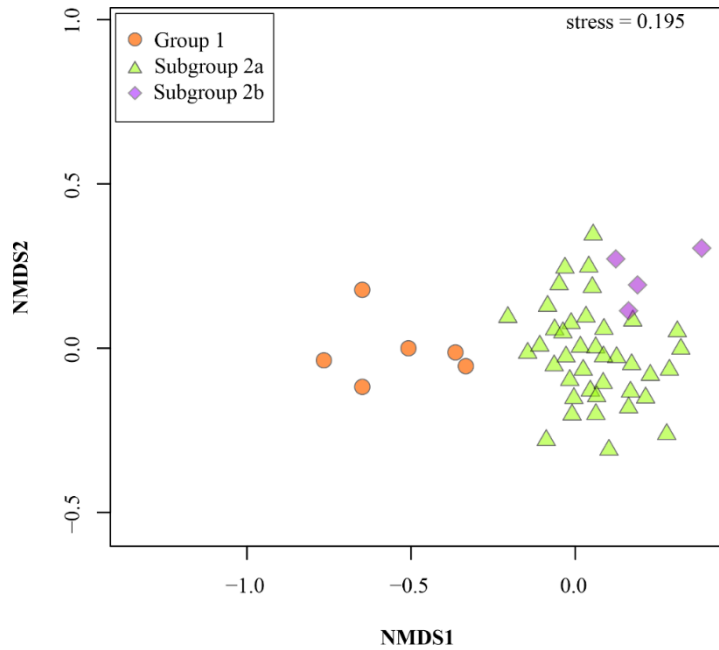


Figure 3. NMDS illustrating distinct groups, identified with cluster analysis according to the fauna composition of planktonic foraminifera.

4.2 Bioerosion

Traces of bioerosion were found in 21 of the 25 identified species. Only *Globigerinoides conglobatus*, *Turborotalita humilis*, *Dentigloborotalia anfracta* and *Candeina nitida* did not present bioerosion traits, however, these species together represent less than 0.4% of the total analyzed specimens. The total frequency of bioerosion was 14.45% (2,921/20,216) and throughout the core the frequencies of bored individuals between samples varied from 8.84% to 16.7%, with an average of 10.6%.

Of the five species whose total relative abundances were greater than 5% (Figure 4), *G. glutinata* (687/3,081) recorded the highest proportion of bioerosion among all species, and *G. ruber* (770/6,963) the lowest. The values of relative bioerosion rates, for the five most abundant species, are listed in Table 1.

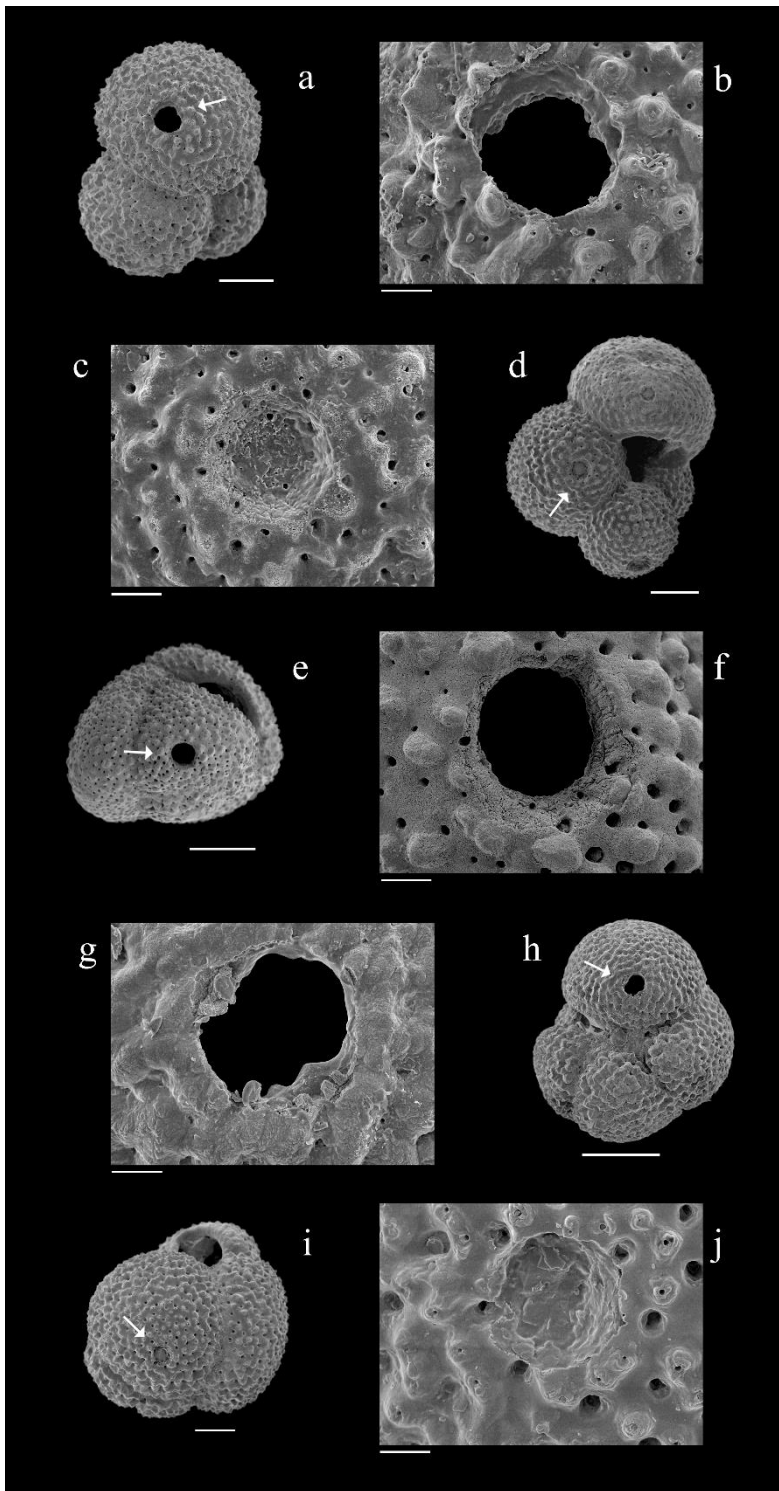


Figure 4. Traces of bioerosion in species with the highest frequencies of bored individuals, when abundances greater than 5% are considered. (a,b) *G. glutinata*; (c,d) *G. bulloides*; (e,f) *G. inflata*; (g,h) *N. incompta*; (i,j) *G. ruber*. Scales: (a), (d) and (i) = 50 μm ; (e) and (h) = 100 μm ; (b), (c), (f), (g) and (j) = 10 μm .

Table 1. Bioerosion indicators for species with total relative abundance greater than 5%. From left to right, the columns represent the total relative bioerosion of each species (for the entire set of samples analyzed) and maximum, average and minimum values (between samples). The sample n is indicated in parentheses next to each data.

Species	Relative bioerosion per species (%)			
	Total	Maximum	Average	Minimum
<i>Globigerinita glutinata</i>	22.30 (687/3081)	37.5 (18/48)	22.7	12.2 (5/41)
<i>Neogloboquadrina incompta</i>	16.62 (263/1582)	37.5 (6/16)	16.5	0 (0/3)
<i>Globigerina bulloides</i>	16.29 (491/3014)	29.41 (5/17)	15.86	0 (0/34)
<i>Globoconella inflata</i>	13.58 (202/1488)	100 (5/5)	14.8	0 (0/5)
<i>Globigerinoides ruber</i>	11.06 (770/6963)	20 (18/90)	11.5	4.17 (8/192)

The proportion of bored specimens per species did not increase or decrease significantly when compared to an increase in abundance of *G. bulloides* ($r = 0.22$; $p = 0.11$), *G. glutinata* ($\rho = -0.07$; $p = 0.59$), *N. incompta* ($r = 0.09$; $p = 0.5$) and *G. inflata* ($\rho = 0.0008$; $p = 0.99$) for all samples. *G. ruber* showed a significantly weak negative correlation ($\rho = -0.31$; $p = 0.026$), indicating that bioerosion decreases reasonably in this species when its abundance is high and vice versa. Using species with abundances greater than 5% in the entire core, none group showed significant correlation between species abundance and the proportion of bored individuals: Group 1 ($\rho = -0.4$; $p = 0.51$) (Figure 5a); Subgroup 2b ($r = -0.37$; $p = 0.53$) (Figure 5b) and Subgroup 2a ($r = -0.41$; $p = 0.49$) (Figure 5c).

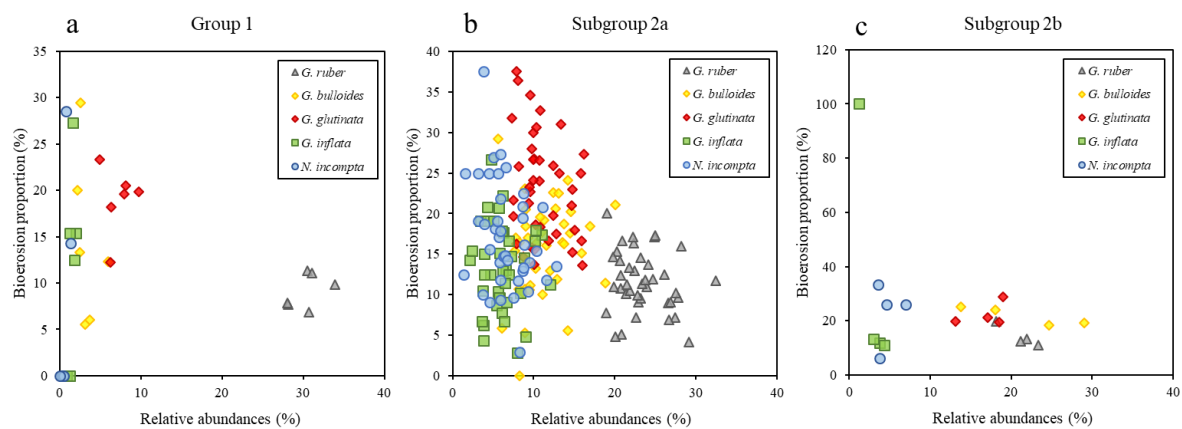


Figure 5. Relative abundances of species samples for (a) Group 1, (b) Subgroup 2a and (c) Subgroup 2b versus the proportion of bioerosion in each species.

Bioerosion rates over time (Figure 6b) reveal a significant upward trend towards the base of the core ($S = 303$, $p = 0.011$) starting at around 11 ka BP, with peaks at 20 and 40 ka BP.

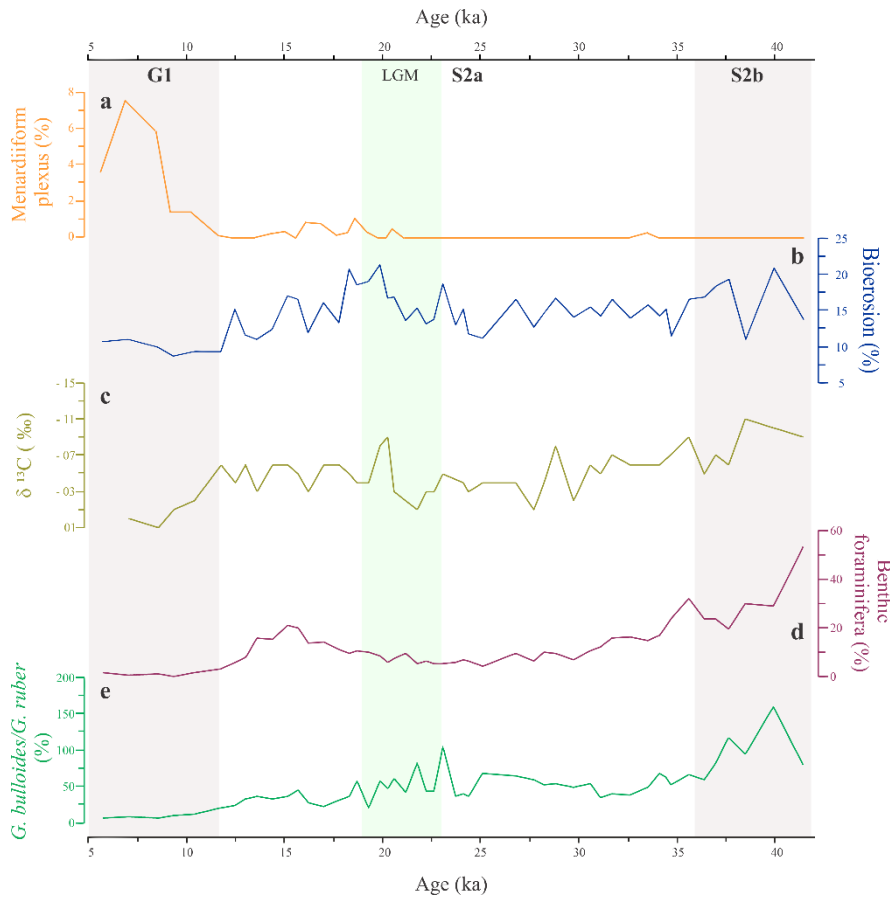


Figure 6. Proxies of paleoproductivity and paleotemperature plotted together with bioerosion. (a) Relative abundances of the Menardiiform plexus. (b) Bioerosion frequencies. (c) Benthic (*Uvigerina* sp) $\delta^{13}C$ isotopic curve. (d) Benthic foraminifera ratio. (e) *G. bulloides/G. ruber* ratio. The bars corresponding to groups of cluster analysis (G1, S2a and S2b) and Last Glacial Maximum (LGM).

The comparison of bioerosion rates between the groups distinguished in the cluster analysis revealed that the correlation between group 1 and group 2 was significant ($W = 2$; $p < 0.05$), as well as the correlation between group 1 and the subgroups 2a and 2b ($H = 16.403$; $p = 0.00027$) (Figure 7).

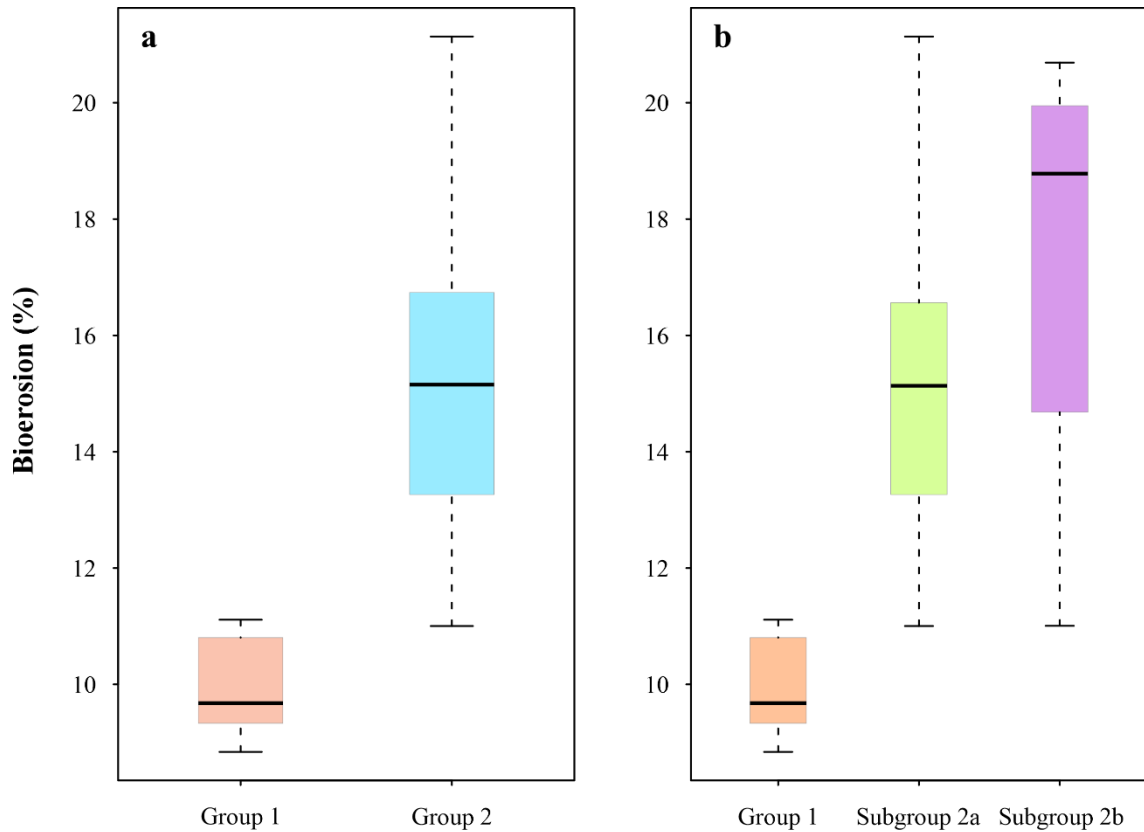


Figure 7. Box plots of the bioerosion frequencies between groups 1 and 2 (a) and group 1 in relation to subgroups 2a and 2b (b).

4.3 Paleoproductivity and paleotemperature estimates

The relative abundances of the Menardiiform plexus reveal an abrupt rise starting around 10 ka BP ($S = -365$; $p < 0.05$) (Figure 6a). The *G. bulloides*/*G. ruber* ratio (Figure 6e) shows a clear upward trend towards the base of the core ($S = 749$, $p < 0.05$). Such trend is also registered for the proportion of benthic foraminifers in relation to planktonic ones ($S = 573$, $p < 0.05$) (Figure 6d).

The carbon isotope curve ($\delta^{13}\text{C}$) of *Uvigerina* sp. reveals a progressive increase in values towards the recent ($S = -389$, $p < 0.05$) with an expressive rise close to the beginning of the Holocene (Figure 6c).

When compared to bioerosion rates, throughout the core, all estimates related to paleoproductivity were significant. The *G. bulloides*/*G. ruber* ratio showed a strong positive correlation ($\rho = 0.49$; $p = 0.0003$), while the proportion of benthic foraminifers in relation to

planktonics was positively correlated but moderately ($\rho = 0.39$; $p = 0.005$) and the $\delta^{13}\text{C}$ values strongly correlated, but in a negative way ($r = -0.4$; 0.004).

5. Discussion

Although it is not uncommon to find specimens of planktonic foraminifera with traces of bioerosion, this phenomenon has been little explored in the scientific literature, especially for this group. In fact, no work has been found using a quantitative approach to estimate bioerosion in planktonic foraminifera. Some studies citing bioerosion in planktonic foraminifera (Nielsen, 1999; Nielsen & Nielsen, 2001; Nielsen et al., 2003) present only the number of samples and individuals analyzed, but not the number of bioeroded specimens. In this way, comparisons of this with other studies in the same group become virtually impossible.

However, there are several studies that quantitatively analyze bioerosion in benthic foraminifera (e.g. Sliter, 1971; Arnold et al., 1985; Shroba, 1993). Although the processes that govern their distribution and abundance are different in relation to planktonic species (Sen Gupta, 2003), the comparison of bioerosion rates between planktonic and benthic groups can be performed, but only to compare the intensity of bioerosion in both communities.

It is worth mentioning that the possibility of these traces being performed on the sediment has already been considered. However, records of planktonic individuals containing holes covered with a new layer of calcite, with the same texture as the original wall (Nielsen, et al., 2003), suggest that after the interaction, a carapace healing process (Bé & Spero, 1981) happen. This points to an interaction that actually took place on the plankton.

On the other hand, almost the entire community settling from the upper water column is made up of empty tests from individuals that have undergone reproduction or died before this stage, with a part consisting of organisms still with protoplasm (Schiebel & Hemleben, 2017). The hypothesis that the presence of protoplasm must mean that individuals who have lost buoyancy are still alive after reaching the bottom, comes from the premise that decomposition is fast enough in the water column (Parker, 1954; Phleger, 1960).

However, Boltovskoy & Lena (1970), performing a series of experiments, found that the decomposition can last from weeks to months. This could allow the presence of partially

intact organisms in places with low depth and high sedimentation rates, preventing this decomposition from occurring entirely in the water column. It seems unlikely that even if they were still alive, planktonic foraminifera that reach the bottom would maintain their metabolism long enough to heal the hole. Nevertheless, the hypothesis that part of the tests suffered bioerosion by detritivorous organisms after settling on the sediment with the protoplasm still present, cannot be ruled out.

Anyway, the focus of the present study is not on the process itself, but on the potential for paleoceanographic studies. Thus, in the next sections the fauna variations, the observed bioerosion rates and the relationship between bioerosion and paleoproductivity over time are discussed respectively.

5.1 Faunal Composition

The identification of the samples that comprise the Holocene (<11.7 ka BP) as a different group from the rest of the core, evidenced by the cluster analysis, reveals how the distribution of local fauna reflects the environmental variables associated with the characteristic fluctuations of the late Quaternary.

The core species composition, which varies over time with a characteristic alternating dominance between hot and cold-water faunas, suggests the influence of BC and MC in the study area (Boltovskoy et al., 1996). This alternating dominance can be better visualized in Table 2. Just as on a seasonal scale, in glacial periods there is a shift to the north of the Brazil-Malvinas Confluence (BMC) caused by the strengthening of the ACC from which the MC originates (Laprida et al., 2011). In this configuration, the BC, which brings the tropical and subtropical faunas, is weakened, thus the relative abundance of species coming from low latitudes decreases. Conversely, when the MC and/or Río de la Plata plume reach the South/Southeast of Brazil, a significant increase in the relative abundance of cold to temperate foraminifera is expected (Boltovskoy et al., 1996), as indicated in samples from Group 2.

Table 2. Proportion of species (%) characteristic from each biogeographic province (Kucera, 2007) for each group defined in the cluster analysis.

Biogeographic regions	Group 1	Subgroup 2a	Subgroup 2b
Tropical	10.46	5.78	2.59
Subtropical	67.17	43.97	35.95
Transitional	21.13	40.59	54.47
Subantarctic	1.07	9.41	6.93
Polar	0.18	0.25	0.06

5.2 Bioerosion rates

Several taxa have been studied as to the possible perforations in their shells, which are generally attributed to predation or parasitism. The use of the frequency of these traits to estimate their intensity is widespread, and one of the most important tools for quantitative analysis for bioerosion in the fossil record (Kowalewski, 2002).

Vermeij (1987) characterized the intensity in bivalves as "frequent" when the predation rates in species with more than 20 individuals are greater than 10%. Analyzing current benthic foraminifera species from California, Sliter (1971) found predation frequencies of 6 to 8% in his samples, and comparing with samples from the Gulf of Mexico, he found frequencies of up to 16%. Malumian et al. (2007) characterized the frequency of 10% found for benthic foraminifera with predation holes as low, using the same criteria as Vermeij (1987).

If compared to the rates exposed above, the total frequency of bioerosion in this study (14.45%) can be classified as frequent, and even high for some samples (21.14%) or for some of the most abundant species (*G. glutinata*; 37.5%), considering that bioerosion occurs much more intensely in benthic habitats (Allen & McAlister, 2007).

The analysis of the proportion of bioeroded individuals compared to the number of specimens per sample for the five most abundant species, demonstrates that bioerosion does not occur preferably in high abundances. This is valid for the three sample groups (Figure 5). That is, the variations in the observed bioerosion rates do not represent an artifact of the sampling effort and bioerosion did not necessarily occur in the most abundant species.

In several studies on predation (Carriker & Yochelson, 1968; Sliter, 1971; Arnold et al., 1985; Malumian et al., 2007) the abundance of predated populations is crucial for the intensity

of bioerosion. This is because it is assumed that the encounter between the foraminifer and the bioeroding individual is more likely to take place when the density of the target population is high (Smith et al., 2018). When the species were analyzed separately, *G. ruber* was the only one that showed a significant correlation, but a negative one. This suggests that the conditions that promote the presence of the bioeroding organism are probably not the same as those that favor the presence of this species.

5.3 Paleoproductivity and paleotemperature

The bioerosion curve in planktonic foraminifera for the analyzed core (Figure 6b) indicates that this process was not constant over the last 41 ka, and that its frequency is influenced by variables that fluctuate over time. With the separation of the frequencies of bioerosion between the groups and subgroups, identified in the cluster analysis, it is possible to observe how the paleoceanographic and paleoclimatic fluctuations of this period were also decisive for bioerosion.

The last 40 ka in the subtropical Southwest Atlantic were marked by a trend of high productivity during the glacial and oligotrophic conditions during the Holocene (Pereira et al., 2018). The paleoproductivity estimates obtained for the SAT048A core (Figure 6c-e) indicate that productivity in the Pelotas Basin started to decline at the beginning of the Holocene and continued until 8 ka, as can also be seen in the bioerosion rates (Figure 6b). According to Gu et al. (2018) and Voigt et al. (2015), BMC's position was stable from the beginning of the Holocene to 8 ka BP, in a configuration further south than the current one. This demonstrates that in addition to the variables associated with paleoproductivity, a decrease in bioerosion from the Last Glacial Maximum, could be mainly reflecting the oligotrophic conditions caused by the decrease in the influence of the Río de la Plata plume (Portilho-Ramos et al., 2019).

Bioerosion/predation in benthic and planktonic environments has been associated with productivity in some studies (e.g. Berger, 1971; Leibold, 1989; Bohannan & Lenski, 2000). This is observed because productivity is often the main factor influencing the size of the prey population, however, this is a complex relationship between variables that does not always correspond to the predicted model (Kompmaker et al., 2019). According to Hemleben et al. (1989) there seem to be no exclusive consumers of planktonic foraminifera, so when

productivity increases, it is likely that the natural number of possible predators will also increase, affecting the population of planktonic foraminifera in that area by its consumption (Boltovskoy & Wright, 1976).

The correlation of bioerosion with the *G. bulloides*/*G. ruber* ratio, proportion of benthic foraminifera and carbon isotopes (Figure 6e) suggests that their frequency is strongly influenced by the trophic conditions of seawater. Despite showing some limitations, these variables are widely used and are important indicators of paleoproductivity.

The carbon isotopes of *Uvigerina* sp. showed a tendency to lower values at the base of the core (Figure 6c). Smaller values of benthic $\delta^{13}\text{C}$ indicate that a greater proportion of the light isotope (^{12}C) is related to a greater supply of food to the bottom as a consequence of a high primary productivity in the photic zone (Sen Gupta, 2003).

The proportion of benthic foraminifers in relation to planktonic ones is another widespread way of inferring paleoproductivity conditions (e.g. Berger & Diester-Haas, 1988; Loubere, 1991). Along with the oxygenation of bottom waters, the supply of organic matter to the ocean floor is the main controlling parameter in the structuring of the fauna of benthic foraminifera (Jorissen et al., 2007). When compared to bioerosion (Figure 6b, d), it can be seen that the main similarity of the curves resides at the base of the core, where the frequencies were high.

The strongest correlation among the variables analyzed was the *G. bulloides*/*G. ruber* ratio. This has been shown to be a relevant proxy for paleoproductivity (Conan et al., 2002; Toledo et al., 2008) because these species are characteristic of eutrophic and oligotrophic conditions, respectively (Hemleben et al., 1989) and, even if the main factor influencing the distribution of *G. ruber* is the temperature, *G. bulloides* demonstrates a clear preference for productive environments.

Thus, when they present contrary abundance patterns, high values of their ratio can be interpreted as a strongly negative correlation, inferring that they come from high productivity (Toledo et al., 2008). The comparison of the frequencies of bioerosion with this variable reveals a similarity not only between trends, but also between the main peaks.

Unlike Nielsen et al. (2003), who attributed to the temperature the control of the presence of specific boring holes in planktonic and benthic foraminifera of cold-water fauna, the bioerosion of the fauna studied here seems to respond mainly to paleoproductivity. However, the temperature cannot be totally ruled out since the comparison of the bioerosion rates with

the frequencies of the Menardiiform plexus, which is associated with warm water (Vicalvi, 1999) suggests a negative correlation (Figure 6a).

Furthermore, although the presence of the Plexus suggests warmer waters in the Holocene, it is also a reflection of a change in the configuration of global circulation that allowed the Plexus to re-enter the Atlantic Ocean as a whole (e.g. Peeters et al., 2004) and would not necessarily reflect a local temperature variation. On the other hand, the negative correlation between the abundance of bored individuals and the relative abundance of the warm water species *Globigerinoides ruber* also seems to indicate that bioerosion is favored in cold water conditions. However, the decrease in temperature in the study region is usually associated with greater productivity, either due to the presence of cold waters coming from the south through the Malvinas Current, to the Río de la Plata plume or even due to upwelling processes. Thus, the influence of paleotemperature and paleoproductivity are difficult to disentangle.

6. Conclusions

Because bioerosion is commonly more intense in the water-sediment interface, it was expected that its frequency in planktonic species would be less expressive. This demonstrates how the predation/parasitism pressure in planktonic foraminifera can be crucial for the standing crop of its populations, especially when observing the frequencies of the species separately.

As the frequencies of bioerosion are not constant and do not seem to attend to a random distribution, it is natural to be related to processes that also oscillate. In addition to climate fluctuations in the Quaternary, the study area is affected by one of the largest fluctuations in temperature, salinity and productivity in the South Atlantic.

The frequencies of bioerosion seemed to correspond, in general, to all tested paleoproductivity proxies. In two of them, the proportion of benthic foraminifera and $\delta^{13}\text{C}$ in *Uvigerina* sp., this correspondence could be observed only in the trend of the curves, but their oscillations seem to be out of sync. The *G. bulloides/G. ruber* ratio curve has a stronger correlation with bioerosion, oscillating in a similar way.

Paleoproductivity data may have noises that are primarily influencing bioerosion and masking the influence of other variables that fluctuate with it. As temperature is one of the

factors that most influences the distribution and abundance of several taxa and fluctuates significantly in the study area over time, this variable could be determinant for bioerosion when not only the abundances of potential boring organisms are revealed, but the different species/groups to which they belong. In a period with warmer waters in the Southwestern Atlantic, other communities may be occupying the study area in the Holocene that do not have foraminifera as a food source, a situation that would be reversed in glacial conditions.

Understanding the processes that govern bioerosion in planktonic foraminifera can be very important to assist in the inference of paleoenvironments when other data are scarce. However, such information should not be used in isolation, since carrying out paleoenvironmental reconstructions based on only one complex proxy, which depends on several variables, is at least risky.

Acknowledgments

The authors thank IODP-CAPES (grant 88887.091727/2014-01) for the financial support, Prof. Adriana Leonhardt (LOG-FURG) for providing the core and Prof. Fernando Erthal for the suggestions. Jaime Y. Suarez-Ibarra thanks CNPQ for scholarship.

References

- Allen, J. & McAlister, J. (2007). Testing rates of planktonic versus benthic predation in the field. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 347, 77-87. [https://doi: 10.1016/j.jembe.2007.03.010](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.03.010).
- Alves, E., Macario, K., Souza, R., Pimenta, A., Douka, K., Oliveira, F., et al. (2015). Radiocarbon reservoir corrections on the Brazilian coast from pre-bomb marine shells. *Quaternary Geochronology*, 29, 30-35. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quageo.2015.05.006>
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32–46.
- Angulo, R. J., de Souza, M. C., Reimer, P. J. & Sasaoka, S. K. (2005). Reservoir effect of the southern and southeastern Brazilian coast. *Radiocarbon*, 47, 67-73.
- Arnold, A. J., d'Escrivan, F. & Parker, W. C. (1985). Predation and avoidance responses in the foraminifera of the Galapagos hydrothermal mounds. *Journal of Foraminiferal Research*, 15, 38-42. doi: <https://doi.org/10.2113/gsjfr.15.1.38>
- Bé, A. W. H. (1967). Foraminifera families: Globigerinidae and Globorotaliidae. Fiche no. 108. In *Fiches d'identification du Zooplankton*. Conseil Internationale Exploration Mer, Charlottenlund, Denmark.

- Bé, A. W. H., Hemleben, C., Anderson, O. R., Spindler, M., Hacunda, J. & Tuntivate-Choy, S. (1977). Laboratory and field observations of living planktonic foraminifera. *Micropaleontology*, 23, 155-179.
- Bé, A. W. H. & Spero, H. (1981). Shell regeneration and biological recovery of planktonic foraminifera after physical injury induced in laboratory culture. *Micropaleontology*, 27, 305-316. <https://doi.org/10.2307/1485240>
- Berger, W. H. (1971). Planktonic foraminifera: sediment production in an oceanic front. *Journal of Foraminiferal Research*, 1, 95-118. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.1.3.95>
- Berger, W. H. & Diester-Haass, L. (1988). Paleoproductivity: the benthic/planktonic ratio in foraminifera as a productivity index. *Marine Geology*, 81, 15-25. doi: [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(88\)90014-X](https://doi.org/10.1016/0025-3227(88)90014-X)
- Bohannon, B. J. M. & Lenski, R. (2000). The relative importance of competition and predation varies with productivity in a model community. *The American Naturalist*, 156(4), 329-340. <https://doi.org/10.1086/303393>
- Bolli, H. M. & Saunders, J. B. (1985). Oligocene and Holocene low latitude planktic foraminifera. In H. M. Bolli, J. B. Saunders & K. Perch-Nielsen (Eds.), *Planktonic Stratigraphy* (pp. 155-262). Cambridge University Press, Cambridge, Earth Science Series.
- Boltovskoy, E., Boltovskoy, D., Correa, N. & Brandini, F. (1996). Planktic foraminifera from the southwestern Atlantic (30°–60°S): species-specific patterns in the upper 50 m. *Marine Micropaleontology*, 28, 53-72. doi: [https://doi.org/10.1016/0377-8398\(95\)00076-3](https://doi.org/10.1016/0377-8398(95)00076-3)
- Boltovskoy, E. & Lena, H. (1970). On the decomposition of the protoplasm and the sinking velocity of the planktonic foraminifers. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 55, 797-804. <https://doi.org/10.1002/iroh.19700550507>
- Boltovskoy, E. & Wright, R. (1976). *Recent Foraminifera*. Dordrecht, NL: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-2860-7>
- Brom, K. (2014). Abrasion-induced holes in the bivalve shells from the Baltic Sea: implications for palaeontological studies. *Geoscience Notes*, 2, 9-14.
- Campos, E. J. D.; Lentini, C. A. D.; Miller, J. L. & Piola, A. R. (1999). Interannual variability of the sea surface temperature in the South Brazil Bight. *Geophys. Res. Letters*, 26, 2061–2064. <https://doi.org/10.1029/1999GL900297>
- Carriker, M. R. & Yochelson, E. L. (1968). Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings. *Geological Survey Professional Paper*, 593-B, 1-26. <https://doi.org/10.3133/pp593B>
- Conan, S. M.-H., Ivanova, E. M. & Brummer, G.-J. A. (2002). Quantifying carbonate dissolution and calibration of foraminiferal dissolution indices in the Somali Basin. *Marine Geology*, 182, 325-349. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(01\)00238-9](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(01)00238-9)
- Culver, S. J. & Lipps J. H. (2003). Predation on and by foraminifera. In P. H. Kelley, M. Kowalewski & T. A. Hansen (Eds.), *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record* (pp. 7-32). Springer, Topics in Geobiology 20.
- Collen, J. D. (1973). Morphology and development of the test surface in some species of *Notorotalia* (Foraminiferida). *Revista Española de Micropaleontología*, 5, 113-132.

- Douglas, R. G. (1973). Benthonic foraminiferal biostratigraphy in the central North Pacific. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 17, 607-671. <https://doi.org/10.2973/dsdp.proc.17.122.1973>
- Herbert, D. G. (1991). Foraminiferivory in a *Puncturella* (Gastropoda: Fissurellidae). *Journal of Molluscan Studies*, 57, 127–129. <https://doi.org/10.1093/mollus/57.1.127>
- Goldbeck, E. J., Houben, C. & Langer, M. R. (2005). Survival of foraminifera in the gut of holothuroids from Elba Island (Mediterranean Sea). *Revue de micropaléontologie*, 48, 169–174.
- González-Silvera, A., Santamaría-del-Angel, E. & Millán-Núñez, R. (2006). Spatial and temporal variability of the Brazil-Malvinas Confluence and the La Plata Plume as seen by SeaWIFS and AVHRR imagery. *Journal of Geophysical Research*, 111, C06010. <https://www.dx.doi.org/10.1029/2004JC002745>
- Gu, Fang, Chiessi, C. M., Zonnevel, K. A. F. & Behling, H. (2018). Late Quaternary environmental dynamics inferred from marine sediment core GeoB6211-2 off southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 496, 48-61. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.01.015>
- Gudmundsson, G., Schmalensee, M. & Svavarsson, J. (2000). Are foraminifers (Protozoa) important food for small isopods (Crustacea) in the deep sea? *Deep-Sea Research*, 47, 2093-2109. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00013-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00013-3)
- Hemleben, C., Spindler, M. & Anderson, O. R. (1989). *Modern planktonic foraminifera*. New York, NY: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3544-6>
- Hickman, C. S. & Lipps, J. H. (1983). Foraminiferivory: selective ingestion of foraminifera and test alterations produced by the neogastropod *Olivella*. *Journal of Foraminiferal Research*, 13, 108-114.
- Jorissen, F. J., Fontainer, F., Thomas, E. (2007). Paleooceanographical proxies based on deep-sea benthic foraminiferal assemblage characteristics. In Hillaire-Marcel, C. & Vernal, Anne de (Eds.) (2007). *Proxies in Late Cenozoic Paleooceanography*. Amsterdam: Elsevier.
- Klomp maker, A. A., Kelley, P. H., Chattopadhyay, D., Clements, J. C., Huntley, J. W. & Kowalewski, M. (2019). Predation in the marine fossil record: studies, data, recognition, environmental factors, and behavior. *Earth-Science Reviews*, 194, 472-520. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.02.020>
- Kowalewski, M. (1993). Morphometric analysis of predatory drillholes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 102, 69-88. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(93\)90006-5](https://doi.org/10.1016/0031-0182(93)90006-5)
- Kowalewski, M. (2002). The fossil record of predation: an overview of analytical methods. In M. Kowalewski & P. Kelley (Eds.), *The Fossil Record of Predation* (pp. 3-42). Paleontological Society Special Papers 8. <https://doi:10.1017/S1089332600001030>
- Kucera, M. (2007). Planktonic foraminifera as tracers of past oceanic environments. In C. Hillaire-Marcel & Anne de Vernal (Eds.), *Proxies in Late Cenozoic Paleooceanography* (pp. 213-262). Amsterdam: Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1572-5480\(07\)01011-1](https://doi.org/10.1016/S1572-5480(07)01011-1)
- Laprida, C., Chaporí, N. G., Chiessi, C. M., Violante, R. A., Watanabe, S. & Totah, V. (2011). Middle Pleistocene sea surface temperature in the Brazil-Malvinas Confluence Zone:

- paleoceanographic implications based on planktonic foraminifera. *Micropaleontology*, 57, 183-194. doi: <https://www.jstor.org/stable/41410980>
- Leibold, M. A. (1989). Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *The American Naturalist*, 134, 922-949. <https://www.jstor.org/stable/2462017>
- Locarnini, R. A., Mishonov, A. V., Antonov, J. I., Boyer, T. P., Garcia, H. E., Baranova, O. K., ... Seidov, D. (2013). World Ocean Atlas 2013. Vol. 1: Temperature. S. Levitus, Ed.; A. Mishonov, Technical Ed.; NOAA Atlas NESDIS (Vol. 73). Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22058116> <http://www.bloodjournal.org/cgi/doi/10.1182/blood-2011-06-357442>
- Loubere, P. (1991). Deep-sea benthic foraminiferal assemblage response to a surface ocean productivity gradient: a test. *Paleoceanography*, 6, 193-204, <https://doi:10.1029/90PA02612>
- Malumian, N., Cabrera, M., Nández, C. & Olivero, E. (2007). Bioerosion patterns in Cretaceous-Cenozoic benthic foraminiferal tests from Patagonia and Tierra del Fuego Island, Argentina. *SEPM Special Publication*, 88, 301-308. <https://doi:10.2110/pec.07.88.0301>
- Marques, W. C., Fernandes, E. H., Monteiro, I. O. & Möller, O. O. (2009). Numerical modeling of the Patos Lagoon coastal plume, Brazil. *Continental Shelf Research*, 29, 556-571. <https://doi:10.1016/j.csr.2008.09.022>
- McIlroy, D. (ed.) (2004). *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*. London, UK: Geological Society.
- Miranda, L. O. S. (1970). Geologia das bacias na plataforma sul-brasileira. Paper presented at 24th Congresso Brasileiro de Geologia, Brasília, Brazil.
- Nadal De Masi, M A, (1999). Prehistoric hunter-gatherer mobility on the southern Brazilian coast: Santa Catarina Island, (Doctoral dissertation). Palo Alto, CA: Stanford University.
- Nielsen, K. S. S. (1999). Foraminiferivory revisited: a preliminary investigation of holes in foraminifera. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 45, 139-142.
- Nielsen, J.K. (2002). Borings formed by Late Cretaceous endobiotic foraminifers within larger benthic foraminifers. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47, 673-678.
- Nielsen, K. S. S. & Nielsen, J. K. (2001). Bioerosion in Pliocene to late Holocene tests of benthic and planktonic foraminiferans, with a revision of the ichnogenera *Oichnus* and *Tremichnus*. *Ichnos*, 2, 99-116. doi: <https://doi.org/10.1080/10420940109380178>
- Nielsen, K. S. S., Nielsen, J. K., Bromley, R. G. (2003). Palaeoecological and ichnological significance of microborings in Quaternary foraminifera. *Palaeontologia Electronica*, 6, 1-13.
- Oliveira, H. A., Fernandes, E. H. L., Möller, O. O. & Collares, G. L. (2015). Processos hidrológicos e hidrodinâmicos da Lagoa Mirim. *Revista Brasileira de Recursos Hídricos*, 20, 34-45.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H., Szoecs, E., & Helene Wagner. (2019). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Parker, F. L. (1954). Distribution of the foraminifera in the Northeastern Gulf of Mexico. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 111, 453-588.

- Pereira, L. S., Arz, H. W., Pätzold, J. & Portilho-Ramos, R. C. (2018). Productivity evolution in the south Brazilian bight during the last 40,000 years. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 33, 1339-1356. <https://doi.org/10.1029/2018PA003406>
- Peeters, F. J., Acheson, R., Brummer, G. J., De Ruijter, W. P., Schneider, R. R., Ganssen, G. M., Ufkes, E., & Kroon, D. (2004). Vigorous exchange between the Indian and Atlantic oceans at the end of the past five glacial periods. *Nature*, 430, 661–665. <https://doi.org/10.1038/nature02785>
- Peterson, R.G. & Stramma, L. (1991). Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*, 26: 1-73. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(91\)90006-8](https://doi.org/10.1016/0079-6611(91)90006-8)
- Phleger, F. B. (1960). *Ecology and distribution of recent foraminifera*. Baltimore, MD: John Hopkins Press.
- Pimenta, F. M., Campos, E. J. D., Miller, J. M. & Piola, A. R. (2005). A numerical study of the Plata River Plume along the southeastern South American continental shelf, *Brazilian Journal of Oceanography*, 53, 129-146.
- Piola, A. R. & Matano, R. P. (2019). Ocean currents: Atlantic Western Boundary—Brazil Current/Falkland (Malvinas) Current. In J. K. Cochran, H. J. Bokuniewicz & P. L. Yager (Eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences* (Vol. 3, pp. 414-420). Amsterdam: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10541-X>
- Piola, A. R. & Matano, R. P. (2001). The South Atlantic Western Boundary Currents Brazil/Falkland (Malvinas) Currents. In: Steele, J. M., Thorpe, S. A. & Turekian, K. K. (Eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, 340-3.
- Piola, A. R., Matano, R. P., Palma, E. D., Möller Jr., O. O. & Campos, E. J. D. (2005). The influence of the Plata River discharge on the western South Atlantic shelf. *Geophysical Research Letters*, 32, L01603. <https://doi.org/10.1029/2004GL021638>
- Portilho-Ramos, R. D. C., Pinho, T. M. L., Chiessi, C. M. & Barbosa, C. F. (2019). Understanding the mechanisms behind high glacial productivity in the southern Brazilian margin. *Climate of the Past*, 15, 943-955. <https://doi.org/10.5194/cp-15-943-2019>
- R Core Team (2014). *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Ramsey, C. B., et al. (2013). IntCal₁₃ and Marine₁₃ radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 55, 1869-1887.
- Reyment, R. A. (1966). Preliminary observations of gastropod predation in the western Niger Delta. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2, 81-102.
- Schiebel, R. & Hemleben, C. (2017). *Planktic foraminifers in the modern ocean*. Berlin: Springer-Verlag GmbH. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-50297-6>
- Sen Gupta, B. K. (2003). *Modern foraminifera*. New York, NY: Springer. <https://doi.org/10.1007/0-306-48104-9>
- Sengupta, S. & Nielsen, J. K. (2009). Bioerosion in Middle Eocene larger foraminifera *Nummulites obtusus* (Sowerby) from Lakhpat, northwest Kutch, Gujarat, India. *Indian Journal of Geosciences*, 63, 81-86.

- Shroba, C. S. (1993). Taphonomic Features of Benthic Foraminifera in a Temperate Setting: Experimental and Field Observations on the Role of Abrasion, Solution and Microboring in the Destruction of Foraminiferal Tests. *PALAIOS*, 8, 250-266
<https://doi.org/10.1017/S2475262200008303>
- Silveira, I. C. A., Schmidt, A. C. K., Campos, E. J. D., Godoi, S. S., Ikeda, Y. (2000). A Corrente do Brasil ao largo da costa Leste Brasileira. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 48, 171-183.
<http://dx.doi.org/10.1590/S1413-77392000000200008>
- Sliter, W. Y. (1971). Predation on benthic foraminifers. *Journal of Foraminiferal Research*, 1, 20-28. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.1.1.20>
- Sliter, W. Y. (1975). Foraminiferal life and residue assemblages from Cretaceous slope deposits. *Geologic Society of America Bulletin*, 86, 897-906. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1975\)86<897:FLARAF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1975)86<897:FLARAF>2.0.CO;2)
- Smith, J. A., Handley, J. C. & Dietl, G. P. (2018). On drilling frequency and manly's alpha: towards a null model for predator preference in paleoecology, *Palaios*, 33, 61-68. <https://doi.org/10.2110/palo.2017.098>
- Stuiver, M. & Reimer, P. J. (1993). Extended ¹⁴C database and revised CALIB 3.0 ¹⁴C age calibration program. *Radiocarbon*, 35, 215-230.
- Toledo, F., Costa, K. B., Pivel, M. A., & Campos, E. J. (2008). Tracing past circulation changes in the western South Atlantic based on planktonic foraminifera. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11, 169-178. <https://doi: 10.4072/rbp.2008.3.03>
- Vermeij, G. J. (1987). *Evolution and escalation. An ecological history of life*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Vicalvi, M. A. (1999). *Zoneamento bioestratigráfico e paleoclimático do Quaternário superior do talude da Bacia de Campos e platô de São Paulo adjacente, com base em foraminíferos planctônicos*. Rio de Janeiro, RJ: Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Voigt, I., Chiessi, C. M., Prange, M., Mulitza, S., Groeneveld, J., Varma, V. & Henrich, R. (2015). Holocene shifts of the southern westerlies across the South Atlantic. *Paleoceanography*, 30, 39-51. <https://doi: 10.1002/2014PA002677>

Supplementary material

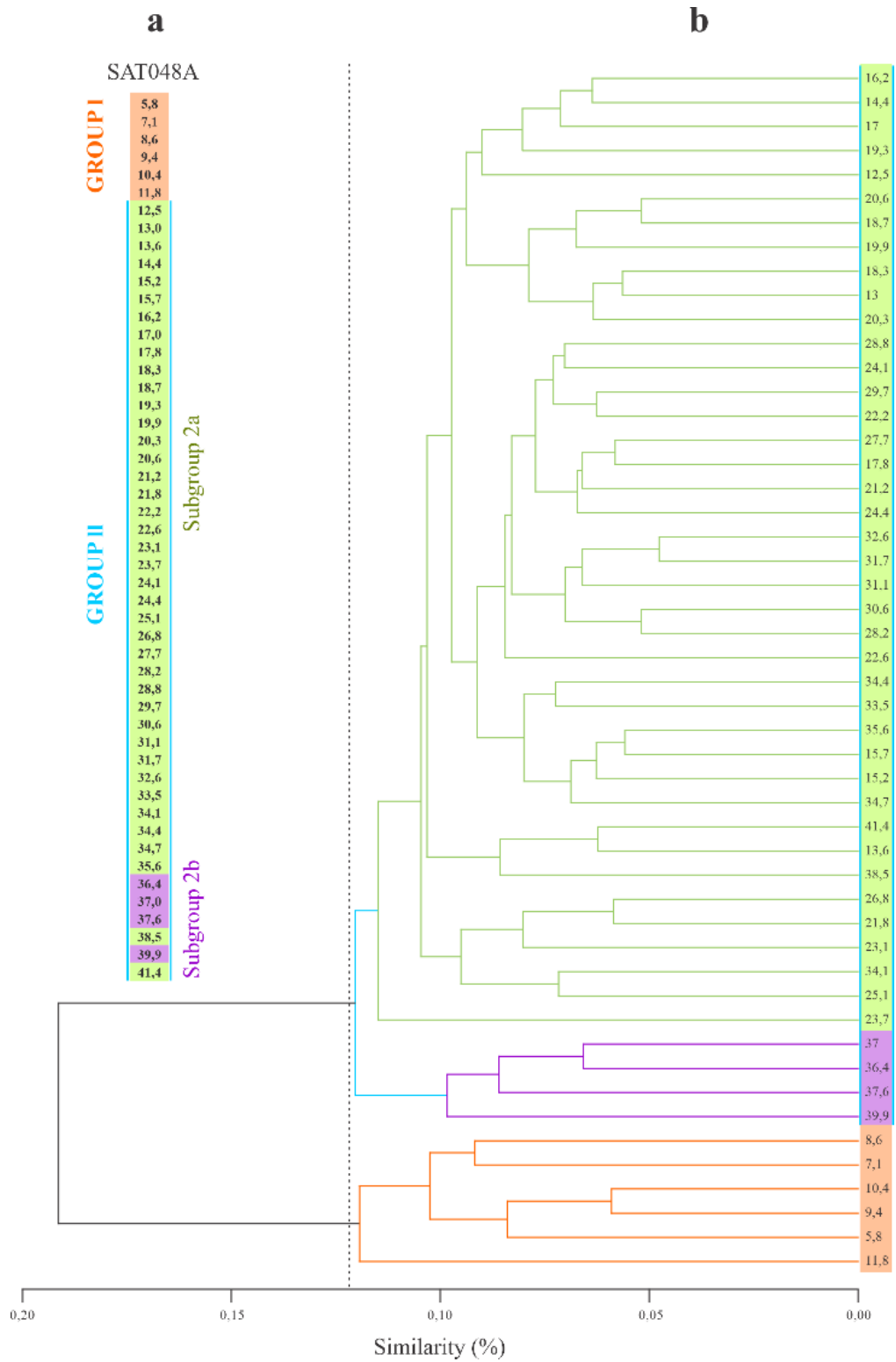


Figure 1. Dendrogram (b) with the groupings of the samples according to the fauna composition of planktonic foraminifera represented by their respective ages. (a) distribution of samples from the groups downcore. Cut-off point at 0.12 (dashed line).

Table 1. Total relative abundance (for the whole set of samples analyzed), maximum, average and minimum (per sample) of the identified species.

Species	Relative abundance (%)			
	Total	Maximum	Average	Minimum
<i>Globigerinoides ruber</i>	34.44	56.03	34.13	22.41
<i>Globigerinita glutinata</i>	15.24	24.39	15.35	8.33
<i>Globigerina bulloides</i>	14.91	35.96	15.22	3.55
<i>Neogloboquadrina incompta</i>	7.83	16.79	7.77	0
<i>Globoconella inflata</i>	7.36	16.64	7.27	1.39
<i>Trilobatus sacculifer</i>	3.30	9.72	3.23	0.50
<i>Globorotalia truncatulinoides</i>	2.60	7.49	2.68	0
<i>Globoturborotalita tenella</i>	2.22	4.96	2.24	0.19
<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	2.17	6.63	2.12	0.28
<i>Globorotalia crassaformis</i>	2.04	6.67	1.98	0
<i>Globorotalia scitula</i>	1.44	4.01	1.48	0
<i>Globigerinella calida</i>	1.31	5.25	1.26	0
<i>Globoturborotalita rubescens</i>	1.26	3.41	1.29	0.25
<i>Globigerina falconensis</i>	0.81	2.83	0.82	0
<i>Globorotalia hirsuta</i>	0.63	1.65	0.63	0
<i>Globorotalia menardii</i>	0.48	7.50	0.49	0
<i>Globigerinella siphonifera</i>	0.46	1.23	0.44	0
<i>Orbulina universa</i>	0.39	3.33	0.39	0
<i>Pulleniatina obliquiloculata</i>	0.33	1.79	0.34	0
<i>Globigerinoides conglobatus</i>	0.30	1.65	0.30	0
<i>Neogloboquadrina pachyderma</i>	0.22	1.08	0.22	0
<i>Turborotalita quinqueloba</i>	0.19	2.82	0.22	0
<i>Turborotalita humilis</i>	0.04	0.54	0.05	0
<i>Candeina nitida</i>	0.03	0.29	0.03	0
<i>Dentigloborotalia anfracta</i>	0.005	0.23	0.005	0

9 REFERÊNCIAS

- Allen, J. & McAlister, J. (2007). Testing rates of planktonic versus benthic predation in the field. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 347, 77-87. [https://doi: 10.1016/j.jembe.2007.03.010](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.03.010).
- Alves, E., Macario, K., Souza, R., Pimenta, A., Douka, K., Oliveira, F., et al. (2015). Radiocarbon reservoir corrections on the Brazilian coast from pre-bomb marine shells. *Quaternary Geochronology*, 29, 30-35. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quageo.2015.05.006>
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32-46.
- Angulo, R. J., de Souza, M. C., Reimer, P. J. & Sasaoka, S. K. (2005). Reservoir effect of the southern and southeastern Brazilian coast. *Radiocarbon*, 47, 67-73.
- Arnold, A. J., d'Escrivan, F. & Parker, W. C. (1985). Predation and avoidance responses in the foraminifera of the Galapagos hydrothermal mounds. *Journal of Foraminiferal Research*, 15, 38-42. doi: <https://doi.org/10.2113/gsjfr.15.1.38>
- Bé, A. W. H. (1967). Foraminifera families: Globigerinidae and Globorotaliidae. Fiche no. 108. In *Fiches d'identification du Zooplankton*. Conseil Internationale Exploration Mer, Charlottenlund, Denmark.
- Bé, A. W. H., Hemleben, C., Anderson, O. R., Spindler, M., Hacunda, J. & Tuntivate-Choy, S. (1977). Laboratory and field observations of living planktonic foraminifera. *Micropaleontology*, 23, 155-179.
- Bé, A. W. H. & Spero, H. (1981). Shell regeneration and biological recovery of planktonic foraminifera after physical injury induced in laboratory culture. *Micropaleontology*, 27, 305-316. [https://doi:10.2307/1485240](https://doi.org/10.2307/1485240)
- Berger, W. H. (1971). Planktonic foraminifera: sediment production in an oceanic front. *Journal of Foraminiferal Research*, 1, 95-118. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.1.3.95>
- Berger, W. H. & Diester-Haass, L. (1988). Paleoproductivity: the benthic/planktonic ratio in foraminifera as a productivity index. *Marine Geology*, 81, 15-25. doi: [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(88\)90014-X](https://doi.org/10.1016/0025-3227(88)90014-X)
- Bohannon, B. J. M. & Lenski, R. (2000). The relative importance of competition and predation varies with productivity in a model community. *The American Naturalist*, 156(4), 329-340. [https://doi:10.1086/303393](https://doi.org/10.1086/303393)
- Bolli, H. M. & Saunders, J. B. (1985). Oligocene and Holocene low latitude planktic foraminifera. In H. M. Bolli, J. B. Saunders & K. Perch-Nielsen (Eds.), *Planktonic Stratigraphy* (pp. 155-262). Cambridge University Press, Cambridge, Earth Science Series.
- Boltovskoy, E., Boltovskoy, D., Correa, N. & Brandini, F. (1996). Planktic foraminifera from the southwestern Atlantic (30°-60°S): species-specific patterns in the upper 50 m. *Marine Micropaleontology*, 28, 53-72. doi: [https://doi.org/10.1016/0377-8398\(95\)00076-3](https://doi.org/10.1016/0377-8398(95)00076-3)

- Boltovskoy, E. & Lena, H. (1970). On the decomposition of the protoplasm and the sinking velocity of the planktonic foraminifers. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 55, 797-804. <https://doi.org/10.1002/iroh.19700550507>
- Boltovskoy, E. & Wright, R. (1976). *Recent Foraminifera*. Dordrecht, NL: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-2860-7>
- Brand, T. E. & Lipps, J. H. (1982). Foraminifera in the trophic structure of shallow-water Antarctic marine communities. *Journal of Foraminiferal Research*, 12, 96–104. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.12.2.96>
- Bradbury, M. G., Abbott, D. P., Bovbjerg, R. V., Mariscal, R. N., Fielding, W. c., Barber, R. T., Pearce, V. B., Proctor, S. J., Ogden, I. c., Wourms, L. R., Taylor, L. R., Jr., Christofferson, J. G., Christofferson, J. P., McPhearson, R. M., Wynne, M. J., & Stromberg Tr, P. M. (1970). Studies in the fauna associated with the deep scattering layers in the equatorial Indian Ocean, conducted on R/N Te Vega during October and December 1964. In: Farquhor G. B. (Ed.). *Proceedings of an International Symposium on Biological Sound Scattering in the Ocean*. Washington, US: The Office.
- Brom, K. (2014). Abrasion-induced holes in the bivalve shells from the Baltic Sea: implications for palaeontological studies. *Geoscience Notes*, 2, 9-14.
- Campos, E. J. D.; Lentini, C. A. D.; Miller, J. L. & Piola, A. R. (1999). Interannual variability of the sea surface temperature in the South Brazil Bight. *Geophys. Res. Letters*, 26, 2061–2064. <https://doi.org/10.1029/1999GL900297>
- Carriker, M. R. & Yochelson, E. L. (1968). Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings. *Geological Survey Professional Paper*, 593-B, 1-26. <https://doi.org/10.3133/pp593B>
- Conan, S. M.-H., Ivanova, E. M. & Brummer, G.-J. A. (2002). Quantifying carbonate dissolution and calibration of foraminiferal dissolution indices in the Somali Basin. *Marine Geology*, 182, 325-349. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(01\)00238-9](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(01)00238-9)
- Culver, S. J. & Lipps J. H. (2003). Predation on and by foraminifera. In P. H. Kelley, M. Kowalewski & T. A. Hansen (Eds.), *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record* (pp. 7-32). Springer, Topics in Geobiology 20.
- Collen, J. D. (1973). Morphology and development of the test surface in some species of Notorotalia (Foraminiferida). *Revista Española de Micropaleontología*, 5, 113-132.
- Douglas, R. G. (1973). Benthonic foraminiferal biostratigraphy in the central North Pacific. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 17, 607-671. <https://doi.org/10.2973/dsdp.proc.17.122.1973>
- Douglas, R. G. (1981). Paleoecology of continental margin basins: a modern case study from the borderland of Southern California. In: Douglas, R. G., Colburn, P. & D. S. Gorsline (Eds.). *Depositional Systems of Active Continental Margin Basins: Short Course Notes*. Pacific Section: SEPM.
- Hageman, S. A. & Kaesler, R. L. (2002). Fusulinids: Predation damage and repair of tests from the Upper Pennsylvanian of Kansas. *Journal of Paleontology*, 76, 181-184. <https://doi.org/10.1017/S0022336000017455>
- Herbert, D. G. (1991). Foraminiferivory in a Puncturella (Gastropoda: Fissurellidae). *Journal of Molluscan Studies*, 57, 127–129. <https://doi.org/10.1093/mollus/57.1.127>

- Frozza, C., Pivel, M. A. G., Kolling, K. M. (2019). Congresso Brasileiro de Paleontologia. Resumo.
- Goldbeck, E. J., Houben, C. & Langer, M. R. (2005). Survival of foraminifera in the gut of holothuroids from Elba Island (Mediterranean Sea). *Revue de micropaléontologie*, 48, 169–174.
- González-Silvera, A., Santamaría-del-Angel, E. & Millán-Núñez, R. (2006). Spatial and temporal variability of the Brazil-Malvinas Confluence and the La Plata Plume as seen by SeaWIFS and AVHRR imagery. *Journal of Geophysical Research*, 111, C06010. <https://www.dx.doi.org/10.1029/2004JC002745>
- Gu, Fang, Chiessi, C. M., Zonnevel, K. A. F. & Behling, H. (2018). Late Quaternary environmental dynamics inferred from marine sediment core GeoB6211-2 off southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 496, 48-61. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.01.015>
- Gooday, A. J. (1986). Meiofaunal foraminiferans from the bathyal Porcupine Seabight (northeast Atlantic): size structure, standing stock, taxonomic composition, species diversity and vertical distribution in the sediment. *Deep-Sea Research*, 33, 1345-1373.
- Gudmundsson, G., Schmalensee, M. & Svavarsson, J. (2000). Are foraminifers (Protozoa) important food for small isopods (Crustacea) in the deep sea? *Deep-Sea Research*, 47, 2093-2109. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00013-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00013-3)
- Hemleben, C., Spindler, M. & Anderson, O. R. (1989). *Modern planktonic foraminifera*. New York, NY: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3544-6>
- Hickman, C. S. & Lipps, J. H. (1983). Foraminiferivory: selective ingestion of foraminifera and test alterations produced by the neogastropod *Olivella*. *Journal of Foraminiferal Research*, 13, 108-114.
- Jorissen, F. J., Fontainer, F., Thomas, E. (2007). Paleooceanographical proxies based on deep-sea benthic foraminiferal assemblage characteristics. In Hillaire-Marcel, C. & Vernal, Anne de (Eds.) (2007). *Proxies in Late Cenozoic Paleooceanography*. Amsterdam: Elsevier.
- Józsa, Š., Boorová, D. & Filo, I. (2016). Aptian planktonic foraminiferal biostratigraphy and smaller benthic foraminifera from the Párnica Formation (Choč Mts., Western Carpathians). *Acta Geologica Slovaca*, 8, 15–26.
- Klomp maker, A. A., Kelley, P. H., Chattopadhyay, D., Clements, J. C., Huntley, J. W. & Kowalewski, M. (2019). Predation in the marine fossil record: studies, data, recognition, environmental factors, and behavior. *Earth-Science Reviews*, 194, 472-520. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.02.020>
- Kowalewski, M. (1993). Morphometric analysis of predatory drillholes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 102, 69-88. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(93\)90006-5](https://doi.org/10.1016/0031-0182(93)90006-5)
- Kowalewski, M. (2002). The fossil record of predation: an overview of analytical methods. In M. Kowalewski & P. Kelley (Eds.), *The Fossil Record of Predation* (pp. 3-42). Paleontological Society Special Papers 8. <https://doi:10.1017/S1089332600001030>
- Kucera, M. (2007). Planktonic foraminifera as tracers of past oceanic environments. In C. Hillaire-Marcel & Anne de Vernal (Eds.), *Proxies in Late Cenozoic Paleooceanography* (pp. 213-262). Amsterdam: Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1572-5480\(07\)01011-1](https://doi.org/10.1016/S1572-5480(07)01011-1)

- Langer, M. R., Lipps, J. H. & Moreno, G. (1995). Predation on foraminifera by the dentaliid deep-sea scaphopod *Fissidentalium megathyris*. *Deep-Sea Research I*, 42, 849-857. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00025-2](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00025-2)
- Laprida, C., Chapori, N. G., Chiessi, C. M., Violante, R. A., Watanabe, S. & Totah, V. (2011). Middle Pleistocene sea surface temperature in the Brazil-Malvinas Confluence Zone: paleoceanographic implications based on planktonic foraminifera. *Micropaleontology*, 57, 183-194. doi: <https://www.jstor.org/stable/41410980>
- Leibold, M. A. (1989). Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *The American Naturalist*, 134, 922-949. <https://www.jstor.org/stable/2462017>
- Lipps J. H. (1983) Biotic Interactions in Benthic Foraminifera. In: Tevesz M.J.S., McCall P. L. (Eds.) *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*. Topics in Geobiology. Boston, MA: Springer.
- Locarnini, R. A., Mishonov, A. V., Antonov, J. I., Boyer, T. P., Garcia, H. E., Baranova, O. K., ... Seidov, D. (2013). *World Ocean Atlas 2013*. Vol. 1: Temperature. S. Levitus, Ed.; A. Mishonov, Technical Ed.; NOAA Atlas NESDIS (Vol. 73). Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22058116> <http://www.bloodjournal.org/cgi/doi/10.1182/blood-2011-06-357442>
- Loubere, P. (1991). Deep-sea benthic foraminiferal assemblage response to a surface ocean productivity gradient: a test. *Paleoceanography*, 6, 193-204, <https://doi:10.1029/90PA02612>
- Malumian, N., Cabrera, M., Nández, C. & Olivero, E. (2007). Bioerosion patterns in Cretaceous-Cenozoic benthic foraminiferal tests from Patagonia and Tierra del Fuego Island, Argentina. *SEPM Special Publication*, 88, 301-308. <https://doi:10.2110/pec.07.88.0301>
- Marques, W. C., Fernandes, E. H., Monteiro, I. O. & Möller, O. O. (2009). Numerical modeling of the Patos Lagoon coastal plume, Brazil. *Continental Shelf Research*, 29, 556-571. <https://doi:10.1016/j.csr.2008.09.022>
- McIlroy, D. (ed.) (2004). *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*. London, UK: Geological Society.
- Miranda, L. O. S. (1970). Geologia das bacias na plataforma sul-brasileira. Paper presented at 24th Congresso Brasileiro de Geologia, Brasília, Brazil.
- Nadal De Masi, M A, (1999). Prehistoric hunter-gatherer mobility on the southern Brazilian coast: Santa Catarina Island, (Doctoral dissertation). Palo Alto, CA: Stanford University.
- Nielsen, K. S. S. (1999). Foraminiferivory revisited: a preliminary investigation of holes in foraminifera. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 45, 139-142.
- Nielsen, J.K. (2002). Borings formed by Late Cretaceous endobiotic foraminifers within larger benthic foraminifers. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47, 673-678.
- Nielsen, K. S. S. & Nielsen, J. K. (2001). Bioerosion in Pliocene to late Holocene tests of benthic and planktonic foraminiferans, with a revision of the ichnogenera *Oichnus* and *Tremichnus*. *Ichnos*, 2, 99-116. doi: <https://doi.org/10.1080/10420940109380178>
- Nielsen, K. S. S., Nielsen, J. K., Bromley, R. G. (2003). Palaeoecological and ichnological significance of microborings in Quaternary foraminifera. *Palaeontologia Electronica*, 6, 1-13.

- Oliveira, H. A., Fernandes, E. H. L., Möller, O. O. & Collares, G. L. (2015). Processos hidrológicos e hidrodinâmicos da Lagoa Mirim. *Revista Brasileira de Recursos Hídricos*, 20, 34-45.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H., Szoecs, E., & Helene Wagner. (2019). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5–4. [https:// CRAN.R-project.org/package=vegan](https://CRAN.R-project.org/package=vegan)
- Parker, F. L. (1954). Distribution of the foraminifera in the Northeastern Gulf of Mexico. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 111, 453-588.
- Pereira, L. S., Arz, H. W., Pätzold, J. & Portilho-Ramos, R. C. (2018). Productivity evolution in the south Brazilian bight during the last 40,000 years. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 33, 1339-1356. <https://doi:10.1029/2018PA003406>
- Peeters, F. J., Acheson, R., Brummer, G. J., De Ruijter, W. P., Schneider, R. R., Ganssen, G. M., Ufkes, E., & Kroon, D. (2004). Vigorous exchange between the Indian and Atlantic oceans at the end of the past five glacial periods. *Nature*, 430, 661–665. <https://doi.org/10.1038/nature02785>
- Peterson, R.G. & Stramma, L. (1991). Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*, 26: 1-73. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(91\)90006-8](https://doi.org/10.1016/0079-6611(91)90006-8)
- Phleger, F. B. (1960). *Ecology and distribution of recent foraminifera*. Baltimore, MD: John Hopkins Press.
- Phleger, F. B. & Soutar, A. (1973). Production of Benthic Foraminifera in Three East Pacific Oxygen Minima. *Micropaleontology*, 19, 110-115. <https://doi:10.2307/1484973>
- Pimenta, F. M., Campos, E. J. D., Miller, J. M. & Piola, A. R. (2005). A numerical study of the Plata River Plume along the southeastern South American continental shelf, *Brazilian Journal of Oceanography*, 53, 129-146.
- Piola, A. R. & Matano, R. P. (2019). Ocean currents: Atlantic Western Boundary—Brazil Current/Falkland (Malvinas) Current. In J. K. Cochran, H. J. Bokuniewicz & P. L. Yager (Eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences* (Vol. 3, pp. 414-420). Amsterdam: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10541-X>
- Piola, A. R. & Matano, R. P. (2001). The South Atlantic Western Boundary Currents Brazil/Falkland (Malvinas) Currents. In: Steele, J. M., Thorpe, S. A. & Turekian, K. K. (Eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, 340-3.
- Piola, A. R., Matano, R. P., Palma, E. D., Möller Jr., O. O. & Campos, E. J. D. (2005). The influence of the Plata River discharge on the western South Atlantic shelf. *Geophysical Research Letters*, 32, L01603. <https://doi:10.1029/2004GL021638>
- Portilho-Ramos, R. D. C., Pinho, T. M. L., Chiessi, C. M. & Barbosa, C. F. (2019). Understanding the mechanisms behind high glacial productivity in the southern Brazilian margin. *Climate of the Past*, 15, 943-955. <https://doi.org/10.5194/cp-15-943-2019>
- R Core Team (2014). *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>

- Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Ramsey, C. B., et al. (2013). IntCal₁₃ and Marine₁₃ radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 55, 1869-1887.
- Reyment, R. A. (1966). Preliminary observations of gastropod predation in the western Niger Delta. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2, 81-102.
- Rocha, J. A., Savian, J. F., Pivel, M. A. G., Frigo, E., Lopes, C. T.; Suárez-Ibarra, J. Y. S. et al. (2019). Orbital forcing on ocean productivity in the western South Atlantic since Marine Isotope Stage 3. *Geophysical Research Letters*, (submitted).
- Schafer, C. T. & Cole F. E. (1982). Living benthic foraminifera distributions on the continental slope and rise east of Newfoundland, Canada. *Geologic Society of America Bulletin*, 93, 207-217. [https://doi.org/10.1130/00167606\(1982\)93<207:LBFDOT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/00167606(1982)93<207:LBFDOT>2.0.CO;2)
- Schiebel, R. & Hemleben, C. (2017). *Planktic foraminifers in the modern ocean*. Berlin: Springer-Verlag GmbH. <https://doi: 10.1007/978-3-662-50297-6>
- Sen Gupta, B. K. (2003). *Modern foraminifera*. New York, NY: Springer. <https://doi: 10.1007/0-306-48104-9>
- Sengupta, S. & Nielsen, J. K. (2009). Bioerosion in Middle Eocene larger foraminifera *Nummulites obtusus* (Sowerby) from Lakhpat, northwest Kutch, Gujarat, India. *Indian Journal of Geosciences*, 63, 81-86.
- Shroba, C. S. (1993). Taphonomic Features of Benthic Foraminifera in a Temperate Setting: Experimental and Field Observations on the Role of Abrasion, Solution and Microboring in the Destruction of Foraminiferal Tests. *PALAIOS*, 8, 250-266 <https://doi.org/10.1017/S2475262200008303>
- Silveira, I. C. A., Schmidt, A. C. K., Campos, E. J. D., Godoi, S. S., Ikeda, Y. (2000). A Corrente do Brasil ao largo da costa Leste Brasileira. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 48, 171-183. <http://dx.doi.org/10.1590/S1413-77392000000200008>
- Sliter, W. Y. (1965). Laboratory experiments on the life cycle and ecologic controls of *Rosalina globularis* d'Orbigny, *Journal of Protozoology*, 12, 210-215. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1965.tb01838.x>
- Sliter, W. Y. (1971). Predation on benthic foraminifers. *Journal of Foraminiferal Research*, 1, 20-28. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.1.1.20>
- Sliter, W. Y. (1975). Foraminiferal life and residue assemblages from Cretaceous slope deposits. *Geologic Society of America Bulletin*, 86, 897-906. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1975\)86<897:FLARAF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1975)86<897:FLARAF>2.0.CO;2)
- Smith, J. A., Handley, J. C. & Dietl, G. P. (2018). On drilling frequency and manly's alpha: towards a null model for predator preference in paleoecology, *Palaios*, 33, 61-68. <https://doi.org/10.2110/palo.2017.098>
- Stuiver, M. & Reimer, P. J. (1993). Extended ¹⁴C database and revised CALIB 3.0 ¹⁴C age calibration program. *Radiocarbon*, 35, 215-230.
- Toledo, F., Costa, K. B., Pivel, M. A., & Campos, E. J. (2008). Tracing past circulation changes in the western South Atlantic based on planktonic foraminifera. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11, 169-178. <https://doi: 10.4072/rbp.2008.3.03>

Vermeij, G. J. (1987). *Evolution and escalation. An ecological history of life*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Vicalvi, M. A. (1999). *Zoneamento bioestratigráfico e paleoclimático do Quaternário superior do talude da Bacia de Campos e platô de São Paulo adjacente, com base em foraminíferos planctônicos*. Rio de Janeiro, RJ: Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Voigt, I., Chiessi, C. M., Prange, M., Mulitza, S., Groeneveld, J., Varma, V. & Henrich, R. (2015). Holocene shifts of the southern westerlies across the South Atlantic. *Paleoceanography*, 30, 39-51. <https://doi: 10.1002/2014PA002677>

ANEXO I
Título da Dissertação/Tese:
“<i>BIOEROSÃO EM FORAMINÍFEROS PLANCTÔNICOS: ESTUDO DE CASO NO QUATERNÁRIO TARDIO DA BACIA DE PELOTAS</i>”
Área de Concentração: Estratigrafia
Autor: Cristiane Fraga Frozza
Orientador: Profa. Dra. María Alejandra Gómez Pivel
Examinador: Profa. Dra. Carla Van der Haagen Custódio Bonetti
Data: 03/02/2020
Conceito: A
PARECER:
<p>A dissertação aborda uma temática inédita para o Atlântico Sul e de crescente interesse para o desenvolvimento da Paleoceanografia, apresentando importante subsídio para a compreensão dos drivers relacionados às interações bióticas entre os grupos planctônicos ao longo do Quaternario tardio.</p> <p>A metodologia adotada é descrita cuidadosamente, o que permitirá que outros pesquisadores a reproduzam. A ausência de comparações metodológicas e de análises de eficiência do método aplicado foram devidamente justificadas pela escassez de pesquisas de bioerosão em testas de foraminíferos planctônicos, sendo minimizadas pela apresentação de um paralelo feito com pesquisas desenvolvidas em grupos bentônicos. Todos os objetivos propostos foram adequadamente discutidos e apresentados na conclusão. Questões que permaneceram em aberto foram indicadas como recomendação para trabalhos futuros.</p> <p>Em relação ao formato e conteúdo da dissertação, o texto está bem escrito e as idéias são expostas de modo encadeado e de fácil compreensão. Algumas críticas em relação a redação concentram-se sobretudo na falta de clareza e/ou emprego de termos pouco adequados em trechos relacionados a descrição das técnicas e resultados estatísticos. As referências bibliográficas utilizadas foram diversificadas e de maneira geral atualizadas, embora sobretudo na discussão dos resultados ao longo do artigo, referencias mais especificas poderiam ter substituídos informações generalizadas extraídas de livros (como por exemplo Boltovskoy & Wright, 1976 e Sen Gupta, 2003).</p> <p>Comentários e sugestões pontuais foram incorporados ao longo do documento em pdf e estão sendo encaminhados juntamente com este formulário de avaliação. As mesmas observações inseridas ao longo dos capítulos da dissertação se aplicam também ao texto do artigo submetido, ainda que não tenham sido assinaladas.</p>

Em suma, a aluna cumpriu os requisitos esperados para um mestrado, concluindo com êxito a pesquisa que se propôs. Seu texto também sugere uma postura crítica e proativa em relação ao método científico. Vale ressaltar, neste sentido, sua preocupação em apresentar hipóteses de pesquisa e interpretações de resultados sempre seguidas por argumentos a favor e contra, mostrando um bom conhecimento do estado da arte do tema desenvolvido.

Finalizo por cumprimentar todos que contribuíram para o desenvolvimento deste trabalho.

Assinatura:



Data: 03/02/2020

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I	
Título da Dissertação/Tese:	
“BIOEROSÃO EM FORAMINÍFEROS PLANCTÔNICOS: ESTUDO DE CASO NO QUATERNÁRIO TARDIO DA BACIA DE PELOTAS”	
Área de Concentração: Paleontologia	
Autor: Cristiane Fraga Frozza	
Orientador: Profa. Dra. María Alejandra Gómez Pivel	
Examinador: Dra. Daiane Ceolin	
Data: 05/02/2020	
Conceito: A	
PARECER:	
<p>A dissertação de mestrado apresentada pela aluna Cristiane Fraga Frozza contempla todos os requisitos necessário que configuram uma dissertação. Contém uma boa revisão bibliográfica contextualizando os principais desafios relacionados a temática da bioerosão principalmente em foraminíferos planctônicos. Parabenizo a aluna pelo desafio de estudar um tema tão pouco explorado, com poucas informações para serem utilizadas na discussão. Apresentou uma hipótese clara, com Objetivos que foram atingidos. A correlação com os eventos paleoceanográficos e a relação das bioerosões com a paleoprodutividade foi um resultado muito interessante e que pode ser levado em consideração para estudos deste tipo de interação mas para tempos pretéritos e para outros grupos fósseis. Acho bem pertinente as sugestões e trabalhos futuros e encorajo a aluna a seguir com esta temática.</p>	
<p>A qualidade gráfica está muito boa e as figuras e gráficos são suficientes para ilustrar os resultados.</p>	
<p>Artigo está bem redigido de maneira clara e direta e acredito que a revista escolhida atende os aspectos do manuscrito.</p>	
<p>Pequenas observações e alguns questionamentos foram realizados no próprio documento encaminhado à orientadora.</p>	
Assinatura: 	Data: 05/02/2020
Ciente do Orientador:	
Ciente do Aluno:	

ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

“BIOEROSÃO EM FORAMINÍFEROS PLANCCTÓNICOS: ESTUDO DE CASO NO QUATERNÁRIO TARDIO DA BACIA DE PELOTAS”

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **Cristiane Fraga Frozza**

Orientador: Profa. Dra. María Alejandra Gómez Pível

Examinador: Prof. Dr. Cristianini Trescastro Bergue

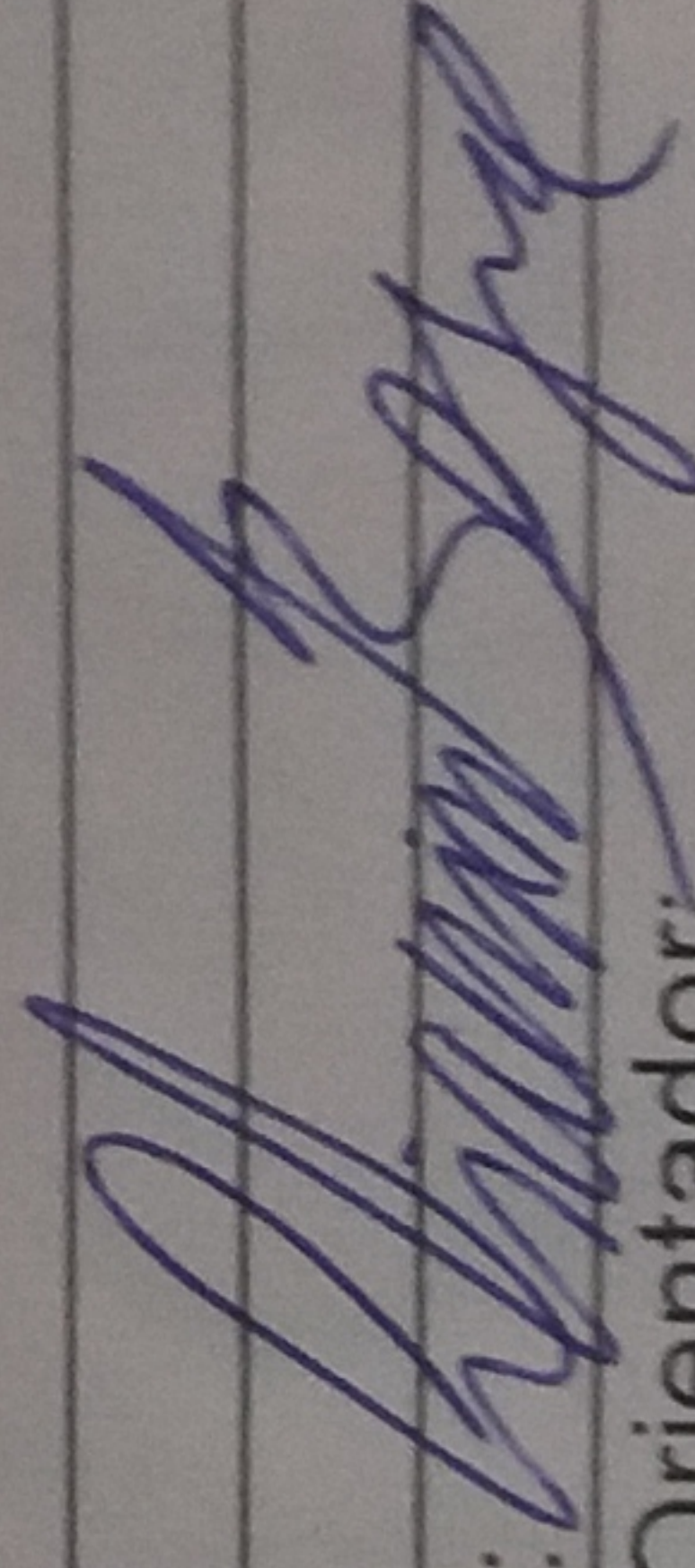
Data: 05 de fevereiro de 2020

Conceito: A

PARECER:

O tema de pesquisa abordado nessa dissertação constitui contribuição científica original e relevante para a paleoceanografia. Investiga assunto pouco estudado por paleontólogos e revela seu potencial – como instrumento auxiliar – para a compreensão das mudanças ocorridas nas massas d'água em termos de temperatura e produtividade durante o Quaternário tardio. Embora preliminares e carentes de aprofundamento, como corretamente discutido pela autora, os dados demonstram a possibilidade de que a bioerosão em foraminíferos seja um indicador paleoambiental confiável.

A metodologia e a interpretação dos dados são apresentadas de forma sistematizada e coerente, embasados em bibliografia vasta e atualizada. O trabalho, portanto, reúne os quesitos necessários a uma dissertação de mestrado. O conceito atribuído é “A”, excelente.



Assinatura:

Ciente do Orientador:

Data:

05/02/2020

Ciente do Aluno: