

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

ASSINATURAS TAFONÔMICAS EM BIVALVES MARINHOS RECENTES NA COSTA  
DO BRASIL E SEU SIGNIFICADO PALEOAMBIENTAL

FERNANDO ERTHAL

ORIENTADOR – Prof. Dr. João Carlos Coimbra

CO-ORIENTADORA – Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Carla Bender Kotzian

BANCA EXAMINADORA

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Helena Matthews-Cascon

Prof. Dr. Iran Carlos Stalliviere Corrêa

Prof. Dr. Sergio Agustin Martinez Chiappara

Tese de Doutorado apresentada como  
requisito parcial para a obtenção do grau de  
Doutor em Ciências

Porto Alegre, Junho de 2012

CIP - Catalogação na Publicação

Erthal, Fernando

Assinaturas tafonômicas em bivalves marinhos  
recentes na costa do Brasil e seu significado  
paleoambiental / Fernando Erthal. -- 2012.  
212 f.

Orientador: João Carlos Coimbra.  
Coorientadora: Carla Bender Kotzian.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio  
Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de  
Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,  
2012.

1. Tafonomia. 2. Paleontologia. 3. Oceanografia.  
I. Coimbra, João Carlos, orient. II. Kotzian, Carla  
Bender, coorient. III. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os  
dados fornecidos pelo(a) autor(a).

(folha de aprovação)

À Tita

*“the most vulgar Instances are not to be neglected, but above all, the most instructive are to be entertain'd; the footsteps of Nature are to be trac'd, not only in her ordinary course, but when she seems to be put to her shifts, to make many doublings and turnings, and to use some kind of art in endeavoring to avoid our discovery”*

Robert Hooke, 1665

Micrographia

## Agradecimentos

É impossível agradecer nominalmente a todos que contribuíram, mesmo que indireta e desavisadamente, para a produção deste trabalho. Faço merecer destaque os seguintes:

Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, pela bolsa de estudos, sem a qual minha dedicação não teria sido possível.

Prof. Dr. João Carlos Coimbra, pela disponibilidade em aceitar sob sua orientação alguém totalmente desconhecido, num tema nem tão desconhecido, mas fora de sua “zona de conforto acadêmico”, e por todo apoio e estrutura gentilmente disponibilizados.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Carla Bender Kotzian, por, desde o final da minha graduação (ou seja, nos últimos sete anos), apostar em minha capacidade, por participar de muito da minha formação em Paleontologia, e por quem sempre terei respeito, carinho e admiração.

Prof. Dr. Iran Carlos Stalliviere Corrêa, pela disponibilização (mesmo que indireta) de boa parte das amostras de clastos de moluscos da PSB.

Prof. Dr. George Satander Sá Freire, pela disponibilização das amostras de clastos de moluscos da PCE, e à Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Helena Matthews-Cascon, pela gentil acolhida durante minha brevíssima estada na Universidade Federal do Ceará.

Diretoria de Hidrografia e Navegação/Base Nacional de Dados Oceanográficos, pela disponibilização de dados brutos de oceanografia da área de estudo de minha tese.

Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Geociências, representada nas pessoas de Roberto Pereira e Letícia Barbosa, pela seriedade com que trataram todos os assuntos de natureza burocrática.

Meus amigos Adriana Leonhardt, Nuscia Drozinski, Guilherme Rõesler.

Pessoal do Museu de Paleontologia: Luis Flávio Lopes, pelas fotografias; Protásio Paim pelo apoio.

Pessoal do Laboratório de Microfósseis Calcários, onde construí amizades: Sandro Petró, Cláudia Machado, Anderson Morais, Lisandra Sartori, Elis Beltram, Raquel Manica, Sílvia Botezzini, e em especial Matias Ritter pelo auxílio na confecção dos mapas e referências bibliográficas.

Luis Gustavo Machado, por ser minha terra firme, nesse mar de incertezas, inseguranças, enganos e ilusões onde venho navegando.

## Resumo

Restos de moluscos acumulados na superfície do sedimento marinho (i.e., assembleias mortas, retrabalhadas ou não) podem ser os principais testemunhos do efeito de fatores ambientais (oceanográficos, sedimentares, climáticos) sobre o modo como os moluscos fósseis são preservados. Ou seja, o quanto o meio ambiente é responsável pela fossilização de restos esqueléticos só pode ser medido, com máxima fidelidade, através do estudo de assembleias modernas que possuam restos refratários (e.g., conchas). Fatores ambientais atuais podem influenciar o dano tafonômico em moluscos de depósitos retrabalhados. Embora muitos estudos atualísticos tenham estabelecido relações entre determinados fatores ambientais e danos causados às conchas, poucos i) enfocam a fração de microclastos (< 4 mm), são comuns em amostras de subsuperfície, ou ii) analisam essas relações utilizando escalas espaciais maiores que local (e.g., regional, diferentes províncias marinhas), especialmente com o **propósito** de testar certos fatores ambientais em escala local e ampla (e.g., temperatura local vs. faixas de temperatura). Os raros estudos existentes tratam-se meta análises. No registro fóssil, muitas vezes, apenas gradientes ambientais amplos são recuperados. Por isso é importante avaliar a relação destes fatores (modernos) com as assinaturas tafonômicas em moluscos. O objetivo desta tese foi determinar até que ponto variações em fatores ambientais (salinidade, temperatura, velocidade de corrente, granulometria e composição do sedimento) geralmente observados em escala local, influenciam o tipo de dano tafonômico em micro e macroclastos de moluscos marinhos, se analisados em escala mais ampla. Grande parte do material analisado esteve representado por clastos de remaniés existentes na Plataforma Sul Brasileira (PSB). Desta forma, o presente estudo também investigou se fatores ambientais atuais podem ser deduzidos a partir de perfis tafonômicos de assembleias mortas retrabalhadas. Os resultados obtidos mostraram que, na PSB, i) apesar de diferentes em termos absolutos, o perfil de dano de cada amostra analisada não varia entre macro e micromoluscos, e que ii) quando o estudo é conduzido em escala espacial mais ampla, até 60% da variação no perfil tafonômico pode ser explicada pela variação ambiental. Ainda nesta região, os principais fatores ambientais que afetaram o dano em microclastos de bivalves são: i) salinidade, que reflete o aporte de água doce (e da circulação oceânica como um todo), e ii) proporção de carbonato no sedimento, que reflete, primariamente, a existência de depósitos bioclásticos (constituídos de conchas de moluscos retrabalhadas, ou remaniés biológicos). Os depósitos bioclásticos mais proximais (ao sul da

desembocadura da Lagoa dos Patos) apresentaram maior evidência de dissolução e retrabalhamento físico, enquanto que os bioclastos do depósito mais distal (entre as profundidades de ~ 100 e 200 m) apresentaram melhor preservação tafonômica. Além disso, também pôde ser determinado que a alteração de cor dos bioclastos na PSB (bastante ubíquo em amostras concentradas em cascalho e carbonato) está vinculada, significativamente, a estados de oxidação/redução do sedimento. Estes, por sua vez, estão relacionados à presença de elementos metálicos (como ferro e manganês), importantes na mineralização do carbono de origem biológica, e na geoquímica da zona tafonomicamente ativa, em ambiente marinho. Na análise conduzida em escala espacial geográfica, incluindo material do Plataforma do Nordeste do Brasil, pode ser determinado que profundidade, um fator ambiental com influência significativa sobre o perfil de dano na PSB, perde importância. Em diferentes províncias geográficas, os principais fatores que influenciaram as assinaturas tafonômicas estão vinculados à velocidade da corrente, salinidade e proporção de carbonato no sedimento. Estes refletiram a influência de diferentes massas d'água (Corrente Norte do Brasil e Corrente das Malvinas) e diferentes regimes de sedimentação (siliciclástica relíquia e carbonática atual).

Palavras chave: escala ampla, tafonomia, moluscos, oceanografia, análise multivariada.

## Abstract

Dead molluscan remains (i.e., death assemblages, reworked or not), accumulated on the marine sedimentary surface, can preserve most of the environmental factors (oceanographic, sedimentary, climatic) which control fossil mollusk preservation. That is, how much the environment is responsible on skeletal remain fossilization can only be measured, with the highest fidelity, by studying modern assemblages possessing refractory parts (such as shells). Present-day environmental factors can influence the taphonomic damage on reworked mollusk remains. Although actualistic studies had constrained some environmental factors and shell damage, a few i) focuses mesh sizes lower than 4 mm (microclasts), which are common in subsurface samples, or ii) analyze these relationships using spatial scales larger than local (e.g., regional, different marine provinces), especially with the explicit purpose of to test some environmental factors on local and large scale (e.g., local temperature *vs.* temperature ranges). The rare studies available are meta-analysis. In the fossil record, sometimes only large environmental gradients can be recovered. That is why it is important to evaluate the relationship between modern environmental factors and taphonomic signatures in mollusks. The subject of this thesis is to determine to which degree the variation in environmental factors (salinity, temperature, current velocity, sediment granulometry and composition), usually observed in local scale, do influence the kind of taphonomic alteration in micro and macroclasts of marine mollusks, when analyzed in large scale. Most of the studied material was represented by clasts from *remaniés* localized in Brazilian South Shelf (PSB). In this way, the present study also investigated whether modern environmental factors can be deduced from taphonomic profiles of reworked death assemblages. The results here obtained show that, in the PSB, (i) despite absolute differences, the taphonomic profile of micro and macroclasts does not vary, and that (ii) when the study is conducted in larger spatial scales, up to 60% of variation in the taphonomic profile can be explained by the environmental variation. Still in this region, the main environmental factors influencing the damage in bivalve microclasts are: i) salinity, which regards the freshwater input (and also the oceanic circulation as a whole), and ii) the proportion of carbonate in the sediment, which reflects, primarily, the existence of bioclastic deposits (constituted mostly by reworked molluscan shells, or biological *remaniés*). The proximal bioclastic deposits (south of Lagoa dos Patos outflow) presented the higher evidence of dissolution and physical reworking, while the distal bioclastic deposits (located within the batimetric range of 100 and 200 m) showed better

taphonomic preservation. Beyond this, it was also possible to determine that color alteration in bioclasts from PSB (a ubiquitous feature in samples concentrated with gravel and carbonate) is significantly linked to sediment redox status. The color alteration, by turn, are related to the presence of metallic elements (such as iron and manganese), which are important in the biological carbon mineralization, and in the TAZ geochemistry in marine environment. The analysis conducted at geographic spatial scale, including material from Northeastern Brazilian Shelf allowed determining that depth, a significant environmental factor influencing taphonomic damage in PSB, lost importance in large scale. In different geographic provinces, the main factors influencing taphonomic signatures are linked to current velocity, salinity and sedimentary carbonate. These environmental factors reflect the influence of differing water masses (North Brazilian Current and Malvinas Current) and different sedimentary regimes (relict siliciclastics and modern carbonatic).

Keywords: large scale, taphonomy, molluscs, oceanography, multivariate analysis.

## Lista de Figuras

- Figura 1.1.** Diagrama mostrando as diferentes fases após a morte dos organismos até sua preservação como fósseis, e os processos que podem inserir viesamentos na análise paleobiológica final (modificado de Kidwell e Flessa, 1996). ..... 29
- Figura 1.2.** Esquema generalizado mostrando o sentido e alcance das correntes de superfície do Atlântico Sul na área de abrangência da costa do Brasil (simplificado e adaptado de Peterson e Stramma, 1991), e principais ecossistemas marinhos (plataformas) (Sherman e Duda, 1999). ..... 34
- Figura 1.3.** Mapa simplificado da distribuição das facies sedimentares na área de estudo (retirado de Coutinho, 1996). ..... 36
- Figura 1.4.** Mapa de distribuição dos sedimentos na Plataforma Continental do Rio Grande do Sul e Santa Catarina (modificado de Figueiredo e Madureira, 2004; Kowsmann et al., 1977; Corrêa et al., 1996; Martins et al., 1996) indicando antigas linhas de estabilização de costa. .... 38
- Figura 1.5.** Mapa de distribuição dos sedimentos na Plataforma Continental do Ceará (modificado a partir de Zembruksi, 1977). ..... 39
- Figura 2.1.** Esquema generalizado dos fatores que influenciam a fragmentação de conchas em meio marinho (modificado de Zuschin et al., 2003). ..... 44
- Figura 2.2.** Série de fatores geoquímicos e diagenéticos iniciais que potencialmente podem alterar a constituição química da água de poro em sedimento marinho e, conseqüentemente, influenciar a taxa de destruição de conchas e esqueletos carbonáticos (adaptado de Kasten et al., 2003). ..... 50
- Figura 2.3.** Alguns tipos de bioerosão em conchas de moluscos. i) *Gigantopecten tournali* apresentando bioerosão tipo *Lacrimichnus cacelensis*; ii) *G. tournali* com estágios avançados de bioerosão; iii) *Entobia* isp. na superfície externa de *Circomphalus foliaceolamellosus*; iv) *C. foliaceolamellosus* com bioerosão tipo *Maeandropolydora sulcans*, *Entobia* isp. e *Gastrochaenolites dijugus*; v) *Megacardita jouanneti* com bioerosão tipo *M. sulcans*, *Caulostrepsis taeniola* e *G. dijugus*. Exemplares do Mioceno Superior (Tortoniano), sul de Portugal (fonte: Santos e Mayoral, 2008). ..... 52
- Figura 2.4.** Intensidade da bioerosão. Os principais controles são profundidade, produtividade e taxa de sedimentação. Taxas de bioerosão aumentam com a produtividade e diminuem com a sedimentação e profundidade (adaptado de Edinger, 2003). ..... 53
- Figura 2.5.** Incrustações por briozoários. A) Briozoário *Escharoides* (canto superior esquerdo) crescendo sobre briozoário *Liripora* (aumento 13x); B) Ostra coberta por *Spirorbis* (centro inferior), briozoário quilóstomo *Celleporella* (canto inferior direito), e sobrecrecido por briozoário ciclóstomo *Desmediaperoecia* (canto superior esquerdo) (aumento 13x); C) *Desmediaperoecia* (acima) crescendo sobre briozoário quilóstomo (aumento 18x); D) *Aplousina* (canto inferior esquerdo) iniciando crescimento sobre *Escharina* (centro, em cima) e *Puellina* (direita) (aumento 5x) (fonte: Taylor e Wilson (2003). ..... 54
- Figura 2.6.** Resumo esquemático da Zona Tafonomicamente Ativa (adaptado de Cherns et al., 2011 e Ritter e Erthal, 2011). ..... 58

- Figura 2.7.** Influência de ambientes marinhos típicos na intensidade de alteração tafonômica (A = alto grau, M = médio grau, B = baixo grau, 0 = sem alteração) em moluscos (adaptado de Parsons-Hubbard, 2005). ..... 63
- Figura 3.1.** Assinaturas de origem física: (A) pontuações, (B) brilho natural, (C) brilho perdido, (D) brilho secundário, (E) ornamentação natural, (F-G) ornamentação gasta, (H) ornamentação perdida, (I) ornamentação acentuada. Escala: A, B, H = 2 mm; C, G = 4 mm; D, E = 1 mm; F = 3mm..... 71
- Figura 3.2.** Tipos de alteração de cor. (A) natural, (B) creme a amarela, (C) amarela a ocre, (D) ocre a avermelhada, (E) creme a cinza, (F) cinza a preta, (G) depósito de óxido. Escala: A, F, G = 3 mm; B, C = 4 mm; D, E = 2 mm..... 72
- Figura 3.3.** Assinaturas de origem biológica. (A) Esponja, (B) fungo, (C) predação tipo *Oichnus simplex*, (D) predação tipo *O. paraboloides*, (E) incrustação por craca, (F) incrustação por poliqueto serpulídeo, (G) incrustação por briozoário, (H) incrustação por alga (além de serpulídeo e briozoário), (I) incrustação por briozoário, (J) incrustação por foraminífero, (K) incrustação por coral..... 73
- Figura 3.4.** Diagrama mostrando as inter-relações entre a estrutura espacial, fatores ambientais e variação tafonômica que podem ser determinadas por meio de testes de Mantel e parcial de Mantel. Modificado a partir de Legendre e Fortin (1989)..... 77
- Figura 3.5.** Partição de variação no dano tafonômico, expressa como a variação dependente de fatores ambientais (a+b), variação dependente da estrutura espacial (b+c), e variação inexplicada pelo modelo canônico, ou devido a fatores ambientais e/ou espaciais que não foram medidos (d). Adaptado de Borcard et al. (1992), Legendre (1993), Legendre et al. (2005). ..... 78
- Figura 4.1.** Mapa da distribuição dos sedimentos na PSB, mostrando as províncias de depósitos de cascalho bioclástico (segundo Kowman et al., 1977; Corrêa e Ponzi, 1978; Corrêa, 1983; Martins et al., 1996). É indicando a localização das amostras utilizadas neste capítulo e as isóbatas de 40 m e 200 m..... 83
- Figura 4.2.** Proporção de dano tafonômico nos microclastos e macroclastos de moluscos, agrupados segundo o tipo de dano. (A), assinaturas de origem biológica. (B), assinaturas de origem física. (C), alteração de cor. A frequência das assinaturas na fração micro e na fração macro é apresentada na forma de *box-whiskers*, onde a linha média representa o valor da mediana, a caixa representa a distância interquartil 25% - 75% e os traços horizontais representam o intervalo de confiança de 95%. Valores aberrantes são representados pelos círculos. Assinaturas significativamente diferentes (de acordo com o teste de Mann-Whitney, veja os dados suplementares) entre macro e microclastos estão precedidas por um \*. Na seção 4.5 (Dados suplementares), está apresentada a proporção de dano de cada assinatura nas frações de micro e macroclastos..... 88
- Figura 4.3.** Análise de redundância entre as matrizes de dano tafonômico e a matriz de dados sedimentares/profundidade. (A) Dano de origem biológica. (B) Dano de origem física. (C) Alteração de cor..... 90
- Figura 4.4.** Ordenação das amostras em espaço reduzido, considerando assinaturas de origem biológica (*stress* = 0,13), assinaturas de origem física (*stress* = 0,11) e alteração de cor (*stress* = 0,04). Os grupos produzidos segundo cada um dos fatores sedimentares (A, carbonato; B-C, província bioclástica; D, profundidade; E-F, lama; veja Material e Métodos), delimitados pelos polígonos, foram testados utilizando PERMANOVA, cujos valores de F e p estão indicados no gráfico respectivo. Foram mostrados apenas os agrupamentos significativos ( $p < 0,05$ , segundo PERMANOVA). As abreviações dos grupos

de cada fator sedimentar são: 0.carb – sem carbonato no sedimento; 1.carb – até 40% de sedimento com composição carbonática; 2.carb – mais de 40% do sedimento composto por carbonato; bc\_s – província bioclástica sul (veja Fig. 4.1); bc\_n – província bioclástica norte, areia – ‘província’ arenosa; pc – amostras situadas a menos de 130 m de profundidade; tal – amostras situadas a mais de 130 m de profundidade; 0.lama – amostras sem lama no sedimento; 1.lama – amostras com 10 a 30% de lama no sedimento; 2.lama – amostras com mais de 30% de lama no sedimento. .... 92

**Figura Suplementar 4.1.** Ordenação das amostras em espaço reduzido, considerando assinaturas de origem física (stress = 0,11) e alteração de cor (stress = 0,04). Os grupos produzidos segundo cada um dos fatores sedimentares (A, profundidade; B-C, cascalho; veja Material e Métodos), delimitados pelos polígonos, foram testados utilizando PERMANOVA, cujos valores de F e P estão indicados no gráfico respectivo. Foram mostrados apenas os agrupamentos significativos ( $p < 0,05$ , segundo PERMANOVA). .... 117

**Figura 5.1.** Mapa das feições geomorfológicas presentes na área de estudo, segundo Martins et al. (1996), indicando a localização de depósitos bioclástico (em azul) (compilado de Figueiredo, 1975; Kowsman et al., 1977; Corrêa e Ponzi, 1978; Corrêa, 1983). .... 123

**Figura 5.2.** (A) Ordenação das amostras (NMDS) com base em distância Manhattan, mostrando através de linhas de aproximação (*thinplate splines*) o gradiente de latitude das amostras utilizadas neste capítulo. Frequência das assinaturas em cada par de amostras extrema (B, -x e +x = par de amostras mais distantes entre si no primeiro eixo do NMDS; C, -y, +y = par de amostras mais distantes entre si no segundo eixo do NMDS). .... 130

**Figura 5.3.** Partição de variação do dano tafonômico nos microclastos da PSB. (A) Variação tafonômica que é explicada por fatores ambientais. (B) Variação tafonômica explicada por variáveis ambientais, mas considerando a autocorrelação espacial e (C) batimétrica. .... 132

**Figura 5.4.** Análise canônica mostrando a distribuição das amostras (segundo seu perfil tafonômico) e as variáveis ambientais, mostrada por meio de **RDA** (variância canônica = 58,42%). (A) Amostras + fatores ambientais. (B) Assinaturas tafonômicas + variáveis ambientais. As linhas (plotadas utilizando a função `ordisurf` no pacote `vegan` do programa R) representam os fatores ambientais (verde = salinidade, vermelho = % carbonato no sedimento) com correlação significativa com o perfil tafonômico, de acordo com o teste de Mantel (vide texto). Apenas as assinaturas com influência significativa no perfil tafonômico ( $p < 0,05$  via função `envfit`) estão mostradas. Significância dos eixos canônicos  $p < 0,01$ . .... 133

**Figura 5.5.** Resumo esquemático da influência dos principais fatores ambientais que controlam o dano tafonômico em microclastos de moluscos na PSB. Ambos os fatores ambientais (salinidade e proporção de carbonato no sedimento) apresentam estrutura condicionada em parte pela distância (i.e., amostras próximas apresentam autocorrelação espacial) e pela profundidade (i.e., amostras localizadas em batimetrias semelhantes apresentam condições ambientais/sedimentares semelhantes). As setas indicam o vetor de variação. Os valores indicados foram obtidos utilizando teste de Mantel e Mantel parcial, e são significativos com  $P < 0,05$ . .... 138

**Figura 5.6.** Modelo de distribuição das principais assinaturas tafonômicas encontradas em plataforma continental subtropical (que possuem alta variabilidade; veja Fig. 5.2) e sua relação com fatores ambientais. .... 140

**Figura 6.1.** Localização das amostras na PSB e PCE, dentro do contexto sedimentar das duas regiões. .... 149

<b>Figura 6.2.</b> Análise de agrupamentos com ligação simples (A) e ordenação das amostras (B) com base no perfil tafonômico, utilizando distância Manhattan. Os grupos mostrados no NMDS são os mesmos da análise de agrupamentos, mas as amostras da área sul foram incluídas apenas em um grupo (em azul). As linhas verdes em B representam o gradiente de variação de profundidade, plotado por meio de curvas de aproximação utilizando a ferramenta <i>ordisurf</i> no programa R.....	152
<b>Figura 6.3.</b> Análise de redundância no dano tafonômico de origem biológica. (A) RDA considerando todos fatores ambientais. (B) RDA removendo o efeito da granulometria e da composição do sedimento. (C) RDA removendo o efeito da profundidade.....	156
<b>Figura 6.4.</b> Análise de redundância no dano tafonômico de origem física. (A) RDA considerando todos fatores ambientais. (B) RDA removendo o efeito da granulometria e da composição do sedimento. (C) RDA removendo o efeito da profundidade.....	157
<b>Figura 6.5.</b> Análise de redundância no dano tafonômico de origem biológica. (A) RDA considerando todos fatores ambientais. (B) RDA removendo o efeito da granulometria e da composição do sedimento. (C) RDA removendo o efeito da profundidade.....	158
<b>Figura 7.1.</b> (A) Análise de agrupamentos (ligação média). (B) escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) das amostras da PSB considerando alteração de cor. As linhas vermelhas representam o gradiente batimétrico, plotado por meio de curvas de aproximação. Os grupos 1, 2 e 3 são significativamente diferentes de acordo com PERMANOVA.....	171
<b>Figura 7.2.</b> Gradientes de variação de cor oxidada (A), cor reduzida (B) e presença de óxidos (C) ao longo da ordenação das amostras, plotados por meio de linhas de aproximação com a ferramenta <i>ordisurf</i> . (D) Frequência de alteração de cor para vermelho, (E) para preto e (F) de depósito de óxidos nas amostras da fração macro. ....	172
<b>Figura 7.3.</b> Mapa de potencialidades minerais mostrando amostras com cor alterada para vermelho e preto, e com depósito de óxidos, de acordo com os grupos mostrados na Fig. 7.1. ....	174
<b>Figura 7.4.</b> Perfil de EDS de exemplares com cor alterada para vermelho ou ocre. (A) Exemplar da amostra Pa_S30 com cor alterada para vermelho. (B-D) Exemplar da amostra M_SGC17 com cor alterada para ocre. (E) Exemplar da amostra P_S26 com cor alterada para ocre. Escalas = 50 µm.....	176
<b>Figura 7.5.</b> Exemplar da amostra M_S24 com extenso depósito de óxido. (A) Perfil de EDS da área com cor alterada para preto. (B) Perfil de EDS de área da concha com cor natural (branca). Escala = 50 µm.....	177
<b>Figura 7.6.</b> Exemplar da amostra M_SC12 (exemplar # 9482) apresentando depósito de óxido. Área 1: (A) perfil de EDS do depósito de óxido e (B) perfil EDS da área adjacente, sem depósito de óxido. Área 2: mesmo exemplar, mostrando perfil de EDS de depósito de óxido preenchendo uma pontuação (C), e perfil de EDS da área externa à pontuação (D). Escalas = 50 µm. ....	178
<b>Figura 7.7.</b> Mapa de elementos (BSE) da área 2 do exemplar # 9482 (veja Fig. 7.6), mostrando abundância relativa de (A) cálcio, (B) silício, (C) ferro e (D) manganês. Escala = 50 µm. ....	179

## Lista de Tabelas

<b>Tabela 2.1.</b> Resumo das principais assinaturas tafonômicas e suas interpretações (adaptado de Parsons e Brett, 1991; Kidwell e Bosence, 1991; Fürsich e Oschmann, 1993; Kidwell et al., 2001; Parsons-Hubbard, 2005).	43
<b>Tabela 3.1.</b> Amostras utilizadas neste trabalho, indicando expedição oceanográfica, navio e data respectiva. As siglas atribuídas às amostras são formadas por letras que se referem a latitude (M: latitudes próximas à da Lagoa Mirim; Pa: latitudes próximas à da Lagoa dos Patos; P: latitudes próximas à de Porto Alegre; e S: latitudes compreendendo amostras na PC de Santa Catarina), sedimento predominante, que foi abreviado segundo seu nome em inglês (S, <i>sand</i> ; M, <i>mud</i> ; G, <i>gravel</i> ; e C, <i>carbonate</i> ) e batimetria. Quando aparece mais de uma letra na segunda parte do nome, esta diz respeito ao segundo tipo de sedimento dominante na amostra. O número que compõe a última parte do nome da amostra corresponde à profundidade. Por exemplo: M_MS100 significa (M) faixa de latitude da Lagoa Mirim; (MS) predominantemente lamosa mas com presença importante de areia; localizada a 100 metros de profundidade.	67
<b>Tabela 3.2.</b> Assinaturas tafonômicas utilizadas para a elaboração do perfil tafonômico das conchas analisadas neste trabalho.	70
<b>Tabela 3.3.</b> Estados de alteração secundária de cor.	72
<b>Tabela 3.4.</b> Assinaturas tafonômicas de origem biológica utilizadas neste estudo (veja exemplos na Fig. 3.3).	74
<b>Tabela 4.1.</b> Amostras utilizadas neste estudo: localização, profundidade (m) e tipo de sedimento (%). Detalhes sobre a nomenclatura são fornecidos no Capítulo 3 (página 64).	84
<b>Tabela Suplementar 4.1.</b> Número total de amostras analisadas para cada assinatura em cada amostra, em micro e macroclastos.	98
<b>Tabela Suplementar 4.2.</b> Proporção média de dano em cada assinatura em cada amostra, em micro e macroclastos.	106
<b>Tabela Suplementar 4.3.</b> Assinaturas com frequências significativamente diferentes entre a fração macro e a fração micro, de acordo com o teste de Mann-Whitney.	116
<b>Tabela 5.1.</b> Localização, sedimentologia, composição das amostras, e respectivos valores de salinidade e temperatura da água. A profundidade está indicada no nome da amostra.	124
<b>Tabela 5.2.</b> Índices de autocorrelação espacial (A) e batimétrica (B) do perfil tafonômico. Classes de distância significativas (que apresentam autocorrelação espacial ou batimétrica, $p < 0.05$ no teste de Mantel, com 1000 permutações) estão indicadas em negrito. * Valores de $p$ corrigidos pelo método de Holm (Holm, 1979), de acordo com Oden e Sokal (1986), Wright (1992) e Legendre e Legendre (1998).	131
<b>Tabela suplementar 5.1.</b> Frequência proporcional de dano de cada assinatura em cada amostra de microclastos da PSB.	141
<b>Tabela 6.1.</b> Localização e sedimentologia das amostras utilizadas neste capítulo. As amostras da PCE apresentam menor amplitude latitudinal/longitudinal que na PSB, por isso todas foram nominadas “NE”. A segunda parte do nome se refere à granulometria (segundo o mesmo critério explicado no capítulo 3, pg. 6). As amostras da PCE também não apresentam grande variação de profundidade. S = areia; M = lama; G = cascalho (em %).	150

<b>Tabela 6.2.</b> Contribuição das assinaturas (SIMPER) para a diferença observada entre as amostras do Ceará e da área Sul, e grau de diferença entre as assinaturas, com base no teste de Mann-Whitney U. ....	153
<b>Tabela 6.3.</b> Variância no perfil tafonômico das 17 amostras de clastos de moluscos da PSB e PCE, medida por meio da relação do matriz de dano tafonômico com a matriz de fatores ambientais (através de RDA e RDA parcial). Os índices de inércia condicional (relativos ao sedimento e à profundidade) são obtidos utilizando RDA parcial, cujos totais são uma fração da inércia canônica. ( <sup>a</sup> ) inércia canônica e a inércia não-canônica são uma fração da inércia total em cada tipo de dano. ....	155
<b>Tabela 7.2.</b> Teste de hipóteses utilizando Mantel, verificando a correlação da frequência de alteração de cor para vermelho e para preto, e depósitos de óxidos, segundo a localização das amostras em possíveis plácemes minerais, em áreas predominantemente arenosas ou em sedimento com coloração predominantemente redutora ou oxidante. Entre parêntesis, correlação de Mantel utilizando Spearman. ....	173

## Lista de Siglas

BNDO – Banco Nacional de Dados Oceanográficos

BSE – Difractometria de elétrons retroespalhados

CAP – Análise canônica de coordenadas principais

CCA – Análise de correspondência canônica

CPRM – Serviço Geológico do Brasil

DFB – Profundidade de soterramento final

DHN – Diretoria de Hidrografia e Navegação

EDS – Espectrografia de difração eletrônica

MEV – Microscopia eletrônica de varredura

NMDS – Escalonamento multidimensional não-métrico

PCE – Plataforma continental do Ceará

PSB – Plataforma sul Brasileira

PW – Água de poro

RDA – Análise de redundância

SWI – Interface sedimento-água

TAZ – Zona tafonomicamente ativa

# Sumário

Prólogo .....	23
CAPÍTULO 1 .....	26
Introdução .....	27
1.1 Tafonomia.....	27
1.2 Problema e objetivos .....	30
Objetivo geral .....	32
Objetivos específicos.....	32
1.3 Área de estudo .....	33
Oceanografia física.....	33
Sedimentologia.....	34
Zoogeografia.....	37
1.4 Concentrações de conchas no sul do Brasil.....	39
CAPÍTULO 2 .....	41
Assinaturas tafonômicas .....	42
2.1 Processos de origem física.....	43
Fragmentação.....	43
Abrasão.....	45
2.2 Processos de origem química .....	46
Dissolução .....	46
Precipitação/imuração .....	48
Alteração de cor.....	49
2.3 Processos de origem biológica .....	49
Bioerosão .....	50
Incrustação.....	54
2.4 Bioturbação.....	55
2.5 Zona tafonomicamente ativa .....	57
2.6 Tafofacies .....	62
CAPÍTULO 3 .....	65
Material e métodos .....	66
3.1 Amostras.....	66
3.2 Análise tafonômica.....	68
3.3 Microscopia eletrônica de varredura (incluindo EDS e BSE).....	74
3.4 Análise estatística .....	75
CAPÍTULO 4 .....	79

Distribuição espacial de perfis tafonômicos de microclastos de moluscos provenientes de <i>remaniés</i> em um mar temperado .....	80
4.1 Introdução .....	80
Área de estudo .....	81
4.2 Material e métodos .....	84
Amostragem .....	84
Análise tafonômica .....	85
Análise estatística .....	85
4.3 Resultados.....	87
4.4 Discussão .....	93
4.5 Dados suplementares .....	98
CAPÍTULO 5 .....	118
Podem fatores ambientais modernos explicar a distribuição espacial de assinaturas tafonômicas em microclastos de moluscos marinhos de <i>remaniés</i> biológicos?.....	119
5.1 Introdução .....	119
Área de estudo .....	122
5.2 Material e métodos .....	124
Perfil tafonômico .....	124
Análise de dados .....	125
5.3 Resultados.....	129
5.4 Discussão .....	134
Autocorrelação espacial e batimétrica no perfil tafonômico .....	135
Assinaturas como reflexo de fatores ambientais .....	136
5.5 Dados Suplementares .....	141
CAPÍTULO 6 .....	145
Fatores ambientais em escala ampla controlam o dano tafonômico em moluscos (bivalves) marinhos? .....	146
6.1 Introdução .....	146
Área de estudo .....	147
6.2 Material e métodos .....	150
Amostragem .....	150
Análise estatística .....	151
6.3 Resultados.....	152
6.4 Discussão .....	159
Perfil tafonômico em ampla escala espacial.....	159
Influência de fatores ambientais .....	160
CAPÍTULO 7 .....	164

Significado tafonômico, sedimentar e paleoambiental da alteração de cor em conchas de moluscos bivalves na PSB .....	165
7.1 Introdução .....	165
Área de estudo .....	166
7.2 Materiais e métodos .....	167
7.3 Resultados.....	170
7.4 Discussão .....	179
Aspectos geoquímicos/Zona Tafonomicamente Ativa.....	180
7.5 Dados suplementares .....	183
CAPÍTULO 8 .....	184
Conclusões.....	185
Referências Bibliográficas.....	188
Apêndice.....	210

## Apresentação

A presente tese é apresentada no formato monográfico. A introdução ao problema e aos objetivos desta tese, assim como uma breve descrição da área de estudo, está apresentada no **Capítulo 1**. No **Capítulo 2** encontra-se uma revisão sobre tafonomia de moluscos marinhos, cujo texto traz um detalhamento da utilização de assinaturas tafonômicas em ambientes marinhos tropicais (os mais estudados). Trata-se de uma atualização, com diversas modificações, do texto já apresentado pelo autor no Exame de Qualificação.

Os resultados e as discussões, explorados sob diversos enfoques, foram apresentados em quatro capítulos independentes (capítulos 4, 5, 6 e 7), porém complementares. Como amostras, amostragem, metodologia de análise tafonômica e aspectos gerais de análise estatística utilizados são, geralmente, comuns aos quatro estudos, são apresentados num único capítulo, o **Capítulo 3**. Porém, detalhamentos quanto ao material e métodos específicos são tratados particularmente nos resultados e na discussão de cada um deles.

O **Capítulo 4** apresenta as diferenças que podem ser encontradas no perfil tafonômico (conjunto de assinaturas tafonômicas) entre as frações de micro (< 4 mm) e macroclastos (> 4 mm) de bivalves, encontrados em depósitos retrabalhados da plataforma continental do sul do Brasil. No **Capítulo 5**, é explorada a relação entre dano tafonômico encontrado nesses microclastos de bivalves e fatores ambientais em escala regional e local. No **Capítulo 6**, são comparados os perfis tafonômicos de conchas de bivalves recentes encontrados nas plataformas continentais do nordeste e do sul do Brasil, e sua relação com fatores ambientais em ampla escala espacial. Um interessante subproduto do objetivo inicial desta tese, i.e., a avaliação da natureza das cores secundárias encontradas em restos de moluscos bivalves, é apresentada no **Capítulo 7**. As conclusões gerais do trabalho são expostas no breve **Capítulo 8**.

Para facilitar a leitura, termos fundamentais para a compreensão do texto, mas pouco comuns em estudos não relacionados à Tafonomia, são fornecidos em um glossário ao final da tese, como apêndice. Diversos termos encontrados na bibliografia tafonômica não possuem padronização completamente estabelecida em língua portuguesa. Por isso, optou-se por adotar a sigla já utilizada em língua inglesa, já que a intenção é publicar todos os dados e informações desta tese em revistas científicas de circulação mundial.



## Prólogo

Os principais processos envolvidos na rota de alteração tafonômica, que destróem a informação biológica contida em restos esqueléticos (muitas vezes seletivamente), determinam enviesamentos na riqueza e na diversidade das assembleias fósseis, podendo agir de maneira diferencial, conforme o tipo de sedimento ou localização geográfica. Ou seja, complexos processos modificam as características de assembleias ou comunidades vivas originais. Porém, é possível resgatar informações das últimas se soubermos associar os danos causados (assinaturas tafonômicas) aos ambientes ou processos que os promoveram.

A resolução temporal das assembleias mortas e fósseis (a amplitude de idade dos indivíduos numa mesma acumulação – *time-averaging*), embora pouco preservada, também pode ser avaliada e considerada, permitindo diminuir os enviesamentos. Aliás, o *time-averaging* é visto como positivo, pois elimina variações de pequena escala (vide Olszewski, 1999). Tais assembleias também podem ser úteis para responder questões ligadas à Biologia da Conservação (e.g., Kowalewski et al., 2000; Cintra-Buenrostro et al., 2005; Erthal et al., 2011). Apenas é necessário considerar que uma acumulação de restos mortos ou fósseis, na maioria dos casos, reflete condições médias; portanto, dificilmente representam ‘instantâneos’ de ambientes ecológicos passados. Este é o maior desafio da paleoecologia.

Isso é ruim? Sim e não. Naturalmente, qualquer perda de informação a respeito de aspectos ecológicos, das relações entre espécies e grupos funcionais, enfim, toda rede de integração da biosfera, é prejudicial, já que os dados que possuímos a esse respeito e as análises neles baseadas são de caráter amostral. A natureza não é medida; é amostrada, inferida, estimada. E se essa compreensão já é parcial com organismos vivos, tanto pior com restos mortos e fósseis acumulados.

Por outro lado, a compreensão de que **há perda de informação** quando se passa da biosfera para a litosfera, por si só, já é uma informação ganha (Thomas, 1986), porque, pelo menos de certo modo, essa perda de informação é **quantificável**, ou passível de estimação, como vários estudos com ênfase em metodologias de coleta e análises algo padronizadas têm

demonstrado. Esse ganho para o conhecimento dos processos tafonômicos, particularmente, e da Paleontologia, em sentido mais amplo, é fundamental, já que muito do registro fóssil (em termos paleoecológicos) foi e, ainda tem sido compreendido assumindo-se analogias e uniformitarismo taxonômico (o que também reflete em termos tafonômicos), principalmente no Paleozoico.

Os danos tafonômicos que (i) modificam assembleias mortas, (ii) introduzem vieses no registro fóssil e (iii) destroem seletivamente espécies ou tipos específicos de restos mortos agem qualitativamente conforme a sedimentologia e localização geográfica. Apesar de bem compreendidos em sua natureza, os dados tafonômicos são ainda tem sido explorados em termos da relação espacial local com o meio ambiente, e não em escalas maiores. Embora existam revisões e meta-análises robustas de perfis tafonômicos, o enfoque ainda é apenas pontual (Parsons e Brett, 1991; Kidwell e Bosence, 1991; Kidwell, 2001; 2002) e com ênfase em assembleias das margens continentais do hemisfério norte. Os regimes de correntes, marés, salinidade e várias outras condições ambientais são muito diferentes, se compararmos o hemisfério norte com o hemisfério sul. Muitos mares e oceanos, embora acessíveis para pesquisa, são pouco conhecidos em termos de actuopaleontologia.

Em micropaleontologia, interpretações paleoambientais têm sido obtidas, na maioria das vezes, por meio de organismos como foraminíferos, ostracodes, radiolários etc. (por exemplo, Carreño et al., 1999). Contudo, a tafonomia de microclastos de moluscos (conchas de moluscos pertencentes a classes de tamanho pequenas, i.e., entre 2 e 4 mm) nunca foi utilizada para interpretações paleoambientais, a despeito da vasta aplicação, uma vez que podem ser recuperados em testemunhos de sondagem. Além disso, micromoluscos têm sido pouco utilizados em estudos tafonômicos, apesar de serem geralmente bastante abundantes em amostras de sedimento marinho superficial (Kowalewski e Hoffmeister, 2003).

É necessário testar hipóteses utilizando áreas geográficas maiores, amplos gradientes ambientais, diferentes latitudes, condições marinhas mais e menos agressivas tafonomicamente, para confirmar (ou não) o que está teorizado em trabalhos de revisão (e.g., Behrensmeier et al., 2000; Smith e Nelson, 2003; Zuschin et al., 2003). O Brasil possui uma margem continental que talvez seja uma das mais apropriadas para se conduzir estudos em escala ampla: é o país cuja costa possui o maior gradiente latitudinal do mundo. E o fato de ser uma margem continental do tipo passiva permitiu o desenvolvimento de uma plataforma continental em geral larga, determinando a existência de outros gradientes importantes, que podem ser fontes de variabilidade em termos tafonômicos (batimetria, por exemplo).

Assim, novas perspectivas podem ser incorporadas no estudo tafonômico de moluscos. Um foco mais amplo dos processos ambientais que podem determinar o tipo de preservação de restos mortos e fósseis poderá trazer novas informações, já que a natureza e a definição das assinaturas tafonômicas, por exemplo, estão relativamente bem exploradas.

# **CAPÍTULO 1**

# Introdução

## 1.1 Tafonomia

Tafonomia é o estudo da perda de informação biológica que ocorre durante a fossilização. Um dos grandes objetivos da tafonomia é determinar o quanto o grau de destruição de restos fósseis depende do ambiente em que os organismos viveram. As informações ambientais obtidas com base no contexto geológico onde são encontrados os fósseis são bastante reveladoras, mas a quantificação mais aproximada possível da relação ambiente – tafonomia só pode ser realizada com assembleias modernas. Até onde se sabe, o dano tafonômico em moluscos de assembleias marinhas superficiais não responde de maneira linear à variação dos principais aspectos sedimentares e oceanográficos (como o tipo de sedimento, salinidade e temperatura da água).

Por isso, é surpreendente que existam pouquíssimos estudos detalhando quantitativamente a relação entre dano tafonômico e fatores ambientais. Por outro lado, para modelar a influência ambiental sobre a destruição de restos biológicos é fundamental utilizar amostras oriundas de escalas amplas (abrangendo uma grande variação latitudinal, batimétrica e biogeográfica; Levin, 1992), para detectar os gradientes ambientais mais amplos, que são aqueles preservados com boa qualidade no registro fóssil (Fürsich e Oschmann, 1993).

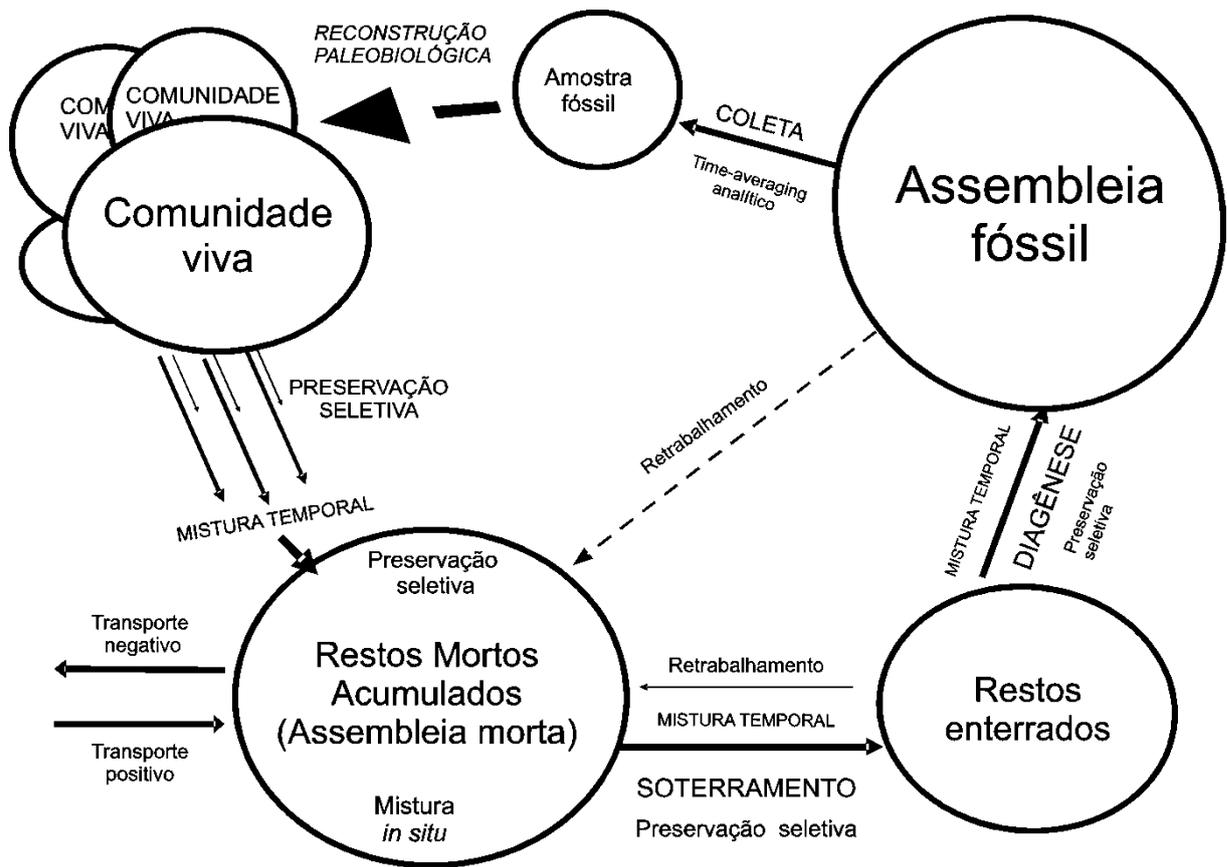
A reconstituição e a modelagem de ambientes e comunidades passadas é o objetivo maior dos estudos paleoecológicos. Essa reconstrução muitas vezes é imprecisa, incompleta ou apenas qualitativa, dada a natureza irregular do registro fóssil. Todavia, enquanto que essa reconstrução de habitats passados com base em informação fóssil é muitas vezes meramente especulativa, a atividade recíproca – a predição da formação de registros fósseis com base em dados atuais – é altamente possível e viável (Allison e Briggs, 1991; Donovan, 1991; Allison e Botjer, 2011).

Enviesamento tafonômico é qualquer processo que leva a uma diferença não-aleatória entre uma condição medida numa acumulação de restos mortos e a mesma condição, se fosse

medida na comunidade original de organismos vivos (Parsons e Brett, 1991). Esses enviesamentos podem ser incorporados em diversos pontos de uma rota que os organismos seguem desde a sua morte até o soterramento final e ulterior amostragem paleontológica (incluindo enviesamentos analíticos, de acordo com Rodrigues et al., 2009) (Fig. 1.1). Uma assembleia pode ser alterada por um processo tafonômico, mas não estar enviesada, se a propriedade ou característica que for medida não tiver mudado entre a comunidade original e a assembleia de restos mortos. Exemplos de enviesamentos podem ser: (i) modificação das abundâncias de táxons causada por mortalidade diferencial; (ii) perda de táxons menores por destruição diferencial de elementos menores; (iii) *time-averaging* (mistura e/ou condensação temporal); (iv) e mesmo a perda de elementos menores durante a coleta (Behrensmeyer et al., 2000; Rothfus, 2004).

Por considerar os restos orgânicos ora vivos sob um ponto de vista sedimentológico, a tafonomia é uma ciência de interface entre a ecologia e a geologia sedimentar. Além disso, a tafonomia é o principal aspecto quantitativo da paleontologia, e, portanto, tem valor fundamental em análises paleoecológicas. É impossível determinar taxas de deterioração de restos esqueléticos sem considerar o modo de vida do organismo que o gerou, assim como não é possível estimar processos de fossilização corretamente sem considerar o ambiente sedimentar onde o resto foi depositado, ou toda história de transporte e deposição (Thomas, 1986; Parsons e Brett, 1991; Behrensmeyer et al., 2000).

A tafonomia trata de aspectos como a determinação de taxas específicas de destruição de restos mortos, a quantificação de enviesamentos envolvidos na conversão de assembleias vivas em assembleias mortas (que são assembleias fósseis em potencial), o estabelecimento de conjuntos de parâmetros tafonômicos que possam ser relacionados com processos ambientais atuais, e a relação entre características tafonômicas com contextos deposicionais particulares. O efeito de todos os fatores que incluem enviesamentos em uma assembleia morta ou fóssil deve ser considerado de modo concertado, para gerar um modelo tafonômico que considere qualquer uma das complexas interações que resultaram na assembleia morta ou fóssil (Brett e Baird, 1986; Kidwell, 2001; Rothfus, 2004).



**Figura 1.1.** Diagrama mostrando as diferentes fases após a morte dos organismos até sua preservação como fósseis, e os processos que podem inserir viesamentos na análise paleobiológica final (modificado de Kidwell e Flessa, 1996).

Apesar de os processos tafonômicos (destrutivos e construtivos) estarem relativamente bem definidos, o fato de fósseis ocorrerem em camadas ou horizontes específicos, e de maneira não-aleatória, ainda é analisado apenas sob o ponto de vista estratigráfico. Estimativas atualísticas demonstram que a formação de camadas extensas (as típicas “*shell beds*” do registro fóssil; Powell et al., 1992) é um evento extremamente raro – assembleias mortas de moluscos, na forma de densas acumulações, tendem a ser preferencialmente destruídas (pelos mais diversos processos tafonômicos pós-morte, principalmente por dissolução) em vez de preservadas na forma de pavimento de conchas. Portanto, ainda é necessário providenciar estimativas do potencial de preservação de acumulações de conchas atuais, nos mais diversos ambientes, de modo que isso possa ser quantitativamente extrapolado para o registro fóssil (Cummins et al., 1986; Behrensmeier et al., 2000).

Processos de destruição de material esquelético podem ser inferidos e quantificados em restos acumulados atuais. Isso significa que, baseando-se no tipo de dano que um esqueleto apresenta, é possível determinar os processos que causaram tal injúria. Um exemplo bem típico é a predação. É possível determinar o organismo predador com base na marca

deixada em ossos ou conchas. Danos causados por dissolução química também costumam apresentar sinais típicos. Portanto, é possível interpretar, com base em informações atualísticas, como foi um ambiente onde um determinado esqueleto foi soterrado no registro geológico, pelo menos de maneira análoga (Brett e Baird, 1986; Parsons e Brett, 1991).

Contudo, a assinatura tafonômica de restos esqueléticos é produzida por uma combinação complexa de condições químicas, físicas e biológicas. Além disso, é necessário que a caracterização tafonômica seja feita utilizando-se tanto conchas inteiras quanto fragmentos, mesmo aqueles taxonomicamente inidentificáveis, pois também são partículas sedimentares em conjunto com a descrição detalhada do ambiente sedimentar (Davies et al., 1989b; Kidwell et al., 2001). Portanto, para predizer o ambiente deposicional baseando-se nas assinaturas tafonômicas, é bastante adequado conhecer a assinatura de ambientes conhecidos (e.g., atuais) e então testar a aplicabilidade das predições em novas amostras (e.g., fósseis). Isso já vem sendo feito de maneira mais ou menos sistemática em plataformas tropicais, e alguns padrões preditos de fato se concretizam (Parsons-Hubbard, 2005).

## **1.2 Problema e objetivos**

Se as assinaturas tafonômicas em restos de moluscos permitem inferir condições sedimentares, é razoável deduzir que outros fatores ambientais (inclusive aspectos oceanográficos), em escala local e em escala ampla, também podem ser interpretados a partir de acumulações naturais e/ou retrabalhadas (*remaniés*) de moluscos. Estudos atualísticos, experimentais, mostram que o dano tafonômico nas conchas de moluscos pode ser altamente variável em uma mesma fácies sedimentar: o perfil tafonômico obtido parece ser mais dependente do local específico do que de fatores de escala mais ampla (Powell et al., 2011a; b). Porém, considerando que fatores locais são governados por fatores ambientais de escala ampla, ainda restam perguntas: (i) existem fatores ambientais (em ampla escala) que determinam o dano tafonômico em moluscos marinhos? (ii) quais são as principais variáveis ambientais que podem influenciar processos tafonômicos em moluscos marinhos? (iii) de que forma o perfil tafonômico pode ‘predizer’ esses fatores?

Nas duas últimas décadas, diversos estudos tafonômicos dedicaram-se a avaliar, quantitativamente, a relação entre injúrias existentes nas conchas de bivalves marinhos e fatores ambientais físicos, químicos e fisiográficos (Cutler e Flessa, 1995; Staff et al., 2002;

Cai et al., 2006; Best et al., 2007; Best, 2008; Tomašových e Zuschin, 2009; Parsons-Hubbard et al., 2011). Aspectos químicos, granulometria do substrato, profundidade e grau de energia da água certamente influenciam as características tafonômicas de assembleias de moluscos, embora não exista exatamente um padrão de variação tafonômica conforme gradientes ambientais. Alguns ambientes apresentam frequências de certos atributos tafonômicos mais relacionadas ao habitat de origem do material conchífero do que ao ambiente deposicional (Fürsich e Flessa, 1987; Davies et al., 1989b). Portanto, mesmo havendo retrabalhamento e/ou transporte, algumas características tafonômicas em conchas serão fiéis ao ambiente original, enquanto que outras podem ser produzidas no ambiente deposicional final. Além disso, como existe muita variação no perfil tafonômico entre subambientes de uma mesma área geográfica, essa variação pode ser bastante útil para a determinação de fácies tafonômicas atuais ou subfósseis, pelo menos em ambientes tropicais (Best e Kidwell, 2000a; Parsons-Hubbard, 2005).

As informações existentes – quase todas baseadas em associações mortas de bivalves do Hemisfério Norte – são geográfica e ambientalmente localizadas ou pontuais (principalmente no Caribe, cujo sedimento de plataforma é basicamente carbonático e/ou siliciclástico rico em ferro; e.g., Best et al., 2007). Ou estão baseadas em meta análises, as quais não cumprem o importante quesito de padronização de coleta e análise de dados (Kidwell e Bosence, 1991; Zuschin et al., 2003; Tomašových e Rothfuss, 2005). Embora exista uma literatura rica em informações quantitativas sobre tafonomia de moluscos marinhos recentes (i.e., perfis tafonômicos de assembleias), não existem trabalhos de comparação de larga escala da relação assinatura tafonômica/fatores ambientais, apesar de os tipos de danos que afetam as conchas serem, atualmente, muito bem descritos (veja Kidwell et al., 2001). A maioria dos trabalhos modernos de enfoque tafonômico em moluscos têm utilizado bivalves, bastante abundantes em sedimento marinho superficial, e facilmente observáveis quanto ao dano tafonômico (Davies et al., 1989b; Best e Kidwell, 2000a; Kidwell et al., 2001).

Em relação a moluscos de águas mais profundas (plataforma externa e talude), são poucos os trabalhos com abordagem tafonômica quantitativa. Além disso, não está claro se a profundidade em si tem efeito significativo no perfil de dano tafonômico, ou quais tipos de dano podem ser determinados pela profundidade (Callender et al., 2002; Staff et al., 2002).

## Objetivo geral

O objetivo, aqui, é avaliar a associação entre assinaturas tafonômicas em conchas de bivalves (especialmente microbivalves) e fatores ambientais em larga escala, como granulometria do substrato, gradientes de profundidade, correntes, salinidade e temperatura, utilizando para isso assembleias mortas procedentes de duas áreas geográficas afastadas e distintas ambientalmente (costas Sul e Nordeste do Brasil). Além disso, também é objetivo desta tese conferir aos bivalves marinhos melhor aplicabilidade em estudos de reconstituições paleoambientais, utilizando assinaturas tafonômicas em microbivalves.

Embora as assinaturas tafonômicas em moluscos marinhos estejam bem descritas, e considerando que o perfil tafonômico pode ser variável dependendo da fração de tamanho utilizada, a bibliografia disponível não apresenta padronizações para moluscos de frações de tamanho pequeno (i.e., microclastos de moluscos). De maneira inédita, portanto, esta tese também visa utilizar moluscos de frações de tamanho menores que 4 mm, que apesar de serem muito abundantes em acumulações superficiais, têm sido descartados em estudos tafonômicos. A utilização de microclastos de moluscos pode ser extremamente útil como *proxy* na análise tafonômica e interpretação paleoambiental de material proveniente de furos de sondagem. Dessa forma, a presente tese pretende conferir aos moluscos bivalves um papel mais importante na reconstituição de (paleo)ambientes, já que o caráter ambientalmente pouco restritivo da maioria das espécies marinhas tem impedido que as taxocenoses (associações vivas), por si só, possam ser usadas com tal propósito.

## Objetivos específicos

1. Aplicar a metodologia de análise tafonômica em microclastos de moluscos (fração < 4 mm), de modo a torná-los uma importante fonte de informações coadjuvante na Micropaleontologia aplicada à interpretação paleoambiental do Cenozoico.
2. Demonstrar as relações entre os diferentes tipos de dano tafonômico estudados com os diferentes fatores ambientais, analisados em escala espacial ampla.
3. Propor uma metodologia padrão para o estudo de assinaturas tafonômicas, com objetivo de utilizá-las de maneira mais confiável em análises paleoambientais, e para permitir comparações mais fidedignas entre diferentes trabalhos de diferentes autores.
4. Determinar a natureza de danos tafonômicos como a alteração de cor em clastos de moluscos de *remaniés* biológicos.

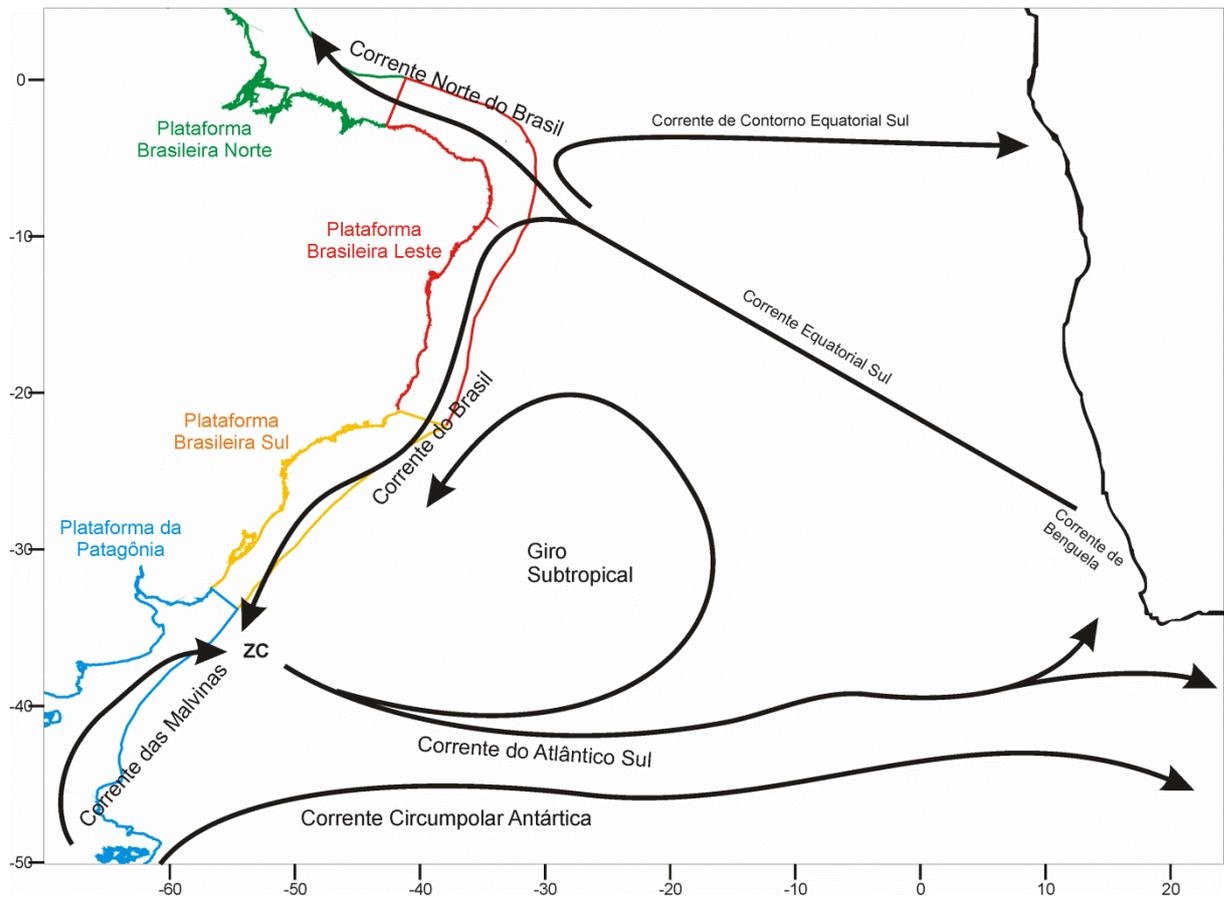
5. Adicionalmente, esse estudo se propõe a apresentar um protocolo de atributos tafonômicos específico para classe de tamanho pequeno (micromoluscos), de modo a validar a utilização de moluscos bivalves como importante fonte de informação em estudos da Micropaleontologia aplicada.

### 1.3 Área de estudo

#### Oceanografia física

A costa brasileira é influenciada por três grandes fluxos superficiais de água, a Corrente Norte do Brasil (**CNB**), a Corrente do Brasil (**CB**) e a Corrente das Malvinas (**CM**) (Fig. 1.2). As duas primeiras são correntes de água quente, originadas pela bifurcação (na altura de 5° S) de uma corrente mais ampla, a Corrente Equatorial Sul (**CES**), que por sua vez é alimentada pela Corrente de Benguela. Todo o litoral norte do Brasil (ao norte do Cabo de São Roque) é margeado pela CNB, mais intensa (até 1,2 m/s), que flui em direção noroeste para o Caribe, com águas bem oxigenadas e bastante salinas (28,8 ‰ a 37 ‰), e com temperatura de 27°C a 28,7°C (Peterson e Strama, 1991; Muehe, 2006). A CB transporta água quente, flui no sentido Norte-Sul (a partir de 10° S), paralela à linha de costa do Brasil, até a latitude aproximada de 35° S.

A Corrente das Malvinas é um braço de água subantártica (fria) originário da Corrente Circumpolar Antártica. A CM flui para o norte margeando a costa sul-americana, e, entre as latitudes 35° S e 40° S, converge com a CB, infletindo para o leste e originando a Corrente do Atlântico Sul (**CAS**). A CM é influenciada pela foz do Rio da Prata, podendo ser sazonalmente deslocada um pouco para o norte. O encontro da Corrente das Malvinas e da Corrente do Brasil é denominado Zona de Convergência (**ZC**) e inclui o litoral do Rio Grande do Sul. As temperaturas na ZC podem variar de 7 a 18° C e a salinidade varia de 33,6 a 36 ‰ (Gordon, 1989). Segundo Pimpão (2004, e referências), esta zona pode ter significativa influência sobre a fauna marinha da região. Em conjunto com a CES, a CB e a CAS contornam o chamado Giro Subtropical, localizado aproximadamente entre 28° S e 42° S, que flui aproximadamente em sentido anti-horário (Silveira et al. 2000).



**Figura 1.2.** Esquema generalizado mostrando o sentido e alcance das correntes de superfície do Atlântico Sul na área de abrangência da costa do Brasil (simplificado e adaptado de Peterson e Stramma, 1991), e principais ecossistemas marinhos (plataformas) (Sherman e Duda, 1999).

Os maiores índices de salinidade ( $> 36 \text{ ‰}$ ) na água da plataforma brasileira são encontrados na CB, que flui a partir de áreas com alta taxa de evaporação. A CM transporta água com salinidade intermediária ( $\sim 34 \text{ ‰}$ ; Braga et al., 2008). Entre Mar del Plata (Argentina) e o estuário externo do Rio da Prata, há uma área relativamente homogênea de salinidade baixa (entre  $33,5$  e  $34 \text{ ‰}$ ). Uma cunha de água com baixa salinidade se estende ao longo da costa deste estuário até Itajaí (SC), constituindo a chamada Pluma do Prata, e um leque de água com a menor salinidade ainda ( $27$  a  $32 \text{ ‰}$ ) é encontrado entre o estuário externo do Prata e Rio Grande, a chamada Pluma dos Patos (Burrage et al., 2008).

## Sedimentologia

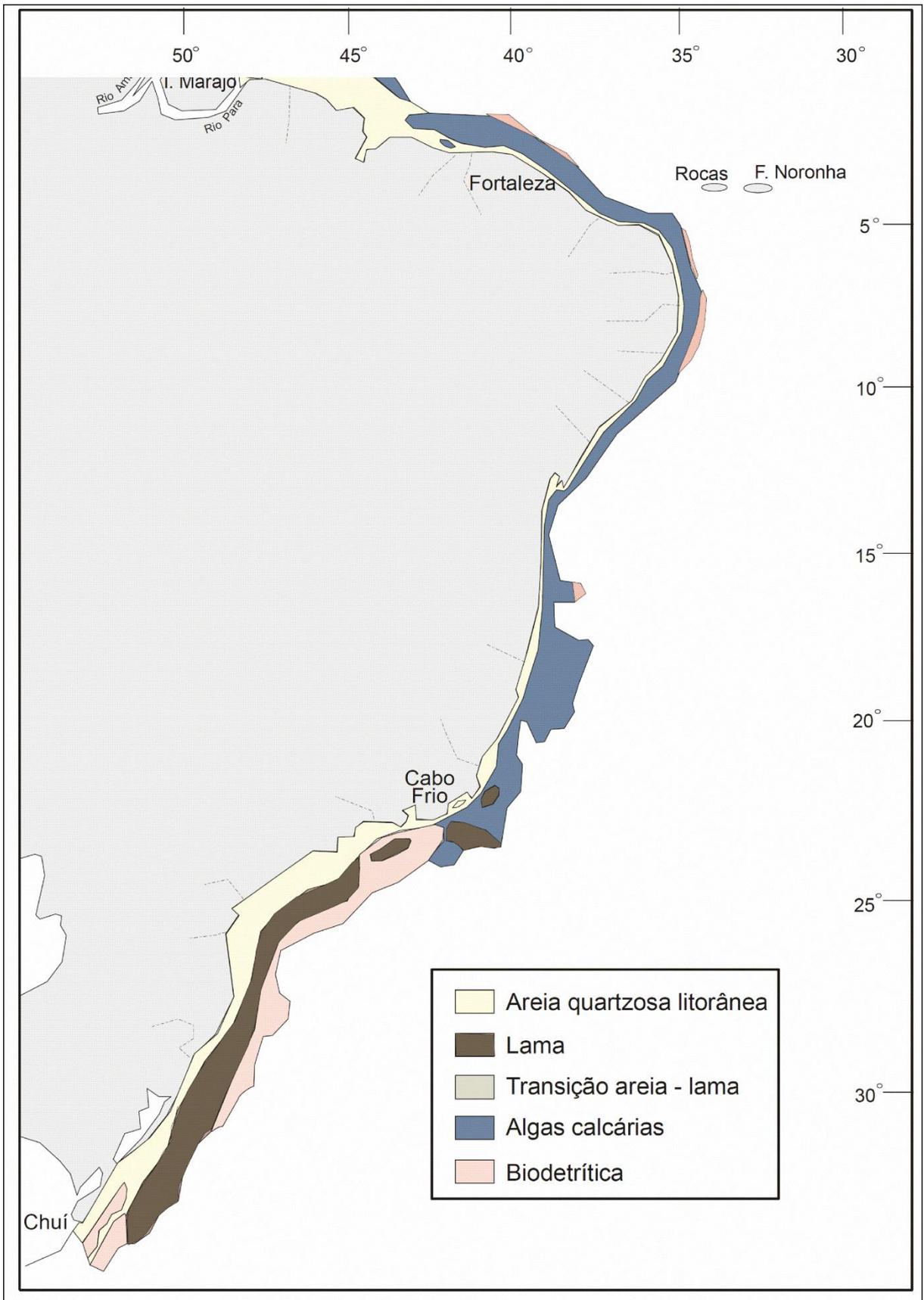
A plataforma brasileira apresenta uma compartimentação natural, em termos de sedimentação, morfologia e estrutura (Villwock, 1994; Coutinho, 1996; Fig. 1.3). A costa do

Nordeste está sujeita ao regime de mesomaré (marés com amplitude de 2 a 4 m), o que tem grande influência na dinâmica costeira. Do Delta do Parnaíba até o Cabo Calcanhar (RN), a plataforma é estreita (aprox. 50 km), reduzindo-se em direção à costa Nordeste. Ocorrem pequenos canais erosivos abandonados na plataforma e vales incisos no talude superior, originados provavelmente em períodos de nível de mar baixo (Muehe, 2006). Também estão presentes, na borda da plataforma, feições deposicionais de origem deltaica, formadas durante o Pleistoceno (Coutinho, 1996).

Na plataforma continental e talude da região Nordeste predomina a deposição de sedimento carbonático biogênico; sedimentos terrígenos são encontrados apenas na plataforma interna. O clima semiárido da região, com pouca drenagem fluvial, favorece a sedimentação carbonática em toda plataforma, inclusive ocorrendo biohermas (formações bioconstruídas, corais) na plataforma externa. Tais bioconstruções são características da plataforma entre Natal (RN) e o sul da Bahia (revisão em Coutinho, 1996).

Entre  $0^{\circ}$  e  $15^{\circ}$ S predominam algas calcárias verdes e algas coralinas ramificadas, e briozoários e foraminíferos bentônicos são localmente abundantes. Há também evidências localizadas da presença de sedimentos oolíticos (sedimentos carbonáticos produzidos em ambiente de alta energia; Coutinho, 1996). As águas da plataforma continental do Nordeste possuem baixa concentração de material em suspensão, assim como pouco transporte de sedimento detrítico do continente para a plataforma, exceto áreas próximas à desembocadura de rios, como o São Francisco. Isso resulta provavelmente da baixa produtividade do Atlântico Equatorial e de pouca produção de sedimentos terrígenos dessas regiões semiáridas. É por causa da quase ausente sedimentação terrígena que o crescimento de algas carbonáticas é favorecido, em toda região Nordeste do Brasil (Barretto e Summerhayes, 1975; Muehe, 2006).

De Cabo Frio (RJ) até o sul de Santa Catarina, a plataforma apresenta largura entre 50 e 230 km, e a sedimentação passa a ser predominantemente terrígena, além de ter havido grande retrabalhamento dos sedimentos durante transgressões e regressões. Além disso, a partir desse setor, e continuando em direção ao sul, a plataforma externa passa a ser constituída por lama de origem terrígena, com algumas manchas de biodetritos (Coutinho, 1996).



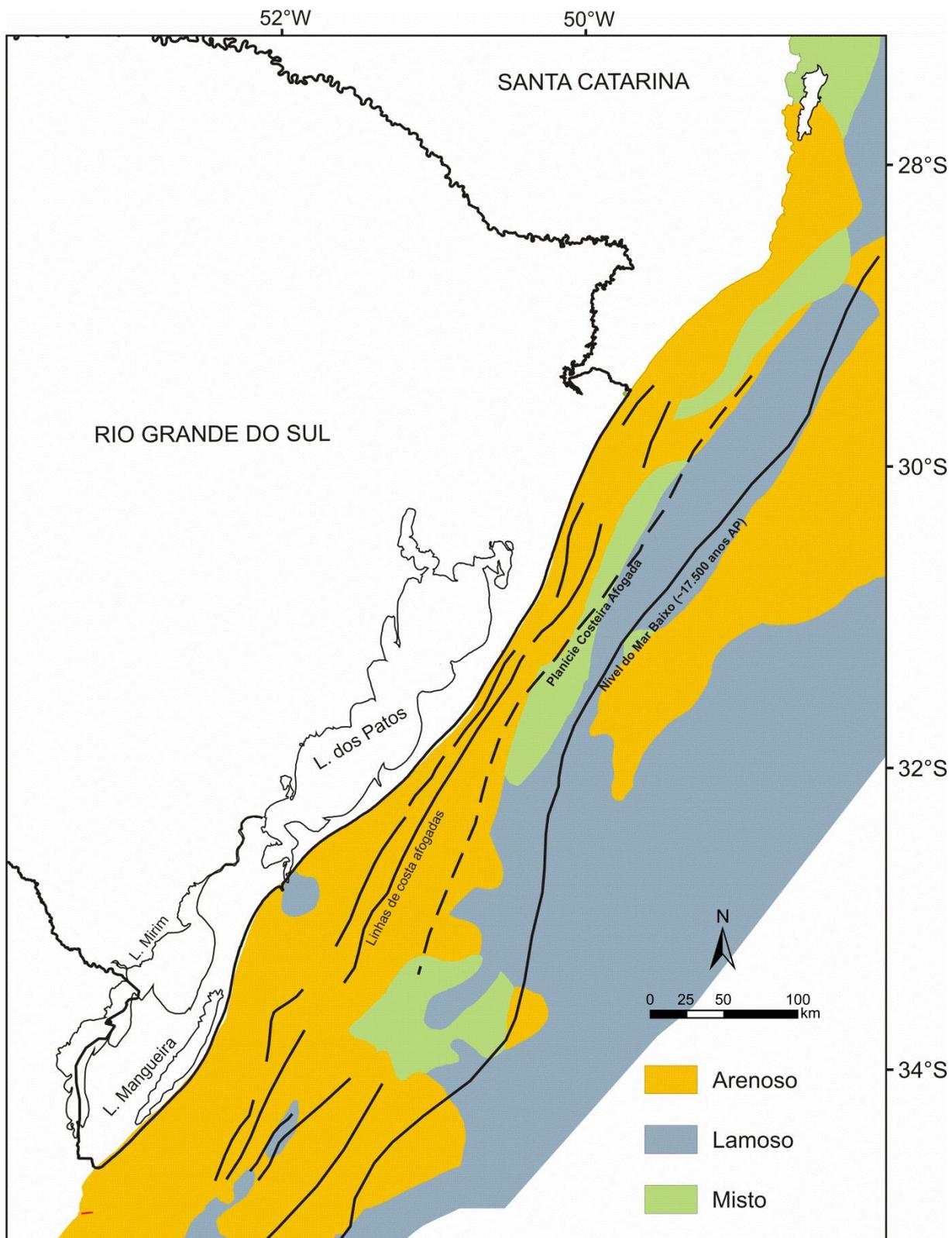
**Figura 1.3.** Mapa simplificado da distribuição das facies sedimentares na área de estudo (retirado de Coutinho, 1996).

A plataforma do Rio Grande do Sul estende-se da linha de costa até a isóbata (média) de -130 m, possuindo bancos e paleocanais, incluindo uma grande feição deposicional sobre o talude, o Cone de Rio Grande, de origem pretérita relacionada à sedimentação do Rio da Prata. A largura da plataforma continental varia em torno de 130 km (Corrêa et al., 1996 2007; Martins et al., 2003). A partir de Mostardas (RS) até Chuí (RS) a plataforma é bastante ampla e apresenta inúmeros bancos arenosos, sendo a porção da plataforma continental do sul do Brasil que é mais retrabalhada morfologicamente. Canais foram identificados ao sul da desembocadura da Lagoa dos Patos e podem ser o resquício de drenagens, como as dos rios Jacuí, Piratini e Camaquã (Abreu e Calliari, 2005; Weschenfelder et al., 2008).

### Zoogeografia

O litoral do Brasil participa de três províncias zoogeográficas (com base em moluscos gastrópodes; Spalding et al., 2007): a Caribenha (ou Tropical, que abrange do Golfo do México até o Rio de Janeiro); a Paulista (que é uma espécie de zona de transição), que vai de Cabo Frio até Rio Grande; e a Patagônica, de Rio Grande para o Sul. A Província Caribenha é composta de águas quentes (entre 18° e 24°C), provenientes da CB, e a Província Patagônica é composta de águas frias, que variam entre 7° e 11° C (revisão em Wiggers, 2003). A Província Paulista possui valores intermediários de temperatura, uma vez que está sob a influência da zona de convergência (Gordon, 1989; Floeter e Soares-Gomes, 1999).

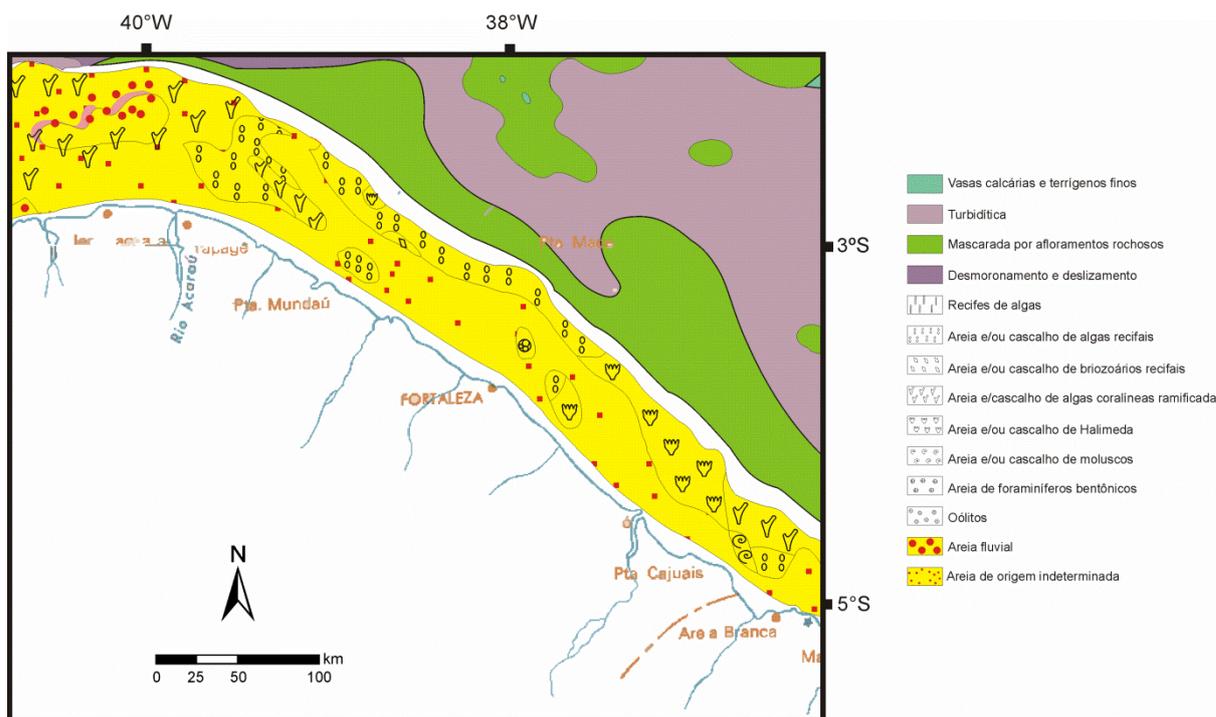
De acordo com Forti-Esteves (1984), a Plataforma Continental Brasileira é dividida em uma província norte, tropical a subtropical (Subprovíncia Brasileira Norte), e uma província temperada a fria, ao sul, a Subprovíncia Brasileira Sul, baseada em micromoluscos bivalves. A separação entre as duas localiza-se aproximadamente na latitude 23° S (na altura de Cabo Frio, RJ), onde também ocorre ressurgência e provavelmente cessa a influência da água fria da CM sobre a fauna (inclusive de foraminíferos; Madeira-Falsetta, 1977).



**Figura 1.4.** Mapa de distribuição dos sedimentos na Plataforma Continental do Rio Grande do Sul e Santa Catarina (modificado de Figueiredo e Madureira, 2004; Kowsmann et al., 1977; Corrêa et al., 1996; Martins et al., 1996) indicando antigas linhas de estabilização de costa.

A plataforma continental brasileira pode ser dividida em Subprovíncia Norte Brasileira e Subprovíncia Sul Brasileira, com base em ostracodes. A primeira estende-se

desde toda plataforma norte até Cabo Frio, e a segunda, de Cabo Frio até a costa da Argentina. Inclusive, há uma zona de transição entre as faunas de águas quentes e de águas temperadas (a Zona de Transição de Coimbra e Ornellas, 1989), compreendendo a área da plataforma entre a foz do Rio Jequitinhonha (aproximadamente 15°S) e Cabo Frio (23°S; revisão em Machado, 2008). Essa zona corresponde aproximadamente a uma transição entre fácies sedimentares predominantemente carbonáticas (ao norte) e outra predominantemente terrígena ao sul (Coutinho, 1996; Machado, 2008).



**Figura 1.5.** Mapa de distribuição dos sedimentos na Plataforma Continental do Ceará (modificado a partir de Zembruski, 1977).

#### 1.4 Concentrações de conchas no sul do Brasil

Na plataforma sul brasileira (PSB) são encontradas feições morfológicas lineares, arenosas, com material biodetrítico associado, composto principalmente de fragmentos e conchas de moluscos, derivadas de ambientes de plataforma continental interna (Corrêa, 1983). Fragmentos de conchas manchados por hidróxido de ferro, assim como concentrações de minerais pesados (Souza, 2008), também são encontrados. Alguns depósitos dessa natureza já foram mapeados, em profundidades de 20-25 m, 32-45 m, 60-70 m, 80-90 m e 120-130 m,

e também podem ser encontrados em praias atuais (Asp, 1999; Calliari et al., 1999; Corrêa et al., 2007).

Essas concentrações no RS, por serem alongadas e associadas com areia típica de praia, levam à interpretação de que sejam indicadores de paleolinhas de costa, formadas em nível de mar mais baixo que o atual (Corrêa, 1983; revisão em Corrêa et al., 2007). Em eventos de transgressão subsequentes, tais depósitos foram retrabalhados e selecionados, resultando em concentrações de conchas com alta densidade (concentrações compostas conforme classificação de Kidwell, 1991), ao longo de níveis pretéritos de estabilização do nível do mar (paleolinhas de costa, Corrêa e Ponzi, 1978; Corrêa, 1983; Calliari *et al.*, 1994; Caruso, 1999; Martins *et al.*, 2003).

Esses são significativamente mais abundantes na porção sul da plataforma do RS, e recebem localmente o nome de bancos ou parcéis. Os principais afloramentos dessa natureza são os bancos do Albardão, do Hermenegildo, Capela, Minuano e o Parcel do Carpinteiro, localizados principalmente ao longo de Albardão, e entre Mostardas e Rio Grande. Esses corpos ocorrem na altura da Lagoa Mangueira e na região de influência do Rio da Prata, distribuídos de maneira alinhada à antigas linhas de costa. Coincidindo com as isóbatas de -60 e -110 metros, na plataforma média e externa, também ocorrem concentrações de cascalho conchífero (Corrêa et al., 1996; Martins et al., 2003). A idade desses afloramentos da plataforma continental do RS é de difícil determinação, uma vez que o material conchífero pode ter sido retrabalhado durante os vários eventos de transgressão/regressão, que ocorreram no Pleistoceno final e Holoceno (Kowsmann e Costa, 1979).

Nesta tese, os bancos de material bioclástico, distribuídos ao longo de toda a plataforma continental do RS, receberão a denominação generalizada de províncias bioclásticas. Os restos de moluscos encontrados nestas províncias podem ser utilizados como “experimentos” para testar a hipótese central deste trabalho, com a vantagem de tais restos biológicos terem sido depositados e retrabalhados de maneira natural, condicionada à evolução da própria plataforma continental. Além disso, a contribuição atual de restos de moluscos na PSB pode ser bastante baixa (Pimpão, 2004), se comparada com o que é observado em águas tropicais, altamente produtivas (Cai et al., 2006; Powell et al., 2011a, b). Como será discutido, assembleias fósseis de moluscos em geral são formadas por material parautóctone (Kidwell, 1986; Kidwell, 1991), ou seja, restos retrabalhados dentro do ambiente original. As províncias bioclásticas aqui referidas podem representar uma exata contraparte para esse tipo de assembleia fóssil.

## **CAPÍTULO 2**

## Assinaturas tafonômicas

A formação de uma assembleia morta é o primeiro passo para a criação de uma assembleia fóssil. Durante essa transição (cadáver para fóssil), muitos elementos biogênicos são perdidos, e o componente esquelético restante é sujeito a uma variedade de processos destrutivos e processos de *time-averaging*. Essa destruição pode ocorrer no sentido estrito, implicando em perda de restos esqueléticos (conchas, por exemplo), ou num sentido mais amplo, que significa perda de algum tipo de informação da assembleia morta original.

Segundo Behrensmeier et al. (2000), em todos ambientes o material esquelético morto está sujeito ao ataque de alguma combinação dos seguintes fatores: (i) oxidação física; (ii) hidrólise; (iii) luz UV (especialmente em ambientes continentais); (iv) microperfuração (*microboring*; por algas, fungos, larvas, etc.); (v) maceração microbiana (da matriz orgânica, tanto em condições aeróbicas quanto anaeróbicas); (vi) dissolução (da fase mineral, incluindo precipitação e recristalização dos minerais).

Assinaturas tafonômicas são o registro de processos que modificam esqueletos mortos, ou seja, danos causados às conchas, ossos etc. As principais assinaturas tafonômicas aqui utilizadas estão resumidas na Tabela 2.1, e serão detalhadas adiante. Por serem facilmente reconhecíveis, as assinaturas tafonômicas são mais facilmente mensuradas em restos de moluscos, que são facilmente preserváveis e coletáveis (Kowalewski e Hofmeister, 2003; Behrensmeier et al., 2005).

Os tipos de dano tafonômico podem ser classificados conforme a natureza dos processos extrínsecos que os originam (de acordo com Smith e Nelson, 2003): (i) processos de origem física: fragmentação e abrasão; (ii) processos de origem química: dissolução, precipitação e descoloração e; (iii) processos de origem biológica: bioerosão e incrustação. Entretanto, uma mesma assinatura tafonômica (fragmentação, por exemplo), pode ser produzida por processos extremamente distintos (e.g., predação e transporte; como será distutido adiante).

**Tabela 2.1.** Resumo das principais assinaturas tafonômicas e suas interpretações (adaptado de Parsons e Brett, 1991; Kidwell e Bosence, 1991; Fürsich e Oschmann, 1993; Kidwell et al., 2001; Parsons-Hubbard, 2005).

Aspecto tafonômico	Descrição/Significado
Abrasão	Indica energia ambiental, mas também pode ser resultado de processos biológicos como bioerosão. É diagnóstica em ambientes de praia.
Arredondamento de margem	Combinação de fragmentação, dissolução, bioerosão e abrasão; dá uma estimativa de tempo após a fragmentação.
Bioerosão	É o resultado de processos corrosivos de organismos epibiontes, principalmente microperfuração (algas, briozoários) e raspagem. Em conchas pode deixar traços característicos da espécie/táxon que o causou (icnofósseis). É um ótimo indicativo do tipo de ambiente.
Cor	Indica estado de oxirredução do sedimento; deposição de minerais tanto alóctones quanto autigênicos.
Dissolução	Nem sempre os esqueletos estão em equilíbrio químico com a água ambiente, então a insaturação da água em CaCO <sub>3</sub> (assim como flutuações no pH, PCO <sub>2</sub> e temperatura) pode levar à dissolução de conchas carbonáticas.
Fragmentação	Produzida principalmente em ambientes de alta energia, mas também pode ser o resultado de processos biogênicos, como predação.
Incrustação	Indica exposição acima da interface sedimento-água. Também é um ótimo indicador de ambientes, pois os táxons incrustantes tendem a ser bem específicos.
Tamanho	Como o resto esquelético morto se comporta como uma partícula sedimentar, a seleção por tamanho indica a presença de fluxos ou correntes.

A bioturbação também é um fenômeno tafonômico importante, mas que pode não deixar um registro específico, dificultando a interpretação (Fürsich, 1978; Cummins et al., 1986; Aller, 1994). Alguns processos e assinaturas tafonômicas, também podem apresentar grande interação. Desta forma, além de complexa, a natureza das assinaturas tafonômicas é de difícil interpretação, como exemplificado a seguir.

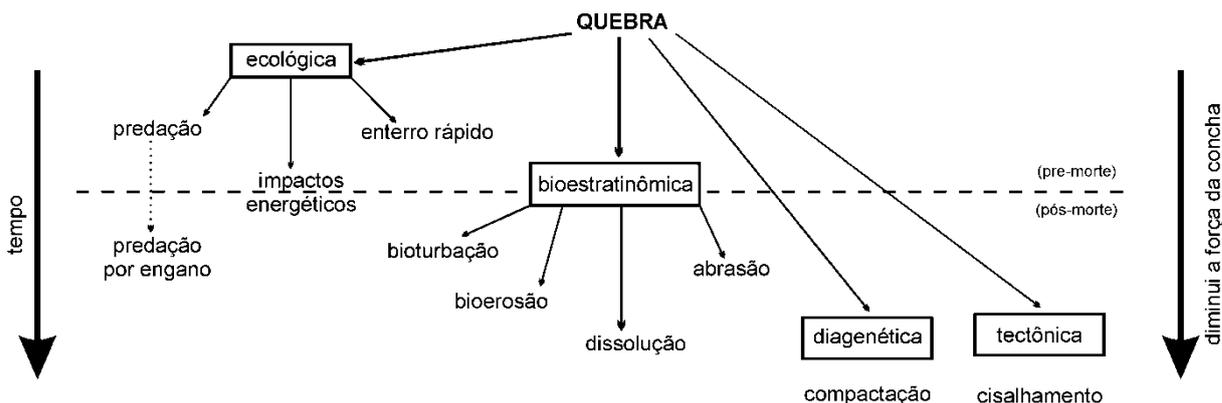
## 2.1 Processos de origem física

### Fragmentação

Fragmento é uma porção de um resto esquelético que possui menos de 90% do seu tamanho e formato originais (Zuschin et al. 2003). Fragmentos de conchas podem permanecer mais tempo expostos aos processos tafonômicos, por isso possuem sensibilidade às assinaturas tafonômicas de modo diferente a de bioclastos inteiros (Davies et al., 1989b).

Embora um fragmento seja de fácil identificação, a origem da fragmentação é de difícil interpretação, pois pode ser resultado de processos ecológicos ou tafonômicos, ou mesmo de uma combinação variada de processos (Fig. 2.1), e por isso de difícil interpretação. Características intrínsecas ao material biogênico, como o tipo de estrutura microcristalina, arranjo arquitetural e conteúdo orgânico da concha em moluscos influenciam fortemente a resistência do resto esquelético de moluscos à fragmentação (Harper, 2000).

A intensidade de fragmentação pode variar muito, em relação ao tipo de ambiente. Em alguns ambientes, a fragmentação pode ser rara, e não ter nenhuma relação com a energia da água ou com a profundidade. Em ambientes com predomínio de ondas e correntes, a fragmentação pode refletir os diferentes regimes hidrodinâmicos. Também pode ser o resultado de eventos de maior magnitude, como furacões, indicando o ambiente deposicional, e não o ambiente de origem (Davies et al., 1989b; Kowalewski et al., 1995; Best e Kidwell, 2000a).



**Figura 2.1.** Esquema generalizado dos fatores que influenciam a fragmentação de conchas em meio marinho (modificado de Zuschin et al., 2003).

De acordo com sua origem, a fragmentação pode ser classificada em pré-morte (ecológica), ou pós-morte (tafonômica). A predação é o principal fator ecológico de fragmentação, e sob essa definição também se encontra a perfuração predatória. Por ser uma condição bastante conspícua em moluscos, e também em diversos outros organismos com partes biomineralizadas, a predação tem grande valor como ferramenta paleoecológica (Kowalewski e Kelley, 2002; Simões et al., 2007).

Os fatores ecológicos de fragmentação incluem predação por durófagos, raspagem por pastadores, perfuração etc. A maior parte dos vestígios de predação permite identificar o

organismo ou grupo de organismos que os originaram, fato este que também tem significativo valor paleoecológico. Por exemplo, a perfuração predatória em bivalves, produzida por gastrópodes muricídeos é diferente daquela produzida por gastrópodes naticídeos. Além disso, há um padrão de variação ambiental na predação: em ambientes marinhos, conchas comumente apresentam predação (com conseqüente fragmentação), enquanto que em ambientes de água doce isso é praticamente irrelevante (Zuschin et al., 2003).

A fragmentação também pode variar de acordo com a espessura da concha de moluscos. Conchas mais espessas, quando fragmentadas, podem indicar um maior retrabalhamento e maior tempo de permanência na TAZ. Conchas espessas podem ainda acumular uma maior quantidade de danos tafonômicos que conchas delgadas, e também tendem a ter maior *time-averaging* (Kidwell et al., 2001; Kotzian e Simões, 2006). Além disso, o modo de vida influencia a incidência de fragmentação. Conchas de espécies de epifauna estão mais suscetíveis à deterioração rápida, e mostram maiores índices de fragmentação do que as da infauna. A escavação profunda protege a endofauna dos predadores quebradores de conchas, enquanto a epifauna também mais está exposta ao impacto de clastos saltatórios. Nesse caso, a fragmentação tem origem em ambiente de alta energia (Best e Kidwell, 2000b; Lockwood e Work, 2006).

## Abrasão

Conchas de moluscos são constituídas por carbonato de cálcio e por uma rede protéica que mantém os cristais inorgânicos coesos, ao mesmo tempo que confere certa elasticidade. Após a morte, as conchas perdem essa rede orgânica por decomposição microbiana etc., deixando os cristais carbonáticos soltos, o que também diminui a resistência à fragmentação (Taylor, 1973; Glover e Kidwell, 1993; Zuschin et al., 2003). A combinação de dissolução com alta energia ambiental acelera o processo de perda dos cristais, e a primeira evidência tafonômica deste fenômeno recebe, genericamente, o nome de abrasão.

Em moluscos marinhos tropicais, de plataformas carbonáticas, a abrasão aumenta de áreas mais restritas, como lagunas, para áreas mais abertas e/ou mais rasas (Parsons-Hubbard, 2005). A taxa de sedimentação correlaciona-se negativamente com a intensidade da abrasão. Em atóis, recifes e lagunas, a abrasão parece independer de características intrínsecas, como espessura da concha, e também é um bom indicador da intensidade de ondas e correntes (Hauser et al., 2008). Embora seja difícil atribuir um grau de durabilidade de acordo com o

táxon ou tamanho do bioclasto, Smith e Nelson (2003) classificam bivalves grandes (por exemplo) como mais duráveis frente à abrasão, e corais delicados e equinóides como mais frágeis e menos duráveis.

À medida que os fragmentos dos restos esqueléticos se tornam cada vez menores, e se tornam suscetíveis ao atrito com o sedimento, o qual arredonda as margens das conchas. Ou seja, a abrasão de fragmentos e o conseqüente arredondamento são bons indicadores de energia ambiental, e são mais frequentes em sedimento mais grosseiro (Parsons-Hubbard, 2005). Conchas mais ornamentadas, com espinhos, costelas, varizes, perdem sua ornamentação devido à abrasão (Powell et al., 2011c). Dessa forma, o grau de abrasão pode ser medido em termos de perda de ornamentação e também do lustre (brilho) original. De acordo com Aguirre e Farinatti (1999), a abrasão pode ser um bom indicativo do tempo que o bioclasto permanece na zona de surfe (i.e., zona com maior agitação da água e do sedimento).

## **2.2 Processos de origem química**

### Dissolução

O desequilíbrio químico entre a concentração de carbonato de cálcio na água do mar e no esqueleto dos organismos marinhos resulta na dissolução do material esquelético. De modo geral, a maior parte da dissolução ocorre próximo à interface sedimento-água, onde a água percolante está insaturada em calcita e aragonita. A desagregação gradual do arranjo cristalino, após a perda da matriz orgânica, produzindo aspecto superficial gredoso, é chamada de maceração. A este processo Alexanderson (1979) atribui importância fundamental como agente de destruição de restos bioclásticos. Além da textura gredosa, vários aspectos visuais como afinamento de margem e pontuações/crateras/furos refletem destruição por dissolução.

O grau de insaturação da água e a espessura zona insaturada podem ser determinados, dentre outras coisas, pela taxa relativa de redução química do ânion sulfato (que aumenta a alcalinidade) e por processos de transporte, como difusão molecular e retrabalhamento biogênico (bioturbação), que funcionam diminuindo a alcalinidade (Aller, 1982; Cai et al., 2006; Best et al., 2007). No meio marinho, as taxas de dissolução variam enormemente,

podendo ultrapassar a taxa de produção de carbonato bioclástico (Aller, 1982; Powell et al., 1992; Davies et al., 1989a). Para a zona tafonomicamente ativa – TAZ – (veja adiante) em regiões com clima temperado, Davies et al. (1989a) estimam uma capacidade de dissolução da ordem de 1000 g CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/ano, quase o dobro da taxa de produção, em sedimentos clásticos tropicais. Contudo, a taxa de destruição dos restos bioclásticos decresce significativamente com a profundidade de soterramento (Cummins et al., 1986).

Fatores relativos à composição química da água do mar e do sedimento de fundo (i.e., substâncias dissolvidas) influenciam a dissolução em conchas carbonáticas, assim como baixo pH e/ou concentração de carbonato de cálcio. A temperatura e a salinidade também podem modular a solubilidade do material carbonático (Alexandersson, 1979; Aller, 1982). Além disso, os diferentes tipos de construção mineralógica e microestrutural das conchas respondem de maneira diferencial ao ataque químico da água insaturada em CaCO<sub>3</sub> (Flessa e Brown, 1983; Glover e Kidwell, 1993; Harper, 2000).

Em regiões temperadas, a dissolução pode não ser muito comum na interface sedimento água, embora ocorra (Cutler e Flessa, 1993). Já em ambientes tropicais com sedimento siliciclástico de origem máfica (portanto, rico em ferro), a preservação parece ser maior (em termos de dissolução de conchas calcárias) do que nas áreas carbonáticas adjacentes. Uma consequência dessa preservação diferencial é um maior *time-averaging* em sedimentos siliciclásticos tropicais (Kidwell et al., 2005; Best et al., 2007).

A dissolução participa de virtualmente todos os outros fenômenos de destruição de conchas, sendo onipresente no meio aquoso. Vários trabalhos já demonstraram taxas de dissolução nos diferentes tipos de organização microarquitetural de moluscos, mas quase sempre em condições de laboratório, embora os ambientes naturais sejam reproduzidos o mais fielmente possível (Alexandersson, 1979; Aller, 1982; Flessa e Brown, 1983; Harper, 2000).

Apenas após a destruição da matriz orgânica por ação microbiana, a dissolução dos cristais carbonáticos se torna importante. Como a organização da matriz orgânica produz padrões diferentes de dissolução em conchas, há um potencial para a introdução de vieses conforme grupos ecológicos e linhagens evolutivas de moluscos, pois esses diferem na microestrutura de suas conchas (Flessa e Brown, 1983; Glover e Kidwell, 1993). A matriz orgânica pode ser consumida por atividade microbiana, o que afrouxa os cristais deixando-os mais suscetíveis ao ataque solvente da água. Mesmo quando a água superficial é supersaturada em carbonato de cálcio, a respiração microbiana da matéria orgânica aumenta os níveis de CO<sub>2</sub>, acidificando a água de poro suficientemente para iniciar a dissolução de

fases carbonáticas menos estáveis, como calcita magnésiana e aragonita (Smith e Nelson, 2003).

A propensão à dissolução também pode variar de acordo com a morfologia da concha. A área interna à linha palial, que durante a vida do molusco está em contato permanente com o tecido do manto, pode sofrer dissolução em vida, já que em situações anaeróbicas o bivalve pode produzir ácidos que acabam por dissolver parte da concha. Essa situação pode ocorrer, por exemplo, em bivalves em ambiente de meso-macromaré, expostos constantemente ao ar (Crenshaw, 1980).

A maioria dos estudos em assembleias mortas marinhas modernas tem focado os 10 ou 20 cm superiores da coluna sedimentar, que é onde ocorre a maior parte da mortalidade e acúmulo de partes duras. Por isso, compreender a taxa de destruição que ocorre no topo da camada sedimentar logo abaixo da lâmina d'água é fundamental, para determinar os viesamentos produzidos por diferentes tipos de modos de vida, composição de concha etc., e por variações no meio ambiente local, e para inferir o potencial de preservação de comunidades vivas ou paleocomunidades a partir do registro fóssil (Cummins et al., 1986; Powell et al., 1992; Best e Kidwell, 2000b).

### Precipitação/imuração

Ao contrário da dissolução, a precipitação resulta na cimentação de restos bioclásticos, geralmente ocorrendo em locais onde a água do mar é supersaturada em carbonato de cálcio. Em águas tropicais, e portanto quentes (onde a sedimentação é predominantemente carbonática), a precipitação inorgânica de carbonato é comum e bem distribuída (Smith e Nelson, 2003). Águas frias tem muito pouca ou nenhuma precipitação inorgânica de carbonato, em parte devido à maior solubilidade do  $\text{CaCO}_3$  em baixas temperaturas (Cutler e Flessa, 1995).

De acordo com revisão de Smith e Nelson (2003), o substrato, hidrologia e presença de compostos orgânicos influencia a cimentação carbonática. A presença de matéria orgânica pode inibir a precipitação mesmo quando a água do mar é altamente supersaturada em carbonato de cálcio (a presença de matéria orgânica favorece a atividade microbiana, que tende a diminuir o pH da água intersticial).

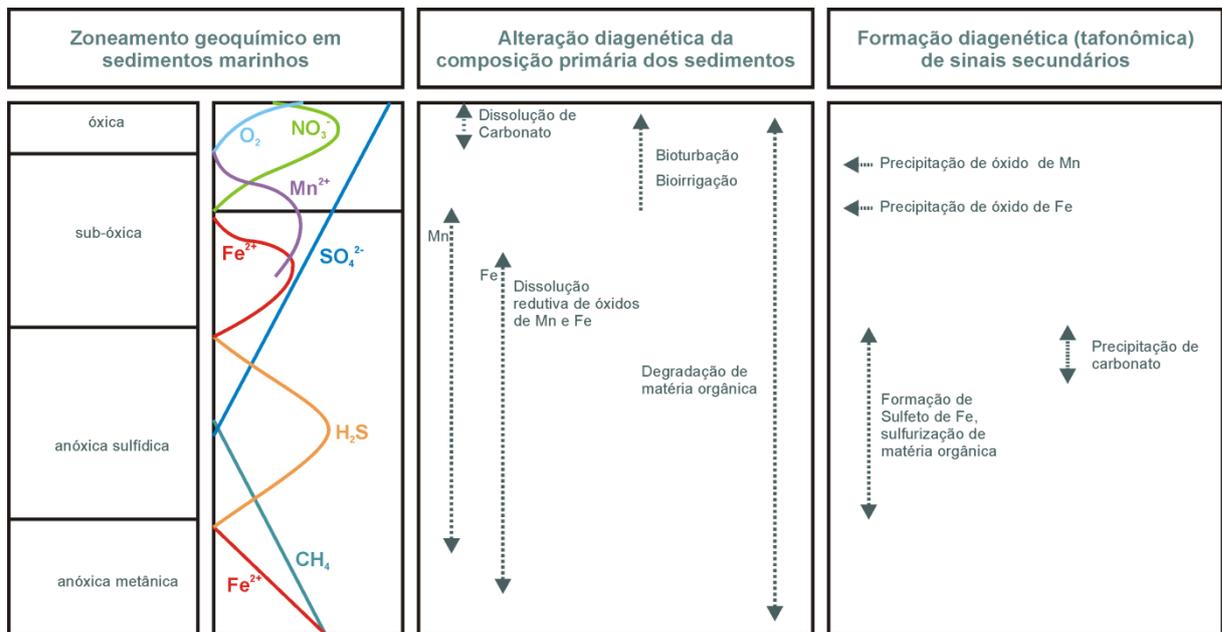
## Alteração de cor

O processo de perda da cor natural da concha, com ou sem posterior aquisição de uma cor secundária, é genericamente chamado de descoloração (Best, 2008). Entretanto, a perda da cor natural pode ser um evento diferente e independente da alteração secundária de cor. A perda da cor natural pode ocorrer devido aos mesmos processos que causam dissolução/abrasão. A produção de cores secundárias num bioclasto, entretanto, está associada essencialmente à precipitação química de óxidos e hidróxidos ricos em ferro (produzindo cores avermelhadas), sulfeto de ferro (produzindo cores cinza e preta) ou filmes de minerais aluminossilicatos (Lecinsky et al., 2002; Best, 2008; Powell et al., 2011a). Certas cores, como a marrom, possuem origem duvidosa, possivelmente relacionada à deposição de biofilmes carbonáticos (Aller, 1982), ou presença de matéria orgânica vegetal (Best, 2008). A cor verde é comumente associada a algas verdes (Parsons-Hubbard, 2005; Best, 2008).

As camadas superficiais do sedimento marinho apresentam um zoneamento químico razoavelmente fixo, com um balanço delicado gerido pela difusão de O<sub>2</sub>, consumo de matéria orgânica e produção de metano, redução e sulfatos e nitratos, além dos gradientes de cátions metálicos, principalmente ferro e manganês (Aller e Yingst, 1985; Canfield et al., 1993; Kristensen, 2000). Portanto, cores secundárias originadas pela precipitação de frações metálicas/inorgânicas podem indicar a permanência dos bioclastos em camadas bem específicas do sedimento marinho superficial (Fig. 2.2).

### **2.3 Processos de origem biológica**

Assim como os processos de destruição química da informação biológica (i.e., dissolução e precipitação), os danos tafonômicos de origem biológica constituem um espectro que varia entre a alteração totalmente destrutiva (bioerosão) e processos totalmente construtivos (incrustação), dentro do qual Smith e Nelson (2003) incluem a bioturbação como mecanismo redistributivo. Por não deixar um registro específico (assinatura) em conchas de moluscos, a bioturbação será tratada em seção separada.



**Figura 2.2.** Série de fatores geoquímicos e diagenéticos iniciais que potencialmente podem alterar a constituição química da água de poro em sedimento marinho e, conseqüentemente, influenciar a taxa de destruição de conchas e esqueletos carbonáticos (adaptado de Kasten et al., 2003).

## Bioerosão

A bioerosão é um processo biológico resultante de complexas interações biogeoquímicas que modificam o material esquelético e superfícies carbonáticas rochosas. É um agente tafonômico importante na maioria dos ambientes marinhos, e, por deixar traços fósseis (icnofósseis) bastante característicos, tem aplicações importantes na paleoecologia. Bioerodidores, tradução livre de *bioeroders*, podem ser algas, fungos, esponjas (principalmente *Cliona*), bivalves, poliquetos, foronídeos, briozoários ctenostomados, gastrópodes e cracas (Young e Nelson, 1988; Edinger, 2003; Taylor e Wilson, 2003; Smith e Nelson, 2003) (Fig. 2.3).

A intensidade e o tipo de bioerosão deixados em restos fósseis podem gerar informação sobre taxas de soterramento, ambientes deposicionais, paleoprodutividade e estilo de preservação, particularmente em recifes de corais. Os traços deixados por organismos biocorrosivos podem ser específicos da espécie causadora e/ou do ambiente onde ocorre, sendo, portanto, uma ferramenta bastante útil para determinação (paleo)ambiental (Taylor e Wilson, 2003; Santos e Mayoral, 2008; Figs. 2.3-4). Além disso, a bioerosão facilita a dissolução por aumentar a área disponível para a ação do último, e por favorecer a degradação

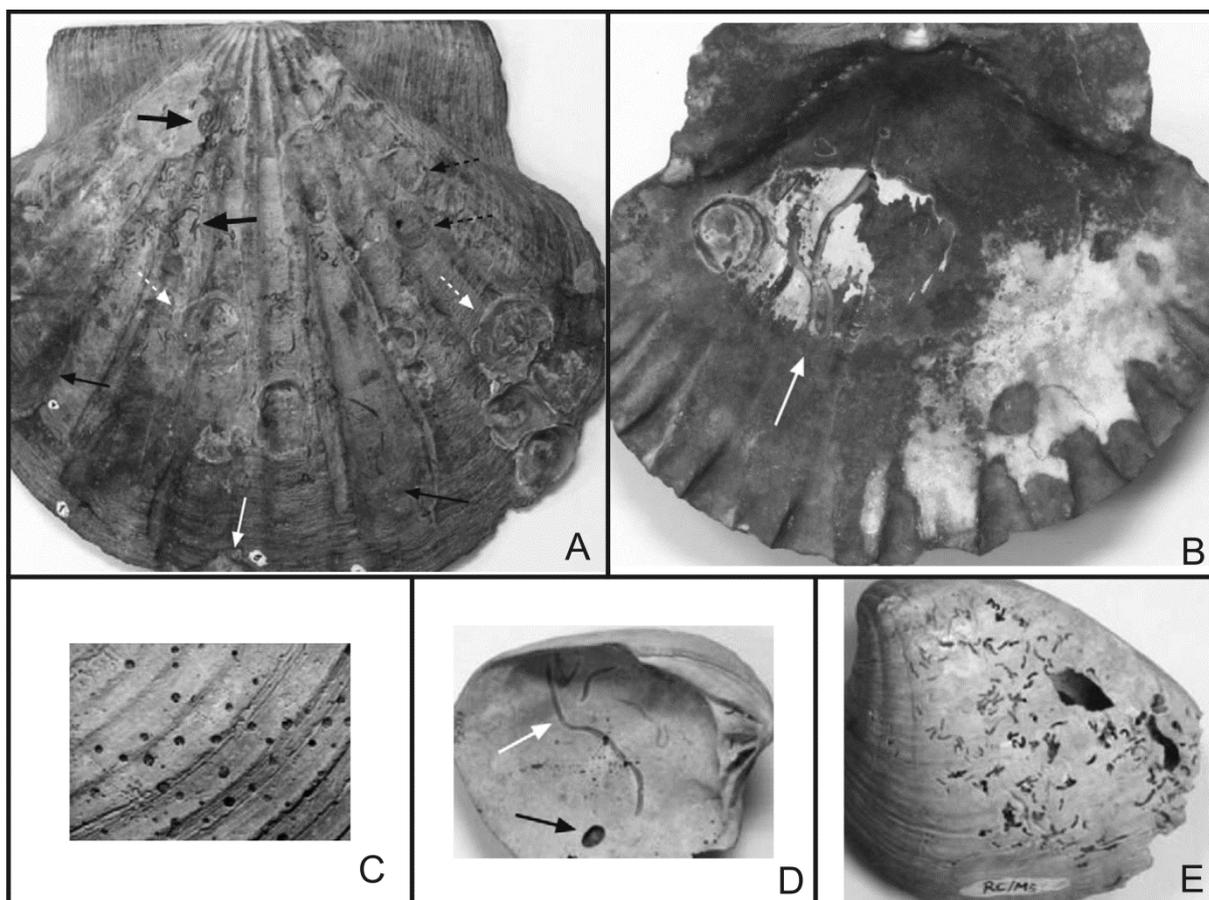
da matriz orgânica, principalmente em águas temperadas (Young e Nelson, 1985; Smith e Nelson, 2003).

As taxas de bioerosão são controladas por quatro fatores, que podem ser inferidos direta ou indiretamente: (i) produtividade biológica primária (planctônica), (ii) taxa de soterramento (taxa de sedimentação), (iii) profundidade da coluna d'água (relacionada à amplitude da zona fótica), e (iv) densidade/arquitetura do substrato, sendo este último fator também é um dos controles da taxa de dissolução química [abiótica] que conchas sofrem em meio marinho (Edinger, 2003; Lecinsky et al., 2002).

A permanência dos substratos bioerodidos na superfície do sedimento acima da interface sedimento-água interfere na intensidade da bioerosão, mas é difícil determinar qualquer linearidade da influência da exposição subaquosa na bioerosão. O retrabalhamento de substratos ora enterrados pode iniciar novos ciclos de bioerosão, assim como o soterramento 'silencia' os bioerodidores (Edinger, 2003; Lecinsky et al., 2002).

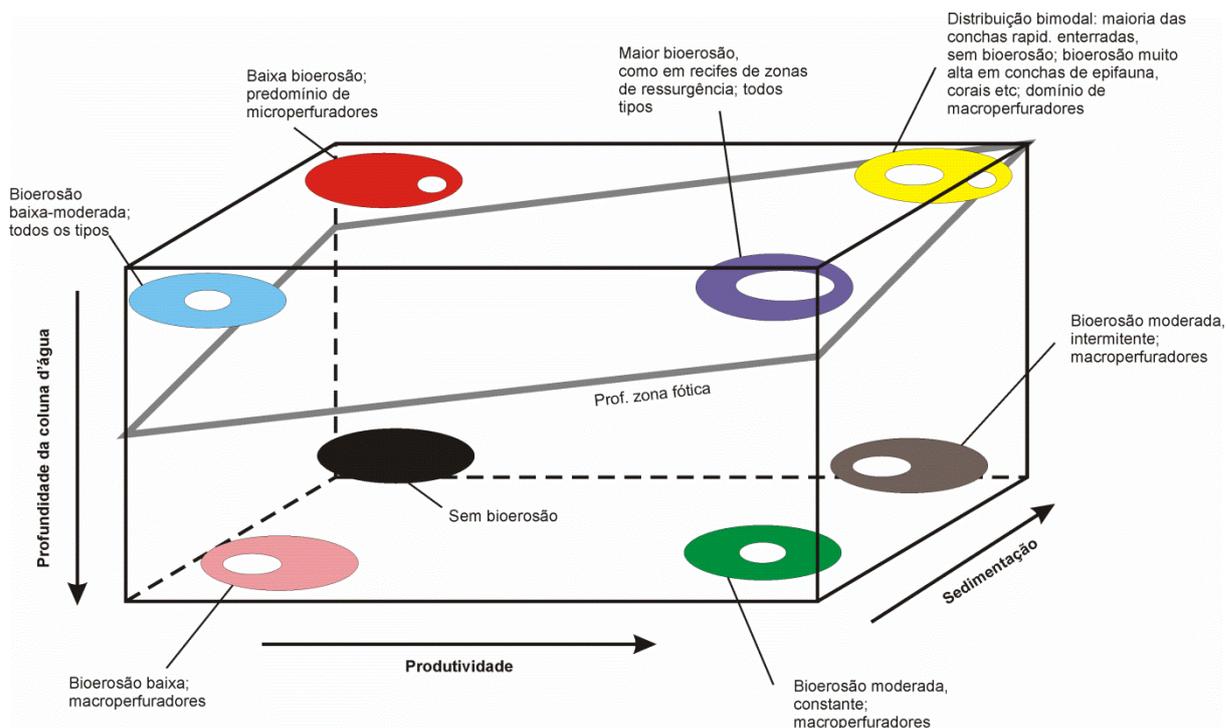
Segundo Edinger (2003), há três tipos principais de organismos bioerodidores: microperfuradores e macroperfuradores internos (ambos constituídos por organismos endobiontes, ou seja, que produzem uma habitação interna no substrato atacado), e raspadores externos (*external raspers* ou *scrapers*).

Microperfuradores são constituídos principalmente por cianobactérias, algas endolíticas filamentosas e fungos. Macroperfuradores não comem o substrato hospedeiro, mas escavam habitações dentro dele, utilizadas para proteção contra predadores. Bivalves, gastrópodes, quítons, cracas, briozoários e vários vermes constituem os organismos macroperfuradores. Taylor e Wilson (2002) apresentam uma nomenclatura resumida, onde organismos incrustantes são chamados, genericamente de epiesqueletobiontes, e organismos bioerodidores, endoesqueletobiontes. Essa nomenclatura pode variar conforme o grau de resolução desejado. Se o organismo incrustante for um animal, será chamado epizoobionte; se for uma planta, epifitobionte; A mesma classificação pode ser usada para organismos que causam bioerosão. Esponjas clionídeas são, por exemplo, endozoobiontes, e assim por diante (Taylor e Wilson, 2002).



**Figura 2.3.** Alguns tipos de bioerosão em conchas de moluscos. i) *Gigantopecten tournali* apresentando bioerosão tipo *Lacrimichnus cacelensis*; ii) *G. tournali* com estágios avançados de bioerosão; iii) *Entobia* isp. na superfície externa de *Circomphalus foliaceolamellosus*; iv) *C. foliaceolamellosus* com bioerosão tipo *Maeandropolydora sulcans*, *Entobia* isp. e *Gastrochaenolites dijugus*; v) *Megacardita jouanneti* com bioerosão tipo *M. sulcans*, *Caulostrepsis taeniola* e *G. dijugus*. Exemplos do Mioceno Superior (Tortoniano), sul de Portugal (fonte: Santos e Mayoral, 2008).

Os macroperfuradores possuem um amplo espectro de materiais carbonáticos (incluindo não apenas conchas, mas rochas em geral) que podem ser biocorroídas quimicamente. Bivalves, poliquetas e outros organismos corroedores podem ter ação principal em regiões temperadas, assim como podem ser comuns em uma variedade de ambientes marinhos, salobros e de água doce. Raspadores externos se alimentam de algas nas camadas superficiais de moluscos, corais e rochas sedimentares, e sua atividade está, portanto, limitada necessariamente à zona fótica (Edinger, 2003; Lecinsky et al., 2002) (Fig. 2.4).



**Figura 2.4.** Intensidade da bioerosão. Os principais controles são profundidade, produtividade e taxa de sedimentação. Taxas de bioerosão aumentam com a produtividade e diminuem com a sedimentação e profundidade (adaptado de Edinger, 2003).

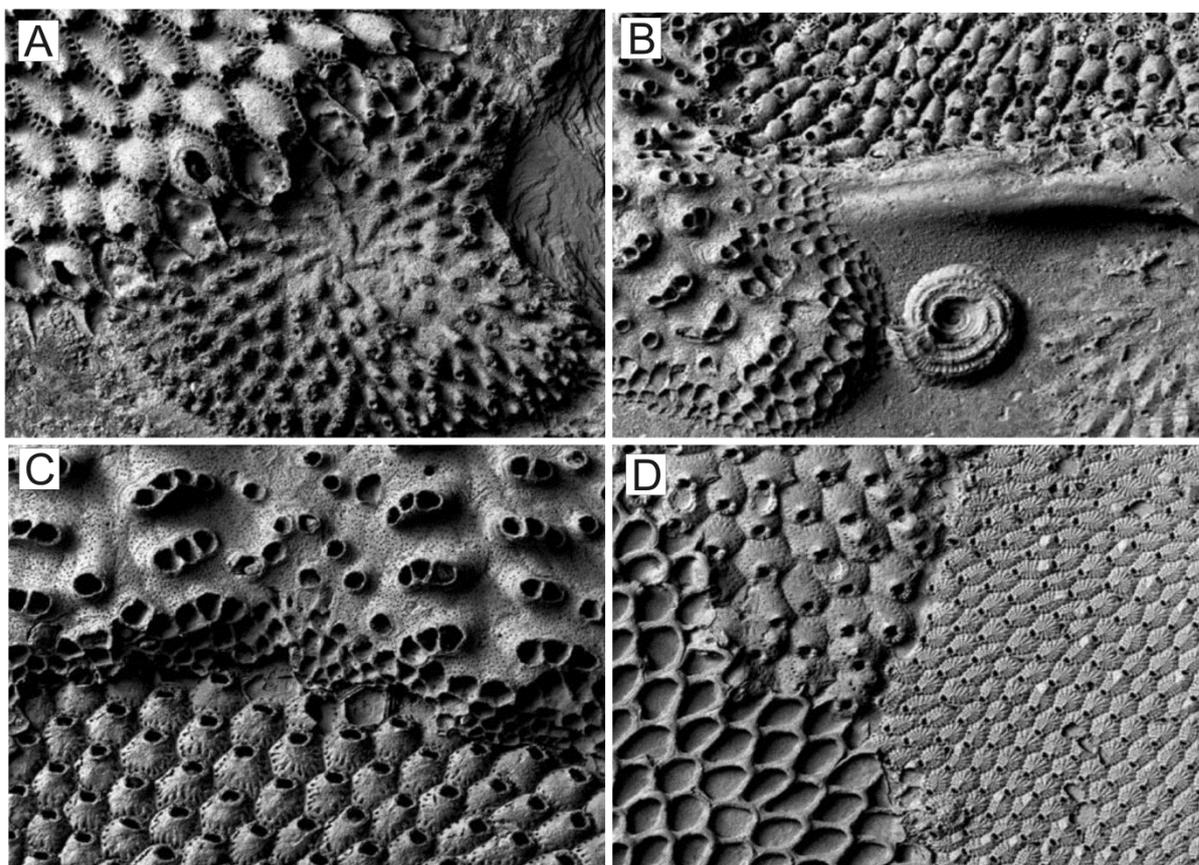
A maioria dos macroperfuradores é filtradora heterótrofa, conseqüentemente, cresce mais rápido que microperfuradores, em água mais produtiva e bioerodem mais material. Pelas mesmas razões, o crescimento de algas endolíticas microperfuradoras sobre as quais bioerodidores externos raspam, também é estimulado por nutrientes. Ou seja, todos tipos de bioerosão são dependentes da produtividade primária marinha e aumentam proporcionalmente com essa (Fig. 2.3).

A bioerosão, e secundariamente a dissolução, podem ser fatores importantes na destruição de conchas no meio marinho moderno. Em alguns ambientes intermarés e sublitorais, organismos microperfuradores podem ser os agentes primários de destruição de conchas. Nesses casos, a importância da bioerosão aumenta com a produtividade (relacionada com a concentração de clorofila, por exemplo), e diminui com a taxa de sedimentação (Fürsich e Flessa, 1987; Cutler e Flessa, 1995; Lecinsky et al., 2002; Zuschin et al., 2003).

## Incrustação

Incrustação é o resultado do estabelecimento de um organismo (epibionte) sobre outro organismo (hospedeiro), sendo um fenômeno comum já que os organismos incrustantes no meio marinho também são produtores de carbonato (Smith e Nelson, 2003). Conchas de moluscos e braquiópodes são os exemplos mais próximos de hospedeiros suscetíveis à incrustação. A maioria das espécies incrustantes é representada por epibiontes suspensívoros ou filtradores, como foraminíferos, briozoários, cracas, moluscos sésseis e vermes (Lecinsky et al., 2002; Taylor e Wilson, 2003) (Fig 2.5).

A incrustação é uma importante fonte de informação paleoecológica que geralmente não é preservada em assembleias fósseis (e.g., interações interespecíficas, abundância, diversidade, estratégias de recrutamento e sucessão ecológica). Algumas algas coralíneas incrustantes podem reduzir a incidência de bioerosão (revisão em Smith e Nelson, 2003).



**Figura 2.5.** Incrustações por briozoários. A) Briozoário *Escharoides* (canto superior esquerdo) crescendo sobre briozoário *Liripora* (aumento 13x); B) Ostra coberta por *Spirorbis* (centro inferior), briozoário quilóstomo *Celleporella* (canto inferior direito), e sobrecrecido por briozoário ciclóstomo *Desmediaperoecia* (canto superior esquerdo) (aumento 13x); C) *Desmediaperoecia* (acima) crescendo sobre briozoário quilóstomo (aumento 18x); D) *Aplousina* (canto inferior esquerdo) iniciando crescimento sobre *Escharina* (centro, em cima) e *Puellina* (direita) (aumento 5x) (fonte: Taylor e Wilson (2003)).

Muita perda de informação também pode ocorrer quanto aos incrustantes. Em comunidades modernas, até 85% da área coberta originalmente pode ser perdida, assim como até 60% da riqueza de espécies. Um aspecto ecológico importante disso é que formas sucessoras posteriores podem apagar o registro de colonizadores prévios. Por outro lado, espécies incrustantes primárias tendem a ter esqueletos mineralizados, e espécies secundárias não, o que envia o registro fóssil em direção ao primeiro grupo (Taylor e Wilson, 2003). Em bivalves vivos, por exemplo, podem ser encontradas esponjas e vermes aglutinantes, que possuem baixo potencial de preservação. Contudo, conchas de assembleias mortas locais podem apresentar incrustações de vermes serpulídeos e de briozoários, que possuem bom potencial de preservação (Lecinsky, 1993).

Em ambientes recifais proximais (no Mar de Java), a intensidade e o tipo de incrustação correlacionam-se muito com a produtividade. O biovolume dos incrustantes é maior que em recifes mesotróficos, e a bioerosão tende a ser maior também (Lecinsky et al., 2002). Esse fato sugere que a intensidade de bioerosão e incrustação em conchas pode servir como um indicador relativo de produtividade no registro fóssil.

A presença de camadas de conchas requer que as conchas (quando fossilizadas) tenham sofrido bioerosão muito baixa. Embora não existam quantificações sobre as taxas de destruição de conchas por bioerosão, a perda de material conchífero deve ser grande em todos ambientes. Embora as conchas possam ganhar peso com incrustação, em ambientes com alta produtividade a bioerosão pode ser tão intensa a ponto de destruir completamente os restos esqueléticos (Edinger, 2003; Lecinsky et al., 2002).

## **2.4 Bioturbação**

À medida que os organismos de infauna (vermes, equinodermos, crustáceos e moluscos) se movimentam e/ou se alimentam, produzem tubos que transportam fluidos e sedimento. O rearranjo do sedimento superficial por esse movimento é chamado de bioturbação (Aller, 1980). A bioturbação é um processo inicial ubíquo no sedimento marinho, ocorre predominantemente em sedimento inconsolidado, independentemente da granulometria, e não é relacionado à produção de carbonato (Smith e Nelson, 2003). Em geral, a bioturbação não adiciona nem subtrai sedimento, apenas homogeniza e destrói as

estruturas sedimentares primárias. Certos organismos depositívoros podem produzir tubos de até 30 cm dentro de sedimentos marinhos superficiais, particularmente em sedimento fino (Aller e Yingst, 1985).

A bioturbação afeta o grau de exposição dos bioclastos na interface sedimento-água (SWI, do inglês *Sediment Water-Interface*) e aos processos diagenéticos que ocorrem logo abaixo dessa zona, com implicações geoquímicas importantes, incluindo o aprofundamento da zona oxidante e a permeabilidade e porosidade do sedimento, porque é criado um mosaico tridimensional de interfaces óxicas/anóxicas no sedimento (Kristensen, 2000; Smith e Nelson, 2003). A distribuição vertical e a concentração da água de poro (PW, do inglês *porewater*) são influenciadas pela presença, tipo, espaçamento e tamanho dos tubos produzidos pela bioturbação, já que os organismos bioturbadores afetam o transporte de solutos, taxas de reação e a distribuição de microorganismos no sedimento superficial (Aller e Yingst, 1985; Aller, 1994).

Um importante processo causador de fragmentação é a bioturbação, muito embora não produza evidências diretas. Além disso, bivalves de infauna profunda podem ter suas conchas fragmentadas durante a exumação/inumação (processo de escavamento/soterramento), devido à carga de sedimento. Sedimentos mais grossos também podem favorecer a fragmentação de conchas de bivalves infaunais (Parsons e Brett, 1991; Zuschin et al., 2003).

A preservação de conchas pode ser melhor em regiões onde o distúrbio físico por tempestades e ação de correntes inibe o desenvolvimento de bioturbação, agregando conchas em camadas distintas protegidas da dissolução. Esse distúrbio físico não pode ser severo a ponto de destruir o carbonato por abrasão (Aller, 1982). Contudo, o retrabalhamento de partículas biogênicas promove a oxidação da fase sólida do ânion sulfeto, que por sua vez aumenta a acidez devido à liberação de ácido sulfúrico (Cai et al., 2006). A acidez da água pode ser aumentada em áreas com alta taxa de produção de CO<sub>2</sub> por organismos heterótrofos. Isso é particularmente importante em estuários e desembocaduras de rios, onde também há uma menor atividade fotossintética que remova esse CO<sub>2</sub> da água (Marshall et al., 2008). Além disso, uma complexa série de condições e reações químicas (Fig. 2.2), com a participação de matéria orgânica dissolvida, redução de íons metálicos como Mn<sup>4+</sup> Fe<sup>3+</sup> e oxirredução de sulfatos, favorece o aumento ou a diminuição do pH da água na ou logo acima da interface sedimento-água (Lovley e Phillips, 1986; Kasten et al., 2003; Cai et al., 2006).

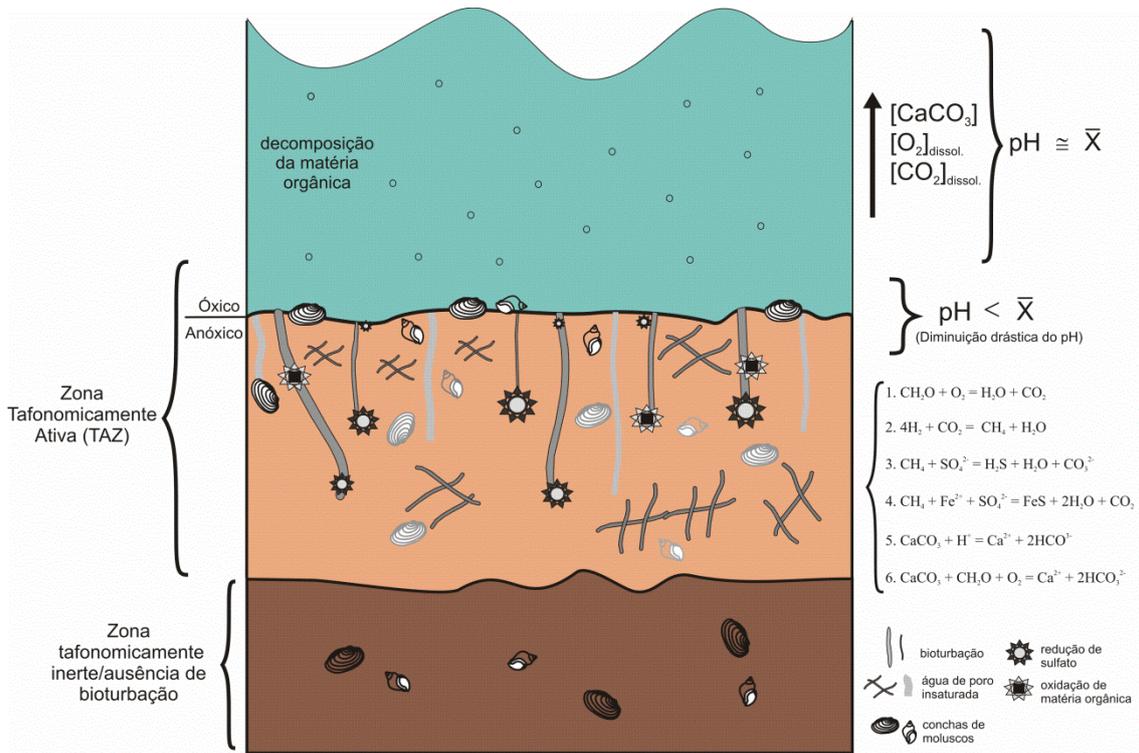
Algumas faunas endolíticas são claramente associadas à profundidade. Cianobactérias são dominantes em zona entremaré, algas verdes e vermelhas são comuns em profundidades variando entre 2 e 30 m, e fungos são dominantes em profundidades na faixa entre 100 e 300

m de ambientes carbonáticos (Radtke e Golubic, 2005; referências em Smith e Nelson, 2003). A mistura do sedimento (por bioerosão, retrabalhamento, transporte, etc.) pode episodicamente soterrar e re-expor conchas na SWI, de modo que tanto a bioerosão quanto a incrustação podem ser de natureza episódica. Além disso, incrustação não ocorre abaixo da SWI, enquanto que bioerosão por cianobactérias pode ocorrer até 160 cm abaixo desta interface (Smith e Nelson, 2003). Tanto os agentes incrustantes quanto bioerodidores aparentemente são muito bem sucedidos em águas ricas em nutrientes (Lecinsky et al., 2002; Santos e Mayoral, 2008; Smith e Nelson, 2003). A bioturbação é muito mais significativa em locais onde a sedimentação é baixa, já que a alta sedimentação pode obliterar o efeito da bioturbação.

## **2.5 Zona tafonomicamente ativa**

No intervalo físico abaixo da interface sedimento-água e muitas vezes nessa interface, ocorrem os processos tafonômicos de ganho (e.g., incrustação) e perda de material esquelético. Esse intervalo dinâmico, tafonomicamente, pode ser chamado de Zona Tafonomicamente Ativa (TAZ, do inglês *Taphonomically Active Zone*; Olszewski, 1999). Em plataformas temperadas, a TAZ é um lugar bastante agressivo. Os primeiros poucos centímetros (as vezes dezenas de centímetros) hospedam processos químicos, físicos e biológicos, que alteram os bioclastos carbonáticos (Smith e Nelson, 2003). Os processos mais ativos são predominantemente destrutivos, e cada um deles é seletivo, agindo diferentemente conforme o tipo de resto bioclástico.

Conforme Cai et al. (2006), existe uma zona muito restrita (na escala de milímetros) de subsaturação em carbonato logo abaixo da SWI, onde também ocorre a penetração de O<sub>2</sub> (Kristensen, 2000). Além dos processos de destruição em si, na SWI ocorre grande parte do retrabalhamento, que é principalmente biogênico. Adicionalmente, o tempo que os restos biogênicos permanecem nessa zona é importante para determinar o grau de *time-averaging* a que esses indivíduos e a assembleia como um todo estarão sujeitos (Fig. 2.6). As conchas podem deixar a TAZ por destruição completa ou por soterramento permanente (Cummins et al., 1986; Davies et al., 1989a; Cutler e Flessa, 1995; Meldahl et al., 1997; Olszewski, 1999).



**Figura 2.6.** Resumo esquemático da Zona Tafonomicamente Ativa (adaptado de Cherns et al., 2011 e Ritter e Erthal, 2011).

O soterramento final ocorre quando a taxa de sedimentação é muito alta, o que desloca a TAZ para cima na coluna sedimentar, ou por retrabalhamento físico ou biogênico (bioturbação). O intervalo de sedimento tafonomicamente inerte – quando não há mais processos de destruição de material esquelético – é chamado de Profundidade de Soterramento Final (DFB, do inglês *depth of final burial*).

Possivelmente, as acumulações de conchas atuais e fósseis são o resultado do depósito de assembleias mortas durante microeventos (de tempestade, morte massiva, etc.), e que posteriormente foram alteradas por bioturbação. Todavia, a bioturbação pode ter um papel duplo: promover a preservação ao soterrar conchas, protegendo-as da dissolução na superfície do sedimento ou na SWI, e favorecem a dissolução, ao mudar a química da água intersticial do sedimento (PW; Aller, 1982; Cummins et al., 1986; Davies et al., 1989a, b).

O soterramento não evita a destruição do material esquelético, apenas o atrasa. Enquanto a dissolução, por exemplo, pode ser mais intensa logo acima da SWI, o retrabalhamento pode expor conchas soterradas parcialmente a repetidos ciclos de exposição à água insaturada. Além disso, organismos bioturbadores podem mudar a química da água intersticial no sedimento raso, e causar dissolução lenta ao longo do tempo. Portanto, a destruição tafonômica é lenta do ponto de vista de tempo geológico, apenas abaixo da zona de bioturbação que (Aller, 1982).

A destruição de conchas pode ser muito intensa e rápida após a morte do indivíduo. Cummins et al. (1986) mostram que muitos componentes do *input* inicial de conchas em assembleias mortas (que são potencialmente soterráveis) estão pobremente preservados. Adicionalmente, conchas soterradas previamente (durante eventos rápidos, como tempestades) podem ser exumadas e ficar expostas à dissolução antes do soterramento final por taxas de sedimentação de longo prazo (Aller, 1982; Davies et al., 1989a).

A bioturbação pode intensificar a dissolução dentro da TAZ por reoxigenar uma coluna de sedimento superficial inicialmente anóxica e redutora (condição essa que favorece a preservação de conchas carbonáticas) (Figs. 2.2, 2.6). A oxigenação do sedimento durante o retrabalhamento também estimula a respiração aeróbica com produção local de ácido carbônico, levando a uma maior dissolução de bioclastos carbonáticos (Aller, 1982; Cai et al., 2006). Entretanto, quanto mais oxigenada (rasa) for a água superficial, menor é a penetração do oxigênio no sedimento (Kristensen, 2000).

As variações na quantidade de conchas abaixo dos primeiros ~ 10 cm da coluna sedimentar podem ser atribuídas à variações reais na taxa de adição de conchas, que provavelmente são variações na produtividade da comunidade original. Em estudo de Meldahl et al. (1997) quase todos atributos biológicos (e.g., riqueza, abundância) demonstram algum tipo de dependência da profundidade em escala temporal grande e pequena.

A instauração da água de poro é importante para a preservação de conchas carbonáticas, porque a dissolução é uma das razões mais importantes para a destruição e perda de carbonato, já que a dissolução deixa as conchas mais suscetíveis para abrasão física e fragmentação (Cai et al., 2006; Hu et al., 2011). Partículas grandes, como conchas de bivalves adultos, podem sobreviver longo tempo antes da preservação abaixo da TAZ. Estudos atualísticos reconhecem que restos esqueléticos grandes são passíveis de serem preservados pelo menos como restos identificáveis (Cummins et al., 1986; Flessa e Kowalewski, 1994; Meldahl et al., 1997).

Contudo, não há relação sistemática entre a idade das conchas e sua condição tafonômica (grau tafonômico) em nenhum ambiente, provavelmente devido à complexa e aleatória natureza de inumação/exumação na TAZ. Em alguns casos, porém, a variação de idade tende a ser maior quanto maior for a alteração tafonômica. Conchas altamente alteradas tendem a ter maior amplitude de idade, enquanto conchas menos alteradas são em sua maioria jovens (Fürsich e Flessa, 1987; Flessa e Kowalewski, 1994).

Na TAZ, o *time-averaging* ocorre por meio de uma adição constante de conchas, embora a remoção de bioclastos ocorra aleatoriamente, principalmente por meio de dois

mecanismos importantes: (i) conchas são removidas (perdidas) aleatoriamente por dissolução, e isso ocorre de maneira altamente variável ao longo dos ambientes deposicionais. Além disso, localmente pode haver influência da proveniência dos sedimentos. Areias siliciclásticas de origem máfica (ricas em ferro) tendem a favorecer a preservação por diminuir a dissolução na TAZ; enquanto que águas frias favorecem a dissolução simplesmente devido à insaturação em carbonato de cálcio da água do mar (Alexandersson, 1979; Best et al., 2007); (ii) conchas são removidas da TAZ toda vez que são soterradas adiante, entrando na DFB.

Além disso, muito provavelmente o soterramento final não ocorre constantemente, e talvez nem sempre seja definitivo. Bioclastos que teoricamente já estariam na DFB podem ser remobilizados em eventos de maior magnitude (tempestades). Nesse sentido, o *time-averaging* considerado isoladamente não é um indicador confiável nem de idade, nem da taxa real de adição de conchas à DFB (Davies et al., 1989b).

A taxa de degradação pode cair sensivelmente com a profundidade. Indivíduos que morrem em profundidade (organismos de infauna, por exemplo), ou os que são rapidamente enterrados, possuem uma chance elevada de preservação. Embora existam processos que possam desfavorecer conchas soterradas rapidamente, uma vez que os restos deixem a superfície, sua taxa de degradação certamente diminui. O soterramento raso, e a subsequente exumação, podem ser causados por retrabalhamento biogênico, processos de tempestade, migração de *ripples* de ondas e correntes, migração de canais ou alguma combinação desses processos (Cummins et al., 1986; Davies et al., 1989a, b; Meldahl e Flessa, 1990).

Conforme Alexandersson (1979), um processo significativo para perda de conchas carbonáticas na TAZ é a maceração (desintegração de conchas em seus elementos estruturais macroscópicos), a qual tem efeitos paleontológicos óbvios. Primeiro, um grande número de fósseis calcários potenciais é perdido pelo sedimento – conchas e esqueletos são transformados em lama carbonática. Em ambientes de alta latitude, a maceração pode ser muito mais eficiente na destruição de conchas que microperfuradores. Segundo, a maceração gera uma classe especial de carbonatos de tamanho fino, consistindo de elementos esqueléticos estruturais, geralmente de origem desconhecida ao final do processo.

De acordo com Alexandersson (1979) e Cutler e Flessa (1995), os ambientes marinhos de baixas e altas latitudes podem funcionar como dois extremos de uma série diagenética de carbonato de cálcio na água do mar. A dissolução de conchas carbonáticas é muito mais intensa em altas latitudes, e a bioerosão pode ser equivalente. Por outro lado, a precipitação associada às incrustações por algas é mais intensa em baixa latitude. Essa diferença no destino

do carbonato biogênico entre altas e baixas latitudes deve ser considerada, portanto, quando a composição e a diversidade de espécies forem avaliadas em diferentes latitudes.

Considerando apenas as taxas inferidas de produção de carbonato de cálcio (em ambiente marinho clástico, normalmente, alcança no máximo  $500\text{g/m}^2/\text{ano}$ ) e as taxas globais de dissolução de carbonato de cálcio (inferidas em aproximadamente  $1000\text{g/m}^2/\text{ano}$ ), é possível perceber que há um grande desbalanço. Isso leva à rápida dissolução de todo carbonato biogênico produzido na, ou logo abaixo, da interface sedimento-água (Cummins et al., 1986).

Para haver a preservação de bioclastos carbonáticos (e.g., conchas carbonáticas de moluscos, foraminíferos, ostracodes), qualquer carbonato biogênico produzido deve ser rápida e eficientemente soterrado. Devido à bioerosão mais intensa e à dissolução intersticial maior, uma menor proporção de conchas carbonáticas pode ser soterrada permanentemente em fácies carbonáticas tropicais, se comparadas às fácies siliciclásticas tropicais, nas quais a bioerosão é negligível) (Davies et al., 1989b; Kidwell et al., 2005).

A fração inorgânica (mineral) de conchas carbonáticas pode ser pouco reativa durante os primeiros estágios de soterramento. Como os cristais carbonáticos de calcita e/ou aragonita só ficam disponíveis para a dissolução depois que a matriz orgânica foi destruída, há uma janela de tempo onde a concha pode ser protegida da destruição. Então, quanto menor a taxa de destruição microbiana do conteúdo orgânico da concha, maior essa janela, o que pode favorecer a sobrevivência da concha na camada superficial de sedimento (Cummins et al., 1986; Davies et al., 1989a; Glover e Kidwell, 1993).

A acidez do sedimento superficial pode ser aumentada pela ação de organismos bioturbadores, cujos tubos produzidos no sedimento são irrigados com água percolante, que possui pH diminuído em relação à água acima do sedimento. Isso resulta na dissolução de carbonato. Além disso, eventos de tempestade podem produzir intensidades de retrabalhamento maiores que a bioturbação, de modo a mobilizar grandes quantidades de sedimento (Aller, 1982; Davies et al., 1989a).

Resumindo, a TAZ funciona como uma espécie de janela entre a assembleia morta e a potencial assembleia fóssil. Os principais viesamentos do registro fóssil, como a preservação seletiva de determinados táxons (particularmente aqueles com partes mineralizadas), são introduzidos durante a passagem do organismo através desse intervalo destruidor de informação. Mais que isso, a TAZ é todo o conjunto de processos de alteração da informação de comunidades biológicas, e não está restrita, espacialmente, a uma determinada faixa de sedimento ou meio aquoso.

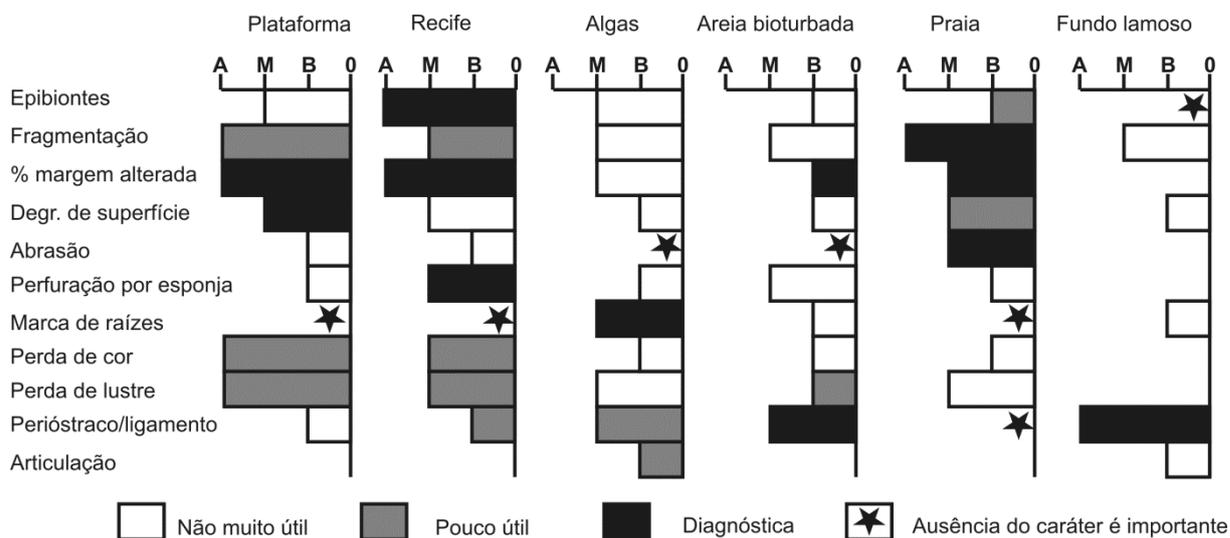
## 2.6 Tafofacies

Os diversos processos de destruição de conchas até aqui explorados agem, na maioria dos casos, eliminando uma parcela significativa da assembleia morta original. O primeiro e mais básico enviesamento (perda de informação) é introduzido, portanto, na riqueza e diversidade da assembleia resultante. Esses elementos esqueléticos podem ser perdidos por dissolução, fragmentação, bioerosão, abrasão e processos de *time-averaging*.

Espécies que não possuem partes mineralizadas dificilmente formam uma assembleia fóssil. Evidentemente, nem todos os organismos potencialmente preserváveis são preservados, e vários estudos têm sido realizados no sentido de determinar o impacto da perda tafonômica durante a formação de uma assembleia morta (Flessa e Brown, 1983; Fürsich e Flessa, 1987; Powell et al., 1992; Harper, 2000; Kidwell et al., 2005).

Assembleias mortas (assim como fósseis) podem ser agrupadas conforme características tafonômicas – assinaturas tafonômicas. Associações de condições tafonômicas podem ser reconhecidas dentro de seqüências sedimentares, por que há uma correlação entre a intensidade de danos tafonômicos e condições ambientais particulares (Fig. 2.7). O agrupamento de indivíduos ou assembleias dentro de um contexto deposicional (uma camada, uma formação geológica, etc.) com base em atributos tafonômicos é chamado de tafofácies (Speyer e Brett, 1986, 1991; Parsons e Brett, 1991).

A análise de tafofácies é baseada em dois tipos de dados substancialmente diferentes: (i) características tafonômicas das conchas propriamente (registros dos processos tafonômicos – assinaturas tafonômicas); e (ii) características tafonômicas das relações entre as conchas, e suas relações com o ambiente, como orientação, frequência de tamanhos, grau de empacotamento e tipo de acumulação. O mérito da análise de tafofácies está justamente no fato de atributos tafonômicos serem o resultado de processos ambientais específicos (Davies et al., 1989a).



**Figura 2.7.** Influência de ambientes marinhos típicos na intensidade de alteração tafonômica (A = alto grau, M = médio grau, B = baixo grau, 0 = sem alteração) em moluscos (adaptado de Parsons-Hubbard, 2005).

Isso permite que, com base em assinaturas tafonômicas em assembleias mortas atuais, seja possível inferir processos ou condições ambientais pretéritas, a partir da assinatura tafonômica de assembleias fósseis. Processos tafonômicos de fundo compreendem todos os estágios de preservação que operam ao longo de grandes períodos de tempo. A taxa de soterramento, energia do ambiente e a bioturbação são os principais processos que medeiam a intensidade do dano tafonômico de longo prazo (Speyer e Brett, 1991; Best e Kidwell, 2000a; Parsons-Hubbard, 2005; Lockwood e Work, 2006; Best et al., 2007).

Para descrever e comparar tafofácies, é necessária uma caracterização tafonômica incluindo fragmentos, mesmo os inidentificáveis, assim como conchas inteiras, e a delimitação de intervalos do testemunho em classes sedimentares descritas quantitativamente. Fragmentos também são de interesse duplo em análise de tafofácies, porque (i) a fragmentação é um aspecto tafonômico *per se*, e que pode variar dependendo do ambiente; e (ii) os fragmentos podem conter outras assinaturas tafonômicas ambientalmente sensíveis (abrasão, incrustação). As taxas de destruição tafonômica são geralmente altas e cada fragmento pode conter diferentes informações tafonômicas (diferentes assinaturas), sendo de extrema utilidade em análise de tafofácies atuais e fósseis. Além disso, já que o perfil tafonômico pode ser diferente entre exemplares inteiros, fragmentos identificáveis e fragmentos inidentificáveis, essa distinção, quando da análise tafonômica, pode ser extremamente útil (Davies et al., 1989a; Kidwell et al., 2001; Zuschin et al., 2003; Parsons-Hubbard, 2005).

Os contrastes tafonômicos entre ambientes e entre fácies sedimentares – diferenças estas que formam a base para as tafofácies – existem porque cada ambiente, teoricamente,

possui uma rota tafonômica distinta (Fig. 2.6). Por exemplo, conchas em ambiente de baixa energia, como regiões de inter-maré superior e sub-maré podem seguir uma via dominada por incrustação/bioerosão; enquanto que conchas em ambiente de alta energia (inter-maré inferior e sub-maré rasa) seguem por uma via dominada por abrasão. Também por essa razão, assinaturas tafonômicas compostas (conjunto de várias assinaturas tafonômicas) são mais sensíveis ao ambiente que somente a composição taxonômica (Meldahl e Flessa, 1990; Parsons-Hubbard, 2005).

As características tafonômicas das conchas podem representar uma medida do tempo que as conchas permaneceram na, ou perto da, superfície do sedimento, no habitat original, ou durante a transição para o ambiente final de deposição (ou seja, pode ser uma estimativa do tempo de permanência na TAZ) (Speyer e Brett, 1986, 1991; Davies et al., 1989a). Porém, não há uma relação estabelecida entre atributos tafonômicos e a resolução temporal das assembleias mortas ou fósseis.

Segundo Yesares-Garcia e Aguirre (2004) e Parsons-Hubbard (2005), a utilização de técnicas de estatística multivariada, como análise de agrupamentos, ordenamento, e análise de componentes principais, são bastante apropriadas para a delimitação de tafofácies. É necessário o uso de muitos fatores tafonômicos (a análise deve incluir diversas condições ou estados tafonômicos). Além disso, por meio de estatística multivariada é possível demonstrar que as tafofácies são agrupamentos naturais, e não artefatos metodológicos.

## **CAPÍTULO 3**

## Material e métodos

### 3.1 Amostras

As amostras analisadas foram obtidas durante as expedições oceanográficas Geomar VI, VII, XIII, XIV, XVIII, XXI e XXII, Geocosta –NE II, e REVIZEE Sul. As amostragens foram realizadas através de busca-fundo tipo Van Veen, exceto na expedição REVIZEE Sul, quando foi utilizado amostrador tipo Box-Corer. A data das coletas, assim como os navios que realizaram cada expedição estão na Tabela 3.1.

Ao todo, 54 amostras contendo tanto macroclastos quanto microclastos de bivalves foram utilizadas. Dados de localização geográfica, profundidade, granulometria e composição estavam disponíveis nos registros de tombamento das amostras. Algumas informações de sedimentologia e dados oceanográficos como salinidade, temperatura e velocidade da corrente foram disponibilizados pela Base Nacional de Dados Oceanográficos (BNDO), órgão do Departamento de Hidrografia e Navegação (DHN), da Marinha do Brasil. O material estudado encontra-se depositado no Laboratório de Microfósseis Calcários, do Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Porto Alegre).

**Tabela 3.1.** Amostras utilizadas neste trabalho, indicando expedição oceanográfica, navio e data respectiva. As siglas atribuídas às amostras são formadas por letras que se referem a latitude (M: latitudes próximas à da Lagoa Mirim; Pa: latitudes próximas à da Lagoa dos Patos; P: latitudes próximas à de Porto Alegre; e S: latitudes compreendendo amostras na PC de Santa Catarina), sedimento predominante, que foi abreviado segundo seu nome em inglês (S, *sand*; M, *mud*; G, *gravel*; e C, *carbonate*) e batimetria. Quando aparece mais de uma letra na segunda parte do nome, esta diz respeito ao segundo tipo de sedimento dominante na amostra. O número que compõe a última parte do nome da amostra corresponde à profundidade. Por exemplo: M\_MS100 significa (M) faixa de latitude da Lagoa Mirim; (MS) predominantemente lamosa mas com presença importante de areia; localizada a 100 metros de profundidade.

Amostra	Expedição	Data	Navio
P_S38	Geomar XXII	Abril/1984	NOc. Almirante Câmara
P_S26	Geomar XXII		
Pa_SSi24	Geomar VI		
Pa_S60	Geomar VI		
Pa_X186	Geomar VI		
Pa_SG135	Geomar VI		
Pa_MS25	Geomar VI		
M_MS100	Revizee Score Sul	1999	NOc. Atlântico Sul
Pa_SSi100	Revizee Score Sul		
P_S505	Revizee Score Sul		
P_S414	Revizee Score Sul		
P_SSi242	Revizee Score Sul		
M_S24	Geomar VII	Agosto- Outubro/1975	NOc. Almirante Câmara
M_CSG21	Geomar VII		
M_SMG61	Geomar VII		
M_SG17	Geomar VII		
M_SGC24	Geomar VII		
M_SG19	Geomar VII		
M_SC12	Geomar VII		
Pa_S60	Geomar VII		
M_MS41	Geomar XIV	Março-Maio/1980	NOc. Almirante Câmara
M_SGC19	Geomar XIV		
M_S20	Geomar XIV		
M_SG24	Geomar XIV		
M_SG91	Geomar XIV		
P_SSiC220	Geomar XIII	Novembro- Dezembro/1979	
P_S201	Geomar XIII		
P_MSC126	Geomar XIII		
P_SSi150	Geomar XIII		
P_SM200	Geomar XIII		
P_SG150	Geomar XIII		
S_SGM154	Geomar XIV	Março-Maio/1980	NOc. Almirante Câmara
S_S20	Geomar XIV		
S_SG130	Geomar XIV		
S_SM150	Geomar XIV		
S_SSi150	Geomar XIV		
S_SM153	Geomar XIV		
P_S149	Geomar XIV		

**Tabela 3.1.** (cont.)

NE-3	Geocosta II	
NE-S1d	Geocosta II	
NE-S1c	Geocosta II	
NE-S1b	Geocosta II	
NE-S1	Geocosta II	
NE-SG1	Geocosta II	
NE-SG2-C	Geomar XVIII	
NE-SG2	Geomar XVIII	
NE-S3	Geomar XVIII	
NE-GS3b	Geomar XVIII	
NE-S2	Geomar XXI	Novembro- Dezembro/1983
NE-GS1-C	Geomar XVIII	Outubro- Dezembro/1981
NE-GS2-C	Geomar XVIII	
NE-GS3-C	Geomar XVIII	
NE-GS1b-C	Geomar XVIII	

### 3.2 Análise tafonômica

Cada assinatura tafonômica é o conjunto de danos cuja origem é única e exclusiva, muitas vezes apenas reconhecida como presente (condição alterada) ou ausente (condição natural, sem dano). Algumas assinaturas apresentam graus ou estados de dano, ou seja, o dano varia de acordo com intensidades que podem ser mensuradas de modo ordinal (veja Brandt, 1989). Por exemplo, a assinatura tafonômica **fragmentação** pode apresentar diversos estados de dano: (i) até 30% da concha perdida; (ii) entre 30 e 60% da concha perdida; e (iii) mais de 60% da concha perdida. As assinaturas aqui utilizadas foram selecionadas a partir de uma análise prévia de algumas amostras representativas. Muitos danos tafonômicos podem se sobrepor em termos de sua natureza. Aspectos superficiais como textura gredosa, pontuações, crateras, furos e afinamento de margem, segundo Flessa e Brown (1983), podem todos significar dissolução química.

O protocolo tafonômico utilizado foi baseado em ampla bibliografia disponível sobre assinaturas em moluscos marinhos (Tabela 3.2) (Davies et al., 1989b; Parsons e Brett, 1991; Kidwell e Bosence, 1991; Fürsich e Oschmann, 1993; Best e Kidwell, 2000a; Lecinsky et al., 2002; Taylor e Wilson, 2002; Parsons-Hubbard, 2005; Lockwood e Work, 2006; Best, 2008; Hauser et al., 2008; Tomašových e Zuschin, 2009; Powell et al., 2011b). A definição e

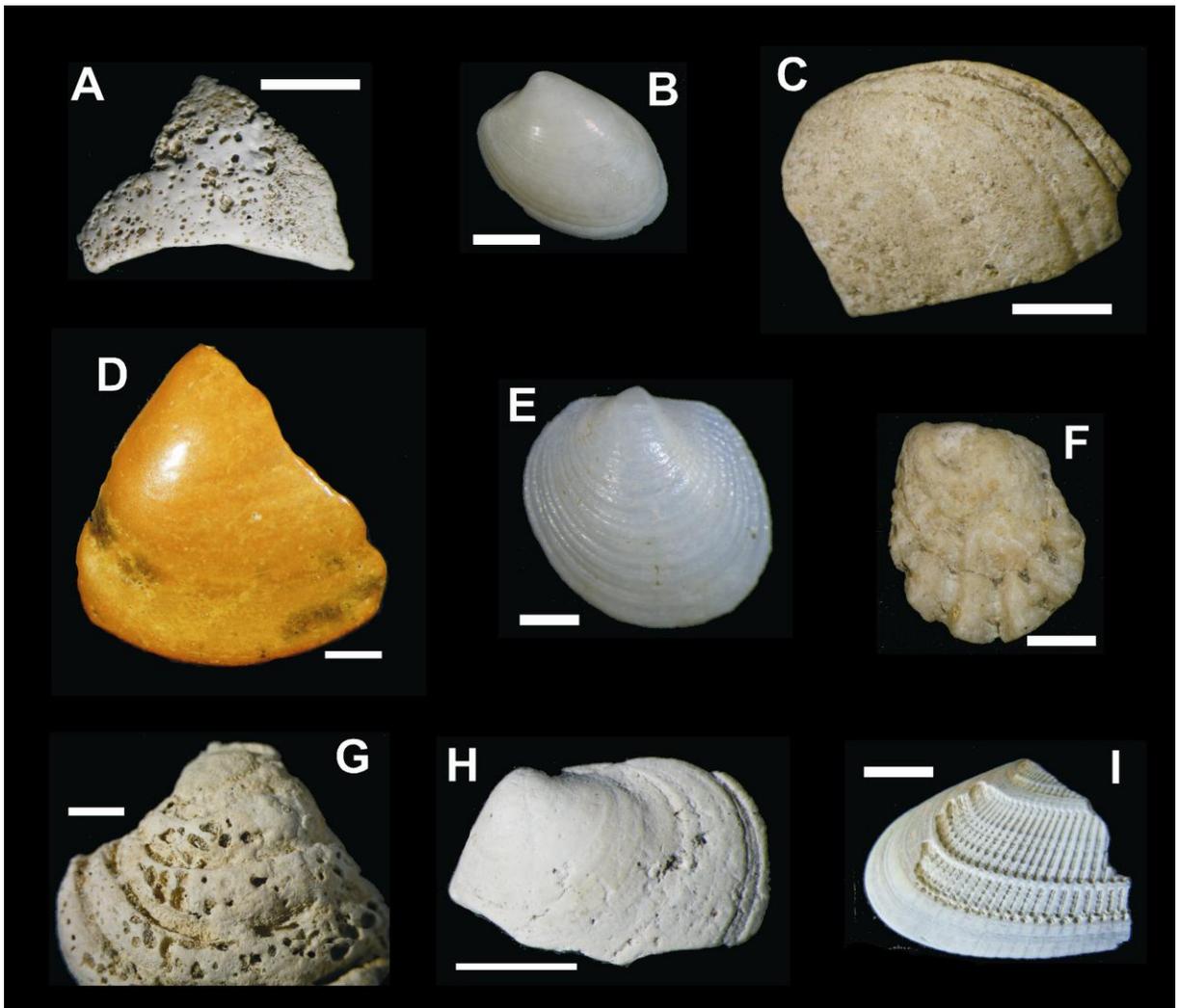
possível origem das assinaturas tafonômicas utilizadas para a elaboração do perfil tafonômico das amostras aqui analisadas é apresentada na Tabela 3.2.

A presença e o grau das assinaturas tafonômicas demanda quantificação. Alguns tipos de dano tafonômico podem ser de natureza binomial (ausente e presente), como a assinatura fragmentação, e nesse caso à condição de dano atribui-se o valor 0 (zero) quando ausente e 1 quando presente. No caso de assinaturas com diferentes estados de dano, foi atribuído um valor inteiro crescente para cada estado de dano. Por exemplo, 0 representa a condição natural (i.e., sem dano), 1 representa a condição de menor dano, 2 representa a condição de dano maior que 1 (não necessariamente o dobro) e assim por diante. Por segurança, já que pode ser difícil atribuir valores numéricos hierarquicamente, todas as assinaturas tafonômicas também foram contadas como 0 (zero) quando ausente, e 1 quando presente, de acordo com as tabelas 3.3-4. Outro aspecto importante desconsiderado na literatura (e.g., Kidwell et al., 2001; Powell et al., 2008) é a atribuição do valor 0 (zero) à condição natural (ausência de dano tafonômico).

A assinatura tafonômica ‘alteração de cor’ inclui tanto a perda de cor (cor alterada para branco) quanto à alteração de cor *per se* (cor modificada para creme, amarela, ocre, vermelha, cinza ou preta). Algumas cores podem apresentar estados intermediários de alteração final. Por essa razão, em algumas análises estatísticas, as cores foram agrupadas em estados de dano conforme dois grupos (Fig. 3.2): (i) cor oxidada, cujo estado de dano varia de cor creme (menor intensidade de dano) até vermelha (maior intensidade de dano); e (ii) cor reduzida, cujo estado de dano varia de cor branca (menor intensidade de dano) à preta (maior intensidade de dano). A Tabela 3.3 apresenta os valores numéricos (em *rank*) atribuídos a cada cor e a cada estado intermediário, considerando que na maioria dos casos mais de uma cor pode estar presente numa concha. A cor original das conchas/espécies foi obtida de Abbot (1974), Abbot e Dance (2000) e Mikkelsen e Bieler (2008).

**Tabela 3.2.** Assinaturas tafonômicas utilizadas para a elaboração do perfil tafonômico das conchas analisadas neste trabalho.

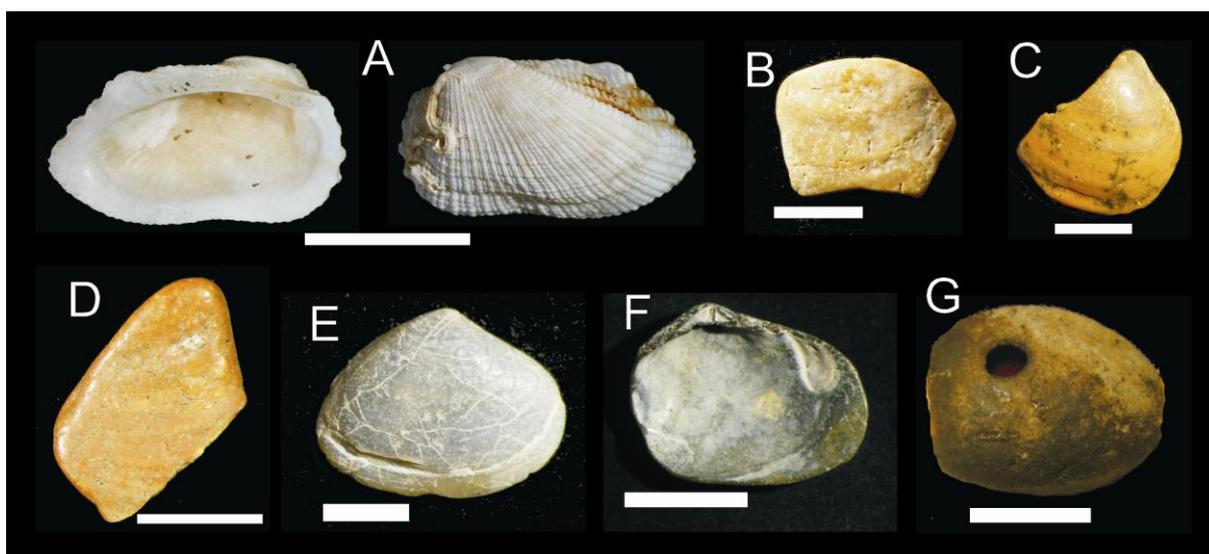
Assinatura	Estado de dano e valor numérico atribuído	Significado provável
1. Articulação	0 = ausente; 1 = presente	Energia do ambiente, transporte
2. Fragmentação	0 = inteiro; 1 = fragmentado	Energia do ambiente, transporte, retrabalhamento
3. Brilho	0 = original; 1 = perdido; 2 = secundário	Energia do ambiente, transporte, retrabalhamento
4. Ornamentação	0 = natural; 1 = gasta; 2 = perdida; 3 = acentuada	Energia do ambiente, transporte, dissolução química
5. Depósito de óxido	0 = ausente; 1 = presente	Processos químicos na TAZ
6. Imuração (cobertura com lama ou micrita)	0 = ausente; 1 = presente	Precipitação, tempo de exposição na ISA
7. Cor	0 = natural; 1 = secundária. Cores secundárias: Branca; Creme; Amarela; Ocre; Vermelha. Cinza; Preta. Veja Tabela 3.3 e Fig. 3.2	Processos químicos na TAZ, estado redox do sedimento na ISA ou na TAZ. Tempo de permanência na TAZ
8. Incrustação e predação	0 = ausente; 1 = presente. Os tipos de incrustação são definidos na Tabela 3.4 (veja Fig. 3.3).	Exposição subaérea ou subaquática na zona fótica. Tempo de permanência na ISA.
9. Bioerosão	0 = ausente; 1 = presente. Se presente, 1 = até 30% de bioerosão; 2 = até 60% de bioerosão; 3 = concha totalmente bioerodida. Veja Tabela 3.4 com descrição das bioerosões, e Figura 3.3.	Exposição subaérea ou subaquática na zona fótica. Tempo de permanência na ISA. O tipo de bioerosão pode indicar ambientes e sedimentologias específicas.
10. Corrasão	Grau de corrasão: 0 = ausente; 1 = pontuações; 2 = crateras; 3 = pontuações e crateras; 4 = furos; 5 = pontuações e furos; 6 = crateras e furos; 7 = pontuações e crateras e furos. Extensão da corrasão: 1 = concha até 30% corradida; 2 = concha até 60% corradida; 3 = mais que 70% corradida.	Processos químicos na TAZ. Tempo de permanência na TAZ. Dissolução na ISA ou na TAZ. O grau de corrasão pode indicar a frequência de ciclos de soterramento e reexposição.



**Figura 3.1.** Assinaturas de origem física: (A) pontuações, (B) brilho natural, (C) brilho perdido, (D) brilho secundário, (E) ornamentação natural, (F-G) ornamentação gasta, (H) ornamentação perdida, (I) ornamentação acentuada. Escala: A, B, H = 2 mm; C, G = 4 mm; D, E = 1 mm; F = 3mm.

**Tabela 3.3.** Estados de alteração secundária de cor.

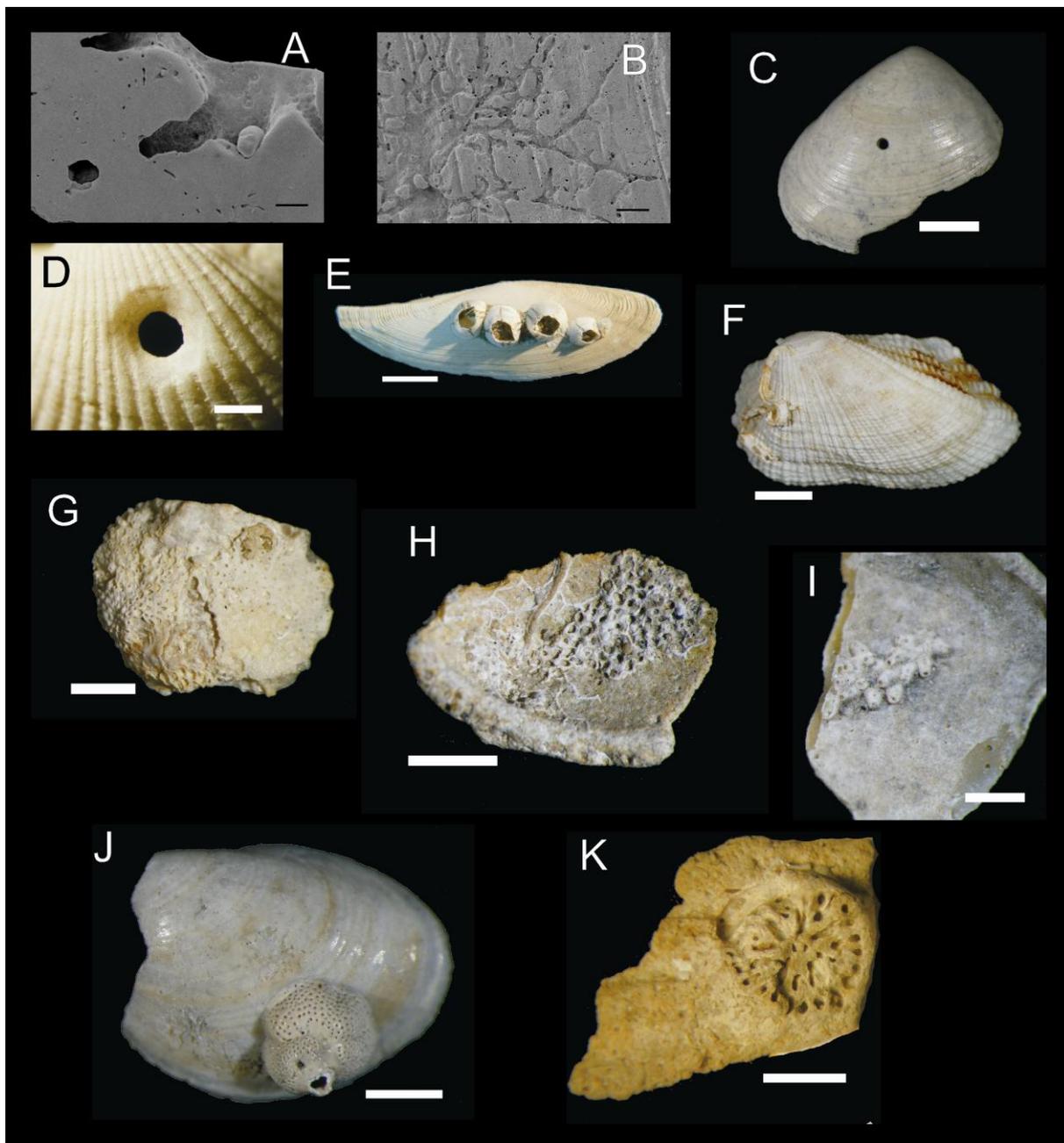
Cor secundária	Valor numérico atribuído (em <i>rank</i> )
Oxidada	1 = creme
	2 = creme + amarelo
	3 = amarelo
	4 = creme + ocre
	5 = creme + amarelo + ocre
	6 = amarelo + ocre
	7 = ocre
	8 = creme + vermelho
	9 = creme + amarelo + vermelho
	10 = creme + ocre + vermelho
	11 = amarelo + vermelho
	12 = amarelo + ocre + vermelho
	13 = ocre + vermelho
	14 = vermelho
Reduzida	1 = branco
	2 = branco + cinza
	3 = cinza
	4 = branco + preto
	5 = cinza + preto
	6 = preto



**Figura 3.2.** Tipos de alteração de cor. (A) natural, (B) creme a amarela, (C) amarela a ocre, (D) ocre a avermelhada, (E) creme a cinza, (F) cinza a preta, (G) depósito de óxido. Escala: A, F, G = 3 mm; B, C = 4 mm; D, E = 2 mm.

Os danos tafonômicos de origem biológica (Fig. 3.3) foram agrupados segundo seu significado ecológico e o tipo de dano na concha. As marcas de predação são perfurações produzidas por gastrópodes, geralmente das famílias Naticidae e Muricidae (Kowalewsky e Kelley, 2002; Hauser et al., 2008). A incrustação é a adição de material calcificado à superfície da concha, geralmente originário da própria estrutura do organismo incrustante. A

bioerosão é um dano produzido por atividade biológica de outros organismos que resulta em perda de estruturas ou material da concha (Taylor e Wilson, 2002; Santos e Mayoral, 2008). Na Tabela 3.4 estão detalhados os tipos de dano biológico observados neste trabalho.



**Figura 3.3.** Assinaturas de origem biológica. (A) Esponja, (B) fungo, (C) predação tipo *Oichnus simplex*, (D) predação tipo *O. paraboloides*, (E) incrustação por craca, (F) incrustação por poliqueto serpulídeo, (G) incrustação por briozoário, (H) incrustação por alga (além de serpulídeo e briozoário), (I) incrustação por briozoário, (J) incrustação por foraminífero, (K) incrustação por coral.

Por simplicidade, as assinaturas de origem física e química serão agrupadas sob o título de “dano de origem física”. Por outro lado, embora seja reconhecido que a alteração de cor tenha origem química, esse tipo de dano recebeu importância particularmente grande neste trabalho, e por isso será agrupado separadamente sob o título de “alteração de cor”.

**Tabela 3.4.** Assinaturas tafonômicas de origem biológica utilizadas neste estudo (veja exemplos na Fig. 3.3).

Dano biológico	Tipos de dano biológico
Furo de predação	Furo de origem indeterminada Furo causado por gastrópode naticídeo Furo causado por gastrópode muricídeo
Incrustação	Alga Foraminífero Coral Briozoário indeterminado Briozoário quilóstomo Poliqueto indeterminado Poliqueto serpulídeo tipo reto Poliqueto serpulídeo tipo enrolado Ostra Craca
Bioerosão	Fungo <i>Entobia</i> isp. (tipo furo) <i>Entobia</i> isp. (tipo galeria)

Todas as análises tafonômicas foram conduzidas por uma única pessoa (Kidwell et al., 2001; Rothfus, 2004). A delimitação de áreas nas conchas, como sugerem Davies et al. (1989b) e Kidwell et al. (2001), não foi considerada viável, uma vez que a grande maioria das conchas é representada por fragmentos marginais não identificáveis. Além disso, observou-se aqui que a simples presença (mesmo que em baixos estados de dano) de um determinado dano tafonômico já é o suficiente para a caracterização daquela concha em particular.

### 3.3 Microscopia eletrônica de varredura (incluindo EDS e BSE)

Para determinar a composição elementar qualitativa das conchas cujas superfícies estavam recobertas pelo que aqui foi chamado genericamente de depósitos de óxido, foi utilizada Espectroscopia de Energia Dispersiva (EDS, sigla de *Energy Dispersive Spectroscopy*). Esse procedimento é conduzido de maneira associada à microscopia eletrônica

de varredura (MEV): o feixe de elétrons, ao incidir sobre a amostra, reflete parte destes elétrons (com energias diferentes), mas também reflete em outros comprimentos de onda.

Um elétron excitado, ao incidir sobre um átomo qualquer, transfere parte de sua energia para os elétrons da camada de valência desse átomo. Isso faz com que o elétron que foi estimulado mude temporariamente de orbital atômico, e, ao voltar para seu orbital original, emite o excesso de energia na forma de raios X. Esse excesso de energia, sob a forma de raios-X, apresenta comprimento de onda característico para cada camada de valência de cada elemento da tabela periódica (com  $Z > 4$ ), e essa energia é interpretada pelo detector como sendo correspondente àquele determinado elemento, gerando um sinal característico. A frequência absoluta com que são detectados os raios X de cada elemento é mostrada na forma de um gráfico contínuo, onde são identificados os elementos associados a cada “pico” detectado pelo EDS. A técnica é dita semiquantitativa porque são mensurados apenas os sinais emitidos num curto intervalo de tempo, geralmente 90 segundos, porém, esse tempo é mais que necessário para se detectar a composição de um ponto (menos de 5  $\mu\text{m}$  de diâmetro) na amostra. Além disso, são detectados apenas os elementos na superfície da amostra.

Também foi utilizado Difração de Elétrons Retroespalhados (BSE – sigla para *Backscattered Electron Diffraction*). A técnica consiste em deixar a amostra exposta a um feixe de elétrons por, aproximadamente 4 – 5 minutos, e também funciona de maneira associada à MEV. Diferentes elementos químicos refletem os elétrons do feixe incidente de maneira também característica. Tais elétrons são detectados numa área definida da amostra, e os elementos presentes são mostrados num “mapa de elementos”.

### **3.4 Análise estatística**

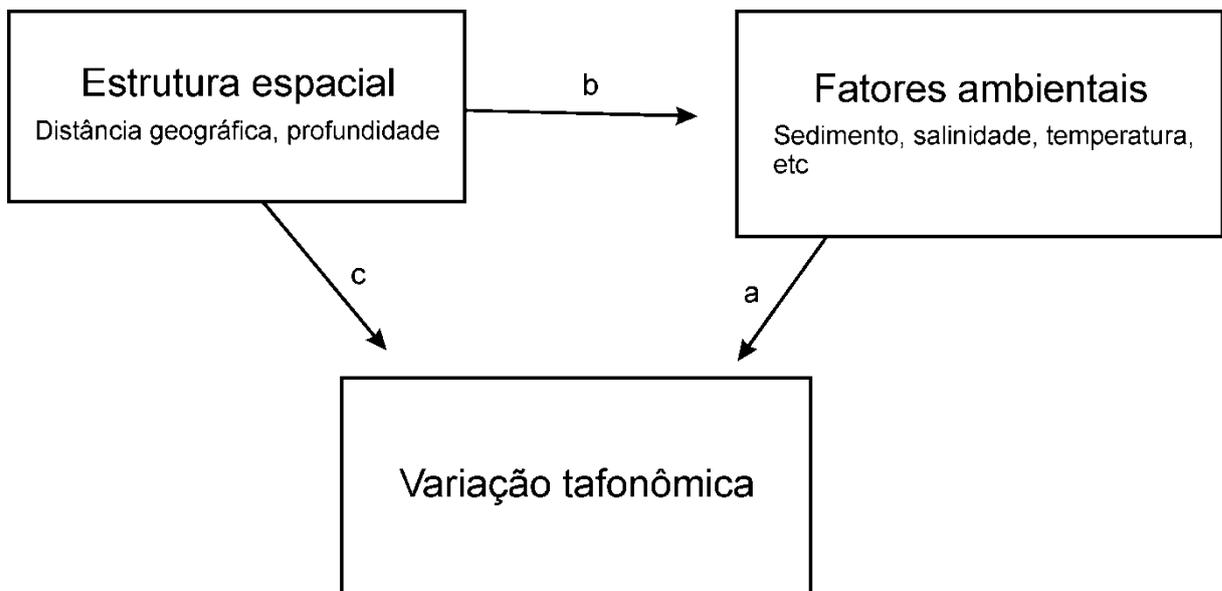
O perfil tafonômico das amostras, em toda a descrição de resultados e discussões, é constituído pela frequência proporcional (% de dano) de cada assinatura. Neste trabalho, de modo geral, foi utilizada estatística multivariada, apropriada para o tratamento de dados tafonômicos quantitativos (múltiplas variáveis descrevendo cada unidade amostral), e muito frequentemente utilizada na literatura sobre tafonomia de moluscos marinhos (Parsons-Hubbard, 2005; Tomašových e Zuschin, 2009). Resumidamente, o perfil tafonômico das amostras foi determinado utilizando escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS). No NMDS, a variabilidade tafonômica é resumida em dois eixos ortogonais de variabilidade (componentes de variação). Embora uma parcela da informação seja perdida (já que são mais

de duas variáveis tafonômicas levadas em consideração), o NMDS determina o quanto às distâncias entre as unidades amostrais na ordenação correspondem às distâncias reais, por meio de um índice chamado *Stress*, que funciona como valor de significância (Clarke, 1993). Além disso, esse teste permite a utilização de virtualmente qualquer índice de similaridade (Legendre e Legendre, 1998; Hammer e Harper, 2006).

As matrizes de similaridade de dano tafonômico (na fração micro) foram comparadas por meio de regressão linear múltipla, utilizando testes de Mantel. Essencialmente, o teste de Mantel compara o grau de semelhança entre duas matrizes triangulares de dissimilaridade, por meio de um índice de regressão  $r_M$  (Legendre e Fortin, 1989). Variações específicas neste teste são explicadas em cada capítulo.

Em algumas análises, a estrutura espacial da variação tafonômica foi testada segundo dois aspectos (de acordo com descrição em Legendre e Fortin, 1989): (i) a existência e extensão da autocorrelação espacial, utilizando teste de Mantel, que compara a matriz de similaridade de dano tafonômico (matriz T) entre as amostras, e uma matriz contendo a distância espacial (matriz A) entre as mesmas amostras; e (ii) a descrição da influência ambiental sobre o perfil tafonômico considerando a presença de autocorrelação espacial. O primeiro aspecto tem o objetivo de determinar como a variação tafonômica se comporta segundo a distância entre as amostras, i.e., amostras mais próximas são tafonomicamente mais semelhantes? Amostras mais distantes são tafonomicamente mais diferentes? Uma variável é dita autocorrelacionada quando é possível prever os valores desta variável em alguns pontos do espaço (ou tempo, profundidade...) a partir de valores conhecidos para outros pontos amostrais, cujas posições espaciais (ou temporais, batimétricas) são conhecidas. A autocorrelação não é necessariamente a mesma para todas as classes de distância, e a existência de autocorrelação em uma dada escala não implica em existência de autocorrelação em outra escala.

O segundo aspecto, que visa determinar quantitativamente até que ponto os fatores ambientais e a variação tafonômica são controlados pela estrutura espacial, é determinado por teste parcial de Mantel. Neste teste, a matriz T é comparada com uma matriz de similaridade ambiental (utilizando apenas uma determinada variável ambiental), removendo o efeito de uma terceira matriz, de distância espacial. A Figura 3.5 apresenta um esquema das interações mensuráveis entre variação tafonômica, fatores ambientais e estrutura espacial.



**Figura 3.4.** Diagrama mostrando as inter-relações entre a estrutura espacial, fatores ambientais e variação tafonômica que podem ser determinadas por meio de testes de Mantel e parcial de Mantel. Modificado a partir de Legendre e Fortin (1989).

A influência ambiental sobre o dano tafonômico (a), embora pouco quantificada, é bem conhecida. Contudo, como diversas variáveis ambientais (principalmente no meio marinho) podem apresentar algum tipo de gradiente, é necessário testar se a correlação entre fatores ambientais e variação tafonômica não advém da influência da estrutura espacial sobre os fatores ambientais (b) e ao mesmo tempo sobre a variação tafonômica (c). Se a correlação expressa por (a) na Figura 3.4 for significativa ao mesmo tempo em que a correlação expressa por (b), significa que é a organização espacial controlando os fatores ambientais que determina a variação tafonômica. Mas, se (a) for significativo ao mesmo tempo em que (c), então se pode admitir que além das variáveis ambientais analisadas neste estudo existe outras, espacialmente estruturadas, que também influenciam a variação observada no perfil tafonômico. Neste último caso, um teste parcial de Mantel, comparando as variáveis tafonômicas com as variáveis ambientais, e removendo o efeito espacial, seria significativo. Se apenas (b) e (c) são significativos, é de se esperar que o teste parcial de Mantel, removendo o efeito espacial, não seja significativo.

Análises canônicas (preferencialmente Análise de Redundância - RDA) foram utilizadas para modelar a influência de variáveis ambientais sobre a variação no perfil tafonômico. Já que os perfis tafonômicos das amostras foram construídos de forma a produzirem resultados lineares (contínuos), proporcionais ao grau de dano tafonômico, e também considerando que esse perfil tafonômico é comparado com fatores ambientais

quantitativos contínuos (monotônicos), foi escolhida RDA em detrimento de CCA (Análise de Correspondência Canônica) porque a primeira está baseada em distância euclidiana (adequada para descritores quantitativos), e a segunda em distância qui-quadrado (mais adequada para descritores qualitativos, ou dados em contingência) (Legendre e Legendre, 1998).

A RDA também pode ser executada para modelar o efeito de fatores ambientais sobre o perfil tafonômico, removendo o efeito do componente espacial (e batimétrico, quando for o caso). Segundo Borcard et al. (1992), a variação total na comunidade em análise (no caso desta tese, ‘comunidade’ de dados tafonômicos – perfil tafonômico), pode ser expressa como a soma de quatro fontes de variação, conforme a Figura 3.5. O teste de RDA parcial pode também ser utilizado para determinar a porcentagem de influência de cada uma das variáveis ambientais que forem utilizadas como variáveis canônicas (Legendre et al., 2005).



**Figura 3.5.** Partição de variação no dano tafonômico, expressa como a variação dependente de fatores ambientais (a+b), variação dependente da estrutura espacial (b+c), e variação inexplicada pelo modelo canônico, ou devido a fatores ambientais e/ou espaciais que não foram medidos (d). Adaptado de Borcard et al. (1992), Legendre (1993), Legendre et al. (2005).

As medidas de similaridade utilizadas (nos testes de Mantel e NMDS) são (i) distância euclidiana e (ii) distância Manhattan. A primeira é utilizada para produzir matrizes de similaridade de variáveis ambientais, e a segunda para produzir matrizes de similaridade tafonômica. O índice de distância de Manhattan oferece a vantagem de diminuir o efeito de valores atípicos, por não calcular a raiz quadrada da distância (é uma versão da distância euclidiana sem aplicar raiz quadrada) (Legendre e Gallagher, 2001). Demais testes estatísticos utilizados pontualmente serão detalhados no respectivos capítulos. Toda análise estatística foi conduzida nos programas R (R Development Core, 2011) e Past (Hammer et al., 2001).

## **CAPÍTULO 4**

# **Distribuição espacial de perfis tafonômicos de microclastos de moluscos provenientes de *remaniés* em um mar temperado**

## **4.1 Introdução**

Estudos têm mostrado que o perfil de dano tafonômico em moluscos marinhos pode variar de acordo com a classe de tamanho utilizada para análise (Kidwell et al., 2001; Kowalewski e Hoffmeister, 2003; Hannisdal, 2004). Dependendo da fração de tamanho, a malacofauna pode ser bastante diferente, uma vez que pode concentrar espécies e/ou hábitos de vida diferentes, os quais muitas vezes respondem de modo variável aos processos que produzem os danos tafonômicos (Forti-Esteves, 1984; Powell et al., 2011b).

Microclastos de moluscos (conchas de moluscos retidas em malhas menores que 4 mm), usualmente são desprezados em estudos tafonômicos, seja por sua baixa abundância em ambientes tropicais (palco da maioria dos estudos dessa natureza) (Best e Kidwell, 2000a; Parsons-Hubbard et al., 2011; Powell et al., 2011a,b), seja por produzirem resultados menos robustos que moluscos de frações maiores (Kidwell et al., 2001; Kowalewski e Hoffmeister, 2003). Nesse contexto é possível perguntar se o tipo de resposta tafonômica dos moluscos marinhos de águas temperadas seria diferente, de acordo com a fração de tamanho utilizada. Responder a essa pergunta é particularmente importante para que se possa avaliar a utilidade de microclastos de moluscos, e de suas feições tafonômicas, em estudos baseados em material de testemunhos.

Em plataformas marinhas temperadas, sedimentos e bioclastos geralmente apresentam diferenças marcantes em relação aos encontrados em plataformas tropicais. Nas primeiras, a sedimentação carbonática é composta de lama originária de bioerosão e maceração, enquanto que nas segundas é composta de esqueletos praticamente inteiros (Alexanderson, 1979;

Farrow e Fyfe, 1988). Em águas temperadas, onde há o predomínio de dissolução (Cutler e Flessa, 1995), é de se esperar uma menor preservação dos bioclastos de frações de tamanho menor (Alexanderson, 1979). Também é possível que bioclastos menores estejam mais suscetíveis ao dano na TAZ, pois há mais dissolução, e assim registrar com mais precisão os processos tafonômicos marinhos. Microclastos são mais facilmente recuperados do que macroclastos de moluscos (conchas retidas em malhas maiores que 4 mm) em testemunhos de sondagem – e o são em abundância considerável (Davies et al., 1989a) – os quais constituem o principal tipo de amostrador utilizado para pesquisas de subsuperfície. Estas, por sua vez fornecem importantes dados para estratigrafia de sequências (Scarponi e Kowaleski, 2007), taxa de sedimentação (Goodfriend e Stanley, 1996) e paleoclimatologia (Moshkovitz e Magaritz, 1987).

A Plataforma Continental Sul Brasileira (PSB) localizada no extremo sul do Brasil é ampla e apresenta vários bancos com depósitos de cascalho bioclástico, gerados durante períodos de estabilização do nível do mar (Corrêa e Ponzi, 1978; Corrêa, 1983). Esses bancos foram formados, provavelmente, pela remobilização de sedimentos mais antigos, possivelmente pleistocênicos, acumulados como cordões litorâneos durante curtas fases de mar estacionário (Corrêa e Ponzi, 1978). Tais concentrações de conchas de moluscos apresentam idades que variam desde 14.580 anos AP até mais de 30.000 (Figueiredo, 1975), ou seja, podem representar *remaniés* biológicos (conforme Walker, 1994).

O presente capítulo investiga (i) se microclastos de bivalves (fração < 4 mm) da PSB exibem danos tafonômicos menos robustos do que os de maior tamanho (macroclastos), a exemplo do que ocorre em plataformas tropicais; (ii) quais assinaturas lhes são mais comuns; e (iii) a que fatores ambientais (profundidade, granulometria) suas assinaturas estão associadas. Adicionalmente, é analisado se (iv) existe algum padrão de distribuição do perfil tafonômico das amostras de bioclastos; e (v) se esse padrão está relacionado a fatores ambientais em escala espacial regional, incluindo os diferentes cordões de bioclastos/*remaniés*.

## Área de estudo

A PSB localiza-se entre as coordenadas 26°S e 34°S, em uma área com clima predominantemente subtropical (Fig. 4.1). Ligeiramente ao sul da PSB (35°S; Gordon, 1989) ocorre a confluência da Corrente do Brasil (CB) com a Corrente das Malvinas (CM). A

primeira fornece organismos e água subtropicais (água relativamente quente), enquanto que a segunda participa com elementos de origem subantártica (água fria) (Bisbal, 1995). A água da CB apresenta salinidade maior que a da CM, mas ao sul da PSB, existe uma área com baixa salinidade, decorrente da descarga de água fluvial pelo Rio da Prata (Möller et al., 2008). Contudo, apenas a porção sul da PSB (ao sul da desembocadura da Lagoa dos Patos) recebe fração significativa de água doce, oriunda da descarga do Prata e, secundariamente, a Lagoa dos Patos (Ciotti et al., 1995; Soares e Möller, 2001; Möller et al., 2008).

A PSB tem extensão aproximada de 800 km, largura máxima atingindo 230 km, com profundidade média de 120 m, variando entre 80 e 180 m (Kowsmann et al., 1977; Corrêa et al., 1996, 2007). Superficialmente, é de constituição e granulometria essencialmente arenosa (Fig. 4.1). Boa parte dos sedimentos arenosos foi retrabalhada durante os vários ciclos transgressivos/regressivos que a construíram entre 17.500 anos AP e 6.500 anos AP (Corrêa et al., 1996). Próximo à costa, o sedimento é predominantemente arenoso e mais síltico-argiloso em direção à plataforma externa. Áreas com depósitos de material predominantemente lamoso, de origem fluvial e estuarina pretérita, também ocorrem próximo à costa e na plataforma média (Kowsmann et al., 1977; Corrêa et al., 1996). Uma das feições mais interessantes são os depósitos de cascalho carbonático bioclástico. Esses depósitos são constituídos predominantemente de conchas de moluscos depositadas em ambiente de plataforma interna, e retrabalhadas em ambiente costeiro/praiial, de maneira associada às antigas linhas de costa, durante períodos de estabilização desta (Corrêa, 1983). Segundo Kowsmann et al. (1977), a presença de sedimentos grossos na plataforma interna significa que os mesmos foram originados pela canibalização de sedimentos pleistocênicos (incluindo os biodetritos; Figueiredo, 1975).

A princípio, duas áreas com depósitos carbonáticos são identificadas na PSB (Kowsmann et al., 1977; Corrêa e Ponzi, 1978; Corrêa, 1983; Martins et al., 1996; Fig. 4.1). A aqui denominada ‘província bioclástica norte’ (bc\_n) é um depósito amplo, localizado na plataforma média a externa, aproximadamente ao norte da latitude 32°S, enquanto a aqui denominada ‘província bioclástica sul’ (bc\_s) é representada por diversos depósitos, de morfologia alongada e com orientação paralela à linha de costa atual, localizados na plataforma proximal, extrapolando ligeiramente o intervalo entre as latitudes 33°S e 34°S (Fig. 4.1). Na PSB, o mar em transgressão erodia sedimentos pleistocênicos, acumulando-os como depósitos de cordões litorâneos, durante curtas fases de nível de mar estacionário (Corrêa e Ponzi, 1978).



## 4.2 Material e métodos

### Amostragem

Foram utilizadas 33 amostras da PSB que possuíam tanto micro quanto macroclastos de bivalves. A localização e as características sedimentares das amostras utilizadas neste estudo estão na Tabela 4.1. Maiores detalhes sobre a amostragem são fornecidos no Capítulo 3 (página 66).

**Tabela 4.1.** Amostras utilizadas neste estudo: localização, profundidade (m) e tipo de sedimento (%). Detalhes sobre a nomenclatura são fornecidos no Capítulo 3 (página 64).

Amostra	Latitude	Longitude	P	S	Si	C	G	CaCO <sub>3</sub>
Pa_SSi24	31°19'00"S	50°51'00"W	24	61	25	6	8	0
Pa_SM60	31°24'30"S	50°41'00"W	60	87	10	3	0	0
Pa_X186	31°45'30"S	49°57'00"W	186	-	-	-	-	-
Pa_SG135	31°06'00"S	49°46'00"W	135	74	0	0	26	0
Pa_MS25	30°48'00"S	50°24'00"W	25	47	26	26	1	0
M_MS100	33°10'36"S	50°51'06"W	100	42	41	17	0	14
Pa_SSi160	31°57'68"S	50°09'43"W	160	75	25	0	0	0
P_SSi242	30°09'02"S	48°17'06"W	242	75	25	0	0	0
M_S24	32°54'00"S	52°08'00"W	24	83	0	0	17	33
M_CSG21	32°57'00"S	52°15'00"W	21	64	0	0	36	84
M_SMG61	33°10'24"S	51°52'14"W	61	48	6	16	20	0
M_SGC17	33°14'00"S	52°26'00"W	17	68	0	0	32	57
M_SGC24	33°29'00"S	52°26'00"W	24	62	0	0	38	28
M_SG19	33°27'00"S	52°46'00"W	19	51	0	0	49	0
M_SC12	33°41'48"S	53°13'54"W	12	88	0	0	12	57
Pa_S60	31°46'00"S	50°50'00"W	60	100	0	0	0	0
M_MS41	32°57'00"S	51°48'00"W	41	49	21	29	1	14
M_SGC19	33°11'18"S	52°12'36"W	19	74	0	0	26	71
M_S20	33°48'12"S	52°56'36"W	20	82	0	0	18	19
M_SG24	33°57'30"S	52°47'24"W	24	64	0	0	36	0
M_SG91	34°22'30"S	52°08'30"W	91	57	5	4	34	0
Pa_SSiC220	31°34'30"S	49°49'30"W	220	53	24	13	10	45
P_MSC126	30°27'30"S	49°02'30"W	126	43	24	26	7	42
P_SSi150	30°03'30"S	48°52'00"W	150	48	28	15	9	53

P_SM200	30°13'00"S	48°34'00"W	200	72	13	10	5	64
P_SG150	29°54'48"S	48°31'30"W	150	69	8	5	18	82
S_SGM154	27°15'00"S	47°17'48"W	154	56	12	8	24	0
S_S20	26°55'00"S	48°28'00"W	20	80	7	8	5	0
S_SG130	27°36'00"S	47°37'00"W	130	61	8	11	20	0
S_SM150	27°41'48"S	47°27'30"W	150	62	12	15	11	0
S_SSi150	28°15'30"S	41°17'24"W	150	48	23	16	13	0
S_SM153	28°51'12"S	47°59'30"W	153	55	18	8	19	0
P_S149	29°46'00"S	48°26'30"W	149	71	5	7	17	0

### Análise tafonômica

As assinaturas tafonômicas utilizadas neste capítulo são as seguintes: (i) dano de origem biológica: bioerosão, extensão de bioerosão, bioerosão por esponja indeterminada, bioerosão por *Cliona*, bioerosão por fungo, bioerosão indeterminada, incrustação, furo de predação, furo de predação tipo *Oichnus simplex*, furo de predação do tipo *O. paraboloides*; (ii) dano de provável origem física: corrasão (pontuações, crateras e furos), extensão da corrasão, brilho (natural, perdido ou secundário), ornamentação (natural, gasta, perdida, acentuada), fragmentação, articulação e imuração; (iii) alteração de cor: branca, creme, amarela, ocre, vermelha, cinza e preta. A deposição de óxidos foi incluída no grupo referente à alteração de cor.

### Análise estatística

Nas amostras disponíveis para estudo, microclastos foram menos abundantes do que macroclastos. Como não há uma padronização do número mínimo de exemplares necessário para se obter um bom perfil tafonômico de microclastos moluscos (veja Kidwell et al., 2001; Kowalewski e Hoffmeister, 2004), de cada amostra foram selecionados aleatoriamente 150 clastos maiores que 4 mm (macroclastos), e de 60 a 120 clastos menores que 4 mm (microclastos). O total de exemplares de cada amostra, em cada fração, está apresentado na seção 4.5 (Dados suplementares). As assinaturas de cada bioclasto foram observadas individualmente e registradas em uma planilha de dados. A frequência proporcional (%) de

cada um dos subtipos de dano em cada amostra, em cada uma das duas frações de tamanho, foi utilizada nas análises estatísticas subsequentes.

O grau de semelhança no perfil tafonômico (proporção de dano em cada assinatura em cada amostra) entre a fração micro e a fração macro foi verificado através do teste não paramétrico de Mann-Whitney U (uma versão não paramétrica para Análise de Variância - ANOVA, com base em ranqueamento ao invés da soma dos quadrados) (Conover, 1999). Foram consideradas significativas todas as diferenças com valor de  $P < 0,01$ . Para determinar até que ponto o perfil tafonômico dos microclastos é condizente com o perfil tafonômico dos macroclastos, as matrizes contendo a proporção de dano de cada assinatura, em cada amostra, foram comparadas utilizando teste de Mantel.

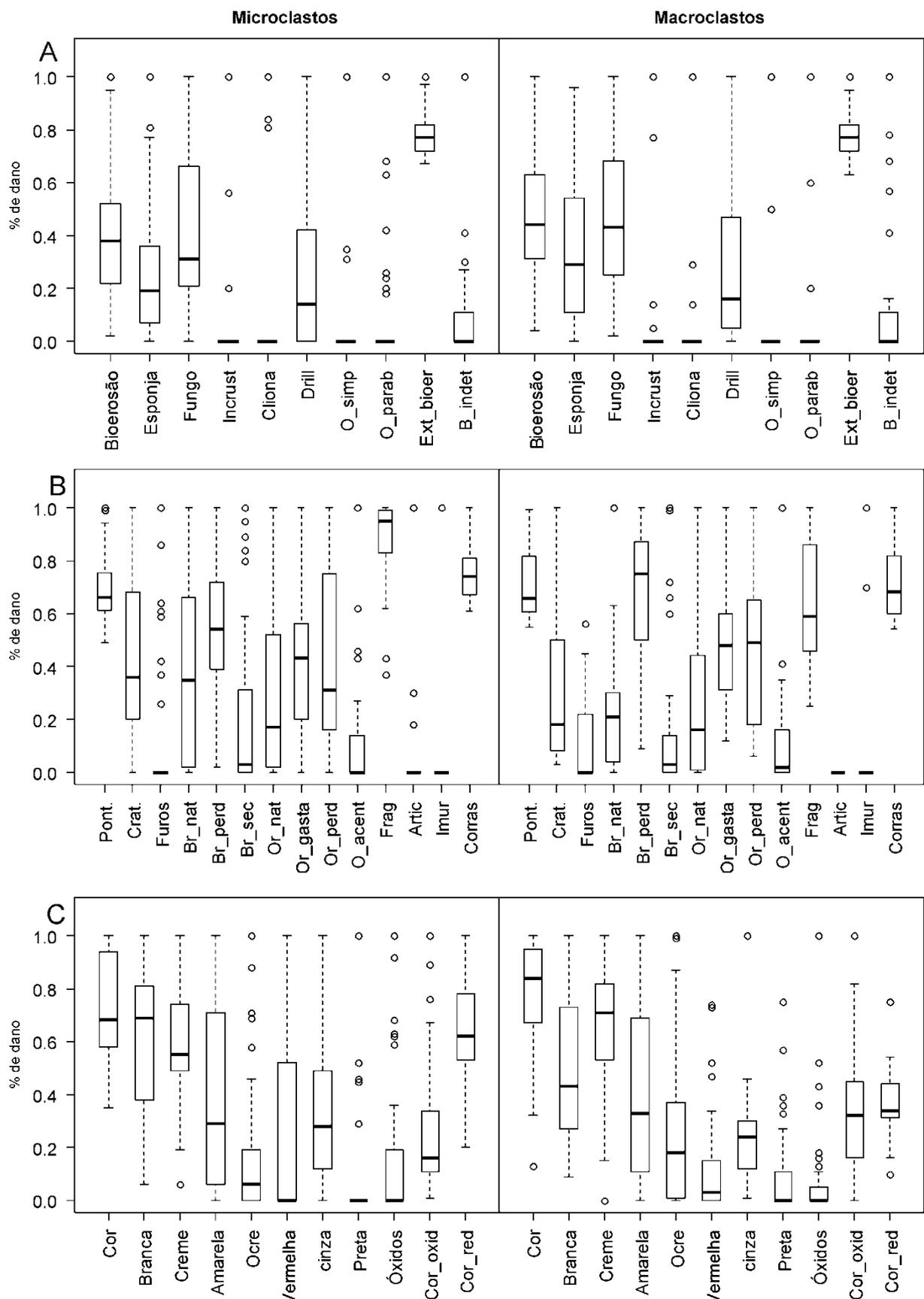
Para determinar se a incidência de cada assinatura tafonômica está relacionada com a granulometria e composição dos sedimentos, ou com a profundidade, foi utilizado Análise de Redundância (RDA). Nessa técnica, a matriz de dados tafonômicos (contendo a proporção de dano de cada assinatura em cada amostra) é utilizada como matriz de dados resposta, e uma segunda matriz, contendo as proporções de cada tipo de sedimento, teor de carbonato e profundidade nas amostras respectivas é utilizada como matriz de dados ambientais. É possível determinar a porcentagem de participação de cada uma das variáveis incluídas na matriz de dados ambientais efetuando uma RDA parcial. Para isso, a variável que se quer “pesar” deve ser excluída da matriz de variáveis ambientais, e incluída na RDA como uma terceira matriz (mesmo que seja apenas matriz coluna). Como a RDA utiliza intrinsecamente a distância euclidiana, não é necessário padronizar as duas matrizes para a mesma escala.

A existência de padrões na distribuição do perfil tafonômico nas amostras foi determinada utilizando ordenação (NMDS). Esse método distribui as amostras com base numa matriz de dissimilaridade (distância), produzindo um gráfico com dois eixos de variação equivalentes. A vantagem do NMDS em relação à análise de componentes principais (PCA) é que são produzidos apenas dois eixos de variação, enquanto que na PCA são produzidos tantos eixos de variação quantas variáveis são consideradas. Uma vez que a variação multidimensional (multivariáveis) é concentrada em apenas dois eixos, existe certa perda de informação. O grau com que as distâncias no NMDS se afastam das distâncias reais é expresso num índice, chamado de Stress, que é considerado significativo quando está abaixo de 0,2 (Clarke, 1999). Como medida de dissimilaridade, foi utilizada distância Manhattan, que é o módulo da diferença entre dois valores (a distância euclidiana, por exemplo, é a raiz quadrada da diferença entre o quadrado de dois valores).

Para determinar se o padrão de distribuição do perfil tafonômico está relacionado a algum fator ambiental (sedimentar) de escala regional, as amostras foram classificadas com base em cinco fatores sedimentares. O fator carbonato foi representado por três grupos: sem carbonato; sedimento constituído por até 40% de carbonato; e sedimento com mais de 40% de composição carbonática. O fator província bioclástica conteve três grupos: província bioclástica norte (bc\_n); província bioclástica sul (bc\_s); e amostras de áreas arenosas (areia). O fator profundidade foi organizado em dois grupos, um com amostras de profundidade menor que 120 metros e outro grupo com amostras de mais de 120 m. O fator lama foi avaliado através de três grupos conforme a proporção de lama no sedimento: até 10%; entre 10 e 30%; e mais de 30%. O fator cascalho foi organizado em três grupos, da mesma forma que o fator lama: até 10%; entre 10 e 20%; e mais de 20%. Para testar se esses fatores (e seus grupos) segregam significativamente as amostras no NMDS, foi utilizado análise de variância multivariada com permutação (PERMANOVA; Anderson, 2001).

### **4.3 Resultados**

Embora a proporção total de dano nos exemplares das frações de micro e macroclastos tenha apresentado diferenças significativas, essas correlacionam positivamente ( $p < 0,001$ ) em termos de dano biológico, físico e alteração de cor ( $r_M = 0,56, 0,54$  e  $0,56$  respectivamente), de acordo com o teste de Mantel. Conforme pode ser observado na Figura 4.2, o perfil geral de dano não diferiu entre as frações macro e micro, nos três tipos de dano observados. Contudo, a maioria das assinaturas analisadas isoladamente apresentou diferença significativa entre a fração micro e a fração macro, de acordo com o teste de Mann-Whitney (Fig. 4.2). Bioerosão por fungo, brilho perdido e alteração de cor foram mais intensas em macroclastos (Fig. 4.2). As demais assinaturas, embora sejam significativamente diferentes entre macro e microclastos, não apresentaram variação visível no perfil tafonômico.



**Figura 4.2.** Proporção de dano tafonômico nos microclastos e macroclastos de moluscos, agrupados segundo o tipo de dano. (A), assinaturas de origem biológica. (B), assinaturas de origem física. (C), alteração de cor. A frequência das assinaturas na fração micro e na fração macro é apresentada na forma de *box-whiskers*, onde a linha média representa o valor da mediana, a caixa representa a distância interquartil 25% - 75% e os traços

horizontais representam o intervalo de confiança de 95%. Valores aberrantes são representados pelos círculos. Assinaturas significativamente diferentes (de acordo com o teste de Mann-Whitney, veja os dados suplementares) entre macro e microclastos estão precedidas por um \*. Na seção 4.5 (Dados suplementares), está apresentada a proporção de dano de cada assinatura nas frações de micro e macroclastos.

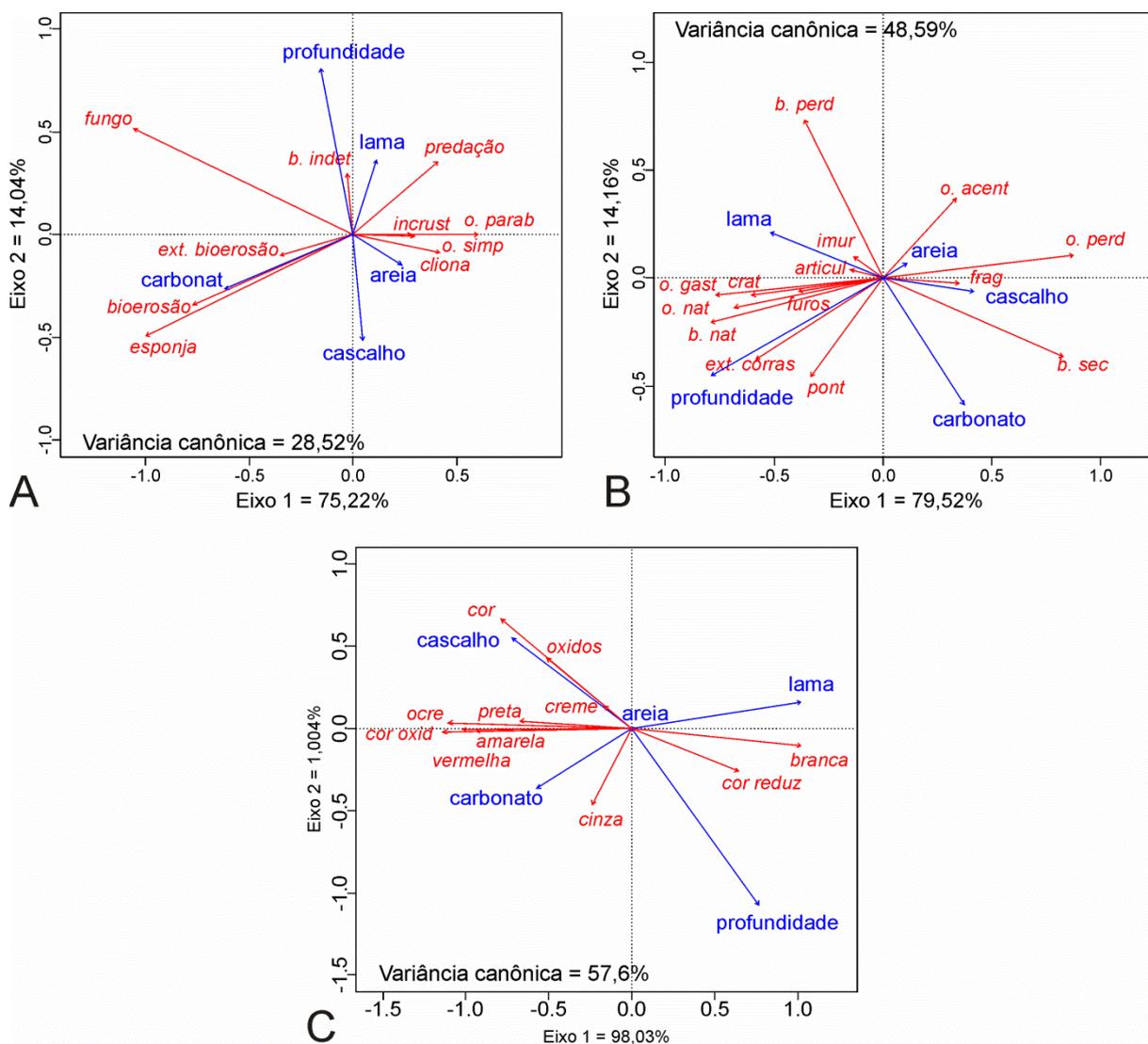
Análise de redundância (RDA) mostrou que os danos tafonômicos em microclastos de moluscos refletem melhor os fatores ambientais analisados (profundidade, sedimentologia e composição carbonática) que os danos em macroclastos. O perfil de dano de origem biológica em microclastos possui 28,52% de relação com os fatores sedimentares utilizados na RDA, enquanto que a mesma relação, quando considerados os macroclastos, possui apenas 13,16%. Quanto ao perfil de dano de origem física em microclastos, 48,6% pode ser explicado pela variação presente nos fatores ambientais, enquanto que em macroclastos apenas 38,7% é explicado pelo ambiente. A alteração de cor em microclastos é 57,6% devida à variação nos fatores sedimentares considerados na RDA, enquanto que macroclastos apresentam alteração de cor somente 41,1% relacionada aos fatores sedimentares.

De acordo com a RDA, o dano de origem biológica em microclastos foi mais dependente da intensidade de fatores como proporção de carbonato no sedimento (11,9%), e profundidade (4,3%), sendo que a incidência de bioerosão (geral) esteve associada à proporção de carbonato, assim como a presença de bioerosão por esponja. Bioerosão por fungo foi dependente tanto da proporção de carbonato no sedimento quanto da profundidade, e perfurações predatórias estiveram associadas principalmente à proporção de lama no sedimento e inversamente relacionada ao carbonato (Fig. 4.3A).

A profundidade, seguida pela proporção de lama no sedimento, foram os fatores com maior influência sobre o perfil de dano de origem física (30% e 12,9%, respectivamente), enquanto que as proporções de carbonato e de cascalho contribuíram com pouco mais de 9%, cada uma, sobre o dano de origem física (Fig. 4.3B). Pontuações, extensão de corrasão, ornamentação gasta e brilho natural estão relacionados com a profundidade; brilho perdido, ornamentação natural e crateras são mais relacionados com lama; fragmentação e brilho secundário estão relacionados com cascalho e com a proporção de carbonato, e ornamentação perdida está mais relacionada com cascalho.

Quanto à alteração de cor, 29% da variação no perfil tafonômico foi devida à proporção de lama no sedimento, 17% à profundidade, e 15% é relacionada à proporção de cascalho no sedimento. A incidência de cor oxidada foi inversamente proporcional à proporção de lama; cores ocre e amarela foram relacionadas à cascalho e carbonato; cor

reduzida foi relacionada com a profundidade e com a proporção de lama; e a cor branca foi mais relacionada com a proporção de lama no sedimento (Fig. 4.3C).



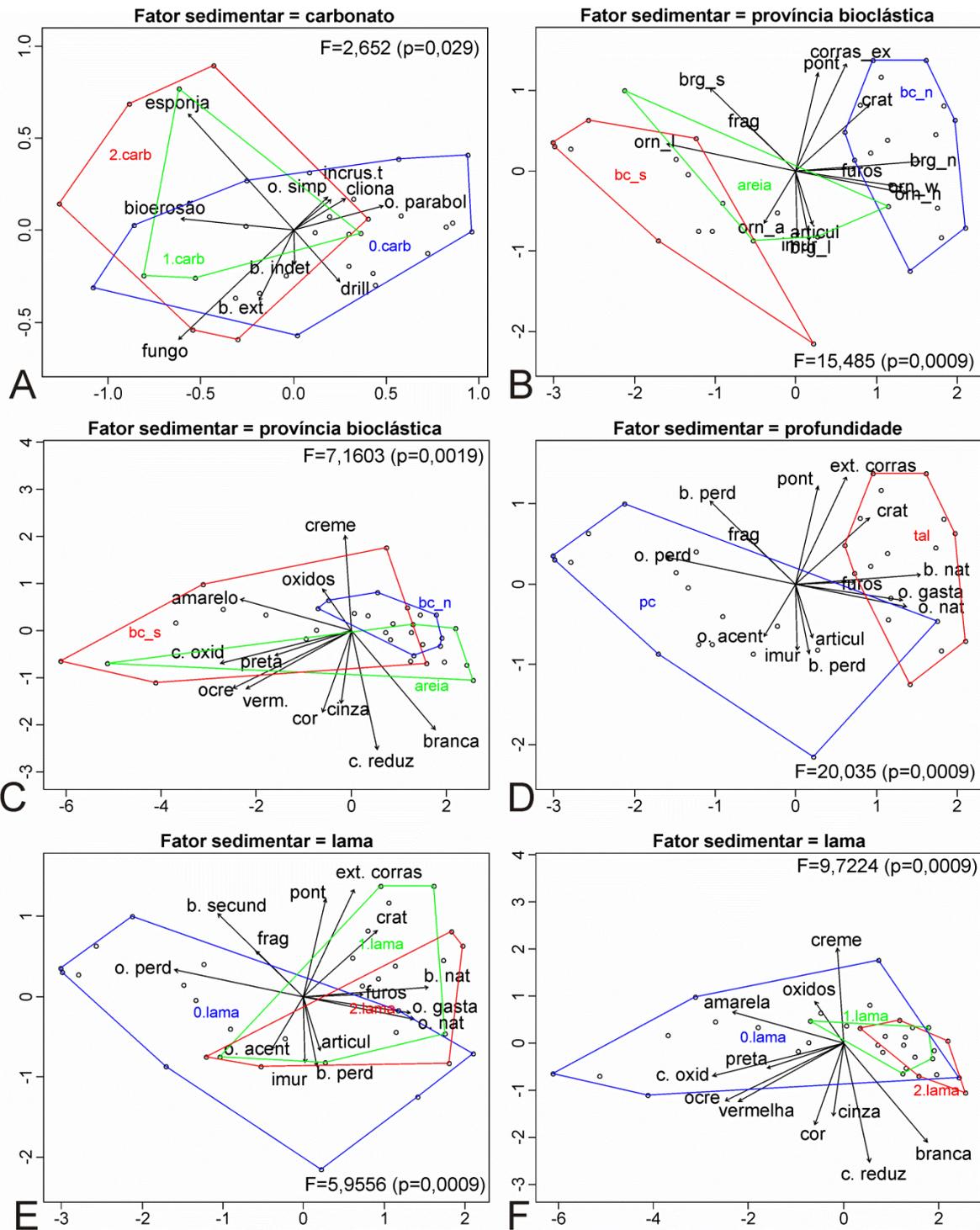
**Figura 4.3.** Análise de redundância entre as matrizes de dano tafonômico e a matriz de dados sedimentares/profundidade. (A) Dano de origem biológica. (B) Dano de origem física. (C) Alteração de cor.

No NMDS, toda a variabilidade presente nas amostras foi explicada em termos de dois eixos de variação. Os cinco fatores sedimentares utilizados para agrupar as amostras de microclastos no NMDS apresentam relação significativa com a distribuição do perfil tafonômico, já em cada fator os grupos são significativamente diferentes (de acordo com a PERMANOVA) (Fig. 4.4). O perfil de dano de origem biológico permite agrupar significativamente as amostras com base na proporção de carbonato no sedimento: em

amostras com mais de 40% de sedimento carbonático predomina a bioerosão por esponja (do tipo galeria); amostras sem carbonato apresentam principalmente perfurações predatórias, e as demais assinaturas de origem biológica estão difusas nos três grupos.

As províncias bioclásticas norte (bc\_n) e sul (bc\_s) foram perfeitamente segregados em termos de assinaturas de origem física. A bc\_n apresenta o predomínio de ornamentação e brilho natural, ornamentação gasta, crateras e furos, e predomínio das cores branca e creme, enquanto que as amostras da bc\_s apresentam maior frequência de ornamentação perdida e acentuada, e maior incidência de cores oxidadas (amarela, ocre e vermelha). A área arenosa (com amostras que não estão localizadas em nenhuma província bioclástica) apresentou perfil tafonômico intermediário (Fig. 4.4B-C).

O fator profundidade (um grupo de amostras de menos de 120 m, i.e., plataforma continental – pc, e um grupo com amostras de mais de 120 m, i.e., do talude – tal) e o fator lama também estiveram representados por assinaturas típicas. O grupo ‘pc’ e o grupo contendo menos de 10% lama no sedimento (‘0.lama’), foram caracterizados por alta frequência de ornamentação perdida e acentuada, desarticulação, imuração e brilho perdido (Fig. 4.4D), além de apresentar predominantemente cores oxidadas e preta (veja dados suplementares). O grupo ‘tal’, e o grupo com mais de 30% de lama no sedimento, foram caracterizados pelas mesmas assinaturas que estão presentes com maior intensidade na província bioclástica norte, enquanto que o grupo com 10 a 30% de lama no sedimento apresenta um padrão tafonômico intermediário. Os grupos formados com base na proporção de cascalho, embora significativamente diferentes ( $F = 2,787$ ,  $p = 0,026$  e  $F = 4,051$ ,  $p = 0,139$ , utilizando respectivamente as assinaturas de origem física e alteração de cor) com base no perfil tafonômico, apresentam perfil tafonômico difuso, não sendo possível atribuir assinaturas específicas para cada grupo (veja dados suplementares).



**Figura 4.4.** Ordenação das amostras em espaço reduzido, considerando assinaturas de origem biológica ( $stress = 0,13$ ), assinaturas de origem física ( $stress = 0,11$ ) e alteração de cor ( $stress = 0,04$ ). Os grupos produzidos segundo cada um dos fatores sedimentares (A, carbonato; B-C, província bioclástica; D, profundidade; E-F, lama; veja Material e Métodos), delimitados pelos polígonos, foram testados utilizando PERMANOVA, cujos valores de F e p estão indicados no gráfico respectivo. Foram mostrados apenas os agrupamentos significativos ( $p < 0,05$ , segundo PERMANOVA). As abreviações dos grupos de cada fator sedimentar são: 0.carb – sem carbonato no sedimento; 1.carb – até 40% de sedimento com composição carbonática; 2.carb – mais de 40% do sedimento composto por carbonato; bc\_s – província bioclástica sul (veja Fig. 4.1); bc\_n – província bioclástica norte, areia – ‘província’ arenosa; pc – amostras situadas a menos de 130 m de profundidade; tal – amostras situadas a mais de 130 m de profundidade; 0.lama – amostras sem lama no sedimento; 1.lama – amostras com 10 a 30% de lama no sedimento; 2.lama – amostras com mais de 30% de lama no sedimento.

#### 4.4 Discussão

*Remaniés*, segundo discussão sugerida por Walker (1994), são restos fósseis removidos de seu depósito original, e reacumulados em depósitos superficiais (assembleias fósseis transformadas/misturadas em assembleias mortas). A vantagem da utilização de moluscos de depósitos bioclásticos (como os da PSB) reside no fato de serem provavelmente condensados temporalmente (Figueiredo, 1975; Kowsmann et al., 1977), e do fato de o dano tafonômico não progredir de maneira linear no tempo (Powell et al., 2011b). Além disso, o *time-averaging* elimina as variações de curta escala tanto na composição de espécies quanto nos tipos de dano tafonômico, variações estas que dificilmente entram para o registro fóssil (Flessa e Kowalewski, 1994; Kowalewski, 1996; Olszewski, 1999).

Seria esperado que danos tafonômicos produzidos por dissolução, como perda de ornamentação, perda de brilho, pontuações e crateras fossem mais frequentes em microclastos, de acordo com Alexanderson (1979), porque o tamanho do bioclasto correlaciona inversamente com a intensidade de dissolução, mas não foi esse o padrão encontrado na PSB. Além disso, fragmentos e conchas menores apresentam menor relação área/volume (densidade), o que Flessa e Brown (1983) determinaram experimentalmente como sendo um fator mais importante para a dissolução do que a constituição mineralógica e o arranjo microarquitetural (veja também Harper, 2000). O comportamento de bioclastos “frescos” (i.e., recém mortos) frente à dissolução na TAZ é diferente de restos mais antigos, devido à influência da matriz orgânica (Glover e Kidwell, 1993). O fato de a malacofauna ser relativamente diferente entre as frações macro e micro (e.g., Forti-Esteves, 1984), levanta também a possibilidade de diferenças filogenéticas no arranjo microarquitetural tornarem a explicação sobre o padrão de alteração tafonômica por dissolução um pouco mais complicada.

Microclastos, mais facilmente recuperados em testemunhos de sondagem, não apresentam diferença significativa no perfil tafonômico em relação aos macroclastos na PSB. Embora moluscos de classes de tamanho pequeno possam apresentar composição de espécies e hábitos ecológicos diferentes (Forti-Esteves, 1984), modificando, portanto, o efeito de fatores intrínsecos sobre o perfil tafonômico de assembleias mortas (Best e Kidwell, 2000b), esse padrão não foi observado junto aos restos de moluscos da PSB.

Um aspecto importante pela diferença no perfil tafonômico entre frações de tamanho diferentes é a incidência de danos de origem biológica (bioerosão e incrustação) (Kidwell et al., 2001; Hannisdal, 2004). Danos como predação e incrustação são gradativamente mais

comuns a medida que aumenta a classe de tamanho (Kowalewski e Hoffmeister, 2003; Lockwood e Work, 2006), mas na PSB a incidência de furos de predação é maior na fração de microclastos, o que pode estar conjugado com a maior frequência de exemplares articulados. A alteração de restos bioclásticos por bioerosão e dissolução pode ocorrer muito rapidamente, especialmente onde há baixa produção de esqueletos biogênicos (Young e Nelson, 1988).

Boa parte da assembleia de microclastos de bivalves na PSB é constituída de fragmentos. Contudo, apesar de a fragmentação ser significativamente maior, a presença de valvas articuladas é significativamente maior na fração de microclastos, o que permite inferir uma menor influência de retrabalhamento sobre bioclastos de frações menores. Após a morte e consecutiva deposição de restos esqueléticos no sedimento, eles podem ser apenas enfraquecidos, principalmente por dissolução, mas também por abrasão e bioerosão. Tais processos também podem efetivamente fragmentar o material esquelético. A fragmentação geralmente é mais intensa quando esses agentes atuam em conjunto, embora seja difícil distinguir os efeitos de abrasão mecânica, perfuração e corrosão, tanto em acumulações fósseis quanto recentes (Kidwell et al., 2001; Zuschin et al., 2003).

Alguns tipos de dano biológico podem ser influenciados pela fragmentação, transporte e retrabalhamento, e ser perdidos em bioclastos menores (Hannisdal, 2004; Tomašových e Rothfuss, 2004). A bioerosão (por esponjas) também tem papel fundamental em águas temperadas, onde é favorecida, por ser em parte responsável por facilitar a dissolução, além de favorecer a fragmentação (Young e Nelson, 1985). A bioerosão por esponjas é importante também em águas não tropicais. Bivalves grandes são particularmente suscetíveis à biodegradação, e a bioerosão favorece a fragmentação (Aller e Yingst, 1985; Young e Nelson, 1985), o que pode sustentar o fato de serem encontrados mais fragmentos na fração de microclastos.

Por outro lado, como existe diferença de fauna de acordo com certas classes de tamanho, micromoluscos poderiam ser alvos preferenciais do ataque de gastrópodes predadores (Kowalewski e Kelley, 2007). Além disso, espécies com hábito infaunal podem ser favorecidas em termos de preservação (Cummins et al., 1986), o que talvez possa ocorrer nos moluscos de maiores profundidades na PSB, onde a preservação é melhor (Fig. 4.4-5). O efeito desse fator intrínseco (i.e., composição de espécies) sobre o perfil tafonômico dos restos de moluscos da PSB precisa ainda ser testado.

A quê fatores ambientais o padrão de dano pode ser relacionado?

Apesar de o perfil tafonômico quase não ter variado entre as frações estudadas, os microclasto refletem melhor os fatores ambientais analisados. Utilizando tanto RDA quanto NMDS, a maioria das assinaturas tafonômicas observadas (principalmente assinaturas de origem física, que podem indicar retrabalhamento) se comporta de modo a mostrar grupos que obedecem à batimetria (que também é refletida na sedimentologia, uma vez que as amostras mais profundas apresentam maior teor de sedimento fino; Kowsmann et al., 1977) e a localização dos principais depósitos de cascalho biodetrítico da PSB. Cabe notar que, embora apresentem composição carbonática semelhante (Figueiredo, 1975; Corrêa, 1983; Corrêa et al., 1996), as províncias bioclásticas norte (mais profunda, provavelmente mais antiga) possuem clastos de moluscos com perfil tafonômico marcadamente diferente.

A profundidade apresenta grande influência no perfil de dano tafonômico, especialmente sobre as assinaturas de origem física e sobre a alteração de cor, já que a proporção de lama está ligada à incidência de cores reduzidas (cinza e preta) e branca (Fig. 4.3C). Além disso, de acordo com a RDA, a lama também possui influência importante sobre o perfil tafonômico, mas como a proporção de sedimentos finos (silte, argila) tende a aumentar com a profundidade (Corrêa et al., 1996), pode-se deduzir que o principal fator de escala regional que influencia a alteração tafonômica nos clastos de moluscos é, de fato, a profundidade.

Danos de origem biológica, como bioerosão (principalmente os traços de *Cliona*) são bons indicadores do tempo de exposição na TAZ (Hauser et al., 2008). A bioerosão é mais comum na zona fótica, embora organismos bioerosores como fungos e esponjas clionídeas também atuem em profundidades de pelo menos 100 m (Farrow e Fyfe, 1988). Em sedimentos carbonáticos de alta latitude, esponjas clionídeas e algas endolíticas, além de equinóides e gastrópodes, são tidos como os principais agentes causadores de bioerosão.

Os danos causados por esponja são mais intensos na província bioclástica sul, o que indica que essas amostras possam estar mais sujeitas à ação destrutiva da TAZ. A bioerosão ocorre com maior intensidade onde há pouco input de bioclastos carbonáticos (Young e Nelson, 1985). Amostras de clastos de moluscos localizadas em províncias bioclásticas possuem alto grau de retrabalhamento, como já foi apontado por Figueiredo (1975), Corrêa e Ponzi (1978) e Corrêa (1983). Assinaturas tafonômicas que denotam retrabalhamento, como perda de brilho e de ornamentação, assim como fragmentação, aparecem mais relacionadas com altas proporções de cascalho e de carbonato no sedimento (Fig. 4.3B), que são característicos desses depósitos bioclásticos (Figueiredo, 1975).

A proporção de carbonato no sedimento possui muita influência sobre os danos de origem biológica (principalmente bioerosão), porque este fator sedimentar é um reflexo do processo de formação das províncias de sedimento carbonático na PSB. Tais acúmulos são formados basicamente por retrabalhamento de material antigo, geralmente em períodos de estabilização do nível do mar (Figueiredo, 1975; Corrêa, 1983). Como esses depósitos são associados a antigas linhas de costa (Corrêa e Ponzi, 1978), as conchas presentes ficam altamente sujeitas a processos como incrustação e bioerosão, devido à exposição subaquática rasa. A bioerosão é mais eficiente na zona fótica; mesmo os agentes responsáveis por bioerosão em profundidades maiores são mais eficientes nos primeiros 25 m de profundidade (Farrow e Fyfe, 1988).

A corrasão (perda dos cristais de carbonato da concha por ação indiscriminável de dissolução e maceração biológica) (Parsons e Brett, 1991) é mais comum em maiores profundidades (Staff et al., 2002), ou em águas mais frias (Cutler e Flessa, 1995), ou associada à lama (Alexanderson, 1979), o que parece ser válido também para restos de moluscos em plataformas temperadas, como a PSB (Fig. 4.4B). Inclusive, amostras de conchas obtidas em profundidades maiores que 130 m apresentam um perfil tafonômico tipicamente originário de corrasão/dissolução química, enquanto que as amostras da plataforma continental apresentam maior incidência de assinaturas relacionadas ao retrabalhamento/transporte (Fig. 4.4D). Além disso, já foi apontado que os depósitos bioclásticos que compõe a província bioclástica sul apresentam evidências de exposição subaérea (Corrêa, 1983).

Os depósitos de conchas de moluscos da bc\_s foram produzidos, provavelmente, por retrabalhamento de depósitos pleistocênicos em ambiente marinho raso, associado a linhas de costa antigas, em nível de mar mais baixo que o atual (Figueiredo, 1975; Corrêa e Ponzi, 1978; Kowsmann e Costa, 1979). Ainda segundo tais autores, as idades desses depósitos (Holoceno), assim como sua composição de espécies, não permite que lhes sejam atribuídas origem estuarino-lagunar.

A articulação das conchas é mais comum em maiores profundidades. Isso pode ser um reflexo tanto de (i) maior proporção de lama no sedimento (embora não esteja evidente por meio das análises estatísticas utilizadas neste trabalho; mas, veja Best e Kidwell, 2000a), como da (ii) maior abundância de moluscos com charneiras mais firmes (Forti-Esteves, 1984). Contudo a relação entre desarticulação/composição de espécies na PSB ainda precisa ser confirmado estatística e analiticamente, o que está além do objetivo deste trabalho.

A maior frequência de conchas articuladas, e de ornamentação e brilho natural na província bioclástica norte (mais profunda), pode indicar algum *input* maior de conchas atuais nesta área (não *remaniés*), conchas essas que podem ser de organismos típicos de maiores profundidades (mas isso ainda precisa ser testado). A ausência de cores que evidenciam exposição subaérea (cores oxidadas) em maiores profundidades nos microclastos da PSB também pode indicar que a bc\_n sofreu (ou sofre) sob uma TAZ mais branda, consequente do sedimento predominantemente lamoso e SWI menos oxigenada.

Na assembleia morta de moluscos em depósitos com história de retrabalhamento, o dano tafonômico de origem biológica pode apresentar alguma relação com o habitat original. Contudo, não é possível estabelecer com certeza o ambiente original sem levar em consideração diversos fatores, como a composição de espécies e seus requisitos ecológicos. É possível que haja maior bioturbação em águas mais rasas da PSB, além do retrabalhamento físico que originou os depósitos da província bioclástica sul, afetando o tempo que as conchas de moluscos permanecem na TAZ diferencialmente entre as duas províncias bioclásticas.

É possível verificar, portanto, que o dano tafonômico exibido por microclastos de moluscos apresenta relação mais clara com fatores ambientais que o dano em macroclastos. Os danos de origem física, resultantes de fragmentação, dissolução e abrasão mecânica são mais comumente associados a fatores sedimentares, como granulometria e composição do sedimento. Além disso, a presença de depósitos de bioclastos superficiais, retrabalhados ao longo da evolução holocênica da plataforma continental do Sul do Brasil, aparentemente condiciona o perfil tafonômico nos restos de bivalves, de acordo com o que foi exposto neste capítulo.

## 4.5 Dados suplementares

**Tabela Suplementar 4.1.** Número total de amostras analisadas para cada assinatura em cada amostra, em micro e macroclastos.

<b>Micro</b>	<b>Pont</b>	<b>Crat</b>	<b>Furos</b>	<b>O Nat</b>	<b>O. Gasta</b>	<b>O. perd</b>	<b>O. acent</b>	<b>B. nat</b>
<b>M_CSG21</b>	57	57	57	74	74	74	74	74
<b>M_MS100</b>	22	22	22	82	82	82	82	73
<b>M_MS41</b>	37	37	37	81	81	81	81	80
<b>M_S20</b>	60	60	60	144	144	144	144	144
<b>M_S24</b>	53	53	53	130	130	130	130	130
<b>M_SC12</b>	74	74	74	195	195	195	195	195
<b>M_SG19</b>	13	13	13	90	90	90	90	90
<b>M_SG24</b>	83	83	83	131	131	131	131	131
<b>M_SG91</b>	54	54	54	81	81	81	81	78
<b>M_SGC17</b>	70	70	70	72	72	72	72	72
<b>M_SGC19</b>	15	15	15	129	129	129	129	129
<b>M_SGC24</b>	32	32	32	102	102	102	102	102
<b>M_SMG61</b>	9	9	9	78	78	78	78	78
<b>Pa_MS25</b>	11	11	11	83	83	83	83	83
<b>Pa_S60</b>	25	25	25	84	84	84	84	84
<b>Pa_SG135</b>	30	30	30	135	135	135	135	135
<b>Pa_SM60</b>	46	46	46	109	109	109	109	109
<b>Pa_SSi160</b>	15	15	15	84	84	84	84	84
<b>Pa_SSi24</b>	27	27	27	60	60	60	60	60
<b>Pa_SSiC220</b>	25	25	25	78	78	78	78	64
<b>Pa_X186</b>	34	34	34	127	127	127	127	127
<b>P_MSC126</b>	45	45	45	95	95	95	95	90
<b>P_S149</b>	35	35	35	110	110	110	110	110
<b>P_S201</b>	13	13	13	91	91	91	91	91
<b>P_S414</b>	39	39	39	96	96	96	96	76
<b>P_S505</b>	33	33	33	68	68	68	68	66
<b>P_SG150</b>	23	23	23	84	84	84	84	80
<b>P_SM200</b>	36	36	36	100	100	100	100	93
<b>P_SSi150</b>	28	28	28	95	95	95	95	96
<b>P_SSi242</b>	20	20	20	84	84	84	84	81
<b>S_S20</b>	22	22	22	107	107	107	107	107
<b>S_SG130</b>	23	23	23	104	104	104	104	104
<b>S_SGM154</b>	46	46	46	99	99	99	99	99
<b>S_SM150</b>	35	35	35	86	86	86	86	86
<b>S_SM153</b>	26	26	26	88	88	88	88	88
<b>S_SSi150</b>	22	22	22	75	75	75	75	75
<b>Total</b>	1238	1238	1238	3531	3531	3531	3531	3464

Tabela Suplementar 4.1. (cont.)

<b>Macro</b>	<b>Pont</b>	<b>Crat</b>	<b>Furos</b>	<b>O Nat</b>	<b>O. Gasta</b>	<b>O. perd</b>	<b>O. acent</b>	<b>B. nat</b>
<b>M_CSG21</b>	99	99	99	149	149	149	149	144
<b>M_MS100</b>	49	49	49	140	140	140	140	150
<b>M_MS41</b>	76	76	76	110	110	110	110	150
<b>M_S20</b>	57	57	57	40	40	40	40	57
<b>M_S24</b>	36	36	36	154	154	154	154	154
<b>M_SC12</b>	24	24	24	96	96	96	96	96
<b>M_SG19</b>	45	45	45	135	135	135	135	135
<b>M_SG24</b>	65	65	65	150	150	150	150	149
<b>M_SG91</b>	60	60	60	100	100	100	100	98
<b>M_SGC17</b>	57	57	57	113	113	113	113	150
<b>M_SGC19</b>	97	97	97	94	94	94	94	150
<b>M_SGC24</b>	45	45	45	70	70	70	70	150
<b>M_SMG61</b>	60	60	60	130	130	130	130	130
<b>Pa_MS25</b>	66	66	66	150	150	150	150	150
<b>Pa_S60</b>	39	39	39	97	97	97	97	68
<b>Pa_SG135</b>	95	95	95	146	146	146	146	148
<b>Pa_SM60</b>	78	78	78	134	134	134	134	134
<b>Pa_SSi160</b>	45	45	45	77	77	77	77	77
<b>Pa_SSi24</b>	54	54	54	149	149	149	149	146
<b>Pa_SSiC220</b>	78	78	78	120	120	120	120	120
<b>Pa_X186</b>	24	24	24	78	78	78	78	80
<b>P_MSC126</b>	87	87	87	119	119	119	119	119
<b>P_S149</b>	29	29	29	61	61	61	61	58
<b>P_S201</b>	35	35	35	77	77	77	77	77
<b>P_S414</b>	68	68	68	128	128	128	128	130
<b>P_S505</b>	86	86	86	150	150	150	150	150
<b>P_SG150</b>	11	11	11	52	52	52	52	50
<b>P_SM200</b>	25	25	25	86	86	86	86	86
<b>P_SSi150</b>	20	20	20	52	52	52	52	52
<b>P_SSi242</b>	18	18	18	145	145	145	145	144
<b>S_S20</b>	12	12	12	51	51	51	51	51
<b>S_SG130</b>	18	18	18	51	51	51	51	50
<b>S_SGM154</b>	49	49	49	63	63	63	63	65
<b>S_SM150</b>	14	14	14	31	31	31	31	29
<b>S_SM153</b>	23	23	23	40	40	40	40	41
<b>S_SSi150</b>	12	12	12	35	35	35	35	35
<b>Total</b>	<b>1756</b>	<b>1756</b>	<b>1756</b>	<b>3573</b>	<b>3573</b>	<b>3573</b>	<b>3573</b>	<b>3773</b>

**Tabela Suplementar 4.1. (cont.)**

<b>B perd</b>	<b>B sec</b>	<b>Frag</b>	<b>Artic</b>	<b>Imur</b>	<b>Ext corr</b>	<b>Bioeros</b>	<b>Esponja (galeria)</b>	<b>Fungo</b>
74	74	74	74	74	57	74	35	35
73	73	84	84	84	22	84	14	14
80	80	84	84	84	37	84	32	32
144	144	144	144	144	60	144	144	144
130	130	130	130	130	53	130	130	130
195	195	195	195	195	74	195	195	195
90	90	90	90	90	13	90	90	90
131	131	131	131	131	83	131	131	131
78	78	84	84	84	54	84	29	29
72	72	72	72	72	70	72	15	15
129	129	129	129	129	15	129	129	129
102	102	102	102	102	32	102	48	48
78	78	78	78	78	9	78	78	78
83	83	83	83	83	11	83	83	83
84	84	84	84	84	25	84	46	46
135	135	135	135	135	30	135	135	135
109	109	109	109	109	46	109	109	109
84	84	84	84	84	15	84	25	25
60	60	60	60	60	27	60	60	60
64	64	82	82	82	25	82	32	32
127	127	127	127	127	34	127	127	127
90	90	96	96	96	45	96	26	26
110	110	110	110	110	35	110	30	30
91	91	91	91	91	13	91	25	25
76	76	96	96	96	39	96	44	44
66	66	69	69	69	33	69	12	12
80	80	84	84	84	23	84	10	10
93	93	120	120	120	36	120	26	26
96	96	96	96	96	28	96	22	22
81	81	84	84	84	20	84	8	8
107	107	107	107	107	22	107	14	14
104	104	104	104	104	23	104	21	21
99	99	117	117	117	46	117	33	33
86	86	86	86	86	35	86	24	24
88	88	88	88	88	26	88	39	39
75	75	75	75	75	22	75	16	16
3464	3464	3584	3584	3584	1238	3584	2037	2037

**Tabela Suplementar 4.1. (cont.)**

<b>B perd</b>	<b>B sec</b>	<b>Frag</b>	<b>Artic</b>	<b>Imur</b>	<b>Ext corr</b>	<b>Bioeros</b>	<b>Esponja (galeria)</b>	<b>Fungo</b>
144	144	150	150	150	99	150	79	79
150	150	150	150	150	49	150	81	81
150	150	150	150	150	76	150	94	94
57	57	150	150	150	57	150	50	50
154	154	154	154	154	36	154	154	154
96	96	96	96	96	24	96	96	96
135	135	135	135	135	45	135	135	135
149	149	150	150	150	65	150	128	128
98	98	100	100	100	60	100	49	49
150	150	150	150	150	57	150	59	59
150	150	150	150	150	97	150	128	128
150	150	150	150	150	45	150	94	94
130	130	130	130	130	60	130	130	130
150	150	150	150	150	66	150	150	150
68	68	150	150	150	39	150	46	46
148	148	150	150	150	95	150	150	150
134	134	134	134	134	78	134	134	134
77	77	77	77	77	45	77	51	51
146	146	150	150	150	54	150	82	82
120	120	120	120	120	78	120	31	31
80	80	80	80	80	24	80	19	19
119	119	119	119	119	87	119	119	119
58	58	61	61	61	29	61	32	32
77	77	77	77	77	35	77	35	35
130	130	130	130	130	68	130	44	44
150	150	150	150	150	86	150	150	150
50	50	52	52	52	11	52	25	25
86	86	86	86	86	25	86	33	33
52	52	52	52	52	20	52	26	26
144	144	145	145	145	18	145	53	53
51	51	51	51	51	12	51	14	14
50	50	51	51	51	18	51	27	27
65	65	66	66	66	49	66	37	37
29	29	31	31	31	14	31	12	12
41	41	41	41	41	23	41	25	25
35	35	35	35	35	12	35	10	10
3773	3773	3973	3973	3973	1756	3973	2582	2582

**Tabela Suplementar 4.1. (cont.)**

<b>Incr</b>	<b>Esponja (furo)</b>	<b>Predação</b>	<b>O simp</b>	<b>O parab</b>	<b>Ext bioeros</b>	<b>B indet</b>	<b>Cor</b>	<b>Branca</b>
74	74	74	74	74	35	74	74	73
84	84	84	84	84	14	84	84	42
84	84	84	84	84	32	84	84	83
144	144	144	144	144	31	144	144	131
130	130	130	130	130	28	130	130	116
195	195	195	195	195	77	195	195	191
90	90	90	90	90	4	90	90	78
131	131	131	131	131	68	131	131	129
84	84	84	84	84	29	84	84	78
72	72	72	72	72	15	72	72	72
129	129	129	129	129	31	129	129	104
102	102	102	102	102	48	102	102	100
78	78	78	78	78	4	78	78	73
83	83	83	83	83	1	83	83	80
84	84	84	84	84	46	84	84	83
135	135	135	135	135	26	135	135	69
109	109	109	109	109	5	109	109	73
84	84	84	84	84	14	84	84	42
60	60	60	60	60	6	60	60	52
82	82	82	82	82	25	82	82	42
127	127	127	127	127	31	127	127	56
96	96	96	96	96	26	96	96	63
110	110	110	110	110	12	110	110	74
91	91	91	91	91	17	91	91	52
96	96	96	96	96	44	96	96	54
69	69	69	69	69	12	69	69	47
84	84	84	84	84	10	84	84	57
120	120	120	120	120	26	120	120	77
96	96	96	96	96	13	96	96	50
84	84	84	84	84	8	84	84	29
107	107	107	107	107	9	107	107	42
104	104	104	104	104	13	104	104	75
117	117	117	117	117	27	117	117	68
86	86	86	86	86	13	86	86	54
88	88	88	88	88	25	88	88	56
75	75	75	75	75	11	75	75	48
3584	3584	3584	3584	3584	836	3584	3584	2613

**Tabela Suplementar 4.1. (cont.)**

<b>Incr</b>	<b>Esponja (furo)</b>	<b>Predação</b>	<b>O simp</b>	<b>O parab</b>	<b>Ext bioeros</b>	<b>B indet</b>	<b>Cor</b>	<b>Branca</b>
150	150	150	150	150	72	150	150	136
150	150	150	150	150	51	150	150	98
150	150	150	150	150	94	150	150	141
150	150	150	150	150	43	150	150	138
154	154	154	154	154	27	154	154	143
96	96	96	96	96	49	96	96	94
135	135	135	135	135	17	135	135	127
150	150	150	150	150	89	150	150	147
100	100	100	100	100	43	100	100	99
150	150	150	150	150	25	150	150	133
150	150	150	150	150	121	150	150	141
150	150	150	150	150	91	150	150	143
130	130	130	130	130	14	130	130	126
150	150	150	150	150	7	150	150	147
150	150	150	150	150	26	150	150	131
150	150	150	150	150	80	150	150	135
134	134	134	134	134	85	134	134	112
77	77	77	77	77	2	77	77	51
150	150	150	150	150	81	150	150	97
120	120	120	120	120	30	120	120	119
80	80	80	80	80	19	80	80	26
119	119	119	119	119	78	119	119	96
61	61	61	61	61	27	61	61	36
77	77	77	77	77	28	77	77	54
130	130	130	130	130	44	130	130	121
150	150	150	150	150	52	150	150	135
52	52	52	52	52	16	52	52	34
86	86	86	86	86	26	86	86	65
52	52	52	52	52	21	52	52	38
145	145	145	145	145	14	145	145	18
51	51	51	51	51	13	51	51	24
51	51	51	51	51	20	51	51	41
66	66	66	66	66	31	66	66	49
31	31	31	31	31	9	31	31	26
41	41	41	41	41	21	41	41	30
35	35	35	35	35	9	35	35	11
3973	3973	3973	3973	3973	1475	3973	3973	3262

**Tabela Suplementar 4.1. (cont.)**

<b>Creme</b>	<b>Amarela</b>	<b>Ocre</b>	<b>Vermelha</b>	<b>Cinza</b>	<b>Preta</b>	<b>Óxidos</b>	<b>C oxid</b>	<b>C reduz</b>
73	73	73	73	73	73	74	73	73
42	42	42	42	42	42	84	42	42
83	83	83	83	83	83	84	83	83
131	131	131	131	131	131	144	131	131
116	116	116	116	116	116	130	116	116
191	191	191	191	191	191	195	191	191
78	78	78	78	78	78	90	78	78
129	129	129	129	129	129	131	129	129
78	78	78	78	78	78	84	78	78
72	72	72	72	72	72	72	72	72
104	104	104	104	104	104	129	104	104
100	100	100	100	100	100	102	100	100
73	73	73	73	73	73	78	73	73
80	80	80	80	80	80	83	80	80
83	83	83	83	83	83	84	83	83
69	69	69	69	69	69	135	69	69
73	73	73	73	73	73	109	73	73
42	42	42	42	42	42	84	42	42
52	52	52	52	52	52	60	52	52
42	42	42	42	42	42	82	42	42
56	56	56	56	56	56	127	56	56
63	63	63	63	63	63	96	63	63
74	74	74	74	74	74	110	74	74
52	52	52	52	52	52	91	52	52
54	54	54	54	54	54	96	54	54
47	47	47	47	47	47	69	47	47
57	57	57	57	57	57	84	57	57
77	77	77	77	77	77	120	77	77
50	50	50	50	50	50	96	50	50
29	29	29	29	29	29	84	29	29
42	42	42	42	42	42	107	42	42
75	75	75	75	75	75	104	75	75
68	68	68	68	68	68	117	68	68
54	54	54	54	54	54	86	54	54
56	56	56	56	56	56	88	56	56
48	48	48	48	48	48	75	48	48
2613	2613	2613	2613	2613	2613	3584	2613	2613

**Tabela Suplementar 4.1.(cont.)**

<b>Creme</b>	<b>Amarela</b>	<b>Ocre</b>	<b>Vermelha</b>	<b>Cinza</b>	<b>Preta</b>	<b>Óxidos</b>	<b>C oxid</b>	<b>C reduz</b>
136	136	136	136	136	136	150	136	136
98	98	98	98	98	98	150	98	98
141	141	141	141	141	141	150	141	141
138	138	138	138	138	138	150	138	138
143	143	143	143	143	143	154	143	143
94	94	94	94	94	94	96	94	94
127	127	127	127	127	127	135	127	127
147	147	147	147	147	147	150	147	147
99	99	99	99	99	99	100	99	99
133	133	133	133	133	133	150	133	133
141	141	141	141	141	141	150	141	141
143	143	143	143	143	143	150	143	143
126	126	126	126	126	126	130	126	126
147	147	147	147	147	147	150	147	147
131	131	131	131	131	131	150	131	131
135	135	135	135	135	135	150	135	135
112	112	112	112	112	112	134	112	112
51	51	51	51	51	51	77	51	51
97	97	97	97	97	97	150	97	97
119	119	119	119	119	119	120	119	119
26	26	26	26	26	26	80	26	26
96	96	96	96	96	96	119	96	96
36	36	36	36	36	36	61	36	36
54	54	54	54	54	54	77	54	54
121	121	121	121	121	121	130	121	121
135	135	135	135	135	135	150	135	135
34	34	34	34	34	34	52	34	34
65	65	65	65	65	65	86	65	65
38	38	38	38	38	38	52	38	38
18	18	18	18	18	18	145	18	18
24	24	24	24	24	24	51	24	24
41	41	41	41	41	41	51	41	41
49	49	49	49	49	49	66	49	49
26	26	26	26	26	26	31	26	26
30	30	30	30	30	30	41	30	30
11	11	11	11	11	11	35	11	11
3262	3262	3262	3262	3262	3262	3973	3262	3262

**Tabela Suplementar 4.2.** Proporção média de dano em cada assinatura em cada amostra, em micro e macroclastos.

<b>Amostra</b>	<b>Pont.</b>	<b>Crat.</b>	<b>Furos</b>	<b>Br_nat</b>	<b>Br_perd</b>	<b>Br_sec</b>	<b>Or_nat</b>	<b>Or_gasta</b>
Microclastos								
M_CSG21	0.65	0.00	0.00	0.00	0.18	0.84	0.00	0.00
M_MS100	0.53	0.44	1.00	0.61	0.56	0.01	0.52	0.57
M_MS41	0.68	0.22	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.18
M_S20	0.59	0.27	0.00	0.06	0.60	0.37	0.06	0.11
M_S24	0.64	0.03	0.00	0.08	0.41	0.55	0.06	0.25
M_SC12	0.72	0.15	0.00	0.01	0.11	0.89	0.02	0.03
M_SG19	0.66	0.21	0.00	0.10	0.93	0.00	0.02	1.00
M_SG24	0.64	0.13	0.00	0.00	0.99	0.01	0.00	0.00
M_SG91	0.74	0.33	0.00	0.00	0.96	0.04	0.00	0.26
M_SGC17	0.61	0.02	0.00	0.00	0.07	0.95	0.00	0.03
M_SGC19	0.57	0.27	0.00	0.02	0.41	0.59	0.05	0.35
M_SGC24	0.63	0.00	0.00	0.00	0.02	1.00	0.00	0.04
M_SMG61	0.68	0.00	0.00	0.04	0.97	0.00	0.02	0.27
Pa_MS25	0.50	0.75	0.00	0.19	0.86	0.01	0.10	0.21
Pa_S60	0.79	0.38	0.00	0.00	0.21	0.80	0.00	0.05
Pa_SG135	0.65	0.00	0.00	0.75	0.40	0.08	0.68	0.44
Pa_SM60	0.55	0.86	0.00	0.35	0.76	0.00	0.42	0.20
Pa_SSi160	0.70	0.46	0.00	0.67	0.54	0.00	0.53	0.62
Pa_SSi24	0.61	0.20	0.00	0.24	0.83	0.00	0.11	0.43
Pa_SSiC220	0.91	0.66	0.59	0.86	0.39	0.02	0.36	0.66
P_MSC126	0.78	0.36	0.00	0.79	0.41	0.05	0.33	0.56
P_S149	0.75	0.82	0.00	0.50	0.35	0.31	0.34	0.48
P_SG150	0.85	0.24	0.64	0.47	0.65	0.03	0.18	0.65
P_SM200	0.73	0.91	0.61	0.34	0.72	0.04	0.13	0.65
P_SSi150	0.94	0.68	0.26	0.66	0.51	0.03	0.52	0.50
P_SSi242	0.49	0.62	0.37	1.00	0.31	0.00	0.88	0.46
S_S20	0.61	0.75	0.00	0.88	0.39	0.00	1.00	0.35
S_SG130	0.61	0.83	0.00	0.45	0.63	0.06	0.24	0.67
S_SGM154	1.00	0.54	0.00	0.38	0.58	0.16	0.17	0.61
S_SM150	0.72	0.43	0.42	0.40	0.71	0.01	0.36	0.55
S_SM153	0.99	1.00	0.00	0.43	0.60	0.10	0.56	0.40
S_SSi150	0.81	0.75	0.00	0.71	0.48	0.03	0.59	0.54
Pa_X186	0.63	0.32	0.86	0.75	0.48	0.00	0.75	0.50
Média	0.70	0.41	0.14	0.36	0.55	0.21	0.27	0.38

**Tabela Suplementar 4.2.** (cont.)

<b>Macroclastos</b>	<b>Pont.</b>	<b>Crat.</b>	<b>Furos</b>	<b>Br_nat</b>	<b>Br_perd</b>	<b>Br_sec</b>	<b>Or_nat</b>	<b>Or_gasta</b>
M_CSG21	0.64	0.10	0.00	0.03	0.40	0.66	0.00	0.20
M_MS100	0.68	0.35	0.41	0.26	0.76	0.00	0.21	0.94
M_MS41	0.65	0.06	0.00	0.02	0.97	0.01	0.00	0.27
M_S20	0.60	0.03	0.09	0.04	0.88	0.10	0.00	0.20
M_S24	0.55	0.08	0.56	0.10	0.29	0.72	0.10	0.40
M_SC12	0.66	0.16	0.00	0.01	0.14	0.99	0.01	0.14
M_SG19	0.58	0.06	0.00	0.07	0.93	0.01	0.05	0.53
M_SG24	0.60	0.16	0.08	0.00	1.00	0.00	0.00	0.31
M_SG91	0.65	0.18	0.00	0.02	0.92	0.07	0.01	0.42
M_SGC17	0.61	0.07	0.44	0.12	0.83	0.07	0.04	0.55
M_SGC19	0.64	0.09	0.00	0.01	0.13	1.00	0.00	0.20
M_SGC24	0.70	0.06	0.22	0.01	0.47	0.60	0.00	0.25
M_SMG61	0.59	0.03	0.00	0.06	0.94	0.01	0.03	1.00
Pa_MS25	0.58	0.06	0.00	0.15	0.86	0.01	0.09	0.65
Pa_S60	0.69	0.17	0.27	0.00	0.94	0.07	0.01	0.12
Pa_SG135	0.60	0.09	0.19	0.30	0.54	0.21	0.32	0.60
Pa_SM60	0.59	0.77	0.45	0.24	0.75	0.03	0.38	0.48
Pa_SSi160	0.82	0.52	0.00	0.27	0.75	0.00	0.16	0.97
Pa_SSi24	0.78	0.39	0.06	0.09	0.87	0.06	0.08	0.49
Pa_SSiC220	0.97	1.00	0.21	0.63	0.43	0.00	0.45	0.66
P_MSC126	0.99	0.43	0.00	0.23	0.78	0.02	0.19	0.48
P_S149	0.86	0.49	0.00	0.27	0.51	0.29	0.47	0.50
P_SG150	0.77	0.52	0.00	0.44	0.52	0.09	0.61	0.51
P_SM200	0.61	0.04	0.00	0.41	0.50	0.15	0.48	0.66
P_SSi150	0.93	0.91	0.00	0.25	0.75	0.02	0.44	0.46
P_SSi242	0.57	0.11	0.00	1.00	0.09	0.00	1.00	0.21
S_S20	0.66	0.48	0.42	0.34	0.69	0.00	0.64	0.47
S_SG130	0.63	0.27	0.00	0.46	0.46	0.14	0.49	0.60
S_SGM154	0.85	0.78	0.00	0.08	0.91	0.02	0.10	0.61
S_SM150	0.97	0.21	0.00	0.30	0.72	0.00	0.41	0.56
S_SM153	0.86	0.50	0.22	0.21	0.71	0.11	0.22	0.36
S_SSi150	0.89	0.96	0.00	0.50	0.54	0.00	0.72	0.34
Pa_X186	0.78	0.82	0.35	0.27	0.76	0.00	0.26	0.52
Média	0.71	0.33	0.12	0.22	0.66	0.17	0.24	0.47

**Tabela Suplementar 4.2.** (cont.)

<b>Or_perd</b>	<b>O_acent</b>	<b>Frag</b>	<b>Artic</b>	<b>Imur</b>	<b>Corras</b>
1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.65
0.13	0.00	0.99	0.00	0.00	0.67
0.81	0.15	1.00	0.00	0.00	0.68
0.78	1.00	0.95	0.00	0.00	0.68
0.68	0.46	0.96	0.00	0.00	0.65
0.95	0.18	0.97	0.00	0.00	0.75
0.00	0.27	0.88	0.00	1.00	0.71
0.98	0.27	1.00	0.00	0.00	0.67
0.75	0.00	0.99	0.00	0.00	0.74
0.97	0.00	0.99	0.00	0.00	0.61
0.62	0.09	0.90	0.00	0.00	0.61
0.96	0.00	0.97	0.00	0.00	0.63
0.68	0.62	0.95	0.00	0.00	0.68
0.70	0.43	0.80	0.00	0.00	0.67
0.95	0.00	1.00	0.00	0.00	0.81
0.16	0.00	0.37	1.00	0.00	0.65
0.54	0.11	0.62	0.18	0.00	0.76
0.08	0.00	0.96	0.00	0.00	0.70
0.52	0.00	0.73	0.00	0.00	0.66
0.14	0.00	0.80	0.00	0.00	0.91
0.26	0.00	0.86	0.00	0.00	0.85
0.33	0.00	0.63	0.00	0.00	0.91
0.26	0.00	0.99	0.00	0.00	0.93
0.29	0.00	0.98	0.00	0.00	0.78
0.20	0.00	0.75	0.00	0.00	0.96
0.02	0.00	0.99	0.00	0.00	0.71
0.06	0.00	0.97	0.00	0.00	0.75
0.21	0.00	0.88	0.00	0.00	0.80
0.31	0.00	0.91	0.00	0.00	1.00
0.23	0.14	0.95	0.00	0.00	0.81
0.27	0.00	0.83	0.00	0.00	0.99
0.12	0.00	0.92	0.00	0.00	0.95
0.06	0.00	0.43	0.30	0.00	0.76
0.46	0.11	0.88	0.04	0.03	0.76

**Tabela Suplementar 4.2.** (cont.)

<b>Or_perd</b>	<b>O_acent</b>	<b>Frag</b>	<b>Artic</b>	<b>Imur</b>	<b>Corras</b>
0.83	0.30	0.88	0.00	0.00	0.61
0.15	0.00	0.86	0.00	0.00	0.70
0.81	0.21	0.41	0.00	0.00	0.62
0.49	1.00	0.99	0.00	0.00	0.59
0.53	0.35	0.81	0.00	0.00	0.63
1.00	0.02	0.95	0.00	0.00	0.63
0.60	0.09	0.43	0.00	0.70	0.58
0.68	0.41	1.00	0.00	0.00	0.66
0.75	0.02	0.94	0.00	0.00	0.63
0.53	0.21	0.59	0.00	0.00	0.60
0.83	0.30	0.85	0.00	0.00	0.61
0.91	0.03	1.00	0.00	0.00	0.68
0.18	0.14	0.38	0.00	1.00	0.59
0.50	0.02	0.77	0.00	0.00	0.57
0.96	0.16	0.99	0.00	0.00	0.69
0.33	0.00	0.36	0.00	0.00	0.58
0.39	0.00	0.55	0.00	0.00	0.82
0.16	0.00	0.87	0.00	0.00	0.80
0.65	0.00	0.84	0.00	0.00	0.80
0.16	0.00	0.62	0.00	0.00	0.92
0.54	0.04	0.74	0.00	0.00	0.95
0.27	0.03	0.46	0.00	0.00	0.85
0.13	0.05	0.35	0.00	0.00	0.79
0.13	0.00	0.25	0.00	0.00	0.58
0.35	0.00	0.55	0.00	0.00	1.00
0.06	0.00	0.65	0.00	0.00	0.54
0.16	0.00	0.56	0.00	0.00	0.77
0.18	0.00	0.29	0.00	0.00	0.60
0.53	0.00	0.51	0.00	0.00	0.87
0.29	0.00	0.27	0.00	0.00	0.93
0.54	0.18	0.46	0.00	0.00	0.82
0.20	0.00	0.52	0.00	0.00	0.90
0.45	0.00	0.58	0.00	0.00	0.82
0.46	0.11	0.65	0.00	0.05	0.72

**Tabela Suplementar 4.2.** (cont.)

<b>Bioerosão</b>	<b>Esponja</b>	<b>Fungo</b>	<b>Incrust</b>	<b>Cliona</b>	<b>Drill</b>	<b>O_simp</b>	<b>O_parab</b>	<b>Ext_bioer</b>
0.86	0.77	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.72
0.30	0.36	0.88	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.76
0.70	0.81	0.35	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.85
0.39	0.08	0.26	0.00	0.00	0.15	0.31	0.20	0.73
0.39	0.04	0.28	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.76
0.72	0.20	0.48	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.82
0.08	0.00	0.08	0.00	0.00	0.24	0.00	0.63	1.00
0.95	0.39	0.66	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.90
0.63	0.17	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.87
0.38	1.00	0.58	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.80
0.44	0.13	0.13	0.20	0.84	0.09	0.00	0.00	0.73
0.86	0.38	0.88	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.81
0.09	0.01	0.05	0.00	0.00	0.14	0.00	0.18	0.67
0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.27	0.00	0.68	0.67
1.00	0.43	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.81
0.35	0.01	0.13	0.56	0.81	0.53	1.00	0.42	0.67
0.08	0.01	0.05	0.00	1.00	0.15	0.00	0.26	0.67
0.30	0.20	0.59	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.76
0.18	0.02	0.12	0.00	0.00	0.09	0.00	0.24	0.78
0.56	0.19	0.77	0.00	0.00	0.67	0.00	0.00	0.80
0.49	0.15	1.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.85
0.20	0.13	0.29	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.83
0.22	0.30	0.87	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67
0.40	0.73	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.92
0.25	0.27	0.23	0.00	0.00	0.52	0.00	0.00	0.77
0.17	0.50	0.46	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.75
0.15	0.29	0.27	0.00	0.00	0.31	0.00	0.00	0.67
0.23	0.00	0.77	0.00	0.00	0.42	0.00	0.00	0.82
0.42	0.09	0.34	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.67
0.28	0.33	0.31	0.00	0.00	0.83	0.00	0.00	0.72
0.52	0.21	0.57	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.80
0.27	0.13	0.08	0.00	0.00	0.37	0.00	0.00	0.97
0.45	0.07	0.30	1.00	0.00	0.78	0.35	1.00	0.73
0.40	0.26	0.43	0.06	0.08	0.27	0.05	0.11	0.78

**Tabela Suplementar 4.2.** (cont.)

<b>Bioerosão</b>	<b>Esponja</b>	<b>Fungo</b>	<b>Incrust</b>	<b>Cliona</b>	<b>Drill</b>	<b>O_simp</b>	<b>O_parab</b>	<b>Ext_bioer</b>
0.59	0.54	0.42	0.00	0.29	0.00	0.00	0.00	0.78
0.42	0.24	0.59	0.05	0.00	0.16	0.00	0.00	0.82
0.78	0.34	0.82	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.77
0.36	0.55	0.46	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.81
0.22	0.10	0.17	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.72
0.63	0.68	0.39	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.85
0.16	0.11	0.14	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
0.73	0.18	0.52	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.79
0.53	0.54	0.41	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.75
0.21	0.11	0.24	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.81
1.00	0.96	0.92	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.90
0.75	0.07	0.79	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.91
0.14	0.08	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.86
0.06	0.00	0.04	0.00	0.00	0.05	0.00	0.20	0.72
0.65	0.16	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.94
0.78	0.26	0.68	0.77	0.00	0.42	0.50	1.00	0.80
0.04	0.00	0.02	0.14	0.00	0.05	0.00	0.20	0.63
0.67	0.20	0.99	0.00	0.14	0.26	0.00	0.00	0.81
0.31	0.57	0.60	0.00	0.14	0.05	0.00	0.20	0.74
0.30	0.77	0.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.70
0.54	0.46	0.46	0.00	0.00	0.42	0.00	0.00	0.72
0.44	0.51	0.32	0.00	0.00	0.47	0.00	0.00	0.65
0.38	0.00	0.39	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.67
0.37	0.29	0.72	0.00	0.00	0.63	0.00	0.00	0.75
0.49	0.31	0.20	0.00	0.00	0.68	0.00	0.00	0.63
0.12	0.00	0.11	0.00	0.00	0.26	0.00	0.00	0.67
0.31	0.00	1.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.82
0.48	0.49	0.46	0.00	0.00	0.95	0.00	0.00	0.66
0.58	0.57	0.43	0.00	0.00	0.63	0.00	0.00	0.73
0.36	0.13	0.44	0.00	0.00	0.84	0.00	0.00	0.63
0.63	0.52	0.25	0.00	0.00	0.53	0.00	0.00	0.72
0.32	0.65	0.70	0.00	0.00	0.74	0.00	0.00	0.84
0.81	0.51	0.75	1.00	0.14	0.21	1.00	0.60	0.95
0.46	0.33	0.46	0.06	0.05	0.28	0.05	0.07	0.77

**Tabela Suplementar 4.2. (cont.)**

<b>Cor</b>	<b>Branca</b>	<b>Creme</b>	<b>Amarela</b>	<b>Ocre</b>	<b>Vermelha</b>	<b>cinza</b>	<b>Preta</b>	<b>Óxidos</b>
0.99	0.12	0.50	1.00	0.69	0.62	0.93	0.00	0.00
0.50	0.88	0.30	0.06	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00
0.99	0.98	0.51	0.00	0.00	0.09	0.04	0.00	0.19
0.91	0.56	0.55	0.52	0.18	0.52	0.13	0.00	0.68
0.89	0.53	0.77	0.27	0.25	0.52	0.32	0.29	1.00
0.98	0.21	0.59	0.87	0.58	0.79	0.25	0.52	0.92
0.87	0.24	1.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.36
0.98	0.28	0.84	0.94	0.71	0.18	0.08	0.00	0.62
0.93	0.99	0.19	0.00	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00
1.00	0.32	0.78	0.71	0.27	0.52	0.28	0.46	0.00
0.81	0.29	0.69	0.84	0.46	0.58	0.33	0.00	0.63
0.98	0.06	0.32	0.90	1.00	0.83	0.58	1.00	0.00
0.94	0.86	0.75	0.03	0.00	0.10	0.33	0.00	0.00
0.96	1.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.59
0.99	0.18	0.40	0.76	0.88	1.00	0.58	0.00	0.19
0.51	0.54	0.80	0.63	0.16	0.11	0.30	0.00	0.24
0.67	0.78	0.82	0.00	0.02	0.00	0.28	0.00	0.00
0.50	0.76	0.66	0.06	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00
0.87	0.88	0.49	0.05	0.00	0.00	0.72	0.00	0.00
0.51	0.95	0.52	0.12	0.00	0.00	0.57	0.00	0.00
0.66	0.60	0.78	0.46	0.11	0.00	0.16	0.00	0.00
0.67	0.38	0.64	0.89	0.13	0.20	0.41	0.45	0.00
0.68	0.79	0.48	0.09	0.00	0.00	0.72	0.00	0.00
0.64	0.68	0.60	0.41	0.02	0.00	0.27	0.00	0.00
0.52	0.78	0.41	0.29	0.06	0.00	0.41	0.00	0.00
0.35	0.69	0.59	0.00	0.00	0.52	0.12	0.00	0.00
0.39	0.79	0.49	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.72	0.81	0.49	0.32	0.06	0.00	1.00	0.00	0.00
0.58	0.60	0.54	0.75	0.19	0.00	0.15	0.00	0.00
0.63	0.76	0.59	0.23	0.05	0.14	0.51	0.00	0.00
0.64	0.59	0.49	0.39	0.10	0.00	0.49	0.00	0.00
0.64	0.83	0.19	0.41	0.09	0.00	0.36	0.00	0.00
0.44	0.71	0.74	0.09	0.05	0.00	0.06	0.00	0.00
0.74	0.62	0.56	0.37	0.18	0.20	0.33	0.08	0.16

**Tabela Suplementar 4.2. (cont.)**

<b>Cor</b>	<b>Branca</b>	<b>Creme</b>	<b>Amarela</b>	<b>Ocre</b>	<b>Vermelha</b>	<b>cinza</b>	<b>Preta</b>	<b>Óxidos</b>
0.91	0.21	0.53	0.70	0.79	0.34	0.28	0.18	0.00
0.66	0.78	0.52	0.11	0.08	0.00	0.07	0.00	0.00
0.95	0.94	0.73	0.03	0.01	0.00	0.40	0.00	0.11
0.93	0.59	0.42	0.48	0.36	0.13	0.01	0.06	0.43
0.94	0.21	0.82	0.64	0.37	0.52	0.32	0.11	0.52
0.99	0.24	0.72	0.70	0.59	0.23	0.25	0.17	1.00
0.95	0.70	0.84	0.24	0.18	0.00	0.04	0.00	0.00
0.99	0.34	0.62	0.78	0.54	0.00	0.16	0.00	0.16
1.00	0.97	0.24	0.02	0.00	0.00	0.27	0.00	0.00
0.89	0.39	0.71	0.45	0.20	0.03	0.12	0.06	0.00
0.95	0.09	0.35	0.76	0.87	0.73	0.31	0.57	0.05
0.96	0.10	0.31	0.83	1.00	0.15	0.29	0.39	0.00
0.98	0.86	1.00	0.01	0.00	0.03	0.26	0.00	0.18
0.99	0.78	0.72	0.00	0.00	0.02	0.15	0.00	0.00
0.91	0.27	0.15	0.33	0.99	0.26	0.39	0.36	0.00
0.84	0.19	0.61	0.92	0.63	0.13	0.19	0.07	0.36
0.67	0.43	0.93	0.15	0.00	0.00	0.46	0.00	0.00
0.65	0.79	0.58	0.14	0.04	0.00	0.17	0.00	0.00
1.00	0.56	0.88	0.05	0.06	0.00	1.00	0.27	0.00
0.33	0.73	0.65	0.07	0.00	0.00	0.28	0.00	0.00
0.60	0.53	0.69	0.16	0.05	0.00	0.05	0.00	0.00
0.71	0.28	0.81	0.42	0.32	0.13	0.30	0.75	0.00
0.66	0.47	0.66	0.44	0.28	0.00	0.32	0.00	0.00
0.76	0.18	0.97	0.78	0.35	0.11	0.03	0.00	0.00
0.74	0.63	0.71	0.30	0.10	0.00	0.09	0.00	0.00
0.13	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.30	0.00	0.00
0.47	0.25	0.98	0.16	0.00	0.74	0.08	0.00	0.00
0.81	0.37	0.88	0.69	0.14	0.17	0.31	0.00	0.00
0.75	0.35	0.76	0.65	0.27	0.07	0.15	0.33	0.00
0.85	0.96	0.56	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00
0.74	0.40	0.38	1.00	0.32	0.47	0.12	0.00	0.00
0.32	0.45	0.82	0.17	0.17	0.00	0.16	0.00	0.00
0.81	0.42	0.77	0.49	0.38	0.04	0.24	0.00	0.13
0.78	0.50	0.65	0.38	0.28	0.13	0.23	0.10	0.09

**Tabela Suplementar 4.2.** (cont.)

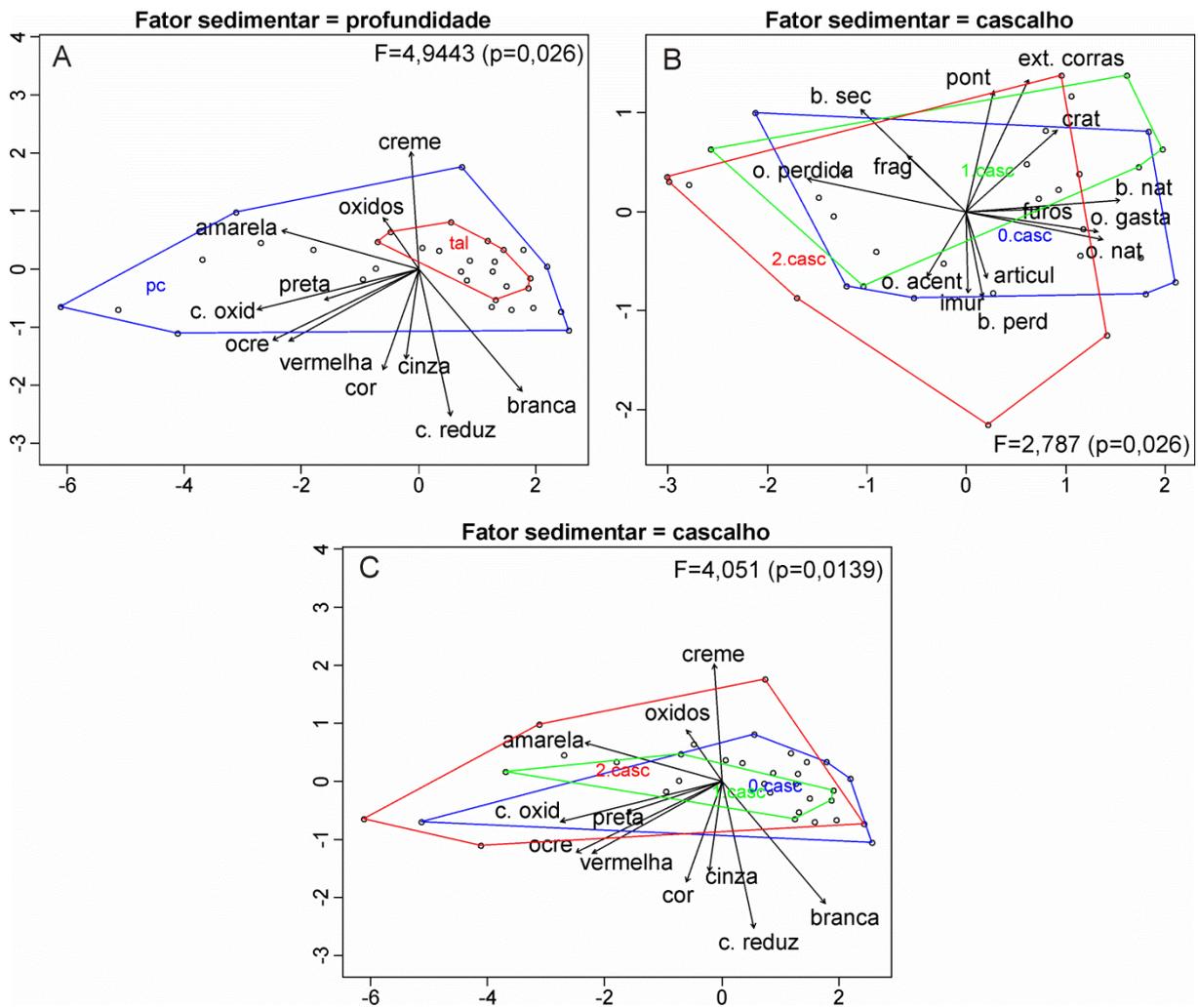
<b>Cor_oxid</b>	<b>Cor_red</b>
0.76	0.73
0.05	0.72
0.11	0.77
0.34	0.53
0.37	0.65
0.67	0.39
0.15	0.20
0.56	0.27
0.03	0.79
0.43	0.51
0.56	0.45
1.00	0.48
0.13	0.85
0.01	0.78
0.89	0.51
0.32	0.53
0.13	0.73
0.10	0.61
0.08	1.00
0.10	0.87
0.20	0.55
0.32	0.56
0.09	0.97
0.16	0.62
0.14	0.73
0.26	0.62
0.08	0.61
0.14	0.94
0.24	0.55
0.20	0.82
0.17	0.68
0.12	0.79
0.14	0.57
0.27	0.65

**Tabela Suplementar 4.2.** (cont.)

<b>Cor_oxid</b>	<b>Cor_red</b>
0.75	0.33
0.13	0.35
0.13	0.50
0.37	0.26
0.60	0.34
0.57	0.32
0.22	0.32
0.44	0.21
0.04	0.49
0.32	0.25
1.00	0.41
0.82	0.34
0.19	0.50
0.13	0.38
0.81	0.50
0.61	0.24
0.17	0.48
0.14	0.40
0.17	0.75
0.11	0.38
0.16	0.26
0.38	0.54
0.30	0.40
0.41	0.10
0.18	0.34
0.00	0.50
0.45	0.16
0.36	0.35
0.34	0.32
0.09	0.44
0.60	0.23
0.20	0.31
0.33	0.33
0.35	0.36

**Tabela Suplementar 4.3.** Assinaturas com frequências significativamente diferentes entre a fração macro e a fração micro, de acordo com o teste de Mann-Whitney.

<b>Assinatura</b>	<b>Z</b>	<b>p</b>
Pontuações	-4,683	<0,001
Ornamentação natural	-3,086	0,002
O. acentuada	-9,861	0
Brilho natural	-8,124	0
B. perdido	-10,887	0
B. secundário	-5,203	0
Fragmentação	-58,004	0
Ext. corrasão	-4,047	<0,001
Bioerosão	-13,001	0
Fungo	-10,122	0
Incrustação	-5,195	0
Cliona	-2,616	0,008
Furo de predação	-2,916	0,003
Ext. bioerosão	-3,835	<0,001
Bioerosão indet.	-8,255	0
Alteração cor	-9,596	0
Cor branca	-10,410	0
Cor creme	-2,746	0,006
Cor amarela	-3,331	<0,001
Cor vermelha	-2,781	0,005
Cor cinza	-9,031	0
Cor preta	-5,629	0
Cor oxidada	-7,378	0



**Figura Suplementar 4.1.** Ordenação das amostras em espaço reduzido, considerando assinaturas de origem física (stress = 0,11) e alteração de cor (stress = 0,04). Os grupos produzidos segundo cada um dos fatores sedimentares (A, profundidade; B-C, cascalho; veja Material e Métodos), delimitados pelos polígonos, foram testados utilizando PERMANOVA, cujos valores de F e P estão indicados no gráfico respectivo. Foram mostrados apenas os agrupamentos significativos ( $p < 0,05$ , segundo PERMANOVA).

## **CAPÍTULO 5**

# **Podem fatores ambientais modernos explicar a distribuição espacial de assinaturas tafonômicas em microclastos de moluscos marinhos de *remaniés* biológicos?**

## **5.1 Introdução**

O padrão de distribuição das comunidades ecológicas é influenciado por processos ambientais que agem em diversas escalas espaciais, ou seja, que apresentam intensidades/gradientes diferentes de acordo com a extensão espacial considerada (revisão em Dungan et al., 2002). O clima, por exemplo, influencia a distribuição de espécies em escala global (vários graus de latitude/longitude), enquanto que o efeito de borda, por exemplo, pode ser percebido localmente, em escala de metros (Begon et al., 2006). Paisagens são áreas espacialmente heterogêneas, ou mosaicos (Turner, 1989). A Ecologia de Paisagem analisa a distribuição de organismos ou comunidades através de informações geográficas tomadas em ampla escala, por meio de técnicas indiretas como imagens de satélite (Wiens et al., 1993). De maneira geral, essas diversas paisagens representam um conjunto de fatores ambientais locais indissociáveis (Levin, 1992).

Estudos tem observado que a influência de um único fator ambiental sobre a distribuição de uma comunidade varia conforme a escala utilizada. Por exemplo, a interação entre adultos e juvenis, considerando bivalves marinhos viventes em sedimento fino, ocorre de maneira marcadamente diferente quando analisada em escala mais ampla que aquela normalmente utilizada em experimentos de campo (Hewitt et al., 1997). Por outro lado, a distribuição de comunidades de algas e invertebrados pode responder mais à variabilidade vertical do que lateral quando analisada em escala local, enquanto que em escalas mais

amplas (centenas a milhares de metros) a variabilidade vertical perde importância (Benedetti-Cecchi, 2001).

De maneira geral, a composição taxonômica ou o ranking de dominância das espécies encontradas nas assembleias mortas refletem, com razoável fidelidade, os das diversas assembleias vivas (biocenoses) envolvidas na formação das primeiras em escala de subambiente ou habitat (e.g., Kidwell, 2001, 2002). Contudo, assembleias mortas podem apresentar ‘estrutura de comunidades’ alterada, pois são o acúmulo de várias gerações, formados ao longo do tempo (Flessa e Kowalewski, 1994; Carrol et al., 2003; Krause et al., 2010). A riqueza (S) pode estar aumentada devido ao amalgamento de diferentes comunidades, e a composição é enviesada, pois as ‘comunidades’ tratam-se de clastos (bioclastos) submetidos a processos ambientais (e.g., biorrevolvimento, correnteza, abrasão, dissolução, fragmentação, etc.), os quais destroem conchas de diferentes espécies seletivamente (Fürsich, 1978; Flessa e Brown, 1983; Fürsich e Flessa, 1987). Esse viés pode ser intensificado, quando as assembleias mortas incluem também conchas fósseis, pleistocênicas (*remaniés* biológicos), pois estas também estiveram sujeitas a danos diagenéticos (e.g., Russel, 1991). Em outras palavras, não é possível aplicar, diretamente, análises comumente utilizadas em estudos de biodiversidade de biocenoses para interpretar a biodiversidade, e os ambientes ocupados pelas assembleias mortas.

Contudo, bioclastos (ou sedimentos) de assembleias mortas de moluscos, de *remaniés* ou não, também tem suas características afetadas por fatores ambientais que variam espacialmente. Profundidade, temperatura, salinidade e diversos tipos de correnteza e topografia influenciam a distribuição dos sedimentos, assim como a sua característica. Esses fatores agem igualmente sobre os bioclastos, não só determinando sua granulometria (fragmentação), como características tafonômica e ainda sua ocorrência espacial. No caso de *remaniés*, a influencia dos fatores sobre os bioclastos e a distribuição espacial dos mesmos poderá ser mascarada, devido ao amalgamento de diferentes “gerações” de bioclastos e dos habitats em que foram gerados, causados por fatores de diferentes magnitudes (bioturbação, variação do nível do mar, etc.).

Entretanto, *remaniés* tendem a preservar clastos mais jovens, em torno de 5.000 – 6.000 anos (Barbour-Wood et al., 2006), e esses também estão sujeitos a fatores ambientais atuais. Dessa forma podem compartilhar características tafonômicas pela ação de fatores ambientais contemporâneos (e.g., Davies et al., 1989a). Ou seja, assinaturas tafonômicas ou danos nas conchas, podem ter sua distribuição espacial influenciada por fatores ambientais de um determinado ‘momento’ e assim serem preservadas no registro geológico (*shell beds*).

Nesse sentido, a distribuição espacial de amostras de bioclastos, através de seu conjunto de características (assinaturas) tafonômicas ou perfil tafonômico, podem fornecer importantes informações para reconstituições paleoambientais. Assim, muitas análises utilizadas para interpretar a distribuição espacial de assembleias vivas poderiam ser utilizadas.

Os efeitos de fatores ambientais sobre assinaturas tafonômicas de assembleias mortas de moluscos marinhos são relativamente bem conhecidos (Cummins et al., 1986; Fürsich e Flessa, 1987; Powell et al., 1992; Flessa et al., 1993; Fürsich e Oschmann, 1993; Lescinsky et al., 2002; Smith e Nelson, 2003; Best, 2008; Rodrigues et al., 2008; Tomašových e Zuschin, 2009; Parsons-Hubbard et al., 2011). Porém, grande parte do conhecimento adquirido tem focado a ação de fatores particulares sobre assinaturas também particulares (e.g., Powell et al., 2011a, b, c). A dissolução de conchas tem sido atribuída aos efeitos de sedimento lamoso e/ou da acidez da água, enquanto abrasão de conchas tem sido associada a sedimento arenoso (Alexsanderson, 1979; Cutler e Flessa, 1993). A influência de um conjunto de fatores ambientais sobre o perfil tafonômico de uma assembleia não é tão bem compreendido. Por exemplo, assembleias que apresentam um perfil tafonômico onde predominam características como incrustação, estão associados à ambientes marinhos tropicais rasos (Lecinsky et al., 2002).

Concentrações de moluscos marinhos tem sido usadas para delimitar tafofacies e estabelecer correlações estratigráficas prioritariamente em escala espacial regional (Parsons-Hubbard, 2005) ou geográfica (Kidwell, 1988). Em outras palavras, a influência de fatores ambientais em escala espacial ampla sobre a distribuição espacial de perfis tafonômicos de assembleias mortas de moluscos marinhos precisa ser melhor compreendida, afim de que se possa utilizá-la em estudos paleoambientais de caráter mais abrangente. Desta forma, o presente capítulo analisa se alguns fatores ambientais modernos em escala local e de paisagem influenciam a distribuição espacial de perfis tafonômicos de amostras de *remaniés* de microclastos de bivalves da Plataforma Continental do sul do Brasil.

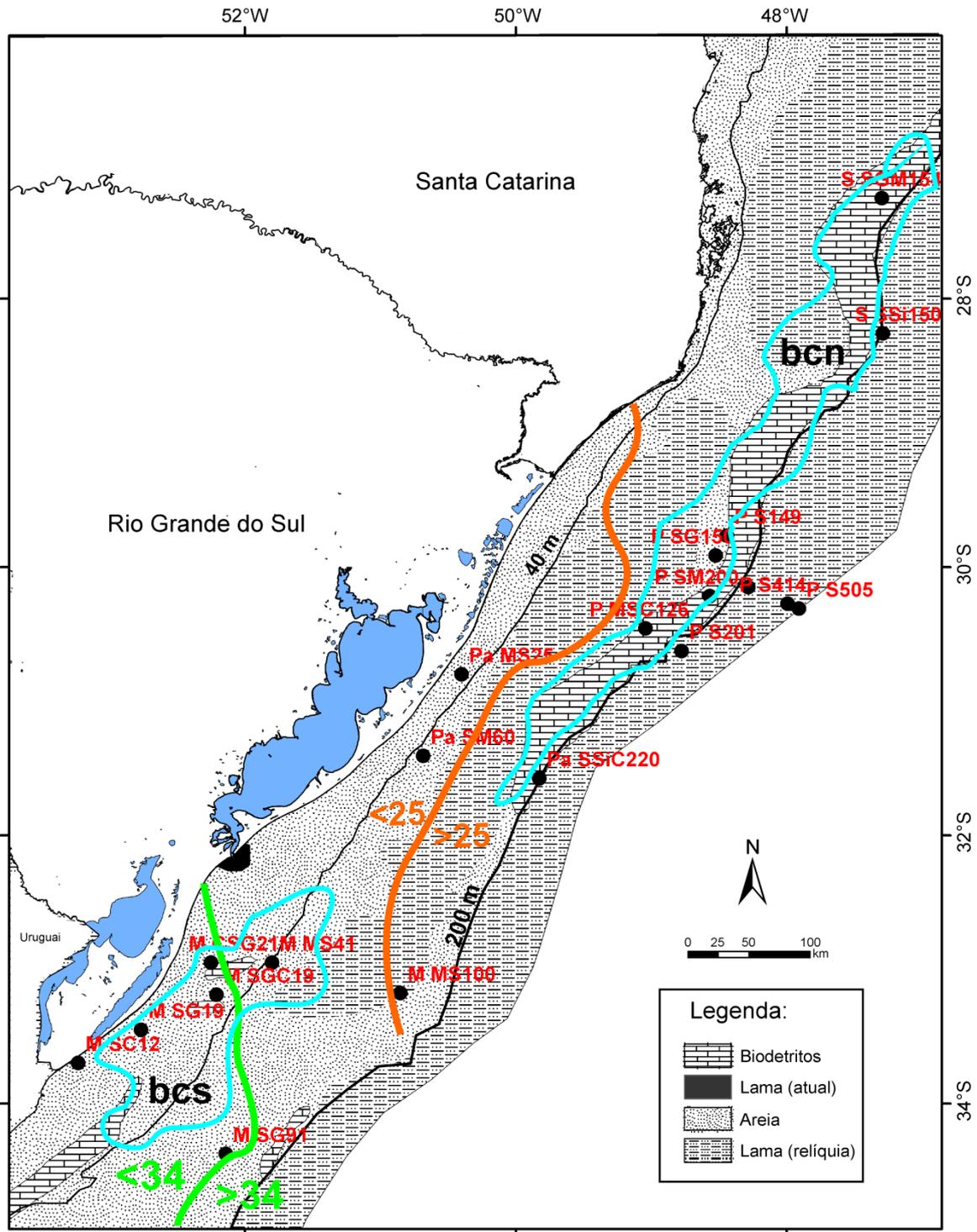
Metodologias estatísticas relativamente simples podem ser utilizadas para estimar quantitativamente o efeito dos fatores ambientais sobre a variabilidade tafonômica verificada em moluscos marinhos. Neste capítulo, a distribuição espacial das assinaturas tafonômicas em moluscos de águas subtropicais é determinada por meio de metodologias até então utilizadas somente em estudos de ecologia espacial. O objetivo é analisar a influência de fatores ambientais sobre as assinaturas tafonômicas, e ainda a distribuição espacial conforme fatores do tipo granulometria e composição do sedimento, latitude, profundidade, temperatura e salinidade.

## Área de estudo

A plataforma continental sul brasileira (PSB) é ampla, atingindo até 200 km de largura, e apresenta topografia uniforme. A sedimentação terrígena atual é praticamente nula (Vicalvi, 1977), sendo que os sedimentos presentes são predominantemente relictuais. Na plataforma interna predomina a facies areia, exceto na desembocadura da Lagoa dos Patos onde há deposição de lama atual. Na porção mais distal da PSB predomina sedimento fino, associado à deposição estuarina/lagunar pretérita (Pleistoceno) (Kowsmann e Costa, 1979; Corrêa et al., 1996). Há uma grande feição deposicional com predomínio de biodetritos de idade pleistocênica ao longo da plataforma média/externa, entre as latitudes de 26° e 32°S (Kowsmann et al., 1977), assim como vários depósitos de cascalho bioclástico na altura da Lagoa Mirim, na plataforma interna (Corrêa e Ponzi, 1978; Corrêa, 1983).

As águas ao norte da PSB são uniformemente estratificadas, com águas quentes e salinas na superfície influenciadas pela corrente do Brasil, e águas mais frias e menos salinas em maiores profundidades, oriundas da Massa de Água do Atlântico Sul (Acha et al., 2004). Na região do estuário da Lagoa dos Patos, a dinâmica das massas de água e da salinidade é controlada pela precipitação anual (que atinge o máximo no Inverno-Primavera) e pelo padrão de ventos (Lentini et al., 2000; Acha et al., 2004).

As propriedades físicas da água da PSB são condicionadas pelo aporte de água pouco salina (até 33‰) e fria (até 13°C), oriunda da Pluma do Rio da Prata (Soares e Möller, 2001). Devido à descarga de água doce da Lagoa dos Patos e à ressurgência da quebra de plataforma na altura do Cabo de Santa Marta, a água costeira e superficial da PSB apresenta alta biomassa fitoplanctônica (Ciotti et al., 1995). Ao longo da PSB, a área mais costeira apresenta até 15% de água doce originária do Rio da Prata, reforçada no Inverno pelo deslocamento da confluência entre a Corrente do Brasil e a Corrente das Malvinas para o Norte (Möller et al., 2008).



**Figura 5.1.** Mapa das feições geomorfológicas presentes na área de estudo, segundo Martins et al. (1996), indicando a localização de depósitos bioclástico (em azul) (compilado de Figueiredo, 1975; Kowzman et al., 1977; Corrêa e Ponzi, 1978; Corrêa, 1983).

## 5.2 Material e métodos

### Perfil tafonômico

Ao todo, 20 amostras de microclastos de moluscos bivalves compreendendo uma ampla faixa de variação batimétrica (12 a 505 metros), sedimentológica (areia: 42% a 95%, silte: 0 a 41%, argila: 0 a 29%, cascalho: 0 a 49% e carbonato: 0 a 84%) e oceanográfica (temperatura e salinidade) na PSB foram utilizadas. A localização e os dados de granulometria e composição do sedimento de cada amostra, além da profundidade, temperatura superficial e salinidade da água encontram-se na Tabela 5.1.

**Tabela 5.1.** Localização, sedimentologia, composição das amostras, e respectivos valores de salinidade e temperatura da água. A profundidade está indicada no nome da amostra.

Amostra	Lat (S)	Long (W)	S	Si	Cl	Gr	C	Sal	T
M_SC12	33°41'48"	53°13'54"	88	0	0	12	57	34,39	18,16
Pa_SSiC220	31°34'30"	49°49'30"	53	24	13	10	45	35,48	16,94
P_SM200	31°13'00"	48°34'00"	72	13	10	5	64	32,44	16,45
M_CSG21	32°57'00"	52°15'00"	64	0	0	36	84	30,80	17,90
P_SG150	29°54'48"	48°31'30"	69	8	5	18	82	30,65	17,78
M_SGC19	33°11'18"	52°12'36"	74	0	0	26	71	34,70	17,11
Pa_SM60	31°24'30"	50°41'00"	87	10	3	0	0	31,91	17,25
P_S201	30°37'35"	48°46'30"	90	5	2	3	0	33,91	19,79
P_S149	29°46'00"	48°26'30"	71	5	7	17	0	33,17	18,86
Pa_MS25	30°48'00"	50°24'00"	47	26	26	1	0	33,21	18,90
M_MS100	33°10'36"	50°51'06"	42	41	17	0	14	35,72	19,05
M_MS41	32°57'00"	51°48'00"	49	21	29	1	14	35,56	19,66
Pa_SG135	31°06'00"	49°46'00"	74	0	0	26	0	35,69	17,52
M_SG19	33°27'00"	52°46'00"	51	0	0	49	0	35,56	19,66
M_SG91	34°22'30"	52°08'30"	57	5	4	34	0	35,48	19,57
P_SSi242	30°09'02"	48°17'06"	75	25	0	0	0	35,48	19,57
S_SGM154	27°15'00"	47°17'48"	56	12	8	20	24	36,18	15,67
S_SSi150	28°15'30"	41°17'24"	48	23	16	39	13	36,15	19,61
P_S414	30°16'25"	47°59'36"	95	2	3	0	0	35,68	16,83
P_S505	30°18'37"	47°54'36"	95	2	3	0	0	35,68	16,83

As assinaturas utilizadas para produzir o perfil tafonômico são: dissolução (pontuações, crateras, perfurações não predatórias – furos), fragmentação, brilho (natural, perdido ou secundário), ornamentação (natural, gasta, perdida ou acentuada), bioerosão

(esponja, fungo, furo de predação), grau de oxidação e grau de redução (inferidos com base na cor) e deposição de óxidos. A origem e significado dessas assinaturas foram apresentados no Capítulo 5.

#### Análise de dados

Foram utilizados entre 60 e 150 exemplares de microclastos de cada amostra. Conforme já discutido no capítulo 4, como não há uma padronização do número de exemplares de moluscos que deve ser utilizado para a elaboração de um perfil tafonômico, e como resultados satisfatórios e com rigor estatístico podem ser alcançados mesmo com um número baixo de exemplares (veja Best e Kidwell, 2000a), esse número de exemplares foi considerado viável.

A ordenação utilizada (escalonamento multidimensional não métrico – NMDS) distribui as amostras de acordo com as distâncias, considerando as diversas variáveis (neste caso, assinaturas tafonômicas), de modo que amostras que possuem um perfil tafonômico semelhante estão localizadas próximas, e amostras com perfil tafonômico diferente estão localizadas distantes no gráfico de dispersão. Como o teste aproxima um espaço multidimensional (mais de três variáveis) numa representação bidimensional, há uma perda de informação. O quanto as distâncias entre as amostras na ordenação corresponde às distâncias reais é medido por meio do índice de *stress* (Clarke, 1993).

O gradiente de variação do dano tafonômico nos bivalves da PSB aqui avaliados foi determinado por meio de NMDS com distância Manhattan, utilizando todas as assinaturas tafonômicas e todas as unidades amostrais. As quatro unidades amostrais dispostas nas extremidades da NMDS são aqui consideradas os extremos de variação tafonômica nas amostras. Para identificar grupos de amostras com perfil tafonômico semelhante, foi conduzida análise de agrupamentos (com distância Manhattan e ligação média).

Para visualizar a distribuição dos perfis tafonômicos de cada amostra (local de coleta) foi utilizado escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS). Essa técnica mapeia as dissimilaridades de perfil tafonômico entre unidades amostrais de maneira não linear em um espaço de ordenação reduzido (apenas dois eixos de variabilidade). Foi utilizada a medida de distância Manhattan, que é o módulo da diferença entre dois pontos, o que não introduz semelhanças artificiais entre perfis tafonômicos cujas médias possam ser parecidas (o que acontece no caso da distância euclidiana).

As características ambientais não são distribuídas uniformemente na natureza, mas sim, na forma de gradientes. A proximidade dos elementos num ecossistema pode, por si só, influenciar a variação observada: duas amostras próximas estão mais sujeitas à variação produzida pela própria proximidade do que dois pares de amostras distantes (Legendre e Fortin, 1989). Ou seja, amostras não são distribuídas aleatoriamente (Borcard et al., 1992; Legendre, 1993). Essa estruturação espacial, chamada de autocorrelação espacial, é uma propriedade inerente a qualquer ecossistema, e a interpretação da relação entre espécies (assim como assinaturas tafonômicas, por exemplo) vs. fatores ambientais pode incluir uma grande fração de erro quando a autocorrelação espacial não é levada em consideração na análise (Legendre e Legendre, 1998). De acordo com Legendre (1993), autocorrelação espacial é a “propriedade de variáveis aleatórias possuírem valores, em pares de localidades a certa distância, que são mais similares (autocorrelação positiva) ou menos similares (autocorrelação negativa) do que seria o esperado para pares de observações associados aleatoriamente”.

A autocorrelação espacial pode estar presente em amostras de moluscos de assembleias mortas marinhas, pois tais acumulações não são produzidas aleatoriamente (Kidwell, 1991). Em vez disso, fatores como ondas, correntes, tempestades, variações do nível do mar, feedback tafonômico podem influenciar a formação destes acúmulos, e o dano tafonômico presente numa dada acumulação pode ser diferente de acumulações mais distantes, no caso de haver autocorrelação espacial negativa (Kidwell et al., 1986; Flessa et al., 1993; Fürsich e Oschmann, 1993).

Os fatores ambientais que atuam sobre a distribuição de organismos num ecossistema podem estar espacialmente estruturados – elementos próximos um do outro são mais provavelmente influenciados pelos mesmos processos geradores, formando gradientes (Legendre e Fortin, 1989; Legendre e Legendre, 1998). Assim como a distribuição de espécies, as assinaturas tafonômicas também podem estar sujeitas à heterogeneidade espacial, e este aspecto deve ser levado em conta para determinar com confiabilidade o quanto o ambiente controla o dano tafonômico.

Para comparar o grau de associação entre a distribuição das assinaturas tafonômicas e os diversos fatores ambientais foi utilizado o teste de Mantel (Legendre e Fortin, 1989). A matriz de dissimilaridade tafonômica foi comparada com matrizes de dissimilaridade para cada um dos fatores ambientais avaliados (areia, lama, cascalho, carbonato, temperatura, salinidade, profundidade e latitude). A presença de autocorrelação espacial no perfil tafonômico foi avaliada conduzindo o teste de Mantel parcial (Smouse et al., 1986; Legendre

e Fortin, 1989; Legendre e Legendre, 1998), onde a relação assinaturas *vs.* ambiente foi determinada retirando o efeito de uma terceira matriz, de distância geográfica entre as unidades amostrais. A matriz de dissimilaridade tafonômica foi construída com distância Manhattan e a matriz de distância geográfica entre unidades amostrais (localização dos pontos amostrais) foi construída utilizando distância euclidiana.

O tipo de sedimento, temperatura e salinidade também podem ser uma função da profundidade. A profundidade, então, também pode ser considerada uma distância (assim como a distância geográfica), pois agrega condições ambientais pouco operacionais, como pressão, densidade de água, etc., além de condições que podem ser facilmente mensuradas, como a tendência a substrato mais fino. Ou seja, profundidade é, na verdade, um cofator (influenciando outros fatores ambientais), e não uma característica ambiental *per se*. Por essa razão, a existência de autocorrelação batimétrica foi testada utilizando uma matriz de distância euclidiana em termos de profundidade, que foi utilizada no teste de Mantel parcial.

A influência de fatores ambientais sobre a distribuição do perfil tafonômico nos microclastos de bivalves da PSB foi modelada por meio de análise de redundância (RDA). Foram considerados os seguintes fatores ambientais na RDA: proporções de lama, areia e cascalho no sedimento, porcentagem de carbonato no sedimento, latitude, temperatura, salinidade e profundidade. A análise de redundância parcial (RDA parcial) utiliza, além da matriz de fatores ambientais, uma terceira matriz, de localização geográfica, e cuja influência é removida (removendo, assim, o componente de variação espacial), também para determinar a partição da variação no perfil tafonômico aqui analisado.

Na RDA, os eixos principais (eixos canônicos) correspondem a direções de variação dos objetos (no caso, unidades amostrais), que são relacionados ao máximo com a combinação linear das variáveis explanatórias (ambientais). O grau de relação dos eixos canônicos com as variáveis ambientais corresponde à proporção de variância canônica, parcela de variação devida à variação ambiental. A RDA parcial, além da proporção de variância canônica, determina a proporção de variação devida exclusivamente à segunda matriz utilizada (que pode ser uma matriz de coordenadas geográficas, ou uma matriz coluna, com a profundidade), a variância condicional.

Como a variância de uma matriz de dissimilaridade entre unidades amostrais não reflete exatamente a variância da composição da comunidade, o método estatístico mais apropriado para particionar a variação na composição (ecológica ou tafonômica) de uma dada comunidade, e para testar hipóteses, é a partição de variação por meio de análise canônica (Legendre et al., 2005). A proporção de variação na RDA associada à RDA parcial permite

inferir a partição total da variação na distribuição tafonômica: (i) fração ‘a’: variação devida exclusivamente ao componente ambiental; (ii) fração ‘b’: variação devida ao componente ambiental que está espacialmente estruturado; (iii) fração “c”: variação devida exclusivamente devida ao componente ambiental e; (iv) fração ‘d’: variação inexplicada pelo modelo canônico, ou devida a fatores ambientais que não foram mensurados (Borcard et al., 1992; Legendre e Legendre, 1998; Peres-Neto et al., 2006).

Nas análises de redundância (total e parcial) os fatores ambientais significativamente relacionados à distribuição das unidades amostrais foram plotados por meio de superfícies, ajustadas segundo um modelo generalizado aditivo, utilizando a função `ordisurf` no pacote `vegan` do programa R (Oksanen et al., 2011). O gradiente de variação do fator ambiental considerado é mais facilmente visualizado por meio de superfícies (linhas), do que pelas tradicionais setas produzidas pela RDA em outros programas. Os fatores ambientais com influência significativa sobre o perfil tafonômico foram determinados por meio do teste de Mantel.

A frequência (% de dano) de cada assinatura foi transformada pela amplitude: todos os valores (ao longo das 20 unidades amostrais aqui utilizadas) de cada assinatura foram divididos pelo valor máximo atingido por cada assinatura (i.e., convertidas numa escala que varia de 0 a 1). Assim, todos os dados são padronizados para a mesma escala, o que é necessário quando se utiliza metodologias com base em distância euclidiana, como a RDA (Legendre e Legendre, 1998).

Utilizando a função `envfit` no pacote `vegan` do programa R, foram determinadas as assinaturas tafonômicas com maior influência na organização da RDA. A frequência das assinaturas com influência significativa ( $p < 0,01$ , 1000 permutações) foi plotada com os fatores ambientais significativos de acordo com o teste de Mantel, e/ou com os fatores ambientais com maior importância na RDA. Foi escolhida RDA em detrimento de CCA porque tanto as variáveis-resposta (assinaturas tafonômicas) quanto as variáveis explanatórias (ambientais) apresentam comportamento linear (Legendre e Legendre, 1998).

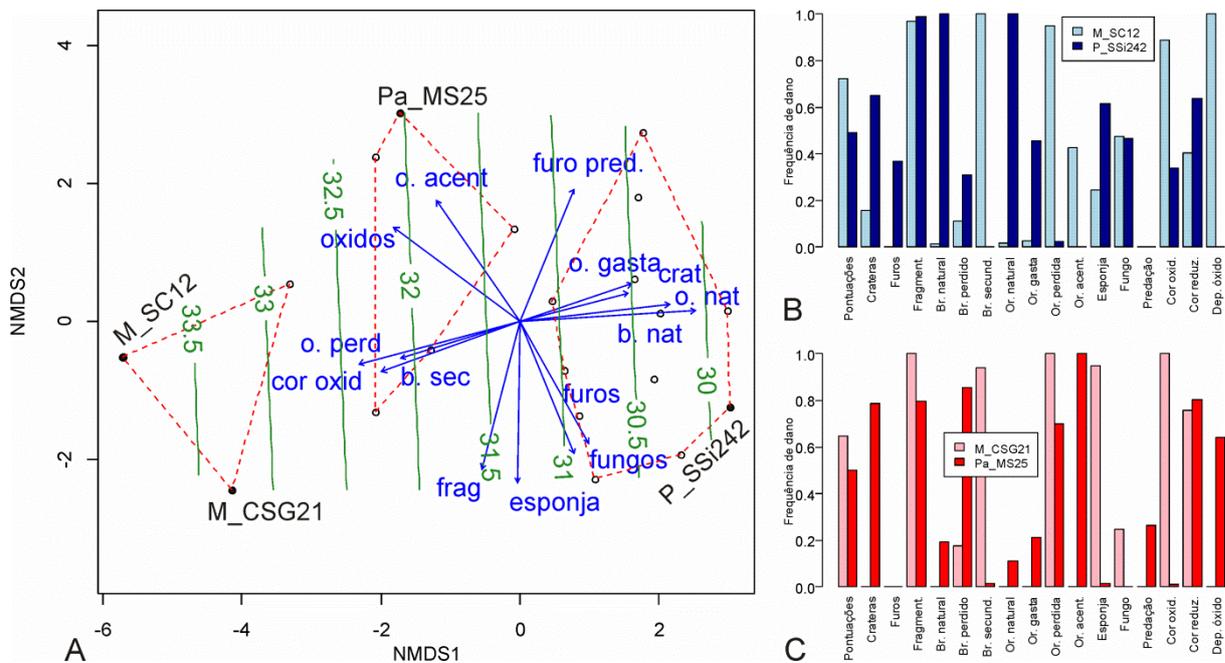
Todo o tratamento estatístico foi conduzido no programa R (R Development Core, 2009). A significância das análises, quando indicada, foi conduzida utilizando em geral permutação [1000 permutações, nas funções `adonis` (Anderson, 2001), `permutest.cca` (Legendre e Legendre, 1998), `envfit` (Oksanen et al., 2011) e `mantel.correlog` (Oden e Sokal, 1986.) do pacote `vegan`].

### 5.3 Resultados

As 20 amostras de microclastos de moluscos obtidas da PSB, abrangendo uma ampla variação batimétrica (12 a 505 m) e latitudinal (menos de 30°S até 34°S), apresentam o perfil tafonômico (ou seja, total de assinaturas tafonômicas) relacionado a diversos fatores ambientais e sedimentares. Algumas assinaturas, principalmente aquelas originadas por processos de dano físico (alteração de brilho e ornamentação) e por alteração de cor (cores de tonalidade oxidada como amarela, vermelha e ocre, e depósitos de óxido) possuem frequências significativamente diferentes entre grupos de amostras segregados de acordo com certos aspectos ambientais.

A dispersão das amostras segundo seu perfil tafonômico, e os grupos de amostras formados, podem ser visualizados na Figura 5.2. Os dois pares dispostos o mais ortogonalmente um do outro, e com maior distância euclidiana um do outro, podem ser considerados os extremos de variação tafonômica dentre todas amostras, já que a variação tafonômica, de acordo com o NMDS, está contida nestes extremos. Na Figura 5.2A, esses extremos correspondem às amostras M\_SC12 (extremo negativo do primeiro eixo do NMDS), M\_CSG21 (extremo negativo do segundo eixo do NMDS), P\_SSi242 (extremo positivo do primeiro eixo do NMDS) e Pa\_MS25 (extremo positivo do primeiro eixo do NMDS).

O perfil tafonômico destes dois pares está apresentado nas Figuras 5.2B-C. A incidência de crateras varia entre zero e 80%. A alteração de brilho, ornamentação natural, perdida e acentuada, variam entre quase zero a 100%. Bioerosão por esponja varia de pouco mais de zero a quase 100%; a predação atinge no máximo pouco mais de 20% dos exemplares. A incidência de cor oxidada varia entre pouco mais de zero a até 100%, enquanto que cores reduzidas aparecem com frequência entre 40 e 80% dos exemplares (Figs. 5.2B-C).



**Figura 5.2.** (A) Ordenação das amostras (NMDS) com base em distância Manhattan, mostrando através de linhas de aproximação (*thinplate splines*) o gradiente de latitude das amostras utilizadas neste capítulo. Frequência das assinaturas em cada par de amostras extrema (B, -x e +x = par de amostras mais distantes entre si no primeiro eixo do NMDS; C, -y, +y = par de amostras mais distantes entre si no segundo eixo do NMDS).

O correlograma de Mantel produz classes de distância, e calcula a correlação da matriz de similaridade (no caso, a matriz de distância tafonômica) com cada uma das classes de distância produzidas (Legendre e Legendre, 1998). Nesse teste, a distância espacial (distância euclidiana) foi calculada a partir da matriz de localização geográfica [coordenadas geográficas indicadas pela latitude (em graus) e pela longitude (em graus)]. Quatro classes de distância apresentam amostras, de acordo com o correlograma de Mantel (Tabela 5.2). A primeira classe, que contém amostras localizadas num intervalo de até 0,815° (latitude vs. longitude), apresenta autocorrelação positiva significativa: as amostras mais próximas entre si apresentam perfil tafonômico significativamente semelhante (correlação positiva) devido à simples proximidade geográfica. Já a quarta classe de distância (5,158°), que inclui as amostras mais distantes entre si, apresenta autocorrelação espacial negativa significativa (ao contrário da primeira classe de distância): quanto mais distante estão as amostras, mais dessemelhante é o perfil tafonômico (Tabela 5.2).

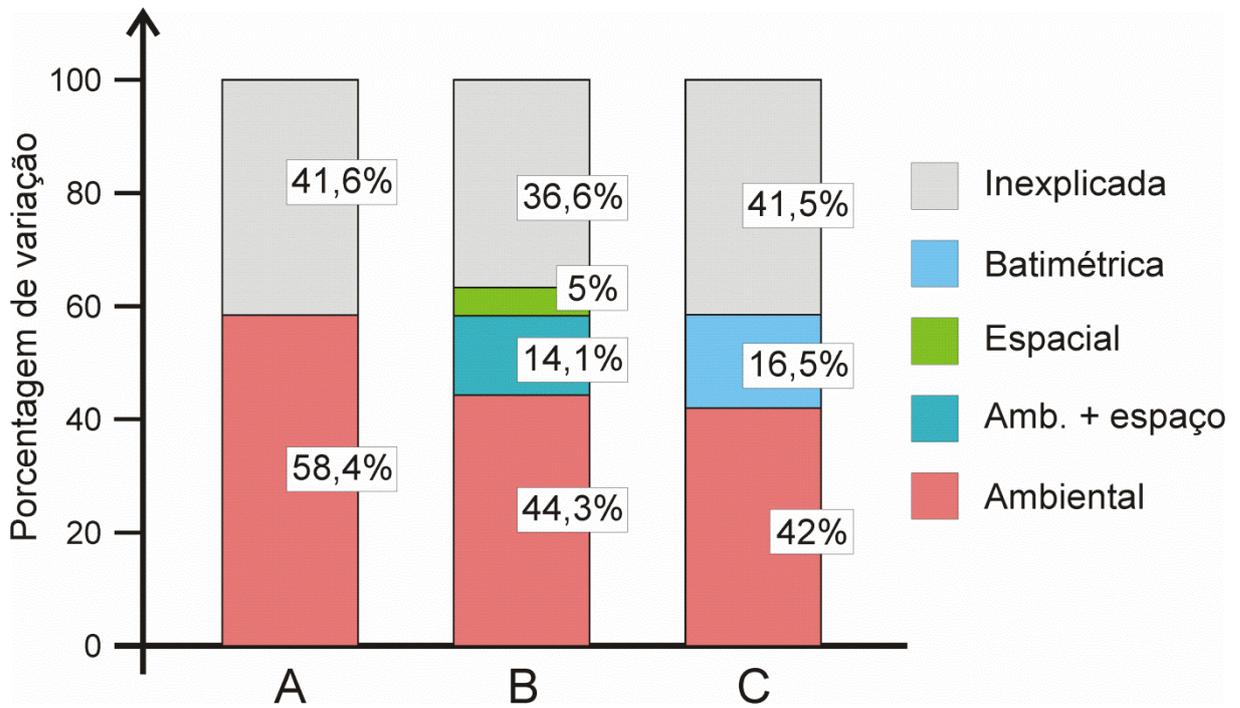
Quando a batimetria é utilizada como parâmetro de distância, é observado um fenômeno semelhante: a primeira classe de ‘distância’ batimétrica, contendo amostras localizadas num intervalo de até 27 metros de profundidade (e não necessariamente próximas geograficamente), apresenta correlação positiva significativa no perfil tafonômico. A terceira

classe de distância batimétrica, contendo amostras em profundidades próximas a 137 m, apresenta autocorrelação negativa significativa (Tabela 5.2).

**Tabela 5.2.** Índices de autocorrelação espacial (A) e batimétrica (B) do perfil tafonômico. Classes de distância significativas (que apresentam autocorrelação espacial ou batimétrica,  $p < 0.05$  no teste de Mantel, com 1000 permutações) estão indicadas em negrito. \* Valores de p corrigidos pelo método de Holm (Holm, 1979), de acordo com Oden e Sokal (1986), Wright (1992) e Legendre e Legendre (1998).

<b>Classes de distância</b>	<b>Índice de Mantel</b>	<b>Valor de p corrigido*</b>
A. Distância espacial (Lat x Long)		
0,815	0,23	<b>0,003</b>
2,262	-0,04	0,315
3,710	-0,01	0,630
5,158	-0,20	<b>0,024</b>
B. Distância batimétrica (m)		
27,388	0,29	<b>0,002</b>
82,166	0,11	0,099
136,944	-0,27	<b>0,006</b>
191,722	-0,17	0,082

Segundo a análise de redundância (RDA), a proporção de variação no perfil tafonômico explicada pela variação nos fatores ambientais é equivalente a 58,42% (Fig. 5.3). Removendo a autocorrelação espacial (RDA parcial, onde além da matriz de dados tafonômicos e de fatores ambientais é utilizada uma terceira matriz, contendo a localização geográfica das amostras), a variância canônica (proporção de variação no perfil tafonômico explicada pela variação nos fatores ambientais) passa para 44,3%, e a variação espacial é responsável por quase 20% da variação presente no perfil tafonômico. 14% da variação no perfil tafonômico é devida aos fatores ambientais que estão espacialmente estruturados (veja Fig. 5.3).



**Figura 5.3.** Partição de variação do dano tafonômico nos microclastos da PSB. (A) Variação tafonômica que é explicada por fatores ambientais. (B) Variação tafonômica explicada por variáveis ambientais, mas considerando a autocorrelação espacial e (C) batimétrica.

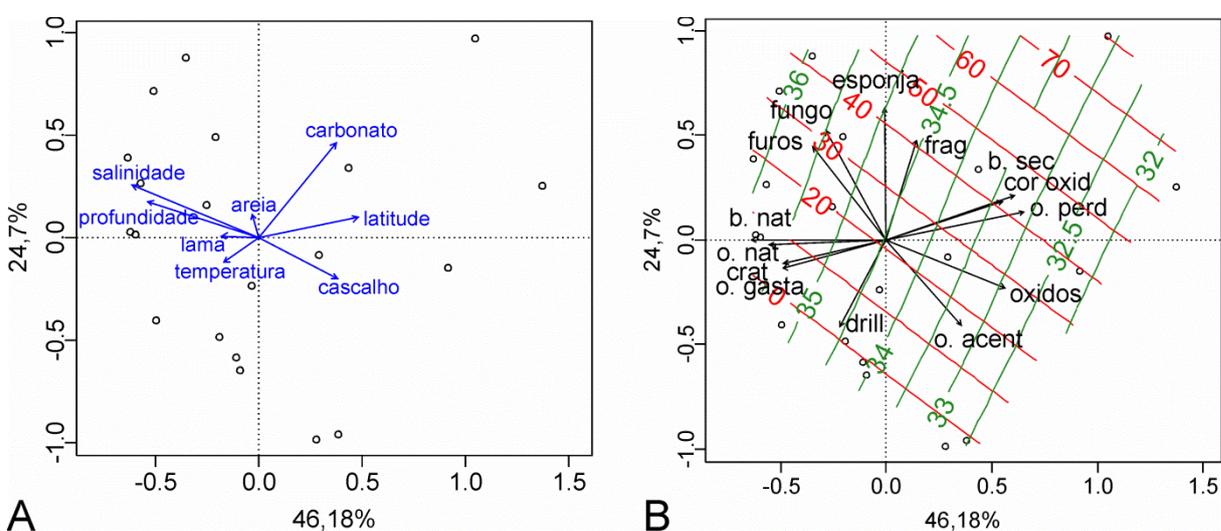
A lógica subjacente às análises canônicas (RDA, CCA, CAP) permite identificar quatro fontes importantes de variação sobre uma matriz de informações ecológicas (e, neste caso, tafonômicas): [a+b], a influência de fatores ambientais; [b+c], influência espacial (a fração [b] corresponde à fatores ambientais espacialmente estruturados; [c], influência exclusivamente espacial; e [d], a fração de variação na matriz de dados ecológicos/tafonômicos que não possui relação com os fatores ambientais avaliados (Borcard et al., 1992; Fig. 5.3).

Na RDA, as variáveis ambientais, em ordem de influência sobre o perfil tafonômico, são a salinidade (21,85%), a profundidade (16,5%), a proporção de carbonato no sedimento (13,85%), a latitude (13,3%) e a proporção de cascalho no sedimento (11,22%). As demais variáveis ambientais (lama, areia e temperatura da água) contribuem com menos de 5% cada para a variabilidade explicada pela RDA (Fig. 5.4A).

O gradiente de variação dos fatores ambientais significativos (conforme o teste de Mantel) permite identificar três principais grupos de assinaturas tafonômicas na RDA: (i) a frequência de conchas com brilho e ornamentação natural, crateras e ornamentação gasta aumenta à medida que a proporção de carbonato diminui, e a salinidade aumenta; (ii) brilho secundário, cor oxidada e ornamentação perdida são mais frequentes com alto índice de

carbonato e salinidade baixa; e (iii) bioerosão por fungo e esponja, além de furos e fragmentação, são mais frequentes com maiores índices de carbonato e maior salinidade (Fig. 5.4B).

De acordo com o teste de Mantel, as variáveis ambientais que apresentam correlação significativa com o perfil tafonômico são a proporção de carbonato no sedimento ( $r_M = 0,27$ ,  $p < 0,05$ ) e a salinidade da água ( $r_M = 0,56$ ,  $p < 0,001$ ). Excluído o efeito da proximidade geográfica e batimétrica, a significância dessas correlações permanece, com índices praticamente idênticos (proporção de carbonato:  $r_M = 0,27$  e  $0,28$ ,  $p < 0,05$ , removendo respectivamente o efeito espacial e batimétrico; salinidade:  $r_M = 0,55$ ,  $p < 0,001$ , removendo o efeito espacial e batimétrico). Além disso, a proporção de areia está estruturada espacialmente (isto é, apresenta autocorrelação espacial positiva;  $r_M = 0,22$ ,  $p < 0,05$ ) e batimetricamente (apresenta autocorrelação batimétrica positiva;  $r_M = 0,31$ ,  $p < 0,01$ ), mas a proporção de areia não apresenta correlação significativa com o perfil tafonômico. O gradiente de variação dos dois fatores ambientais significativamente influentes sobre o dano tafonômico pode ser visualizado na Figura 5.4.



**Figura 5.4.** Análise canônica mostrando a distribuição das amostras (segundo seu perfil tafonômico) e as variáveis ambientais, mostrada por meio de **RDA** (variância canônica = 58,42%). (A) Amostras + fatores ambientais. (B) Assinaturas tafonômicas + variáveis ambientais. As linhas (plotadas utilizando a função `ordisurf` no pacote `vegan` do programa R) representam os fatores ambientais (verde = salinidade, vermelho = % carbonato no sedimento) com correlação significativa com o perfil tafonômico, de acordo com o teste de Mantel (vide texto). Apenas as assinaturas com influência significativa no perfil tafonômico ( $p < 0,05$  via função `envfit`) estão mostradas. Significância dos eixos canônicos  $p < 0,01$ .

Fatores ambientais como salinidade e temperatura apresentam gradientes ambientais espacialmente estruturados. Ambas variáveis apresentam autocorrelação espacial positiva na primeira classe de distância produzida pelo correlograma de Mantel (respectivamente  $r_M=0,24$  e  $r_M=0,20$ ,  $p<0,05$ ), assim como apresentam autocorrelação espacial negativa na quarta classe de distância produzida pelo correlograma de Mantel ( respectivamente  $r_M=-0,31$  e  $r_M=-0,26$ ,  $p<0,05$ ). Ou seja, amostras próximas apresentam valores de salinidade e temperatura semelhantes, e amostras distantes apresentam valores diferentes. A salinidade apresenta também estrutura batimétrica: amostras localizadas na primeira classe de profundidade possuem autocorrelação positiva significativa ( $r_M=0,28$ ,  $p<0,05$ ) e a terceira classe apresenta autocorrelação negativa significativa ( $r_M=-0,25$ ,  $P<0,05$ ).

## 5.4 Discussão

Os fatores ambientais que atuam sobre a distribuição de organismos num ecossistema podem estar espacialmente estruturados – elementos próximos um do outro são mais provavelmente influenciados pelos mesmos processos geradores, formando gradientes (Legendre e Fortin, 1989; Legendre e Legendre, 1998). Assim como a distribuição de espécies, as assinaturas tafonômicas também podem estar sujeitas à heterogeneidade espacial, e este aspecto deve ser levado em conta para determinar com confiabilidade o quanto o ambiente controla o dano tafonômico. Pode existir autocorrelação espacial em amostras de moluscos de assembleias mortas marinhas, pois tais acumulações não são encontradas aleatoriamente; em vez disso, correntes, variações do nível do mar, etc., podem influenciar a formação destes acúmulos, e o dano tafonômico presente num acúmulo pode ser diferente em acumulações diferentes, por causa da autocorrelação espacial.

Moluscos em plataformas continentais tropicais são frequentemente utilizados com o objetivo de delimitar tafofacies, i.e., padrões de dano tafonômico relacionados a fatores sedimentares ou ambientes específicos. Embora esteja claro que o dano em moluscos pode ser mais relacionado com o tipo de ambiente do que com sua composição específica, as taxas de alteração e o efeito do tempo de exposição no sedimento são de difícil compreensão, mesmo em estudos de ‘longo’ prazo (Powell et al., 2011a, b). Em ambiente marinho subtropical, os estudos existentes, utilizando tafonomia de moluscos, são bastante raros, pontuais, e antigos, a ponto de não possuírem o rigor quantitativo que passou a ser padronizado somente a partir de

2001 (Kidwell et al., 2001). Mais que o ambiente deposicional (e.g., Parsons-Hubbard, 2005), a assinatura tafonômica de assembleias mortas residuais, ou *remaniés*, reflete com grande confiabilidade aspectos ambientais atuais.

#### Autocorrelação espacial e batimétrica no perfil tafonômico

Apesar de o NMDS identificar um padrão latitudinal e batimétrico na distribuição das assinaturas tafonômicas, o correlograma de Mantel mostra que as amostras próximas (o que ocorre com o grupo de amostras localizadas mais ao sul; Fig. 5.2) apresentam autocorrelação espacial positiva. Isso significa que há uma tendência a amostras próximas geograficamente (e também em batimetrias equivalentes) apresentarem perfil tafonômico semelhante. Esse fato corrobora a possibilidade de as amostras de microclastos de bivalves, embora a quilômetros de distância, mas dentro de uma mesma província bioclástica responderem de maneira uniforme a algum, ou vários, fatores ambientais. Considerando que as amostras superficiais de moluscos sejam depósitos retrabalhados (cf. Corrêa e Ponzi, 1978; Corrêa 1983), pode-se dizer que é o ambiente final de deposição que influencia o padrão tafonômico preservado nos moluscos em águas temperadas, como na PSB.

Há um verdadeiro gradiente de variação de assinaturas tafonômicas em microclastos de bivalves na PSB, relacionado à latitude e à profundidade, o que pode ser inferido com base no padrão de autocorrelação espacial e batimétrico [a primeira classe apresentando autocorrelação positiva e a última classe apresentando autocorrelação negativa (ambas significativas)] (Legendre e Legendre, 1998) (Tab. 5.2). Ou seja, embora a amostragem tenha sido aleatória, e apesar de o perfil tafonômico estar vinculado a fatores não aleatórios (como a composição e granulometria do sedimento, existência de áreas enriquecidas em sedimento carbonático), o padrão tafonômico pode ser traçado de maneira previsível ao longo de toda a plataforma continental entre as latitudes de 29°S e 34°S.

O conteúdo carbonático do sedimento e a salinidade da água influenciam a variação tafonômica mesmo quando é removido o efeito da autocorrelação espacial. Ou seja, mesmo apresentando gradientes espaciais, a salinidade e a proporção de carbonato são fatores importantes na preservação de restos de moluscos na PSB.

## Assinaturas como reflexo de fatores ambientais

A relação entre assinaturas tafonômicas em moluscos e as propriedades sedimentares locais tem sido estabelecida com confiabilidade estatística em ambiente marinho tropical. Contudo, uma boa parte da variação tafonômica encontrada em moluscos de sedimentos carbonáticos/siliciclásticos tropicais ainda permanece sem relação estatística com fatores ambientais, especialmente em escala local (Callender et al., 2002; Staff et al., 2002; Powell et al., 2008). Em ambiente marinho temperado, como a PSB, é possível observar, por meio da RDA, que quase 60% da variação no perfil tafonômico de microclastos de moluscos está associada à variação em fatores ambientais, como conteúdo carbonático do sedimento e a salinidade da água. Uma parte da variação ambiental (quase 20%; Fig. 5.3) está espacialmente estruturada na forma de gradientes, e como o perfil tafonômico também apresenta gradientes de variação na PSB (Tab. 5.2), é possível utilizar certas assinaturas tafonômicas encontradas nos microclastos de moluscos como marcadores ambientais.

RDA permite identificar as assinaturas como reflexo de fatores ambientais, independentemente da origem de cada um dos bancos de bioclastos ou grupos de amostras com perfil semelhante. De acordo com Ciotti et al. (1995), Acha et al. (2004), Lucas et al. (2005), Möller et al. (2008) e Braga et al. (2008), a salinidade da água do mar na PSB pode ser considerada um reflexo do *input* de água doce de origem fluvial, principalmente oriunda da desembocadura do Rio da Prata. Contudo, é necessário considerar que fatores ambientais como salinidade e temperatura da água apresentam significativa variação sazonal (anual) na coluna d'água na PSB (Piola et al., 2000; Möller et al., 2008).

O teste de hipóteses utilizando o teste Mantel (conduzido de acordo com Legendre e Fortin, 1989) não foi capaz de detectar diferenças significativas utilizando as matrizes de hipótese binárias. Porém, a análise de variância multivariada com permutação (PERMANOVA; Anderson, 2001) permitiu identificar limites na PSB onde o dano tafonômico apresenta mudanças importantes. Os limites atribuídos à salinidade e à temperatura, por comparação, correspondem aproximadamente ao gradiente oceanográfico gerado pela confluência entre a Corrente do Brasil (CB) e a Corrente das Malvinas (CB) (Peterson e Stramma, 1991; Piola et al., 2000). Tais correntes apresentam marcada diferença em termos de densidade, salinidade e temperatura, além de todos os efeitos sobre a produtividade planctônica e a fauna que tais aspectos produzem. Embora exista importante influência fluvial na zona mais costeira e sul da PSB (devido à descarga do Rio da Prata, principalmente no inverno) (Acha et al., 2004), é possível introduzir a possibilidade de tais

variáveis oceanográficas (CB vs. CM) influenciarem, direta e indiretamente, a produção de variações tafonômicas em restos de moluscos.

Na PSB, aspectos tafonômicos que refletem melhor preservação, como brilho e ornamentação natural, e ornamentação gasta (ornamentação gasta  $\neq$  ornamentação perdida) estão localizados com maior intensidade em amostras que apresentam maior índice de salinidade. Isso significa que a dissolução, que é favorecida em águas mais ácidas (Crenshaw, 1981; Canfield e Raiswell, 1991; Harper, 2000) age com menor intensidade sobre essas amostras. Por outro lado a intensidade de ornamentação perdida e acentuada, e brilho secundário é maior em amostras com menor salinidade (e, portanto, com maior influência de água doce; Fig. 5.3). A presença de óxidos também pode ser relacionada à influência de água de origem fluvial, mas nesse caso, pode estar ligada à origem de minerais pesados trazidos pela descarga do Rio da Prata (Corrêa et al., 2008).

A bioerosão por esponja do tipo galeria (assim como a fragmentação) está vinculada às províncias bioclásticas (por ser mais frequente quanto maior é a proporção de carbonato no sedimento), principalmente quando é removido o efeito espacial e batimétrico. Provavelmente a exposição subaérea (e mesmo subaquática rasa) a que estiveram submetidos os depósitos bioclásticos tenha favorecido a presença de organismos bioerosores, já que esponjas do gênero *Cliona* – principais causadoras desse tipo de bioerosão – são mais comuns na zona fótica (Lecinsky et al., 2002; Smith e Nelson, 2003; Parsons-Hubbard, 2005; Hauser et al., 2008).

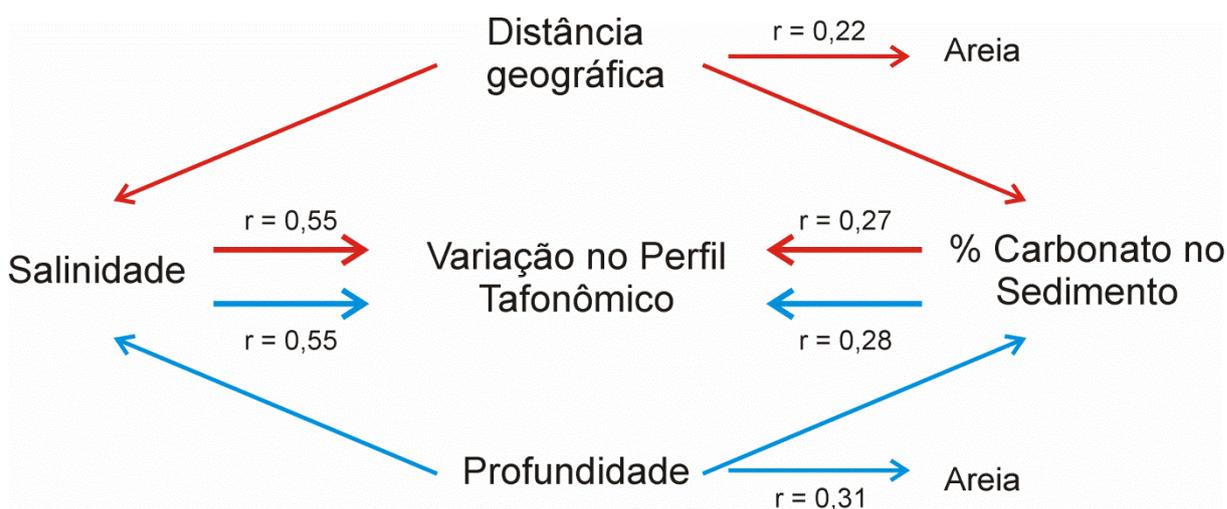
Epi e endobiontes (responsáveis por processos tafonômicos como incrustação e bioerosão, respectivamente) estão diretamente relacionados à produtividade planctônica (Lecinsky et al., 2002). Na PSB, a produtividade fitoplanctônica é altamente favorecida pela presença de água doce oriunda da drenagem continental (mais próxima da costa), além da ressurgência na quebra de plataforma (Ciotti et al., 1995; Braga et al., 2008).

Marcas de predação por gastrópodes muricídeos e naticídeos são mais frequentes de maneira inversamente proporcional à fragmentação (e à bioerosão por esponja), e aparecem relacionadas com baixos índices de carbonato no sedimento. Ou seja, é possível que a fragmentação (induzida ou não por bioerosão) “apague” o registro de marcas de predação, ou então os organismos predadores (gastrópodes), e os bivalves predados são mais comuns em sedimentos menos carbonáticos.

Cores como preto e cinza (aqui consideradas dentro de uma só variável tafonômica, cor reduzida), além de furos (resultado de dissolução extrema, atravessando a parede da concha) e marcas de fungos são todos mais comuns em maiores salinidades (~menor

influência de água doce). Como já foi discutido no capítulo 4, a salinidade aumenta em menores latitudes, e maiores profundidades. Isso pode indicar que a maior profundidade, onde há maior lama no sedimento, pode favorecer uma TAZ mais agressiva em termos de dissolução, influenciando também a alteração de cor.

A variação não explicada (que na PSB atinge até 42% da variação no perfil tafonômico) deve-se à origem complexa do padrão de assinaturas tafonômicas, assim como à influência variável que fatores intrínsecos (inerentes à concha) podem ter sobre o padrão de preservação (Lockwood e Work, 2006; Tomašových e Zuschin 2009). A interação entre taxas de alteração tafonômica e taxas de destruição produz efeitos que se confundem mutuamente, e por isso difíceis de quantificar experimentalmente (Tomašových e Zuschin 2009). Fatores ambientais que não foram quantificados também podem ser responsáveis pela variação não explicada (Fig. 5.4).



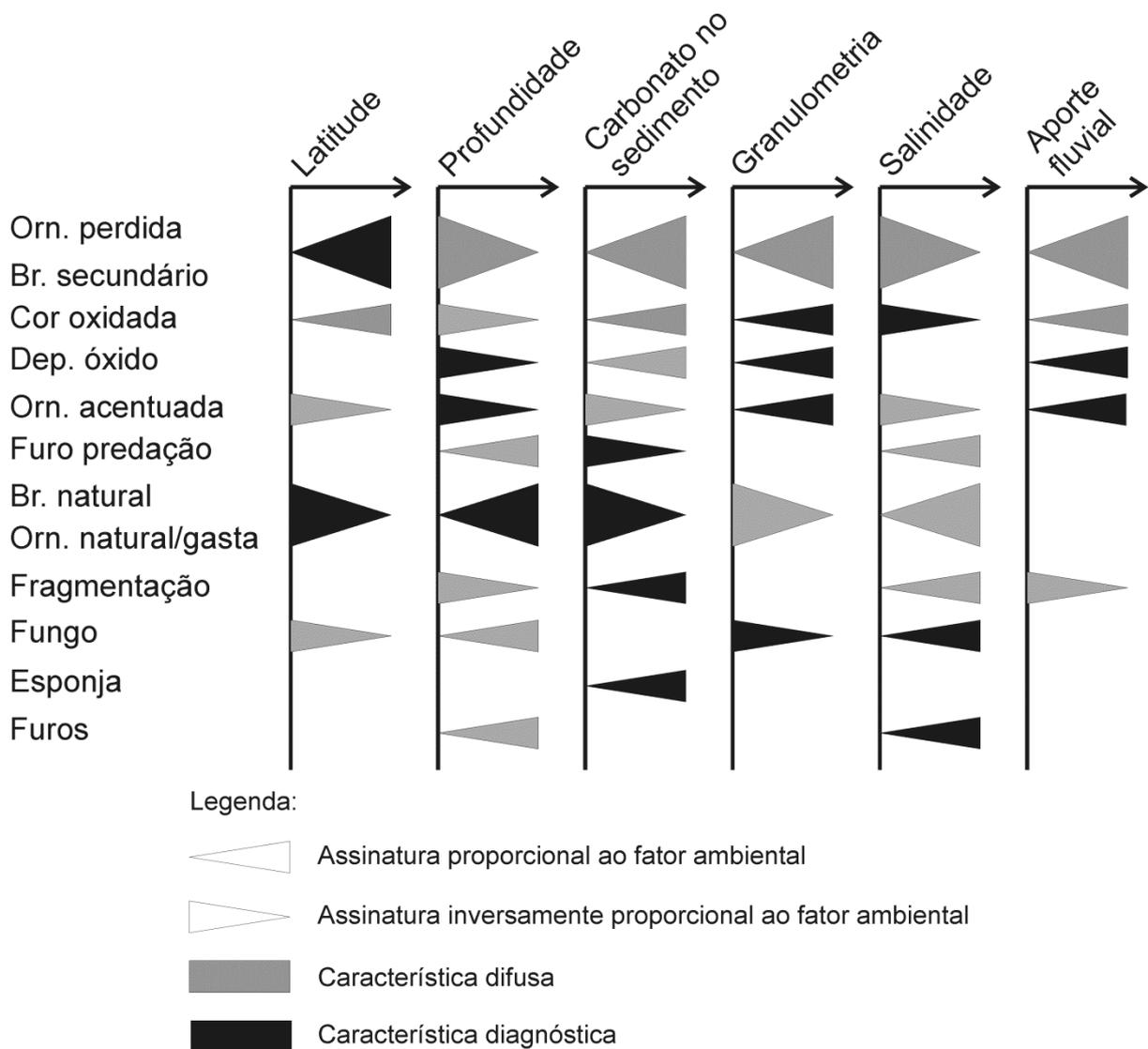
**Figura 5.5.** Resumo esquemático da influência dos principais fatores ambientais que controlam o dano tafonômico em microclastos de moluscos na PSB. Ambos os fatores ambientais (salinidade e proporção de carbonato no sedimento) apresentam estrutura condicionada em parte pela distância (i.e., amostras próximas apresentam autocorrelação espacial) e pela profundidade (i.e., amostras localizadas em batimetrias semelhantes apresentam condições ambientais/sedimentares semelhantes). As setas indicam o vetor de variação. Os valores indicados foram obtidos utilizando teste de Mantel e Mantel parcial, e são significativos com  $P < 0,05$ .

O perfil tafonômico está condicionado também à presença de carbonato no sedimento, visto que (i) amostras de microclastos localizadas na latitude próxima à Lagoa Mirim, (ii) amostras contendo mais de 45% de carbonato no sedimento, e (iii) amostras localizadas em alguma província bioclástica específica apresentam perfil tafonômico significativamente diferente das demais. Esses três critérios ambientais estão todos vinculados à alta presença de

carbonato no sedimento, mas não necessariamente apresentam a mesma história de transporte/retrabalhamento. Como foi discutido no capítulo 4, as duas províncias bioclásticas analisadas apresentam restos de moluscos significativamente diferentes quanto às assinaturas tafonômicas. A alta proporção de carbonato no sedimento da PSB é resultado exclusivo da decomposição de conchas de moluscos, além de testas de equinodermos, já que não há sedimentação biogênica (e.g., algas carbonáticas) na PSB (Kowsmann et al., 1977).

As características tafonômicas aqui encontradas, e sua relação com fatores ambientais, permitem elaborar um modelo onde condições ambientais podem ser previstas com base no conjunto de assinaturas tafonômicas (Fig. 5.6). Uma amostra de clastos de moluscos, com origem indeterminada, mas que apresentasse, por exemplo, alta incidência de cores oxidadas, ornamentação perdida e brilho secundário, poderia ser atribuída a uma região com baixa salinidade, alta latitude e granulometria predominantemente grosseira. Tal modelo poderia ser chamado por ecotafofacies.

Como os depósitos de conchas de moluscos marinhos não são produzidos aleatoriamente (e.g., Kidwell, 1991; Fürsich e Oschmann, 1993), e o fato de, sob certas circunstâncias, acumulações pré-existentes de restos mortos favorecerem a acumulação de mais restos (e.g., Kidwell, 1986), pode ser esperado que um mesmo depósito apresente assinaturas tafonômicas que reflitam condições ambientais locais de maneira mais ou menos uniforme. A uniformidade com que as assinaturas se apresentam em áreas contíguas (seja num mesmo depósito bioclástico ou não; Fig. 5.2; 5.4; Tabela 5.2) mostra que é o ambiente final de deposição que controla o perfil tafonômico “final”. Ou seja, mesmo que se trate de conchas altamente retrabalhadas (Figueiredo, 1975; Corrêa, 1983), possivelmente com alta mistura temporal, ou mesmo tendo sofrido exposição subaérea, o padrão tafonômico reflete as características sedimentares/ambientais locais.



**Figura 5.6.** Modelo de distribuição das principais assinaturas tafonômicas encontradas em plataforma continental subtropical (que possuem alta variabilidade; veja Fig. 5.2) e sua relação com fatores ambientais.

As variáveis ambientais podem apresentar estrutura espacial e/ou batimétrica? Se sim, essa estruturação, dependendo do fator (temperatura, salinidade, sedimento, etc.), pode influenciar a variação tafonômica: se a bioerosão é dependente da luminosidade, que por sua vez depende da profundidade espera-se um gradiente de bioerosão diminuindo com a profundidade. Se o dano de origem física é proporcional à energia ambiental, mais intensa em águas mais rasas, então é esperado que este dano seja mais intenso em águas mais rasas. A autocorrelação temporal também pode ser importante: amostras que sofreram a mesma história de retrabalhamento tem maior probabilidade de apresentarem o mesmo tipo de dano, até certo grau independentemente de fatores ambientais mais variáveis. Por esta razão as amostras das diferentes províncias bioclásticas são diferentes em termos de dano tafonômico.

## 5.5 Dados Suplementares

**Tabela suplementar 5.1.** Frequência proporcional de dano de cada assinatura em cada amostra de microclastos da PSB.

	<b>pont.</b>	<b>crat</b>	<b>furos</b>	<b>fragm.</b>	<b>b. nat.</b>	<b>b. perd</b>
<b>M_CSG_21</b>	0.645614	0	0	1	0	0.175676
<b>M_MS_100</b>	0.529697	0.459596	1	0.988095	0.614237	0.561644
<b>M_MS_41</b>	0.67964	0.234234	0	1	0	1
<b>M_SC_12</b>	0.721081	0.156156	0	0.969231	0.014835	0.112821
<b>M_SG_19</b>	0.660513	0.222222	0	0.877778	0.096429	0.933333
<b>M_SG_91</b>	0.738272	0.347737	0	0.988095	0	0.961538
<b>M_SGC_19</b>	0.572444	0.288889	0	0.937984	0.022425	0.410853
<b>Pa_MS_25</b>	0.501818	0.787879	0	0.795181	0.191695	0.855422
<b>Pa_SG_135</b>	0.654222	0	0	0.37037	0.75	0.4
<b>Pa_SM_60</b>	0.546667	0.910628	0	0.623853	0.34502	0.761468
<b>Pa_SSiC_220</b>	0.907733	0.693333	0.293333	0.804878	0.858817	0.390625
<b>P_S_149</b>	0.753524	0.866667	0	0.627273	0.499675	0.354545
<b>P_S_201</b>	0.849231	1	0	0.901099	0.476845	0.626374
<b>P_SG_150</b>	0.853333	0.251208	0.318841	0.988095	0.470089	0.65
<b>P_SM_200</b>	0.732593	0.962963	0.611111	0.975	0.342166	0.72043
<b>P_Ssi_242</b>	0.490667	0.65	0.366667	0.988095	1	0.308642
<b>S_SGM_154</b>	1	0.565217	0	0.905983	0.37987	0.575758
<b>S_Ssi_150</b>	0.808485	0.787879	0	0.92	0.713571	0.48
<b>P_S_414</b>	0.786325	0.666667	0.376068	0.8125	0.570959	0.605263
<b>P_S_505</b>	0.780606	0.656566	0	0.942029	0.438312	0.681818

**Tabela suplementar 5.1. (cont.)**

<b>b. sec</b>	<b>o. nat</b>	<b>o. gasta</b>	<b>o. perd</b>	<b>o. acent</b>	<b>esponja</b>	<b>fungo</b>
0.940019	0	0	1	0	0.949451	0.247619
0.015621	0.59187	0.567704	0.134146	0	0.43956	0.884354
0	0	0.178799	0.814815	0.341564	1	0.348214
1	0.019145	0.026525	0.948718	0.425641	0.246154	0.47619
0	0.020741	1	0	0.614815	0	0.08254
0.04386	0	0.255428	0.753086	0	0.212202	0.213465
0.654155	0.057881	0.352847	0.620155	0.21447	0.162194	0.134367
0.013739	0.11245	0.211882	0.698795	1	0.014829	0
0.092917	0.774321	0.444444	0.155556	0	0.018234	0.128395
0	0.479511	0.199304	0.541284	0.253823	0.011291	0.045435
0.017818	0.406838	0.66313	0.141026	0	0.230769	0.77381
0.342105	0.390303	0.479624	0.327273	0	0.164103	0.288889
0.050125	0.512821	0.670709	0.076923	0	0.295385	0.891429
0.028509	0.2	0.652709	0.261905	0	0.369231	0.866667
0.049047	0.149333	0.651724	0.29	0	0.899408	1
0	1	0.455665	0.02381	0	0.615385	0.464286
0.184299	0.188552	0.606061	0.313131	0	0.111888	0.337662
0.030409	0.672	0.537931	0.12	0	0.153846	0.077381
0	0.913889	0.484914	0.041667	0	0.755245	0.309524
0.017278	0.219608	0.669371	0.235294	0	0.717949	0.309524

**Tabela suplementar 5.1. (cont.)**

<b>predação</b>	<b>c. oxid</b>	<b>c. reduz</b>	<b>óxidos</b>	<b>branca</b>	<b>creme</b>	<b>amarela</b>
0	1	0.758827	0	0.123288	0.50282	1
0	0.065383	0.745473	0	0.880952	0.30042	0.057937
0	0.140613	0.793144	0.211039	0.975904	0.511339	0
0	0.886606	0.40351	1	0.209424	0.594549	0.866318
0.244444	0.199502	0.20585	0.393939	0.24359	1	0
0	0.03814	0.813109	0	0.987179	0.191176	0
0.085271	0.74153	0.463164	0.687104	0.288462	0.694853	0.842308
0.26506	0.011442	0.802817	0.640745	1	0.057353	0
0.52963	0.417882	0.546846	0.262626	0.536232	0.797954	0.634783
0.151376	0.172414	0.758827	0	0.780822	0.817083	0
0.670732	0.125317	0.89839	0	0.952381	0.518908	0.115873
1	0.417479	0.57499	0	0.378378	0.635533	0.887838
0.483516	0.079214	0.864572	0	0.942308	0.397059	0
0	0.112413	1	0	0.789474	0.482972	0.08538
0	0.208036	0.646424	0	0.675325	0.595875	0.410823
0	0.339315	0.636717	0	0.689655	0.593306	0
0.32906	0.316338	0.566694	0	0.602941	0.539792	0.751471
0.366667	0.157328	0.819542	0	0.833333	0.191176	0.405556
0	0.093231	0.713615	0	0.833333	0.318627	0.045062
0	0.04382	0.751573	0	0.93617	0.21965	0

**Tabela suplementar 5.1. (cont.)**

<b>Ocre</b>	<b>vermelha</b>	<b>cinza</b>	<b>preta</b>
1	0.784932	1	0
0	0	0.17381	0
0	0.11506	0.043976	0
0.828098	1	0.267539	1
0	0	0.046795	0
0	0	0.09359	0
0.662927	0.734615	0.350962	0
0	0	0	0
0.235105	0.138406	0.317391	0
0.027778	0	0.3	0
0	0	0.608333	0
0.191817	0.258108	0.443919	0.86036
0	0	0.350962	0
0	0	0.768421	0
0.026335	0	0.284416	0
0	0.658621	0.125862	0
0.268382	0	0.161029	0
0.126736	0	0.380208	0
0.075103	0	0.067593	0
0	0	0	0

## **CAPÍTULO 6**

# **Fatores ambientais em escala ampla controlam o dano tafonômico em moluscos (bivalves) marinhos?**

## **6.1 Introdução**

O tipo de dano tafonômico em assembleias atuais de moluscos marinhos é controlado, primariamente, pelo ambiente final de deposição (Tomašových e Zuschin, 2009; Powell et al., 2011b). Aspectos sedimentares, geoquímicos e biológicos podem ser altamente variáveis entre subambientes de um mesmo sistema deposicional (pelo menos em plataformas carbonáticas atuais), dificultando a determinação de tafofácies particulares. Além disso, efeitos relacionados à preservação diferencial das espécies, e *time-averaging*, dificultam, também, a determinação (Parsons-Hubbard, 2005; Cai et al., 2006; Best et al., 2007; Powell et al., 2008). Apesar de o *time-averaging* em assembleias mortas atuais ser bastante grande, e influenciar muito da variação tafonômica observada (Kidwell et al., 2005), é certo que o ambiente controla o dano tafonômico em moluscos marinhos (Best e Kidwell, 2000a; Lecinsky et al., 2002; Parsons-Hubbard, 2005; Best, 2008). Contudo, ainda não está claro como é a regulação dos fatores ambientais (considerados aspectos sedimentares, oceanográficos e biológicos) sobre o desenvolvimento e preservação de assembleias mortas, de modo que seja possível corretamente interpretar o registro fóssil.

Estudos experimentais com conchas concluíram que há uma relação bastante complexa e não linear entre os processos tafonômicos que ocorrem ao longo de gradientes ambientais e batimétricos (Parsons-Hubbard et al., 1999; Staff et al., 2002; Callender et al., 2002; Powell et al., 2010, 2011a, b; e Brett et al., 2011) e o ambiente local. O grau com que restos biológicos carbonáticos são preservados é fortemente dependente de fatores biológicos e geoquímicos locais em escala local, pontual (Powell et al., 2011b). No registro fóssil, contudo, muitas vezes apenas aspectos ambientais mais gerais, que atuaram em escala ampla

podem ser reconhecidos, como a ação de correntes e tempestades (Fürsich e Oschmann, 1993). Portanto, para determinar com maior confiabilidade a relação entre aspectos tafonômicos e fatores ambientais no registro fóssil, são necessários também estudos atualísticos de ampla escala espacial, abrangendo gradientes ambientais mais ‘globais’. Da mesma forma que a mistura temporal elimina ‘ruídos’ nas assembleias mortas e fósseis (Kowalewski, 1996, Olzsewski, 1999), a determinação da relação entre processos tafonômicos e o meio ambiente pode ser mais livre da variabilidade local existente nos diversos ambientes de deposição marinhos quando a análise é feita em maiores escalas espaciais (veja também Tomašových e Zuschin, 2009).

Um dos principais problemas para determinar o papel da variação ambiental sobre o tipo de dano tafonômico é a falta de estudos de caráter mais abrangente, em larga escala (conforme introduzido no capítulo 5). Por exemplo, a totalidade dos estudos atuais, utilizando moluscos marinhos, nunca abrange intervalos de latitude maiores que 3° (e.g., Brett et al., 2011). É verdade que diversos estudos já foram conduzidos em gradientes batimétricos bastante significativos (267 m; Callender et al., 2002), ou mesmo incluindo tipos de sedimento bastante diversos (e.g., Best e Kidwell, 2000a), mas a variação tafonômica observada dificilmente pôde ser atribuída à profundidade ou ao tipo de sedimento *per se*. O efeito de, por exemplo, temperatura da água (que controla diretamente o tipo de fauna presente) sobre o padrão de dano tafonômico, só pode ser determinado por meio de abordagens em escalas maiores (Fürsich e Flessa, 1987; Cutler e Flessa, 1995; Tomašových e Zuschin, 2009).

O objetivo deste capítulo é, portanto, determinar até que ponto a variação tafonômica em bivalves marinhos pode ser controlada por fatores ambientais em escala ampla, utilizando amostras superficiais distantes geograficamente de uma plataforma continental do tipo passiva (Brasil).

### Área de estudo

As amostras estudadas foram obtidas na costa Nordeste do Brasil (Ceará), banhada por águas quentes da Corrente Brasil Norte, e na costa Sul do Brasil (Santa Catarina e Rio Grande do Sul), banhado pela Corrente das Malvinas, de água fria (Fig. 6.1). Na região do Ceará a plataforma continental (PCE) é estreita (aprox. 50 km), ocorrendo pequenos canais erosivos abandonados na plataforma e vales incisos no talude superior, provavelmente formados em

períodos de nível de mar baixo (Muehe, 2006). Também estão presentes, na borda da plataforma, feições deposicionais de origem deltaica, formadas durante o Pleistoceno (Coutinho, 1996). Há o predomínio de deposição de sedimento carbonático biogênico (a composição ultrapassa 75% de carbonato de cálcio); sedimentos terrígenos são raros, encontrados apenas na plataforma interna. O clima semiárido da região, com pouca drenagem fluvial, favorece a sedimentação carbonática em toda plataforma (revisão em Coutinho, 1996). Essa porção da costa brasileira é banhada pelas águas quentes (mais de 27° C), bastante oxigenadas e salinas da Corrente Norte do Brasil (Möller et al., 2008).

A plataforma continental sul brasileira (PSB) estende-se da linha de costa até a isóbata de 130 m, possuindo bancos e paleocanais (Abreu e Calliari, 2005; Weschenfelder et al., 2008), incluindo uma grande feição deposicional sobre o talude, o Cone de Rio Grande, gerado pela antiga sedimentação do Rio da Prata. A largura da plataforma continental varia em torno de ~ 130 km (Corrêa et al., 1996; 2007; Martins et al., 2003). A sedimentação na PSB é praticamente nula, há uma grande porção de sedimento lamoso que se estende ao longo da plataforma média a externa, enquanto a plataforma interna é composta principalmente de areia, ambas de natureza relictual (Kowsmann e Costa, 1979; Corrêa et al., 1996). Ao sul da PSB, ocorre a confluência da Corrente do Brasil, com águas mais quentes e salinas, e a Corrente das Malvinas, com águas frias. Na porção sul, na plataforma interna (na altura da Lagoa Mirim), ocorrem diversos bancos de cascalho bioclástico, associados a paleolinhas de costa (Corrêa, 1983), assim como há uma grande feição rica em cascalho bioclástico na plataforma externa-talude continental (Kowsmann et al., 1977).

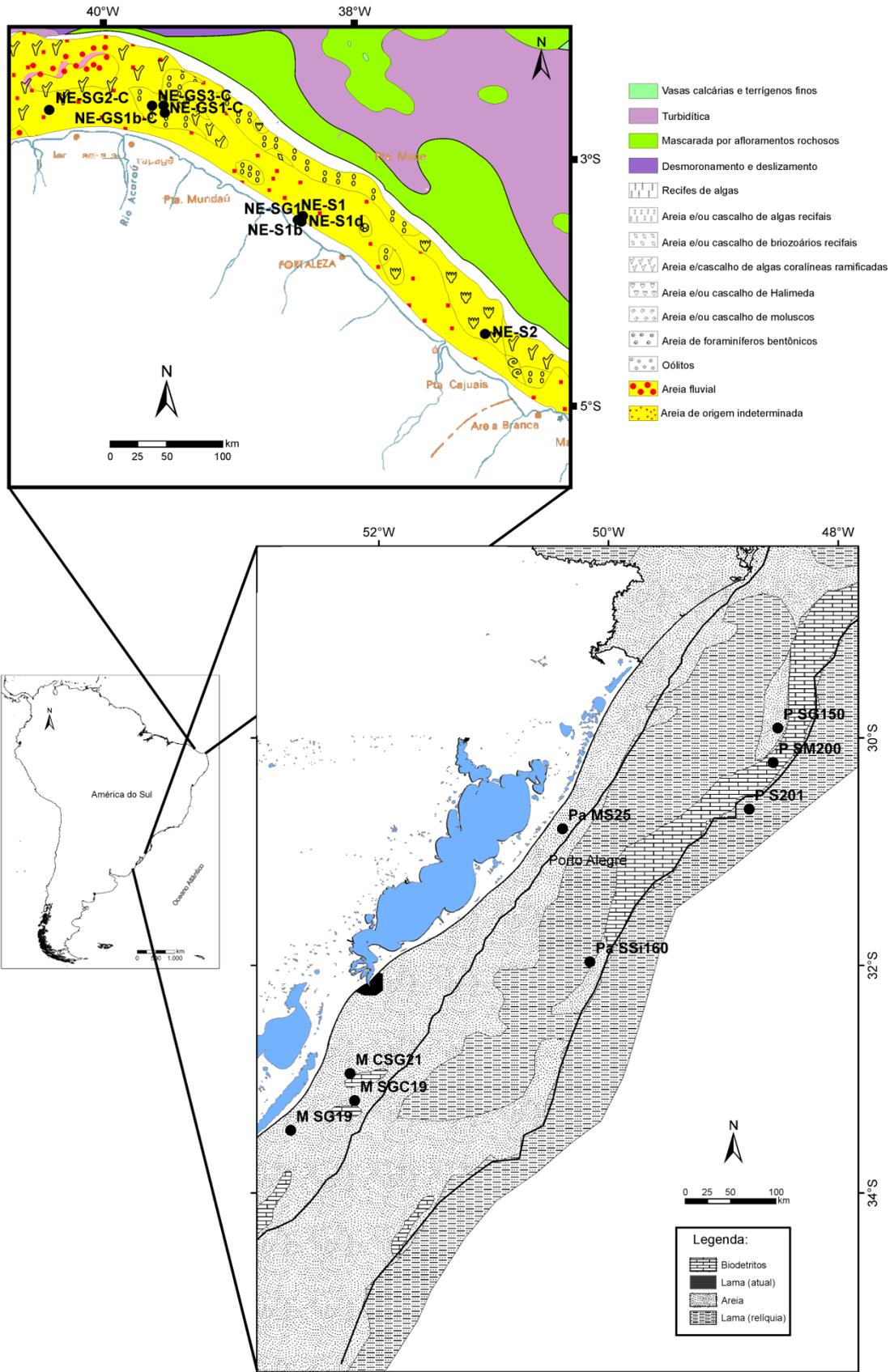


Figura 6.1. Localização das amostras na PSB e PCE, dentro do contexto sedimentar das duas regiões.

## 6.2 Material e métodos

### Amostragem

Na medida do possível, foram selecionadas amostras padronizadas em termos de variação granulométrica. Ao todo, 17 amostras de bivalves da plataforma continental sul (8 amostras) e nordeste (9 amostras). As assinaturas estudadas foram: (i) Assinaturas de origem biológica: bioerosão: marca de esponja tipo galeria, marca de esponja tipo furo (aqui, genericamente denominada por *Cliona*), marca de fungo, furo de predação; incrustação: briozóario, alga, poliqueto; (ii) Assinaturas de origem física: corrasão: pontuações, crateras, perfurações; brilho: natural, perdido, secundário; ornamentação: natural, gasta, perdida, acentuada; imuração; articulação; (iii) Alteração de cor: branca, creme, amarela, ocre, vermelha, cinza e preta. Foram consideradas variáveis ambientais a latitude, a profundidade, o tipo de sedimento (granulometria e composição), a salinidade e a temperatura da água, e a velocidade da corrente (Tabela 6.1).

**Tabela 6.1.** Localização e sedimentologia das amostras utilizadas neste capítulo. As amostras da PCE apresentam menor amplitude latitudinal/longitudinal que na PSB, por isso todas foram nominadas “NE”. A segunda parte do nome se refere à granulometria (segundo o mesmo critério explicado no capítulo 3, pg. 6). As amostras da PCE também não apresentam grande variação de profundidade. S = areia; M = lama; G = cascalho (em %).

Amostra	Lat. (S)	Long. (W)	Prof.	S	M	G	CaCO <sub>3</sub>	Sal.	T	Cor.
NE-S1	3°22'48"	38°58'33"	15	84	1	15	38	35,8	20,8	9,8
NE-S1b	3°23'33"	38°57'27"	16	95	1	4	26	36,3	22,7	9,8
NE-S1d	3°23'12"	38°57'33"	18	88	1	11	27	36,9	22,7	9,8
NE-S2	4°18'04"	37°14'06"	37	87	2	11	14	35,2	12,9	21,7
NE-SG1	3°24'30"	38°56'24"	19	76	4	20	23	35,8	18,5	9,8
NE-SG2-C	2°30'30"	40°57'00"	27	50	0	50	99	36,1	23,5	22,2
NE-GS1-C	2°28'36"	40°02'42"	18	9	1	90	99	36,2	27,1	22,1
NE-GS1b-C	2°30'00"	40°01'30"	30	19	1	80	99	36,3	26,3	22,1
NE-GS3-C	2°29'06"	40°07'30"	32	14	3	83	99	35,8	20,9	22,1
M_SGC19	33°11'18"	52°12'36"	19	74	0	26	71	31,9	17,2	50,9
M_SG19	33°27'00"	52°46'00"	19	51	0	49	0	30,6	17,8	50,9
M_CSG21	32°57'00"	52°15'00"	21	64	0	36	84	34,4	18,2	50,9
Pa_SSi160	31°57'68"	50°09'43"	160	75	0	0	0	35,6	19,2	14,6
P_SG150	29°54'48"	48°31'30"	150	69	13	18	82	35,5	19,7	12,3
P_SM200	30°13'00"	48°34'00"	200	72	23	5	64	35,5	19,5	12,3
P_S201	30°37'35"	48°46'30"	201	90	7	3	0	35,7	17,5	12,3
Pa_MS25	30°48'00"	50°24'00"	25	47	52	1	0	33,4	19,8	9,9

## Análise estatística

Foi utilizado NMDS com base em distância Manhattan para explorar a relação entre as unidades amostrais segundo seu perfil tafonômico. O efeito de valores aberrantes (*outliers*) é diminuído com a utilização de distância Manhattan, em contraste à distância euclidiana, já que não é extraída a raiz quadrada das distâncias (e.g., Tomašových e Zuschin, 2009). Foram determinados grupos de amostras segundo sua similaridade, utilizando análise de agrupamentos (distância Manhattan, ligação média). A significância na diferença entre esses grupos foi estimada com a utilização de análise de variância multivariada com permutação (PERMANOVA; Anderson, 2001). Esse teste é baseado na distância bruta entre os grupos que estão sendo comparados, e produz um valor de estatística F de forma análoga à ANOVA paramétrica (Clarke e Green, 1988; Anderson, 2001; McArdle e Anderson, 2001). Esses grupos foram plotados no NMDS.

A análise de similaridade percentual (SIMPER) foi utilizada para determinar a contribuição individual de cada assinatura para a diferença entre o perfil tafonômico das amostras da área Sul e da área Nordeste. A diferença entre assinaturas específicas (PSB vs. PCE) foi testada com Mann-Whitney U (Conover, 1999).

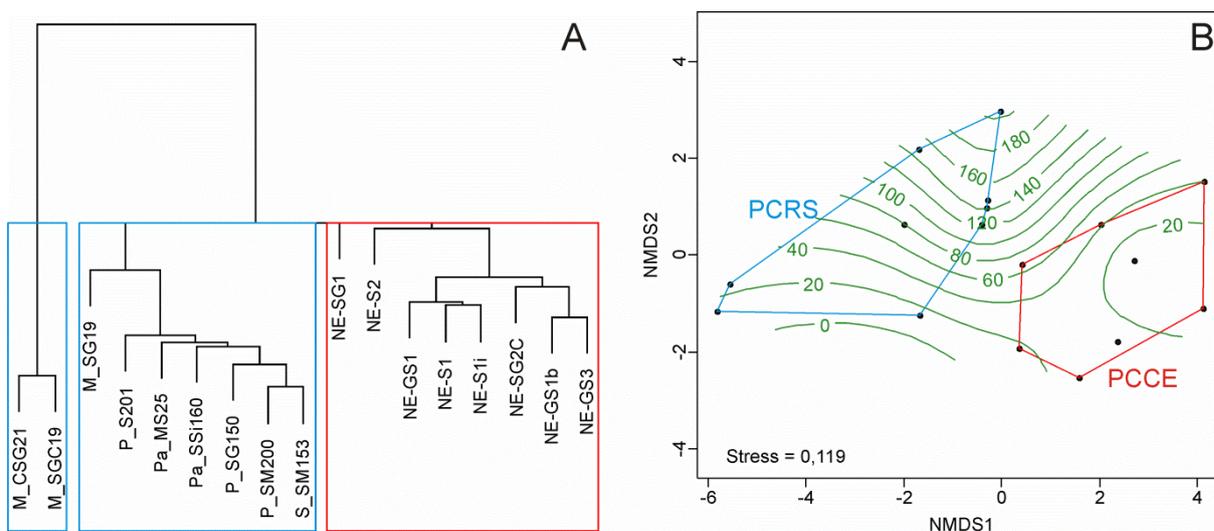
A existência de autocorrelação espacial (Legendre e Fortin, 1989) foi testada com a utilização do teste de Mantel, que compara a matriz de dissimilaridade tafonômica (produzida com distância Manhattan) com a matriz de distância geográfica (distância euclidiana com base na latitude e longitude). O índice de Pearson foi escolhido como índice de correlação subjacente ao teste de Mantel, já que as distâncias de Manhattan e Euclidiana preveem linearidade dos dados (Legendre e Legendre, 1998; Legendre e Gallagher, 2001). A existência de autocorrelação batimétrica também foi testada dessa forma, já que as amostras da área Sul são obtidas de um gradiente de profundidade muito maior que as do Ceará (Tabela 6.1). Também foi testada a presença de autocorrelação espacial na variação tafonômica e fatores ambientais, utilizando o teste de correlação de matrizes de Mantel (Legendre e Fortin, 1989).

O efeito das variáveis ambientais sobre o perfil tafonômico foi quantificado por meio de análise de redundância (RDA). A RDA é um tipo de análise canônica (que relaciona a variação observada em duas bases de dados) que mostra a o quanto da variabilidade observada no perfil tafonômico pode ser explicada em termos de variação ambiental. Também foi utilizada RDA parcial para eliminar, seletiva e sistematicamente, o efeito de fatores sedimentares e da profundidade sobre o perfil tafonômico, e assim determinar o quanto cada uma dessas variáveis é responsável pela variação tafonômica observada nos clastos de

moluscos da PSB e da PCE. Na RDA, o termo inércia se refere à quantidade de variação presente na matriz de dados tafonômicos (variância total do perfil tafonômico).

### 6.3 Resultados

É possível visualizar claramente que ambas áreas (PSB vs. PCE) diferem em termos tafonômicos. Com base no perfil tafonômico, foram identificados três grupos de amostras significativamente diferentes ( $F = 15,392$ ,  $p < 0,001$ , PERMANOVA; Fig. 6.2A). As amostras da PCE formaram um único grupo coeso, e as amostras do sul dividiram-se em dois grupos, um deles constituído por apenas duas amostras, sendo o grupo tafonomicamente mais distinto. Ainda assim, o grupo de amostras da PCE foi significativamente diferente do grupo formado pelas amostras da PSB ( $F = 6,48$ ,  $p < 0,001$ , de acordo com PERMANOVA; Fig. 6.2B).



**Figura 6.2.** Análise de agrupamentos com ligação simples (A) e ordenação das amostras (B) com base no perfil tafonômico, utilizando distância Manhattan. Os grupos mostrados no NMDS são os mesmos da análise de agrupamentos, mas as amostras da área sul foram incluídas apenas em um grupo (em azul). As linhas verdes em B representam o gradiente de variação de profundidade, plotado por meio de curvas de aproximação utilizando a ferramenta *ordisurf* no programa R.

Mais de 75% da diferença no perfil entre as amostras do Ceará e do Sul foi produzida por apenas oito assinaturas tafonômicas: fragmentação, traços de *Cliona*, crateras, bioerosão por fungos, briozoários e esponjas, cor branca e bioerosão por poliquetos serpulídeos. *Cliona*,

crateras, briozoários, esponja e cor branca são significativamente mais comuns na PCE (Tabela 6.2). Os danos de origem biológica foram mais frequentes na PCE (exceto do tipo fungo, que é mais comum na área Sul). Ornamentação e brilho natural, imuração, incrustação por algas, furos de dissolução e articulação foram significativamente mais intensas na PCE (Tabela 6.2).

**Tabela 6.2.** Contribuição das assinaturas (SIMPER) para a diferença observada entre as amostras do Ceará e da área Sul, e grau de diferença entre as assinaturas, com base no teste de Mann-Whitney U.

<b>Assinatura</b>	<b>Contribuição cumulativa (%)</b>	<b>Diferença</b>	<b>Z</b>	<b>p</b>
Fragmentação	30,08	Sul > NE	-13,476	0
Cliona	41,01	NE > Sul	-23,737	0
Crateras	49,6	NE > Sul	-5,091	0
Fungo	57,75	Sul > NE	-6,708	0
Bryozoa	63,58	NE > Sul	-5,056	0
Esponja	69,12	NE > Sul	-4,904	0
Cor branca	72,53	NE > Sul	-5,282	0
Serpulídeo	75,65	=	-0,779	0,436
Br. secundário	78,76	Sul > NE	-13,034	0
Br. perdido	81,78	NE > Sul	-8,175	0
Cor	84,46	Sul > NE	-11,4	0
Cor creme	86,73	NE > Sul	-3,222	0,001
Orn. perdida	88,96	Sul > NE	-2,297	0,022
Pontuação	90,74	Sul > NE	-9,065	0
Orn. gasta	92,07	=	-1,457	0,145
Br. natural	93,32	NE > Sul	-2,318	0,02
Cor amarela	94,5	=	-0,409	0,682
Orn. natural	95,66	NE > Sul	-6,75	0
Imuração	96,78	NE > Sul	-12,5	0
Cor ocre	97,79	Sul > NE	-6,118	0
Cor cinza	98,58	Sul > NE	-4,056	0
Alga	99,18	=	-0,489	0,625
Furos	99,5	NE > Sul	-4,387	0
Articulação	99,73	NE > Sul	-12,654	0
Cor vermelha	99,83	=	-1,87	0,061
Furo de predação	99,92	=	-0,044	0,965
Orn. acentuada	99,96	Sul > NE	-4,588	0
Cor preta	100	=	-0,158	0,874

Utilizando o teste de Mantel, foi possível observar que a profundidade não influenciou a variação no perfil tafonômico observado, nem nas variáveis ambientais utilizadas. O perfil tafonômico apresentou forte autocorrelação espacial ( $r_M = 0,58$ ,  $p < 0,001$ ; teste de Mantel), e

não apresentou autocorrelação em termos de profundidade ( $r_M = 0,02$ ,  $p = 0,351$ ). Os fatores ambientais (granulometria e composição do sedimento, profundidade, salinidade, temperatura e velocidade de corrente) apresentam autocorrelação espacial ( $r_M = 0,21$ ,  $p < 0,05$ ), mas não apresentaram autocorrelação batimétrica ( $r_M = -0,02$ ,  $p < 0,492$ ). O perfil tafonômico não se correlacionou com os fatores ambientais ( $r_M = 0,17$ ,  $p = 0,055$ ), nem quando removido o efeito da distribuição espacial ( $r_M = 0,06$ ,  $p = 0,263$ ; teste parcial de Mantel). Removendo-se o efeito da profundidade, o perfil tafonômico apresentou correlação significativa com os fatores ambientais ( $r_M = 0,17$ ,  $p < 0,05$ ; teste parcial de Mantel), o que valida a comparação de amostras com batimetrias tão variadas quanto as da área sul (19 a 201 m) com as da área cearense (cuja batimetria varia entre 15 e 37 m).

A inércia (na RDA) no perfil total de dano tafonômico, consideradas as assinaturas de origem biológica, física e alteração de cor, foi de 1,4832 (Tabela 6.3). O perfil de dano de origem física foi o que apresenta a maior quantidade de variação (58,6%), sendo que tanto o perfil de alteração tafonômica de origem física quanto de origem biológica possuíram mais de 83% de variação relacionada à variação ambiental. O perfil de alteração de cor apresenta a maior proporção de informação tafonômica não explicada pelos fatores ambientais (44,5%).

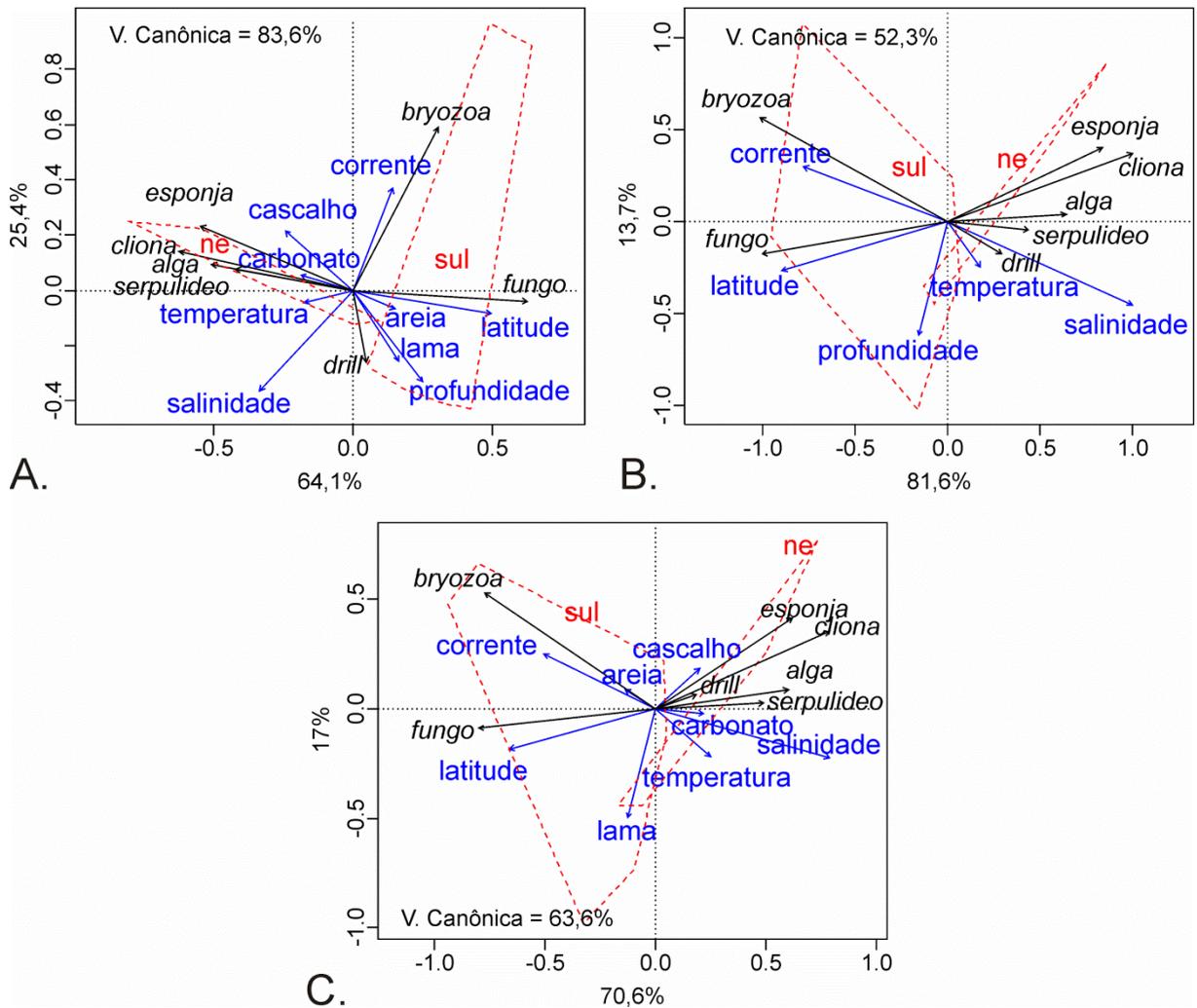
Os fatores ambientais estritamente sedimentares (granulometria e composição) controlam 37% da variação no perfil de dano biológico, 25% no perfil de dano físico, e 21% na alteração de cor (e são responsáveis por quase 30% na variação total; Tabela 6.3). A profundidade foi responsável por 24% da variação no perfil de dano biológico, e pouco mais de 5% no perfil de alteração de cor. Embora 80% da variação tafonômica tenha estado relacionada a fatores ambientais (inércia canônica), a variação sedimentar foi responsável por praticamente 30% da variação canônica, enquanto a profundidade é responsável por menos de 15% desta variação.

As variáveis ambientais que possuíram maior correlação com os eixos canônicos foram a latitude ( $r^2 = 0,95$ ,  $p < 0,001$ ), a profundidade ( $r^2 = 0,52$ ,  $p < 0,01$ ), a velocidade de corrente ( $r^2 = 0,56$ ,  $p < 0,001$ ), a proporção de carbonato no sedimento ( $r^2 = 0,36$ ,  $p < 0,05$ ) e a salinidade ( $r^2 = 0,38$ ,  $p < 0,05$ ). Os dois primeiros eixos canônicos são significativos de acordo com PERMANOVA ( $F = 3,315$ ,  $p = 0,005$ , 1000 permutações).

**Tabela 6.3.** Variância no perfil tafonômico das 17 amostras de clastos de moluscos da PSB e PCE, medida por meio da relação do matriz de dano tafonômico com a matriz de fatores ambientais (através de RDA e RDA parcial). Os índices de inércia condicional (relativos ao sedimento e à profundidade) são obtidos utilizando RDA parcial, cujos totais são uma fração da inércia canônica. (<sup>a</sup>) inércia canônica e a inércia não-canônica são uma fração da inércia total em cada tipo de dano.

<b>Tipo de dano</b>	<b>Inércia total</b>	<b>Inércia canônica</b>	<b>Inércia não-canônica</b>	<b>Inércia condic. (espacial)</b>	<b>Inércia condic. (sed.)</b>	<b>Inércia condic. (prof.)</b>
Biológico	0,42	0,3511	0,0689	0,2302	0,1315	0,0837
%	28,3	83,6 <sup>a</sup>	16,4 <sup>a</sup>	54,8	37,4	23,8
Físico	0,8702	0,7301	0,1401	0,2638	0,1830	0,0836
%	58,6	83,9 <sup>a</sup>	16,1 <sup>a</sup>	30,3	25,1	11,4
Cor	0,193	0,1071	0,0859	0,0669	0,0408	0,00592
%	13,01	55,5 <sup>a</sup>	44,5 <sup>a</sup>	34,7	21,1	5,5
Total	1,4832	1,1883	0,2949	0,5609	0,3553	0,1732
%	100	80,1 <sup>a</sup>	19,9	37,8	29,9	14,6

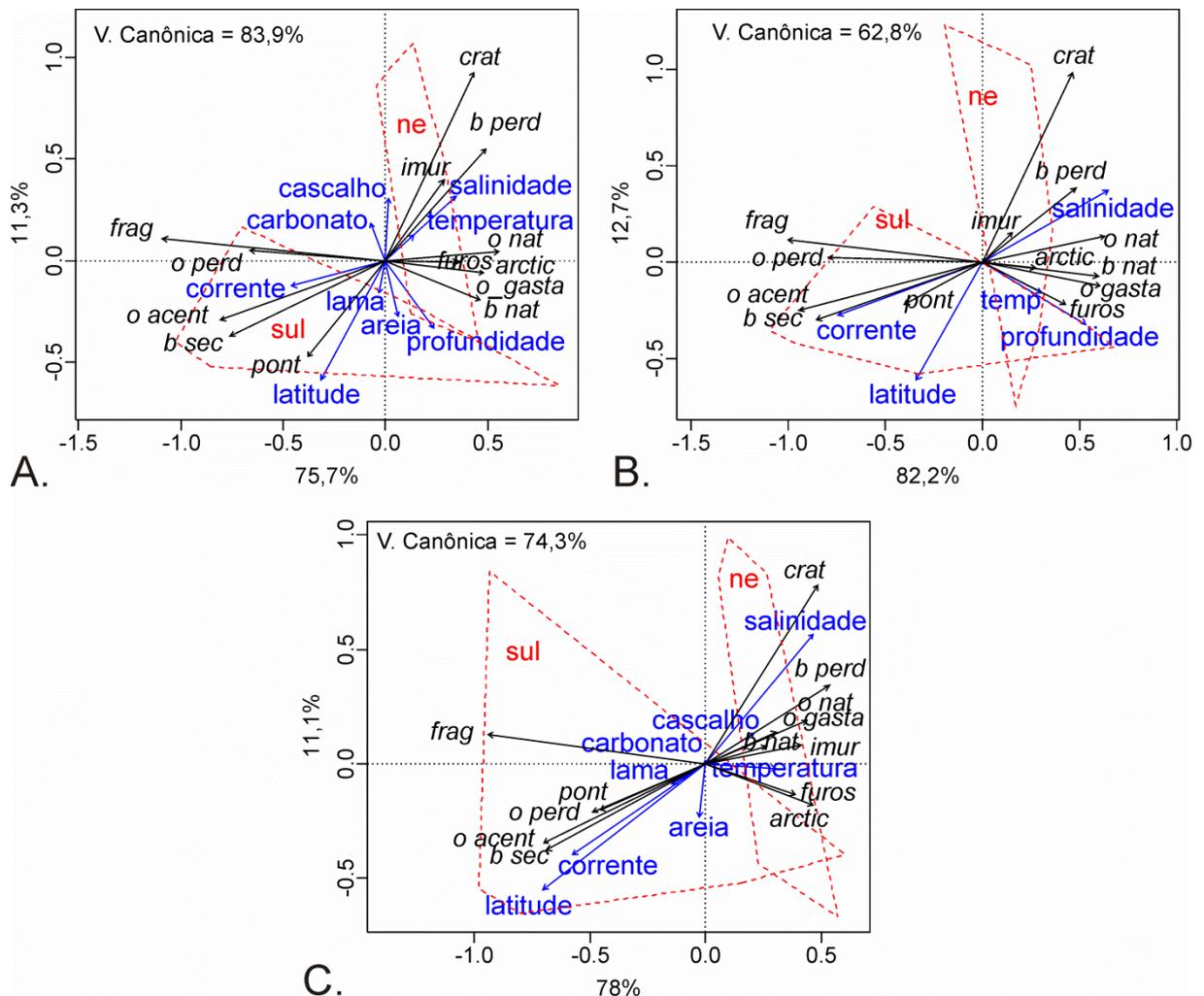
De acordo com a RDA, as amostras de bioclastos da PSB apresentam predominantemente traços de bioerosão por fungo e traços de briozoários, sendo influenciadas principalmente por fatores ambientais como profundidade, latitude e velocidade de corrente (Fig. 6.3A). A salinidade é o fator com maior influência sobre o perfil de dano biológico das amostras da PCE, onde estão concentrados danos como incrustação por algas e vermes serpulídeos, além de bioerosão por esponja do tipo *Cliona* e do tipo galeria. A influência da corrente e da profundidade sobre o perfil de dano das amostras da PSB fica mais clara quando é removido o efeito das variáveis sedimentares (granulometria: lama, areia, cascalho; e composição; utilizando RDA parcial; Fig. 6.3B). Removendo o efeito da profundidade, não há mudança significativa na influência de fatores ambientais sobre o perfil de dano biológico das amostras da PCE e da PSB (Fig. 6.3C).



**Figura 6.3.** Análise de redundância no dano tafonômico de origem biológica. (A) RDA considerando todos fatores ambientais. (B) RDA removendo o efeito da granulometria e da composição do sedimento. (C) RDA removendo o efeito da profundidade.

As assinaturas de origem física mostram que as amostras da PCCE estão em melhor condição de preservação que as amostras da PSB. Enquanto o perfil de dano na PSB é dominado por assinaturas como fragmentação, ornamentação perdida e acentuada, brilho secundário, além de pontuações, na PCCE são encontradas com maior frequência assinaturas como articulação, brilho e ornamentação naturais, e ornamentação gasta, embora também sejam comuns crateras e furos (Fig. 6.4A). O fator ambiental com maior influência sobre a variação tafonômica das amostras da PCCE é a salinidade, cujo vetor de variação é praticamente o inverso da velocidade da corrente (que possui maior influência sobre a variação tafonômica das amostras da PSB). Removendo o efeito dos fatores sedimentares, é possível verificar que a ocorrência das assinaturas não varia, apesar de a proporção de variância canônica baixar de pouco mais de 80% para pouco mais de 60% (Fig. 6.4B).

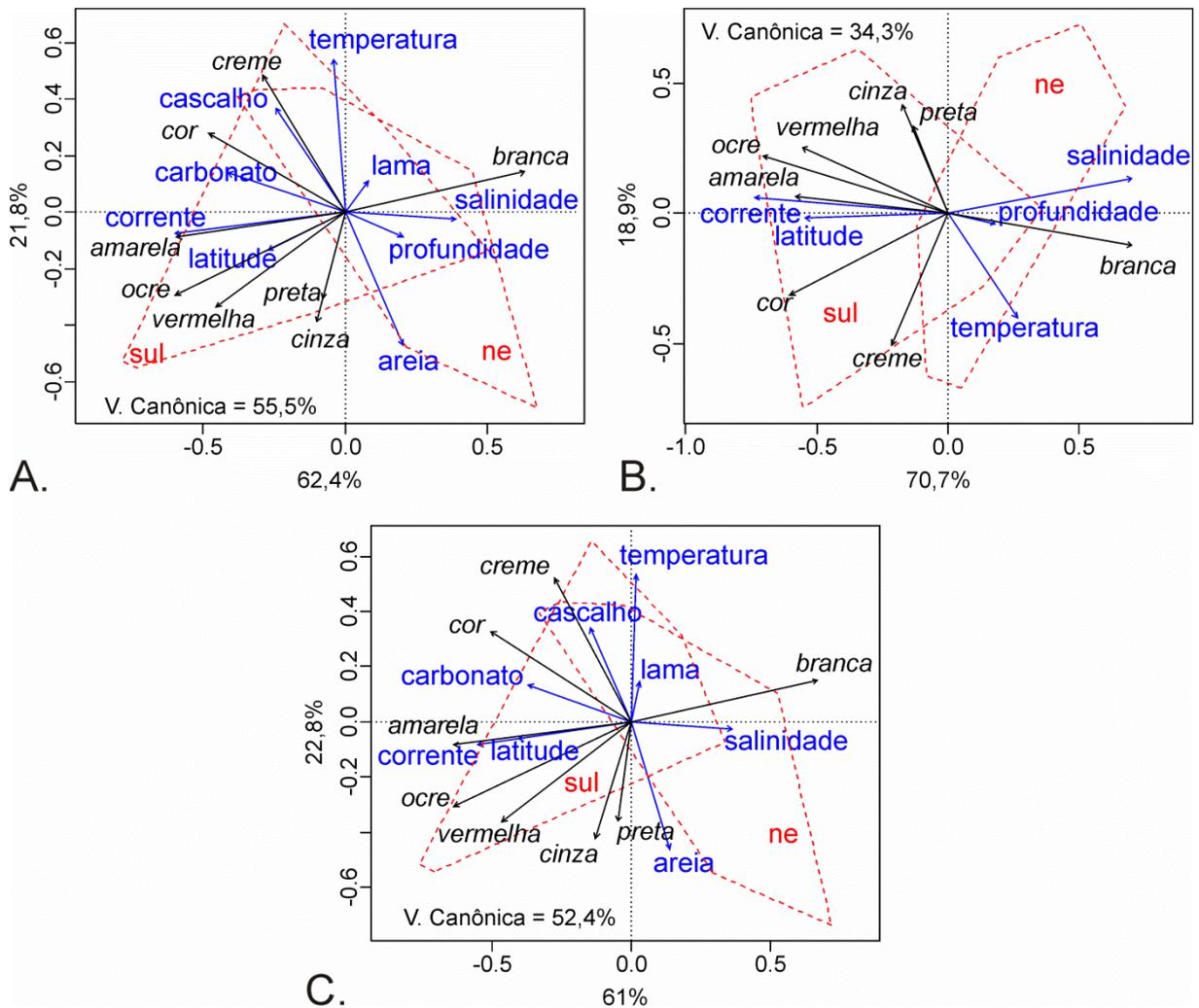
Removendo o efeito da profundidade, a dispersão das amostras da PSB fica maior, o que evidencia que a profundidade tem maior efeito sobre essas amostras (Fig. 6.4C).



**Figura 6.4.** Análise de redundância no dano tafonômico de origem física. (A) RDA considerando todos fatores ambientais. (B) RDA removendo o efeito da granulometria e da composição do sedimento. (C) RDA removendo o efeito da profundidade.

A influência dos fatores ambientais sobre o perfil de alteração de cor nas amostras da PSB e da PCCE é mais difusa (Fig. 6.5). 55% da variação no perfil tafonômico, considerando alteração de cor, pode ser explicado pela variação nos fatores ambientais utilizados. As cores predominantes nas amostras da PSB são a amarela, ocre, vermelha, cinza e preta, sob influência principalmente da corrente, da proporção de carbonato e latitude (Fig. 6.5A). As amostras da PCCE são dominadas pela variação de cor entre branca e creme (bege), influenciadas principalmente pela salinidade, temperatura e proporção de areia. Removendo o

efeito das características sedimentares, fica mais clara a influência da salinidade e da temperatura sobre a variação no perfil de alteração de cor nas amostras da PCCE, e a influência da corrente e da latitude sobre a alteração de cor nas amostras da PSB (Fig. 6.5B). A profundidade tem pouca influência sobre a alteração de cor, uma vez que removida, a proporção de variância canônica baixa muito pouco, e a distribuição das assinaturas e dos grupos de amostras (da PCCE e da PSB) praticamente não muda em relação à RDA total (Fig. 6.5C).



**Figura 6.5.** Análise de redundância no dano tafonômico de origem biológica. (A) RDA considerando todos fatores ambientais. (B) RDA removendo o efeito da granulometria e da composição do sedimento. (C) RDA removendo o efeito da profundidade.

## 6.4 Discussão

### Perfil tafonômico em ampla escala espacial

Ambientes marinhos tropicais, carbonáticos (como a PCE), favorecem processos tafonômicos de origem biológica, como incrustação e bioerosão (Cutler e Flessa, 1995; Lecinsky et al., 2002; Radtke e Golubic, 2005; Brett et al., 2011). Isso ocorre porque organismos incrustantes, como algas carbonáticas, esponjas e ostras são mais comuns em ambiente marinho com maior influência de luminosidade, com águas mais quentes, onde a produtividade primária é maior (Lecinsky et al., 2002; Santos e Majoral, 2008). Com efeito, no presente estudo as amostras tenderam a formar dois grupos distintos, diferenciados predominantemente por incrustação (por algas e poliquetos serpulídeos), além de bioerosão por esponjas (*Cliona*) são bem mais representativas nas amostras da PCE, e estão inversamente relacionados com a latitude.

A assinatura genericamente denominada ‘fungo’ é mais comum nas amostras da PSB, e está associada ao aumento na latitude. A origem precisa desse tipo de dano é desconhecida, embora seja bastante semelhante a traços de algas verdes, registrados em conchas de ambientes carbonáticos, tropicais e fóticos (Radtke e Golubic, 2005). Contudo, o fato de esta característica ser mais comum em ambiente lamoso, em profundidades de plataforma externa/talude superior na PSB (capítulos 4 e 5) torna inviável a sua atribuição à atividade de organismos fotossintetizantes.

Diversas características tafonômicas apresentaram diferença significativa entre as duas áreas (PXB e PCE), mas não estão relacionadas à temperatura. Por exemplo, a fragmentação é uma feição tafonômica característica dos bioclastos de moluscos na PSB, e não apresenta relação direta com nenhum fator ambiental específico, embora nos microclastos (Capítulo 5) esteja associada à proporção de cascalho no sedimento, portanto, reflete a energia ambiental com que foram gerados os depósitos. Por outro lado, a maior frequência de valvas articuladas na PCE reflete uma menor energia neste ambiente. Contudo, por se tratar de um sistema deposicional predominantemente carbonático (Coutinho, 1992), é possível que a taxa de destruição de restos bioclásticos seja maior, deixando os restos expostos por menor tempo na TAZ (de acordo com Kidwell et al., 2005; Best et al., 2007). As diferenças na composição de espécies (Crame, 2000; Spalding et al., 2007) podem também contribuir para a diferença na

proporção de articulação encontrada, já que certos tipos de charneira são menos suscetíveis à desarticulação, mas essa tendência ainda precisa ser testada.

Assinaturas tafonômicas típicas de ambientes com alta energia, como perda de ornamentação, brilho secundário e acentuação de ornamentação são comumente associadas a correntes, ondas e tempestades (Davies et al., 1989b; Hauser et al., 2008), embora sejam associados também à granulometria do substrato em ambientes carbonáticos tropicais (Best e Kidwell, 2000a). Tais características são mais comuns na PSB, enquanto que estados de dano menos intensos, como brilho e ornamentação natural são mais característicos das amostras da PCE (Fig. 6.4).

Cores oxidadas, como amarela, vermelha e ocre estão relacionadas principalmente à proporção de cascalho e de carbonato no sedimento, enquanto que a perda de cor (alteração para branco) e cores reduzidas, como cinza e preta, dependem da proporção de lama (e da profundidade, dois fatores conjugados) (Corrêa et al., 1996). As cores de tonalidades oxidadas são características de depósitos de cascalho bioclástico próximos à costa do RS (composto essencialmente por restos de conchas de moluscos), com provável exposição subaérea (Corrêa e Ponzi, 1978), além da influência fluvial (Möller et al., 2008). De acordo com a RDA, o perfil de alteração de cor é responsável por apenas 13% da variabilidade tafonômica observada em escala ampla, e a granulometria e a composição do sedimento são responsáveis por aproximadamente 20% do perfil de alteração de cor, então, o padrão de alteração de cor em ampla escala geográfica é difuso.

#### Influência de fatores ambientais

Apesar de as amostras da PSB apresentarem uma variação de batimetria muito maior (19 a 201 m; Fig. 6.2) que as amostras da PCE (15 a 37 m), a profundidade apresenta pouca influência sobre a variação tafonômica de modo geral (14% da inércia canônica no perfil de dano é controlada pela profundidade). Ou seja, a maior amplitude batimétrica das amostras da PSB não influenciou a diferença no perfil tafonômico observada em relação às amostras da PCE (Fig. 6.2). Além disso, nenhuma assinatura tafonômica aqui analisada teve sua relação direta com a profundidade, pelo menos quando é utilizada análise de redundância (Figs. 6.3-5).

A profundidade tem sido considerada um fator ambiental importante na determinação da condição tafonômica de moluscos marinhos, mas estudos enfocando gradientes longos (diferenças tafonômicas entre águas rasas e profundas) são raros (Tomašových e Zuschin,

2009; Walker et al., 2011). Como pôde ser visto nos capítulos 4 (Fig.4.5) e 5 (Fig. 5.3), a profundidade é um dos principais fatores a determinar o perfil e distribuição do dano tafonômico em amostras da PSB, mas é de menor importância quando considerada sob o ponto de vista de escala ampla (i.e., continental). Em ampla escala, utilizando amostras de bioclastos de moluscos da plataforma continental do RS, SC e CE, a profundidade influencia pouco da variação do dano tafonômico (Figs. 6.3-5; Tabela 6.3).

Aspectos sedimentares, como granulometria e composição, são importantes na variação observada em assinaturas de origem biológica (bioerosão, incrustação e predação) em amostras de ampla escala. Quando os fatores sedimentares são removidos por meio de RDA parcial, a salinidade aparece como o principal fator ambiental com influência importante sobre a variação tafonômica nas amostras de baixas latitudes (PCE). Tais fatores, como a proporção de cascalho, areia e de carbonato apresentam maior influência apenas no perfil de alteração de cor. Contudo, as amostras da PSB apresentam a maior variação em termos de alteração de cor, e também a maior variação no conteúdo sedimentar, então é possível dizer que a alteração de cor reflete pouco das condições ambientais, quando considerada uma escala ampla (Tabela 6.3).

No capítulo 5 foi discutido que a salinidade (juntamente com a composição do sedimento) é uma das principais variáveis ambientais com influência sobre o perfil tafonômico de microclastos da PSB, entretanto, mais provavelmente, por esta ser um reflexo do *input* de água doce nas águas da plataforma continental do RS e SC (Ciotti et al., 1995; Möller et al., 2008). A maioria das assinaturas mais frequentes nas amostras da PCE está relacionada com o aumento na salinidade da água.

A salinidade reflete (pelo menos na PSB) a influência de água doce, de origem fluvial (cf. capítulo 5). O aporte fluvial na PCE é praticamente nulo, o que resulta numa maior sedimentação carbonática (Coutinho, 1992). Como a salinidade reflete, na verdade, a proporção de água doce aportada na PSB, é possível que o fator ambiental ‘salinidade’ reflita, por sua vez, também essa diferença entre a PSB e a PCE, sendo que na primeira há um considerável aporte de água doce, principalmente na plataforma interna (Möller et al., 2008), enquanto que na PCE a entrada de água doce é restrita, sem influência notável sobre a sedimentação e os processos marinhos (Coutinho, 1992).

A temperatura é muito pouco importante sobre a variação tafonômica em amostras de bioclastos oriundos de ampla escala geográfica. Por um lado, isso reflete um aspecto metodológico: a temperatura é medida, normalmente, na superfície, ou em até 5 m de

profundidade. Como existe ampla estratificação da temperatura em águas plataformais (e mais ainda em águas mais profundas) (Acha et al., 2004), esse fator pode refletir muito pouco na condição tafonômica de restos depositados a mais de 200 metros de profundidade.

A latitude, incluída como um fator ambiental, na verdade concentrou todos os fatores ambientais que variaram ao longo da escala espacial aqui utilizada. Ou seja, a inclusão desta variável como um fator ambiental na verdade introduz uma falsa variável ambiental explanatória. Isso faz sentido porque a inércia espacial (fração de variação tafonômica devida apenas à localização geográfica) representou quase 40% da inércia encontrada no perfil tafonômico (Tabela 6.3). Porém, como a temperatura aqui considerada foi medida na superfície, e apresenta grande estratificação, ficou claro que a variável latitude reflete, na verdade, a temperatura global da água, o que explicaria a maior frequência de incrustantes fotossintéticos (algas) e bioerosores típicos de águas tropicais (esponjas clionídeas) (Lecinsky et al., 2002). A latitude também pode representar a menor taxa de sedimentação terrígena na PCE, o que também favorece os agentes tafonômicos biológicos (incrustantes e bioerosores; Cerrano et al., 2001; Edinger, 2001; Lecinsky et al., 2002).

O perfil de dano de origem biológica é o mais afetado por este efeito espacial, provavelmente porque a fauna e flora causadora dos danos por incrustação, bioerosão e predação são marcadamente diferentes entre os dois principais ambientes aqui avaliados (PCE vs. PSB). A luminosidade pode ser um fator importante na produção de danos de origem biológica (Lecinsky et al., 2002; Parsons-Hubbard, 2005). O tipo de sedimentação na PCE é tipicamente carbonático, além do aporte sedimentar continental ser mínimo ou nulo (Silva Filho, 2004; Nascimento et al., 2012).

A velocidade da corrente é o principal fator ambiental que controla o perfil de dano nas amostras da PSB. Alterações de superfície de conchas, como perda e acentuação de ornamentação, aquisição de brilho secundário são tipicamente atribuídas a ambientes mais energéticos (Davies et al., 1989b; Parsons-Hubbard, 2005). Além disso, o índice de conchas articuladas é maior na PCE, enquanto a fragmentação é dominante na PSB; essas duas características tafonômicas são tipicamente vinculadas à energia ambiental (Fürsich e Flessa, 1987; Powell et al., 1992).

Características como bioerosão por esponja e incrustação por algas e vermes serpulídeos, além da melhor preservação da morfologia da concha são mais típicos em restos de moluscos de menores latitudes, como a PCE. Em plataformas siliciclásticas temperadas, como a PSB, danos tafonômicos de origem física, como fragmentação, perda de

ornamentação e desarticulação, além da bioerosão por fungos e incrustação por briozoários, são mais comuns. Os danos de origem estritamente ‘química’, como alteração de cor dos restos de bivalves, não permitem diferenciar com muita clareza o efeito de fatores ambientais em escala geográfica.

## **CAPÍTULO 7**

# **Significado tafonômico, sedimentar e paleoambiental da alteração de cor em conchas de moluscos bivalves na PSB**

## **7.1 Introdução**

A perda da coloração natural em conchas de moluscos, e sua consequente alteração para outras cores, tem sido considerada critério tafonômico há algum tempo (Callender et al., 2002), podendo ser utilizado inclusive em fósseis paleozoicos (Kolbe et al., 2011). Em ambientes tropicais, a alteração de cor para amarelo, alaranjado, preto ou marrom ocorre com maior frequência em sedimentos siliciclásticos, enquanto que as cores bege e verde predominam em sedimentos carbonáticos, como resultado de micritização ou incrustação e algas (Best et al., 2007; Best, 2008). Nos primeiros, a alteração de cor tem sido associada à precipitação de óxidos e sulfetos de ferro, e ainda a filmes de minerais aluminossilicatos (Ku e Walter, 2003; Best, 2008; Powell et al., 2011b). A presença de ferro em sedimentos siliciclásticos marinho superficiais também parece favorecer a preservação de bioclastos (Best et al., 2007), e a deposição de minerais de ferro em conchas pode ser, dentre outras explicações, indicativa de um ambiente sedimentar mais favorável à preservação de carbonato biogênico.

A presença de ferro no sedimento marinho superficial (primeiros 10 cm) (Aller, 1994) leva à alcalinização deste sedimento (incluindo a SWI), o que por sua vez favorece a preservação de restos carbonáticos que são suscetíveis à dissolução. O ferro é um dos principais doadores de elétrons (juntamente com o manganês) nas camadas de sedimento logo abaixo dos poucos milímetros onde há a penetração de O<sub>2</sub> (que é a principal janela de insaturação observada em sedimentos marinhos) (Thamdrup et al., 1994; Cai et al., 2006). Essa profundidade milimétrica depende, dentre outros fatores, (i) da espessura da coluna d'água, (ii) da granulometria, (iii) da composição (siliciclástica vs. carbonática) dos

sedimentos, (iv) da temperatura da água (Canfield, 1989; Cai et al., 2006; Best et al., 2007; Hu et al., 2011).

Na PSB, localizada no extremo sul do Brasil, em área com clima variando de subtropical a temperado (Rossi-Wongtschowsky e Madureira, 2006), é comum a presença de acumulações de conchas (cascalho biodetrítico) associadas a sedimento siliciclástico, arenoso a cascalhoso. Tais depósitos, originados por remobilização durante variações do nível do mar (e associados a antigas linhas de costa), constituem *remaniés* biológicos. Além disso, são identificadas diversas áreas que contêm depósitos de minerais pesados (e.g., rutilo e ilmenita), com maior concentração na parte sul da PSB, entre o Chuí e a desembocadura do Rio da Prata (Corrêa et al., 2008). Na porção mais norte da PSB, estes minerais apresentam alto índice de maturidade mineralógica (Corrêa et al., 2008) e, provavelmente, são oriundos da erosão pretérita de rochas do escudo cristalino do RS, produzida pelos rios Jacuí, Camaquã, Piratini e Jaguarão (Abreu e Calliari, 2005).

Embora esteja razoavelmente claro que a alteração de cor nas conchas de moluscos, em mares tropicais, seja decorrência da precipitação de determinados minerais ou de micritização (Best, 2008), não está claro se esta alteração é determinada pelos mesmos fatores em mares mais frios, especialmente em conchas de moluscos de depósitos retrabalhados (*remaniés*). Adicionalmente, é possível que o retrabalhamento e a mistura temporal de conchas pretéritas mascarem os padrões observados em mares tropicais. Neste contexto, o presente estudo analisa (i) se existe algum padrão de distribuição espacial na alteração de cor de macroclastos de moluscos de depósitos biodetríticos, (ii) se o eventual padrão de distribuição espacial da alteração de cor apresenta alguma relação com a ocorrência dos depósitos minerais, ou se é mascarado pelo retrabalhamento, e (iii) quais elementos químicos podem ser responsáveis pela alteração de cor nas conchas da PSB.

## Área de estudo

A PSB, localizada entre as coordenadas 26° S e 34° S, apresenta constituição superficial essencialmente arenosa, areia esta retrabalhada durante os vários ciclos transgressivo/regressivos que a construíram (Corrêa et al., 1996; veja capítulo 1, Fig. 1.3). O sedimento tende a síltico-argiloso em direção à plataforma externa, ocorrendo áreas com variação desta tendência e, ainda, depósitos de material mais lamoso na plataforma interna. Na plataforma média localiza-se uma faixa mais ou menos contínua de sedimentos lamosos, de origem estuarino-lagunar, passando para sedimentos arenosos terrígenos e biodetríticos na

plataforma externa (Kowsmann et al., 1977). Existem também depósitos de cascalho bioclástico, carbonático, que constituem uma das feições mais interessantes da PSB. Tais depósitos são constituídos de material conchífero retrabalhado, depositado de maneira associada a paleolinhas de costa, durante períodos de estabilização do nível do mar (Figueiredo, 1975; Corrêa, 1983).

Duas áreas com depósitos carbonáticos são identificadas na PSB: (i) uma área ampla e alongada ao longo da plataforma média/externa, situada mais ao norte da PSB; e (ii) outra área menor, constituída por vários depósitos de morfologia alongada, e orientados paralelamente à atual linha de costa, na plataforma interna, na altura da Lagoa Mirim (Figueiredo, 1975; Kowsmann et al., 1977; Corrêa e Ponzi, 1978; Corrêa, 1983; Martins et al., 1996). A origem de tais depósitos é creditada ao retrabalhamento em períodos de estabilização da linha de costa, dada sua morfologia alongada, e são constituídos por conchas retrabalhadas de depósitos mais antigos, talvez pleistocênicos.

Os principais aportes fluviais para a PSB são o Rio da Prata, cuja pluma pode atingir latitudes tão baixas quanto  $\sim 30^\circ$  no inverno (período de maior potência da Corrente das Malvinas – CM) e a Lagoa dos Patos, cuja pluma atinge até 50 km de extensão, pelo menos superficialmente (Acha et al., 2004). A salinidade em toda a PSB tende a ser baixa (menos de 35‰), devido à influência de água doce oriunda do deságue do Rio da Prata, principalmente na área mais próxima da costa (Möller et al., 2005).

Ao longo de toda a PSB existem depósitos de minerais não carbonáticos nem quartzosos, os placers (*placers*; Souza, 2008). Placers são acumulações sedimentares formadas pela concentração mecânica de minerais detríticos de valor econômico, incluindo diversos bens metálicos ou pedras preciosas, originados a partir da decomposição e erosão de rochas-fonte, principalmente ígneas, mas também metamórficas e sedimentares (Silva, 2001).

## **7.2 Materiais e métodos**

As amostras analisadas são provenientes de 32 estações oceanográficas. Apenas o material retirado em malha maior que 4 mm (i.e., macroclastos) foram utilizados. Nesta fração, a alteração de cor é melhor observada (como mostrou o teste de Mann-Whitney comparando a frequência de alteração de cor entre micro e macroclastos; veja Tabela 7.1 – Dados Suplementares), permitindo realizar todas as análises estatísticas com maior margem

de segurança nesta fração; portanto, as demais análises foram conduzidas utilizando somente macroclastos.

A alteração de cor foi avaliada conforme o protocolo tafonômico apresentado no Capítulo 3. A cor original de cada gênero ou espécie foi obtida a partir de Abbot (1974); Abbot e Dance (2000), Mikelsen e Bieler (2008). Certamente os fragmentos não identificáveis são de difícil, ou mesmo impossível atribuição à espécie correta, mas as conchas sem alteração nenhuma apresentam um brilho e lustre característicos de quando recém fragmentadas. As cores secundárias aqui consideradas foram branca, creme, amarela, ocre, vermelha, cinza e preta. Quaisquer variações a partir da cor natural de cada concha ou fragmento foi considerada alteração de cor.

A maioria dos exemplares examinados apresenta estados intermediários entre uma e outra cor, ou mesmo duas cores independentes, numa mesma superfície. Por isso foram criadas duas variáveis: cores oxidadas (creme, amarela, ocre e vermelha) e reduzidas (branca, cinza e preta). Considerado-se o menor estado de alteração de cor oxidada a presença de cor creme apenas, e o maior estado de alteração de cor oxidada a presença de cor vermelha exclusivamente. Às cores oxidadas foram então reunidas em 14 estados de alteração, onde “1” representa o menor estado de alteração (presença apenas de cor creme), e “14” representa o máximo estado (presença apenas de cor vermelha). O mesmo procedimento foi utilizada para ranquear a alteração de cor reduzida. Conchas com cor branca apenas receberam valor “1” (menor estado de alteração de cor reduzida), conchas com cor alterada apenas para preto receberam valor “6” (maior estado de cor reduzida), e as demais combinações receberam valores inteiros intermediários.

Cabe notar que a cor branca representa a descoloração, muito provavelmente originária de processos físicos como dissolução, e não uma cor secundária verdadeira. Mesmo assim, por se tratar de um estado de cor diferente do natural, foi incluída dentro da categoria “alteração de cor”. Além disso, vários trabalhos prévios se referem à alteração de cor pelo termo “descoloração” (Callender et al., 2002; Best et al., 2008; Powell et al., 2011b). Contudo, a palavra ‘descoloração’ significa exatamente ‘perda de cor’. Ou seja, descoloração é, na verdade, a alteração da cor original da concha para a cor branca, somente.

Para determinar se o perfil tafonômico das amostras apresenta algum padrão de distribuição espacial foi utilizada análise de agrupamentos, com distância de Manhattan e ligação média (segundo recomendações de Tomašových e Zuschin, 2009; e Oksanen et al., 2011). A dispersão das amostras foi avaliada utilizando escalonamento multidimensional não-

métrico (NMDS), e as variáveis tafonômicas (i.e., estados de alteração de cor) foram plotadas no gráfico de dispersão utilizando a ferramenta `envfit` no programa R. Para determinar a significância dos grupos formados na análise de agrupamentos e no NMDS foi utilizada análise de variância multivariada com permutação (PERMANOVA, Anderson, 2001).

O gradiente de intensidade de cor oxidada e de cor reduzida foi plotado no gráfico de ordenação, NMDS, utilizando a ferramenta `ordisurf` (no pacote `vegan` do programa R). Como as cores creme, amarela, ocre e vermelha foram ordenadas segundo um grau crescente de oxidação, e as cores branca, cinza e preta foram ordenadas segundo um grau crescente de redução, é possível visualizar os gradientes de oxidação e redução (em termos de alteração de cor) por meio da ferramenta `ordisurf`, que transforma o gradiente de variação em curvas de aproximação (*thinplate spline*) ajustadas por modelos generalizados aditivos (Oksanen et al., 2011). A frequência de depósitos de óxidos (que foi presumida independente da alteração de cor em si) também foi plotada no gráfico de ordenação utilizando a ferramenta `ordisurf`.

Para determinar a distribuição espacial (relação com aspectos ambientais) das amostras segundo seu estado tafonômico de alteração de cor, os fatores ambientais considerados nos capítulos 4, 5 e 6 (granulometria e composição do sedimento, profundidade, salinidade e temperatura) foram ajustados à ordenação das amostras utilizando a ferramenta `envfit` (no pacote `vegan` do programa R; Oksanen et al., 2011). Essa ferramenta determina a correlação de variáveis (no caso, variáveis ambientais) com os eixos da ordenação (NMDS), e calcula um valor de significância utilizando permutação. Não é o mesmo procedimento que uma análise canônica (que não é o objetivo), mas é útil para visualizar a direção de variação de variáveis ambientais.

Para determinar se a alteração de cor vermelha (considerada como estado de oxidação máxima), cor preta (considerada como estado de redução máxima) e os depósitos de óxidos possuem relação com aspectos sedimentares na PSB foi efetuado o teste de hipóteses via teste de Mantel. As hipóteses (matrizes hipótese) utilizadas são descritas abaixo.

Matriz hipótese placer: a alteração de cor (ou depósito de óxidos) ocorre em pontos próximos a placeres de minerais pesados na PSB, conforme apontado em mapa geológico (Souza, 2008). As amostras localizadas em, ou próximas a placeres de minerais pesados receberam valor de similaridade 1, e as demais receberam valor de similaridade 0. Os depósitos de placeres são delimitados de acordo com carta produzida pelo CPRM.

Matriz hipótese areia: a alteração de cor (ou depósitos de óxidos) ocorre em amostras localizadas em sedimento predominantemente arenoso. Esta matriz hipótese na verdade é uma extensão e ampliação da matriz hipótese placer, já que os depósitos de placers ocorrem exclusivamente no sedimento arenoso (Corrêa et al., 2008).

Matriz hipótese cor do sedimento: amostras em sedimento de cor redutora apresentam cor predominantemente preta, e amostras em sedimento de cor oxidante apresentam cor predominantemente vermelha. Também de acordo com esta hipótese, os depósitos de óxido ocorrem em amostras localizadas em sedimento de cor oxidante, embora o mesmo tenha sido testado para sedimento de cor redutora [Costa (1974) delimitou setores da PSB com sedimento de tonalidade amarelada, que julgou sendo oxidantes, e outros setores apresentando tonalidade acinzentada/escuro, que julgou sendo redutoras].

Exemplares de amostras que apresentavam clastos com altos índices de alteração de cor (vermelha e preta) e de depósitos de óxido foram selecionados para análise de espectrometria de energia dispersiva (EDS). A distribuição dos elementos (mapa de elementos) na superfície de amostras com coloração alterada (ou depósitos de óxidos) foi determinada utilizando imagem de elétrons retroespalhados (BSE). Nessas análises, foi utilizado um feixe incidente com energia de 20 kV, com um tempo de detecção de 30 s para o EDS, e 150 s para o BSE, no equipamento de marca JEOL JSM 5800. No capítulo 3 são fornecidos maiores detalhes sobre as técnicas de EDS e BSE.

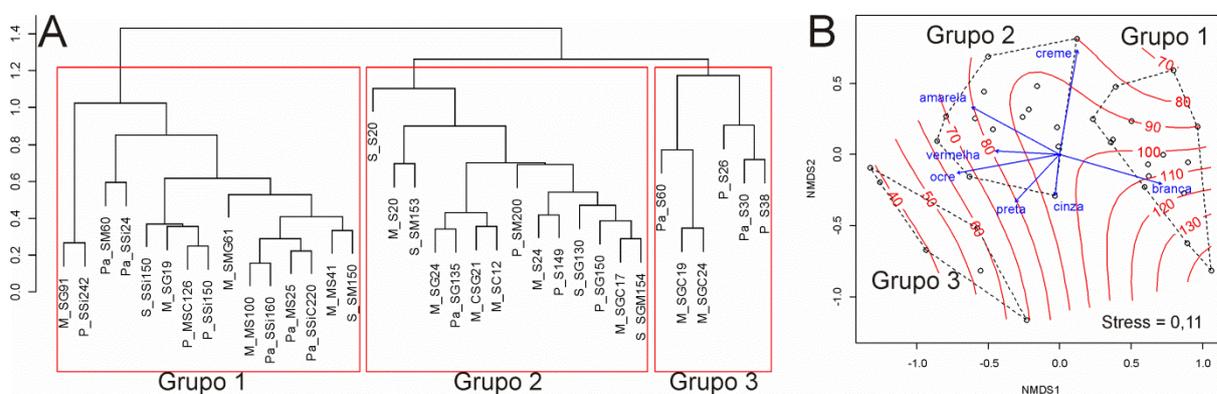
### **7.3 Resultados**

Diferentes iniciativas metodológicas podem afetar o perfil tafonômico observado (Rodrigues, 2006), a existência de diferenças na frequência de cores secundárias no perfil da fração macro e da fração micro foi verificada utilizando teste de Mann-Whitney. De modo geral, a alteração de cor é significativamente mais frequente na fração de macroclastos (capítulo 4; Tabela suplementar 7.1). A cor ocre e os depósitos de óxidos não apresentaram diferença significativa, enquanto que a cor branca foi mais comum na fração micro.

Ao todo, apenas 18% dos macroclastos analisados não apresentou alteração de cor (i.e., apresentavam coloração natural). As cores secundárias mais frequentes foram, em ordem

decrecente, creme, branca, amarela, ocre e cinza, cuja incidência variou entre 44 e 17%. Depósitos de óxidos estavam presentes em pouco mais de 1% dos macroclastos de moluscos.

Utilizando análise de agrupamentos, com base no perfil de alteração de cor, foi possível visualizar três grupos de amostras, significativamente diferentes (de acordo com PERMANOVA,  $F = 4,221$ ,  $P = 0,009$ ; Fig. 7.1A). A dispersão dessas amostras, num gráfico de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) permitiu verificar que o Grupo 1 foi caracterizado por 15 amostras com cor alterada predominantemente para branco, o Grupo 2 foi caracterizado por 14 amostras com cor alterada principalmente vermelho e amarelo, mas variando entre creme e ocre, e o Grupo 3 incluiu seis amostras com cor predominantemente ocre a preta (Fig. 7.1B). Pode-se observar que os grupos produzidos na análise de agrupamentos não obedeceram nenhum padrão estrito de batimetria, embora o Grupo 3 tenha somente amostras localizadas a menos de 70 m de profundidade, e o Grupo 2 amostras localizadas essencialmente entre 60 e 100 m (a profundidade foi plotada no gráfico do NMDS utilizando a ferramenta *ordisurf*, no programa R, que ajusta variáveis no gráfico utilizando linhas de aproximação – *thinplate splines* – segundo um modelo generalizado aditivo) (Hastie e Tibshirani, 1986). As variáveis tafonômicas foram plotadas no NMDS por meio da ferramenta *envfit* no programa R.

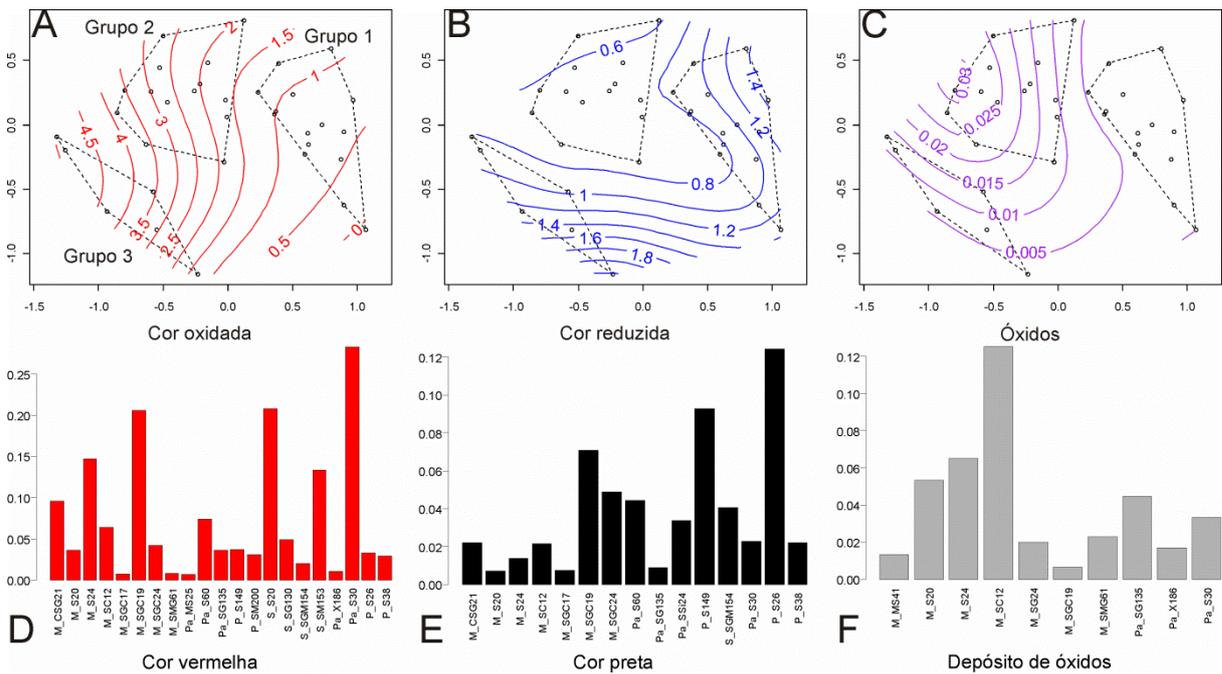


**Figura 7.1.** (A) Análise de agrupamentos (ligação média). (B) escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) das amostras da PSB considerando alteração de cor. As linhas vermelhas representam o gradiente batimétrico, plotado por meio de curvas de aproximação. Os grupos 1, 2 e 3 são significativamente diferentes de acordo com PERMANOVA.

A intensidade de cor alterada para vermelho nas amostras de macroclastos de moluscos da PSB varia de pouco mais de zero para mais de 25% dos exemplares (na amostra Pa\_S30; Fig. 7.2A). Cor alterada para preto atinge no máximo pouco mais de 12% (na

amostra P\_S26; Fig. 7.2B), e a máxima deposição de óxidos ocorre na amostra M\_SC12, atingindo pouco mais de 12% dos exemplares (Fig. 7.2C). Quando considerado o tipo de cor secundária (cor oxidada: creme, amarela, ocre e vermelha, e cor reduzida: branca, cinza e preta), é possível observar que os grupos de amostras apresentados na Figura 7.1 possuem certo padrão característico. Os tipos de cores secundárias foram plotados utilizando a ferramenta *ordisurf* no programa R. No Grupo 1 estão amostras com menor intensidade de alteração de cor oxidada e com menor índice de deposição de óxidos, enquanto o Grupo 2 reuniu amostras com a menor intensidade alteração de cor reduzida (Fig. 7.2D-E). O Grupo 3 não apresentou um padrão específico de alteração de cor reduzida ou oxidada, mas reúne as amostras com frequência intermediária de deposição de óxidos.

A única variável ambiental com correlação significativa nos eixos de ordenação na NMDS, de acordo com a ferramenta *envfit*, foi a proporção de lama no sedimento. As amostras do Grupo 1 apresentaram a maior proporção de lama no sedimento, e apresentaram correlação direta com a incidência das cores branca e creme (Fig. 7.2D-F).

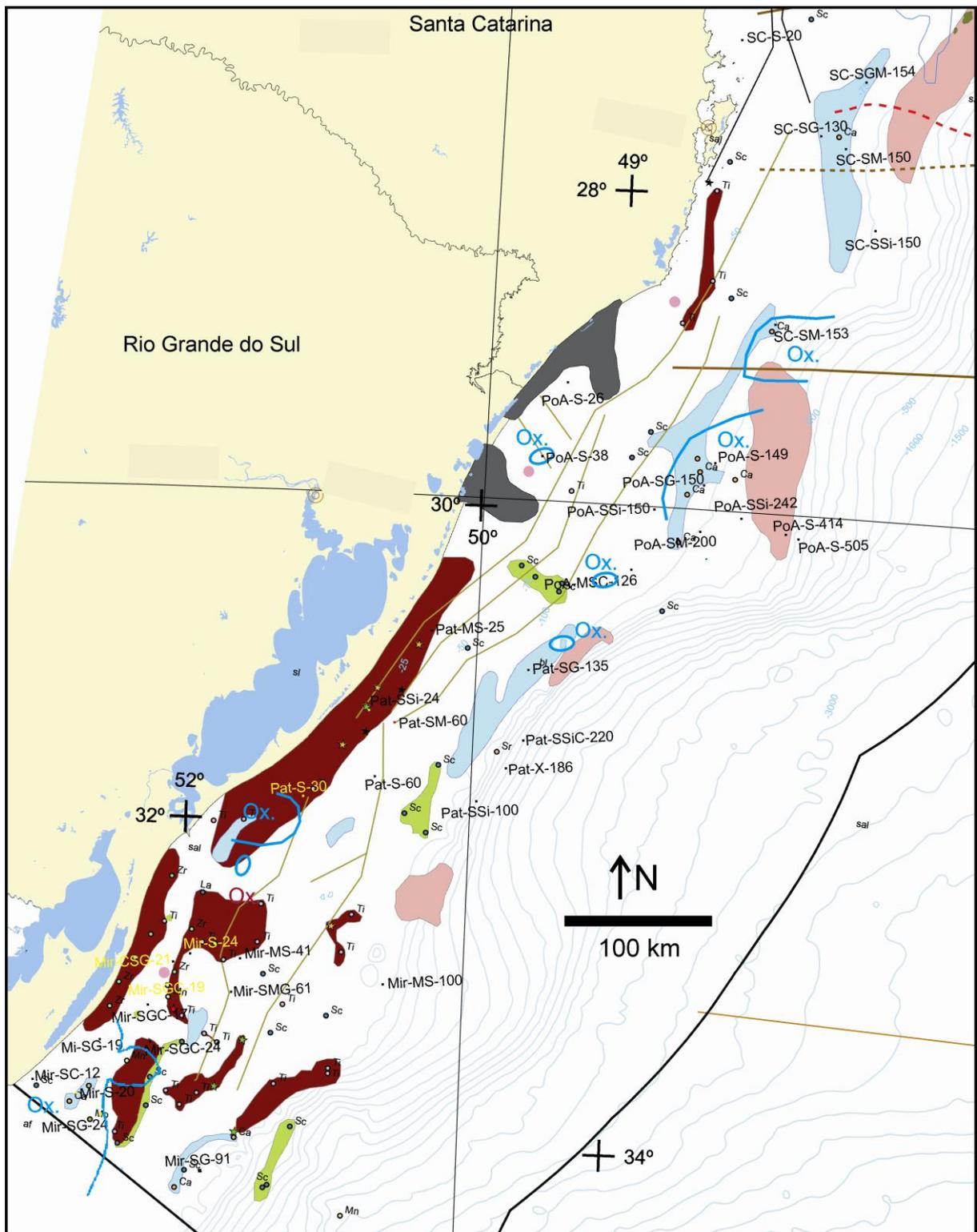


**Figura 7.2.** Gradientes de variação de cor oxidada (A), cor reduzida (B) e presença de óxidos (C) ao longo da ordenação das amostras, plotados por meio de linhas de aproximação com a ferramenta *ordisurf*. (D) Frequência de alteração de cor para vermelho, (E) para preto e (F) de depósito de óxidos nas amostras da fração macro.

A distribuição de cor alterada para vermelho e para preto não obedeceu nenhuma das hipóteses formuladas a respeito da relação de cores alteradas e presença de depósitos óxidos com a distribuição de placeres minerais, depósitos de areia ou de diferentes cores do sedimento (Tabela 7.2). Somente a incidência de depósitos de óxido foi positivamente correlacionada com a distribuição de depósitos de minerais pesados (placeres) na PSB (Fig. 7.3).

**Tabela 7.2.** Teste de hipóteses utilizando Mantel, verificando a correlação da frequência de alteração de cor para vermelho e para preto, e depósitos de óxidos, segundo a localização das amostras em possíveis placeres minerais, em áreas predominantemente arenosas ou em sedimento com coloração predominantemente redutora ou oxidante. Entre parêntesis, correlação de Mantel utilizando Spearman.

<b>Hipótese</b>	<b>Cor vermelha</b>	<b>Cor preta</b>	<b>Depósito de óxido</b>
1. Placer mineral	$r_M = 0,06$ $p = 0,4215$	$r_M = -0,03$ $p = 0,6004$	$r_M = \mathbf{0,19 (0,21)}$ $p = \mathbf{0,0599 (0,0289)}$
2. Depósito de areia	$r_M = 0,10$ $p = 0,1728$	$r_M = 0,09$ $p = 0,1958$	$r_M = -0,12$ $p = 0,8721$
3. Cor do sedimento			
Cor escura/redutora	$r_M = -0,07$ $p = 0,7282$	$r_M = 0,07$ $p = 0,3326$	$r_M = -0,02$ $p = 0,6363$
Cor amarela/oxidante	$r_M = 0,03$ $p = 0,3706$	$r_M = 0,02$ $p = 0,4355$	$r_M = 0,15$ $p = 0,1168$



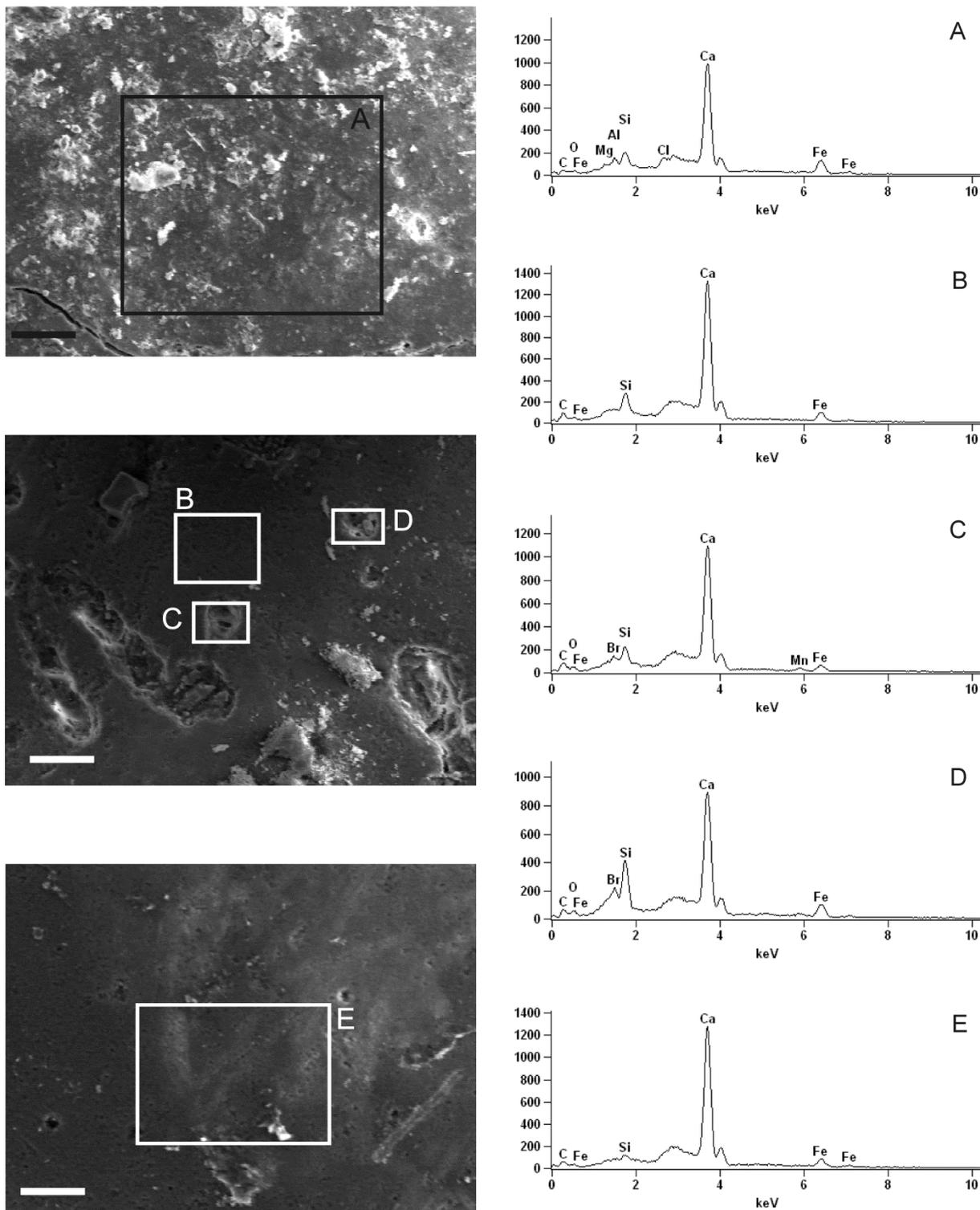
**Figura 7.3.** Mapa de potencialidades minerais mostrando amostras com cor alterada para vermelho e preto, e com depósito de óxidos, de acordo com os grupos mostrados na Fig. 7.1.

Macroclastos das amostras Pa\_S30, M\_SGC17 e P\_S26, que apresentavam coloração alterada para vermelho e/ou ocre foram submetidas à análise de EDS, e todas áreas

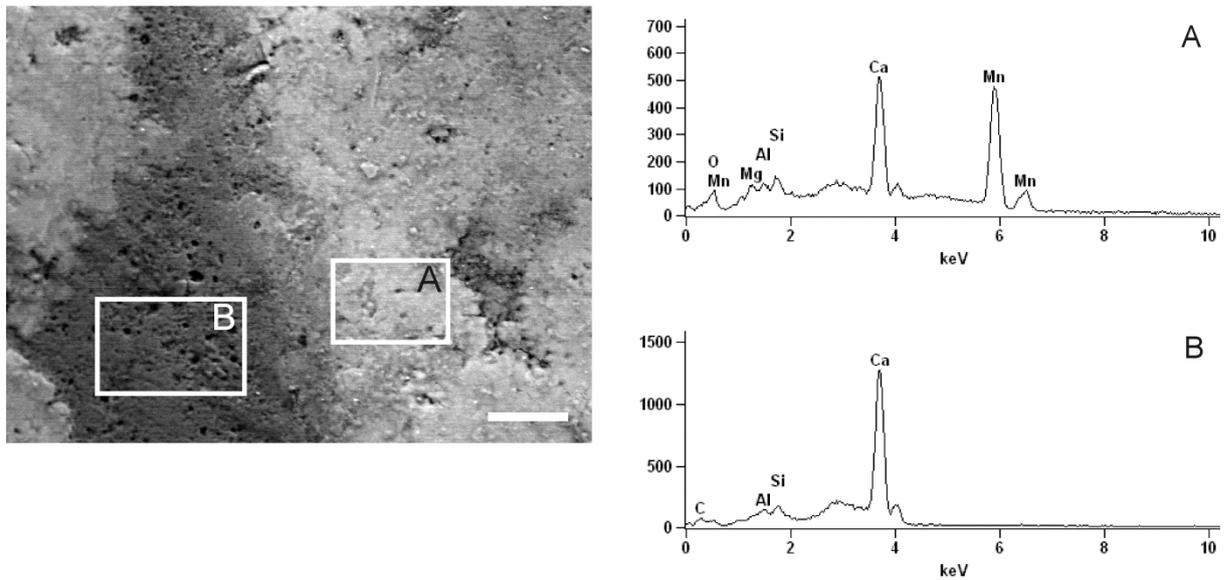
investigadas revelaram a presença de ferro, e secundariamente de silício (Fig. 7.4) em todas áreas analisadas. No exemplar da amostra Pa\_S30 foram detectados alumínio, magnésio e cloro (Fig. 7.4A). No exemplar da amostra M\_SGC17, o EDS realizado numa pontuação (Fig. 7.4C) indicou a presença de manganês e bromo, este último também presente numa segunda pontuação (Fig. 7.4D). Não foi possível visualizar cristalização de nenhum mineral sobre os exemplares analisados, o que permite inferir que os elementos identificados encontram-se dispersos.

Num exemplar da amostra M\_S24 foi possível conduzir a análise de EDS sobre uma região recoberta com uma crosta enegrecida (que, no protocolo tafonômico, foi contada genericamente como depósito de óxido), e sobre uma região que não exibia tal depósito. A região com o depósito de óxido apresentou em sua composição principalmente manganês (em quantidade igual ou superior ao próprio cálcio da concha), além de silício, alumínio e magnésio (Fig. 7.5A). A região branca, sem este depósito, apresentou a composição esperada de cálcio (Fig. 7.5B), além de silício e alumínio.

O mesmo padrão do exemplar apresentado na Figura 7.5 pode ser visualizado no exemplar da amostra M\_SC12 (Fig. 7.6). Depósitos de óxido apresentavam maior concentração de manganês do que de cálcio da concha (Fig. 7.6A), e na área onde não há o depósito de óxido também foi detectado ferro e silício, além de manganês (Fig. 7.6B). Um depósito de óxido preenchendo uma pontuação apresentava ferro (em maior proporção), manganês, magnésio e silício, além de cálcio e fósforo (Fig. 7.6C), enquanto a área adjacente ao depósito de óxido produz um leve pico de ferro e silício, além do cálcio da concha (Fig. 7.6D).

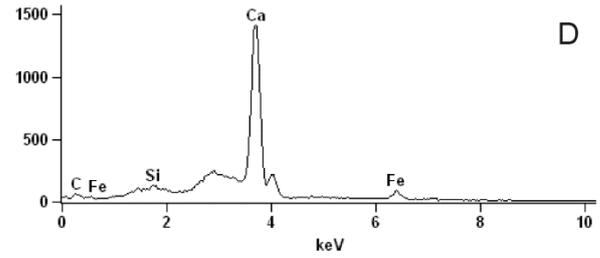
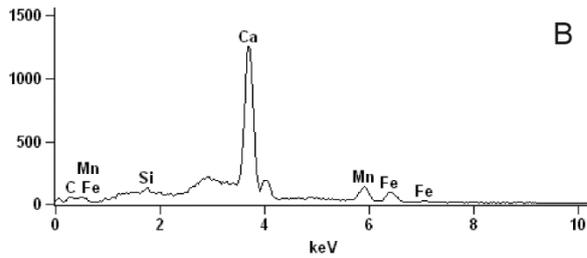
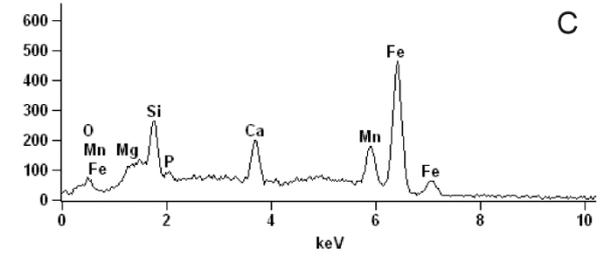
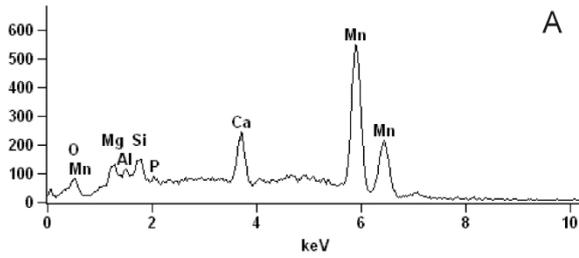
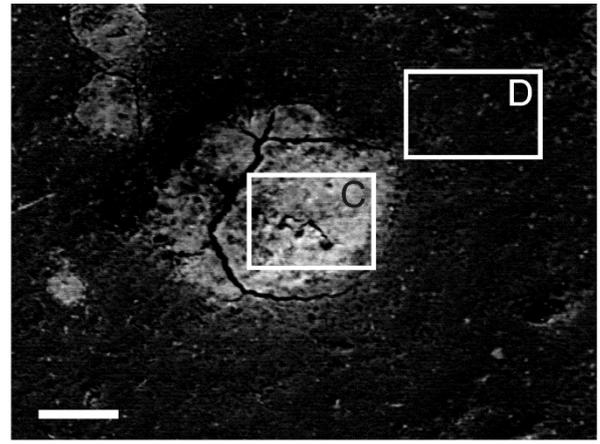
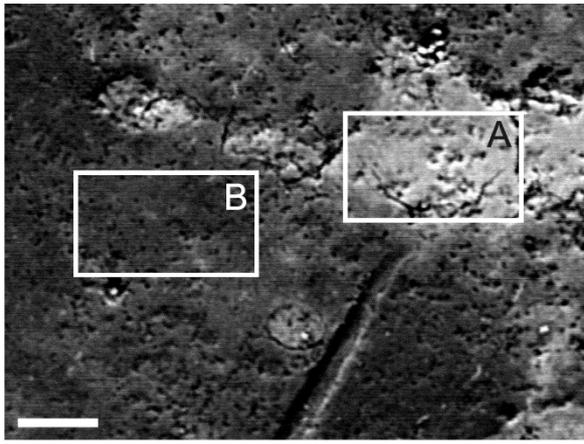


**Figura 7.4.** Perfil de EDS de exemplares com cor alterada para vermelho ou ocre. (A) Exemplar da amostra Pa\_S30 com cor alterada para vermelho. (B-D) Exemplar da amostra M\_SGC17 com cor alterada para ocre. (E) Exemplar da amostra P\_S26 com cor alterada para ocre. Escalas = 50  $\mu\text{m}$ .

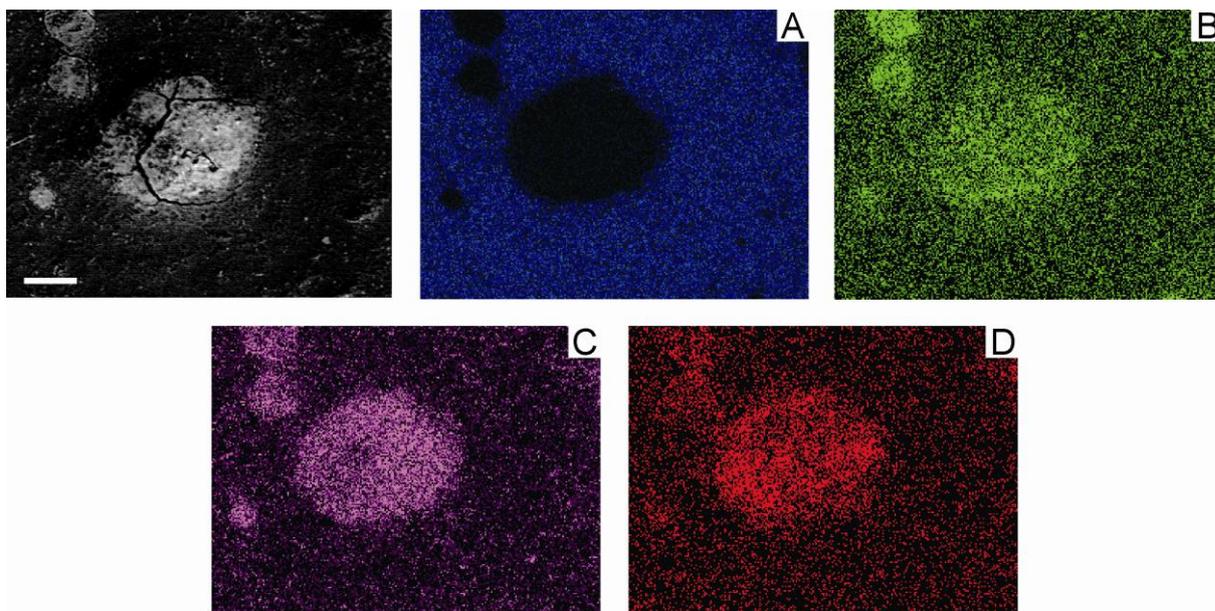


**Figura 7.5.** Exemplar da amostra M\_S24 com extenso depósito de óxido. (A) Perfil de EDS da área com cor alterada para preto. (B) Perfil de EDS de área da concha com cor natural (branca). Escala = 50  $\mu$ m.

Na área mostrada nas figuras 7.6C-D foi conduzido BSE. O material que preenche a pontuação na Figura 7.6C é composto de ferro, manganês e silício, enquanto que na área circunvizinha à pontuação predomina o cálcio (natural da concha) (Fig. 7.7).



**Figura 7.6.** Exemplar da amostra M\_SC12 (exemplar # 9482) apresentando depósito de óxido. Área 1: (A) perfil de EDS do depósito de óxido e (B) perfil EDS da área adjacente, sem depósito de óxido. Área 2: mesmo exemplar, mostrando perfil de EDS de depósito de óxido preenchendo uma pontuação (C), e perfil de EDS da área externa à pontuação (D). Escalas = 50  $\mu$ m.



**Figura 7.7.** Mapa de elementos (BSE) da área 2 do exemplar # 9482 (veja Fig. 7.6), mostrando abundância relativa de (A) cálcio, (B) silício, (C) ferro e (D) manganês. Escala = 50  $\mu\text{m}$ .

## 7.4 Discussão

### Aspectos espaciais/ambientais

De acordo com Best (2008) e Powell et al. (2011b), cores como marrom e vermelha podem ser originadas por precipitação de óxidos e sulfetos de ferro e minerais aluminossilicatos, a cor verde (que não foi encontrada neste estudo) é associada ao recobrimento por algas, e cor preta apresenta relação com sedimentos terrígenos de origem máfica. O único padrão de relação entre alteração de cor em ampla escala, e fatores ambientais está na relação entre as cores cinza e preta e a proporção de areia no sedimento, mas ainda assim, a maioria dos estados de alteração de cor apresenta maior relação com as amostras da PSB, vinculados a aspectos estritamente sedimentares.

A alteração na cor das conchas tem se mostrado um potente indicador tafonômico em acumulações marinhas tropicais atuais (Best, 2008; Powell et al., 2011a,b), e também mostra correlação forte com o estado de degradação tafonômica em fósseis paleozoicos (Kolbe et al., 2011). Enquanto que a alteração de cor pode ser atribuída à deposição de sulfeto e óxidos de ferro e outros metais, ou mesmo à presença de algas incrustantes, a alteração de cor parece ser reflexo, pelo menos em parte, da constituição do sedimento no meio marinho tropical (Fig.

7.2) (Costa, 1974). Também em ostracodes a alteração de cor é associada à diagênese inicial, com grande participação de pressão e temperatura (Kontrovitz et al., 1992).

As maiores concentrações de minerais pesados ocorrem na parte sul da área estudada, entre o Chuí e a desembocadura do Rio da Prata (Corrêa et al., 2008), regiões estas submetidas à marcada influência praiar ou fluvial pretérita e atual (Möller et al., 2008). As áreas com predomínio de alteração de cor, principalmente as cores ocre, vermelha, preta e depósitos de óxidos nos restos de moluscos na PSB são, coincidentemente, as áreas com predomínio de assinaturas que denotam retrabalhamento, na província bioclástica sul, mais rasa (veja capítulo 4). Nesta região, de acordo com revisão de Kowsmann et al. (1977), os depósitos conchíferos cascalhosos são interdigitados com depósitos de areias terrígenas (Figueiredo, 1975), cuja mineralogia denota origem do Rio da Prata.

#### Aspectos geoquímicos/Zona Tafonomicamente Ativa

De acordo com Costa (1974), os sedimentos da PSB que apresentam tonalidades amarelas caracterizam colorações oxidantes. Essa evidência havia levado à dedução de que conchas com esse mesmo tipo de coloração pudessem ter sofrido, igualmente, história de oxidação na SWI. Contudo, a origem da alteração tafonômica de cor em restos de moluscos é praticamente desconhecida, mas tem sido mais comumente observada em siliciclastos do que em carbonatos tropicais (Best, 2008). A alteração de cor para cinza e preta tem sido associada à precipitação de sulfeto e óxidos de ferro e magnésio, embora em conchas depositadas experimentalmente apresentem um declínio na frequência dessa precipitação ao longo do tempo (Lecinsky et al., 2002; Powell et al., 2011b). Isso pode indicar que, por um lado, as amostras com as mais altas frequências de alteração de cor (Figs. 7.2D-F) não estão mais suscetíveis a processos de descoloração posterior (e.g., dissolução). Por outro lado, poderia ser arguido que os depósitos de bioclastos da PSB ainda estejam sujeitos à alteração tafonômica da TAZ, o que é possível, já que se tratam de depósitos superficiais.

Os processos de redução de ferro, manganês e sulfato dominam a mineralização de carbono orgânico, mas sua importância depende do sedimento (Canfield et al., 1993). Em determinados sedimentos, bactérias redutoras de sulfato podem também catalisar a redução de metais como  $\text{Fe}^{3+}$  e  $\text{Mn}^{4+}$ , e em sedimentos marinhos formar magnetita (Lovley et al., 1993). A oxidação de moléculas orgânicas envolve uma série de reações que utilizam uma sequencia mais ou menos fixa de aceptores de elétrons:  $\text{Mn}^{4+} \rightarrow \text{NO}_3^- \rightarrow \text{Fe}^{3+} \rightarrow \text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{CO}_2$  (Kristensen 2000), conforme a profundidade (Aller e Yingst, 1985; Canfield, 1989; Canfield et al., 1993).

Os cátions reduzidos de manganês e ferro são utilizados como marcadores para caracterizar condições diagenéticas (Aller e Yingst, 1985). O manganês é utilizado preferencialmente para a oxidação (no sedimento marinho superficial) em relação ao ferro por ser mais reativo, mas é mais abundante em sedimentos mais profundos (mais de 100 m de profundidade), enquanto que o ferro é mais comum em sedimentos mais próximos à costa (Canfield et al., 1993).

A presença de alumínio (Fig. 7.4A) e silício (Figs. 7.4A-E) indica a deposição/precipitação de silicatos e/ou aluminossilicatos, provavelmente argilominerais. Minerais autigênicos ricos em ferro podem favorecer a preservação de restos bioclásticos, por recobrirem as superfícies por precipitação, e por permitirem a supersaturação da água de poro em relação à calcita e aragonita (Best et al., 2007).

A bioturbação causa a remineralização de matéria orgânica, mediada por uma série complexa e variável de reações de oxi-redução entre o carbono orgânico (e.g., carbonato de cálcio de conchas de moluscos) e os aceptores finais de elétrons (ânion sulfato,  $Fe^{3+}$  e  $Mn^{4+}$ ) (Aller, 1994; Thamdrup et al., 1994). A redução do ferro no sedimento, com o consumo de matéria orgânica, inibe a produção de metano, e pode ser uma importante via de mineralização de matéria orgânica (Lovley e Philips, 1986). Então, uma vez que um resto bioclástico (e.g., uma concha carbonática) ultrapasse a janela insaturada inicial (primeiros milímetros abaixo da SWI (Cai et al., 2006), quando o ferro é abundante no sedimento, a preservação do bioclasto pode ser favorecida. Essa pode ser uma importante pista para a preservação dos restos de moluscos, mesmo retrabalhados e expostos a condições de mar física e quimicamente desfavoráveis à preservação, dada a intensidade de dano tafonômico encontrada na PSB (em contraponto com os bioclastos da PCE, por exemplo).

Conchas com cores enegrecidas não apresentaram relação com a deposição de nenhum elemento químico em particular. De maneira geral, é possível afirmar que a alteração de cor para vermelho, nos macroclastos da PSB, ocorre em decorrência da precipitação de compostos de ferro. Esta relação já havia sido observada em ambiente tropical carbonático (Lecinsky et al., 2002). Canfield (1989), por sua vez, atribui ao ferro um importante papel como regulador de pH água intersticial (água de poro – PW; inclusive em sedimento não marinho) (Lovley e Philips, 1986).

Os depósitos de óxidos, que também ocorreram preenchendo pontuações na superfície das conchas apresentaram, de acordo com a análise semiquantitativa do EDS, presença predominante de manganês. Outros óxidos, constituídos por minerais que não foram

determinados, podem ter sido gerados de maneira associada a depósitos de minerais pesados encontrados na PSB, já que sua presença tem correlação positiva significativa com tais placeres. O manganês também é um mediador das mudanças de pH no sedimento marinho (Canfield et al., 1993), sendo mais importante em sedimentos mais rasos, e na parte superior da coluna sedimentar.

Apesar de as maiores concentrações de minerais pesados serem encontradas na parte mais ao sul da área estudada (entre o Chuí e a foz do Rio da Prata; Corrêa et al., 2008), a presença de depósitos de óxidos é mais frequente em profundidades entre 60 e 100 m (Figs 7.2-3). É provável que a deposição de óxidos observada nos macroclastos de moluscos da PSB esteja relacionada a processos pretéritos de influência fluvial, já que Costa (1974) determinou que a carga detrítica, rica em material ferruginoso, é o principal responsável pela tonalidade amarelada do sedimento, à qual ele atribuiu condições oxidantes.

## 7.5 Dados suplementares

**Tabela Suplementar 7.1.** Frequência média das cores secundárias presentes nas amostras micro e macro da PSB, e teste de Mann-Whitney entre as amostras da fração micro e macro. Em negrito, índices com maior frequência na fração macro.

Alteração	Micro	Macro	Z	P
Alteração de cor	0,73	<b>0,82</b>	-9,60	0,00
Branca	0,58	0,44	-10,41	0,00
Creme	0,49	<b>0,53</b>	-2,75	0,01
Amarela	0,17	<b>0,21</b>	-3,33	0
Ocre	0,17	0,18	-1,49	0,14
Vermelha	0,03	<b>0,05</b>	-2,78	0,01
Cinza	0,09	<b>0,17</b>	-9,03	0
Preta	0	<b>0,02</b>	-5,63	0
Óxidos	0,01	0,01	-0,31	0,75
Cor oxidada	1,82	<b>2,25</b>	-7,38	0
Cor reduzida	0,8	0,96	-0,77	0,44

## Capítulo 8

## Conclusões

A utilização de conchas de bivalves, provenientes de frações de malha de tamanho pequeno, aqui chamados microclastos, não interfere na determinação do perfil tafonômico de depósitos retrabalhados em plataforma continental temperada, onde a sedimentação atual é mínima, como a PSB. Embora exista diferença significativa na proporção de dano de cada assinatura - em geral, nos microclastos a intensidade das assinaturas é menor - essa variação pode ser o resultado da intensa fragmentação encontrada nos restos de moluscos da PSB. Ou seja, a maior parte da fração de microclastos é constituída de fragmentos (i.e, pelo menos parte da fração de microclastos é constituída de fragmentos da fração de macroclastos), os quais devem ter sofrido menor retrabalhamento.

O principal fator ambiental que condiciona a distribuição das assinaturas tafonômicas na PSB é a proporção de cascalho e de lama no sedimento. Contudo, essa influência não é direta, pois esses fatores apresentam distribuição fortemente condicionada ou modulada pela profundidade. Além disso, as duas províncias bioclásticas existentes na PSB (significativamente diferentes em termos de dano tafonômico) também se apresentam segregadas pela profundidade: a província bioclástica sul é mais rasa, e a província bioclástica norte é mais profunda.

A assinatura tafonômica de assembleias mortas residuais reflete com grande confiabilidade aspectos ambientais atuais (quase 60% da variação tafonômica observada é devida a fatores ambientais). A proporção de variação tafonômica não explicada pelos fatores analisados foi pequena, e deve estar relacionada a aspectos que não foram considerados na análise, como fatores intrínsecos às conchas (e.g., mineralogia e microarquitetura), hábito de vida e composição de espécies. Assinaturas com maior amplitude de variação, como alteração de ornamentação, brilho, e alguns danos biológicos, são as mais adequadas para verificar padrões de distribuição tafonômica ao longo de gradientes ou de fatores ambientais, analisados em escala regional.

O conteúdo carbonático do sedimento e a salinidade da água também influenciam a variação tafonômica, mesmo quando é removido o efeito da autocorrelação espacial. Ou seja, mesmo sendo fortemente moduladas por gradientes espaciais, a salinidade e a proporção de carbonato são fatores importantes na preservação de restos de moluscos na PSB.

A existência de autocorrelação (tanto espacial quanto batimétrica) é um importante condicionante na determinação da distribuição de assinaturas tafonômicas em restos de bivalves. O teste de Mantel parcial revela-se uma importante ferramenta também em estudos tafonômicos, atualísticos, onde é possível determinar com que intensidade a simples organização espacial (em gradientes, *patches*, etc.) é responsável pelo perfil observado em assembleias mortas/retrabalhadas, já que as mesmas não são produzidas segundo fatores aleatórios.

Amostras que sofreram história de retrabalhamento similar tem maior probabilidade de apresentar o mesmo tipo de dano, até certo grau, independentemente de fatores ambientais mais variáveis, como a temperatura. Por esta razão amostras das diferentes províncias bioclásticas da PSB são diferentes tafonomicamente. Considerando que as amostras superficiais de moluscos sejam depósitos retrabalhados, pode-se dizer que é o ambiente final de deposição que influencia o padrão tafonômico preservado nos moluscos em águas temperadas, como na PSB.

Restos de moluscos que apresentam alteração de cor (principalmente para vermelho) podem ser associados a condições diagenéticas superficiais do sedimento marinho. O ferro pode ser responsável pela maior preservação de restos bioclásticos, como conchas de moluscos. A presença de depósitos de óxidos sobre as conchas de bivalves pode ser associada a depósitos de minerais pesados da PSB. O principal elemento químico associado a esses depósitos nas conchas é o manganês.



## Referências Bibliográficas

- Abbot, R.T., 1974, *American Seashells*, 2<sup>nd</sup>. Edition, Van Nostrand Reinhold, New York, 663p, 24 pl.
- Abbot, R.T., e Dance, S.P., 2000, *Compendium of seashells*, Odissey Publishing, New York, 411p.
- Abreu, J.G.N., e Calliari, L.J., 2005, Paleocanais na plataforma continental interna do Rio Grande do Sul: evidências de uma drenagem fluvial pretérita. *Revista Brasileira de Geofísica*, 23(2):123-132.
- Acha, E.M., Mianzan, H.W., Guerrero, R.A., Favero, M., e Bava, J., 2004, Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44:83-105.
- Aguirre, M.L., e Farinati, E.E., 1999, Taphonomic processes affecting late Quaternary mollusks along the coastal area of Buenos Aires Province (Argentina, Southwestern Atlantic): *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 149:283-304.
- Aller, R.C., 1980, Quantifying solute distributions in the bioturbated zone of marine sediments by defining an average microenvironment. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 44(2):1955-1965.
- Aller, R.C., 1982, Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: The role of physical and biological reworking. *Journal of Geology*, 90:79-95.
- Aller, R.C., 1994, Bioturbation and remineralization of sedimentar organic matter: effects of redox oscillations. *Chemical Geology*, 114:331-345.

Aller, R.C., e Yingst, J.Y., 1985, Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma balthica* (Bivalvia), and *Tellina texana* (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *Journal of Marine Research*, 43:615-645.

Alexandersson, E.T., 1979, Marine maceration of skeletal carbonates in the Skagerrak, North Sea. *Sedimentology*, 26:845-852.

Allison, P.A., e Briggs, D.E.G. (eds.), 1991, *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*. *Topics in Geobiology*, v. 9, Plenum, 591p.

Allison, P.A., e Bottjer, D.J. (eds.), 2011, *Taphonomy: Process and Bias through Time*, 2nd ed., *Topics in Geobiology*, v. 32, Springer, 599p.

Anderson, M.J., 2001, A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26:32-46.

Asp. N.E., 199, Evidências de Estabilizações do Nível do Mar no Quaternário da Plataforma Continental Interna entre Rio Grande e Chuí – Rio Grande do Sul. Dissertação (Mestrado em Geociências), Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 118p.

Barretto, H.T., e Summerhayes, C.P., 1975, Oceanography and suspended matter off northeastern Brazil. *Journal of Sedimentary Petrology*, 45(4):822-833.

Begon, M., Townsend, C.R., e Harper, J.L., 2006, *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th edition, Blackwell Publishing, 738p.

Benedetti-Cecchi, L. 2001, Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Marine Ecology Progress Series*, 209:131-141.

Behrensmeier, A.K., Kidwell, S.M. e Gastaldo, R.A., 2000, Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, 26(4):103-147.

Behrensmeier, A.K., Fürsich, F.T., Gastaldo, R.A., Kidwell, S.M., Kosnik, M.A., Kowalewski, M., Plotnick, R.E., Rogers, R.R., e Alroy, J., 2005, Are the most durable shelly taxa also the most common in the marine fossil record? *Paleobiology*, 31:607-623.

Best, M.M.R., 2008, Contrast in preservation of bivalve death assemblages in siliciclastic and carbonate tropical shelf settings. *Palaios*, 23:796-809.

Best, M.M.R., e Kidwell, S.M., 2000a, Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology*, 26:80-102.

Best, M.M.R., e Kidwell, S.M., 2000b, Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: II. Effect of bivalve life habitats and shell types. *Paleobiology*, 26:103-115.

Best, M.M.R., Ku, T.C.W., Kidwell, S.M. e Walter, L.M., 2007, Carbonate preservation in shallow marine environments: unexpected role of tropical siliciclastics. *The Journal of Geology*, 115:437-456.

Bisbal, G., 1995, The Southeast South American shelf large marine ecosystem – Evolution and Components. *Marine Policy*, 19(1):21-38.

Borcard, D., Legendre, P., e Drapeau, P., 1992, Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3):1045-1055.

Braga, E.S., Chiozzini, V.C., Berbel, G.B.B., Maluf, J.C.C., Aguiar, V.M.C., Charo, M., Molina, D., Romero, S.I., e Eichler, B.B., 2008, Nutrient distributions over the Southwestern South Atlantic continental shelf from Mar del Plata (Argentina) to Itajaí (Brazil): Winter-summer aspects. *Continental Shelf Research*, 28:1649-1661.

Brett, C.E., e Baird, G.C., 1986, Comparative taphonomy: A key to paleoenvironmental reconstruction based on fossil preservation. *Palaios*, 1:207-227.

Brett, C.E., Parsons-Hubbard, K.M., Walker, S.E., Ferguson, C., Powell, E.N., Staff, G., Ashton-Alcox, K.A., e Raymond, A., 2011, Gradients and patterns of sclerobionts on experimentally deployed bivalve shells: Synopsis of bathymetric and temporal trends on a decadal time scale. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312: 278-304.

Burrage, D., Wesson, J., Martinez, C., Pérez, T., Möller, O., e Piola, A., 2008, Patos Lagoon outflow within the Rio de la Plata plume using an airborne salinity mapper: Observing an embedded plume. *Continental Shelf Research*, 28:1625-1638.

Cai, W.J., Chen, F., Powell, E.N., Walker, S.E., Parsons-Hubbard, K.M., Staff, G.M., Wang, Y., Aston-Alcox, K.A., Callender, W.R., e Brett, C.E., 2006, Preferential dissolution of carbonate shells driven by petroleum seep activity in the Gulf of Mexico. *Earth and Planetary Science Letters*, 248:227-243.

Calliari, L.J., Corrêa, I.C.S., e Asp, N.E., 1999, Inner shelf and beach seashell resources in Southern Brazil, in Martins, L.R., e Santana, C.I. (eds.), *Non living resources of the Southern Brazilian Coastal Zone and Continental Margin*, IOC-UNESCO, OSNLR, SERG, p. 39-49.

Callender, W.R., Staff, G.M., Parsons-Hubbard, K.M., Powell, E.N., Rowe, G.T., Walker, S.E., Brett, C.E., Raymond, A., Carlson, D.D., White, S., e Heise, E.A., 2002, Taphonomic trends along a forereef slope: Lee Stocking Island, Bahamas. I. Location and Water Depth. *Palaios*, 17:50-65.

Canfield, D.E., 1989, Reactive iron in marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 3:619-632.

Canfield, D.E., Jørgensen, B.B., Fossing, H., Glud, R., Gundersen, J., Ramsing, N.B., Thamdrup, B., Hansen, J.W., Nielsen, L.P., e Hall, P.O.J., 1993, Pathways of organic carbon oxidation in three continental margin sediments. *Marine Geology*, 113:27-40.

Canfield, D.E., e Raiswell, R., 1991, Carbonate precipitation and dissolution: its relevance to fossil preservation, in Allison, P.A. e Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*: Plenum, p. 412-453.

Carreño, A.L., Coimbra, J.C., e Carmo, D.A., 1999, Late Cenozoic sea level changes evidenced by ostracodes in the Pelotas basin, southernmost Brazil. *Marine Micropaleontology*, 37:117-129.

Carroll, M., Kowalewski, M., Simões, M.G., e Goodfriend, G.A., 2003, Quantitative estimates of *time-averaging* in terebratulid brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology*, 29:381-402.

Caruso Jr., F., 1999, Shell deposits in the Santa Catarina coastal area, southern region of Brazil, in Martins, L.R. e Santana, C.I. (eds.), *Non living resources of the Southern Brazilian Coastal Zone and Continental Margin*, IOC-UNESCO, OSNLR, SERG, p. 69-79.

Cerrano, C., Bavesrello, G., Calcinai, B., Cattaneo-vietti, R., Chiantore, M., Guidetti, M., e Sarà, A., 2001, Bioerosive processes in Antarctic seas. *Polar Biology*, 24:790-792.

Cherns, L., Wheeley, J.R., e Wright, V.P., 2011, *Taphonomy: bias and process through time*, in Allison, P. A. e Botjer, D. J. (eds.), *Taphonomy: process and bias through time*. 2nd ed., Springer, p. 1-18.

Cintra-Buenrostro, C.E., Flessa, K.W., e Avila-Serrano, G., 2005, Who cares about a vanishing clam? Trophic importance of *Mulinia coloradoensis* inferred from predatory damage. *Palaios*, 20:296-302.

Ciotti, A.M., Odebrecht, C., Fillmann, J., e Möller Jr., O., 1995, Freshwater outflow and Subtropical convergence influence on phytoplankton biomass on the southern Brazilian continental shelf. *Continental Shelf Research*, 15(14):1737-1756.

Clarke, K.R., 1993, Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18:117-143.

Clarke, K.R., 1999, Nonmetric multivariate analysis in community-level ecotoxicology. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 18(2):118-127.

Clarke, K.R., e Green, R.H., 1988, Statistical design and analysis for a biological effects study. *Marine Ecology Progress Series*, 46:213-226.

Conover, W.J., 1999, *Practical nonparametric statistics*. 3 ed. John Wiley & Sons, 592p.

Corrêa, I.C.S., 1983, Depósitos de material carbonático da plataforma continental interna do Rio Grande do Sul (Brasil). *Proceedings International Conference on Marine Resources, Viña del Mar*, p.155-163.

Corrêa, I.C.S., e Ponzi, V.R.A., 1978, Depósitos de calcário biodetrítico das regiões do Albardão e Mostardas na plataforma interna do Rio Grande do Sul. *Anais do XXX Congresso Brasileiro de Geologia, Recife*, v. 2, 851-866.

Corrêa, I.C.S., Martins, L.R.S., Ketzer, J.M.M, Elias, A.R.D., e Martins, R., 1996, Evolução sedimentológica e paleogeográfica da Plataforma Continental Sul e Sudeste do Brasil. *Notas Técnicas*, 9:51-61.

Corrêa, I.C.S., Toldo Jr. E.E., Weschenfelder, J., Baitelli, R., Ayup-Zouain, R.N., Dehnhardt, B.A., e Martins, L.R.S., 2007, Plataforma e talude continental do Rio Grande do Sul: síntese dos conhecimentos, in Iannuzzi, R. e Frantz, J.C. (eds.), *50 Anos de Geologia. Contribuições, Comunicações e Identidade*, p. 341-354.

Corrêa, I.C.S., Ayup-Zouain, R.N., Weschenfelder, J., e Tomazelli, L.J., 2008, Áreas fontes dos minerais pesados e sua distribuição sobre a Plataforma Continental Sul-brasileira, Uruguaia e Norte-argentina. *Revista Pesquisas em Geociências*, 35(1):137-150.

Costa, M.P.A., 1974, Cor dos sedimentos superficiais da plataforma continental brasileira. *Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia, Porto Alegre*, 3:237-261.

Coutinho, P.N., 1992, Sedimentos carbonáticos da plataforma continental brasileira. *Revista Geologia*, 65-73.

Coutinho, P.N., 1996, Oceanografia geológica. In: Levantamento do Estado da Arte da Pesquisa dos Recursos vivos Marinhos do Brasil. Brasília, Ministério do Meio Ambiente dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal – MMA, Secretaria de Coordenação dos Assuntos do Meio Ambiente – SMA, 75p.

Crame, J.A., 2000, Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: evidence from the composition of Recent bivalve faunas. *Paleobiology*, 26(2):188-214.

Crenshaw, M.A., 1980, Mechanisms of shell formation and dissolution, in Rhoads, D.C., and Lutz, R.A., eds., Skeletal growth of aquatic organisms, *Topics in Geobiology* v. 1, Plenum Press, New York, 750p.

Cummins, H., Powell, E.N., Stanton Jr., R.J., e Staff, G., 1986, The rate of taphonomic loss in modern benthic habitats: How much of the potentially preservable community is preserved? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 52:291-320.

Cutler, A.H., e Flessa, K.W. 1995, Bioerosion, dissolution and precipitation as taphonomic agents at high and low latitudes. *Senckenbergiana maritima*, 25:115-121.

Davies, D.J., Powell, E.N. e Stanton Jr., R.J., 1989a, Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation – a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor? *Lethaia*, 22:207-212.

Davies, D.J., Powell, E.N., e Stanton Jr., R.J., 1989b. Taphonomic signature as a function of environmental processes: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet of the Texas coast. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72:317-356.

Donovan, S.K. (ed.), 1991, *The Processes of Fossilization*. Belhaven Press, London, 303p.

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

Edinger, E.N., 2003, Bioerosion, in Briggs, D.E.G. e Crowther, P.R. (eds.), *Paleobiology II*, Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Melbourne e Berlin, p. 273-277.

Erthal, F., Kotzian, C.B., e Simões, M.G., 2011, Fidelity of molluscan assemblages from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), southern Brazil: taphonomy as a tool for discovering natural baselines for freshwater communities. *Palaios*, 26: 443-446.

Farrow, G.E., e Fyfe, J.A., 1988, Bioerosion and carbonate mud production on high-latitude shelves. *Sedimentary Geology*, 60:281-297.

Figueiredo, A.G., 1975, Geologia dos depósitos calcários biodetríticos da plataforma continental do Rio Grande do Sul, Dissertação (mestrado), Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, 72p.

Figueiredo, A.G., e Madureira, L.S.P., 2004, Topografia, composição, refletividade do substrato marinho e identificação das províncias sedimentares na região Sudeste-Sul do Brasil. Série documentos Revizee Score Sul, Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo.

Flessa, K.W., e Brown, T.J., 1983, Selective solubility of macroinvertebrate calcareous hard parts: a laboratory study. *Lethaia*, 16:193-205.

Flessa, K.W., Cutler, A.H., e Meldahl, K.H., 1993, Time and taphonomy: quantitative estimates of *time-averaging* and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, 19:266-286.

Flessa, K.W., e Kowalewski, M., 1994, Shell survival and *time-averaging* in nearshore shelf environments: estimates from the radiocarbon literature. *Lethaia*, 27:153-165.

- Floeter, S.R., e Soares-Gomes, A., 1999, Biogeographic and species richness patterns of Gastropoda on the Southwestern Atlantic. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(4):567-575.
- Forti-Esteves, I.R. 1984. Recent bivalves (Palaeotaxodonta and Pteriomorpha) from the Brazilian continental shelf. *Pesquisas*, 16:190-226.
- Fürsich, F.T., 1978, The influence of faunal condensation and mixing on the preservation of fossil benthic communities. *Lethaia*, 11:243-250.
- Fürsich, F.T., e Flessa, K.W., 1987, Taphonomy of Tidal Flat Molluscs in the Northern Gulf of California: Paleoenvironmental Analysis Despite the Perils of Preservation. *Palaios*, 2: 543-559.
- Fürsich, F.T., e Oschmann, W., 1993, Shell beds as tools in basin analysis: The Jurassic of Kachchh, western India. *Journal of the Geological Society, London*, 150:169-185.
- Glover, C.P., e Kidwell, S.M., 1993, Influence of organic matrix on the post-mortem destruction of molluscan shells. *Journal of Geology*, 101:729-747.
- Gordon, A.L., 1989, Brazil – Malvinas Confluence – 1984. *Deep-Sea Research Part A*, 36(3A):359-384.
- Goodfriend, G.A., e Stanley, D.J., 1996, Reworking and discontinuities in Holocene sedimentation in the Nile Delta: documentation from amino acid racemization and stable isotopes in mollusk shells. *Marine Geology*, 129(3-4):271-283.
- Hammer, Ø., e Harper, D.A.T., 2006, *Paleontological data analysis*, 1st edition, Blackwell Publishing, Oxford, 351p.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., e P. D. Ryan, 2001, PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 9pp. Disponível em [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)

Hannisdal, B., 2004, Clams and Brachiopods: chips that pass out of sight. *Palaios*, 19:507-513.

Harper, E.M., 2000. Are calcitic layers an effective adaptation against shell dissolution in the Bivalvia? *Journal of Zoology*, 251:179–186.

Hastie, T., e Tibshirani, R., 1986, Generalized additive models. *Statistical Science*, 1(3):297-318.

Hauser, I., Oschmann, W., e Gischler, E., 2008, Taphonomic signatures on modern caribbean bivalve shells as indicators of environmental conditions (Belize, Central America). *Palaios*, 23:586-600.

Hewitt, J.E., Legendre, P., McArdle, B.H., Thrush, S.F., Bellehumeur, C., e Lawrie, S.M., 1997, Identifying relationships between adult and juvenile bivalves at different spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 216:77-98.

Hu, X., Cai, W.J., Wang, Y., Guo, X., e Luo, S., 2011, Geochemical environments of continental shelf-upper slope sediments in the northern Gulf of Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312:265-277.

Kasten, S., Zabel, M., Heuer, V. e Hensen, C., 2003, Processes and signals of nonsteady-state diagenesis in deep-sea sediments and their pore waters, in Wefer, G., Mulitza, S. e Raimer, V. (eds.), *The South Atlantic in the Late Quaternary: Reconstruction of Material Budgets and Current Systems*, Springer-Verlag, Berlin, p. 431-459.

Kidwell, S.M., 1986, Models for fossil concentrations: paleobiologic implications. *Paleobiology*, 12:6-24.

Kidwell, S.M., 1989, Stratigraphic condensation of marine transgressive records: Origin of major shell deposits from the Miocene of Maryland. *Journal of Geology*, 97:1-24.

Kidwell, S.M., 1991, The stratigraphy of shell concentrations, in Allison, P.A. e Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, Topics in Geobiology, v. 9, Plenum Press, New York, p. 211-281.

Kidwell, S.M., 2001, Preservation of species abundance in marine death assemblages. *Science*, 294:1091-1094.

Kidwell, S.M., 2002, Time-averaged molluscan death assemblages: Palimpsests of richness, snapshots of abundance. *Geology*, 30:803-806.

Kidwell, S.M., e Bosence, D.W.J., 1991, *Taphonomy and time-averaging* of marine shelly faunas, in Allison, P.A. e Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*: Plenum Press, New York, p. 115-209.

Kidwell, S.M., e Flessa, K.W., 1996, The quality of fossil record: populations, species and communities. *Annual Reviews on Earth Planetary Sciences*, 24:433-64.

Kidwell, S.M., Best, M.M.R., e Kaufman, D.S., 2005, Taphonomic trade-offs in tropical marine death assemblages: Differential *time-averaging*, shell loss, and probable bias in siliciclastic vs. carbonate facies. *Geology*, 33:729-732.

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

Kolbe, S.E., Jambito IV, J.J., Brett, C.E., Wise, J.L., e Wilson, R.D., 2011, Brachiopod shell discoloration as an indicator of taphonomic alteration in the deep-time fossil record. *Palaios*, 26:682-692.

Kontrovitz, M., Ainsworth, N.R., Burnett, R.D., e Slack, J.M., 1992, Induced color in ostracode shells: An experimental study. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 2:1-10.

Kotzian, C.B., e Simões, M.G., 2006, Taphonomic signatures of the recent freshwater mollusks, Touro Passo Stream, RS, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9(2):243-260.

Kowalewski, M., 1996, *Time-averaging*, overcompleteness and the geological record. *Journal of Geology*, 104:317-326.

Kowalewski, M., Carroll, M., Casazza, L., Gupta, N., Hannisdal, B., Hendy, A., Krause, R.A., LaBarbera, M., Lazo, D.G., Messina, C., Puchalski, S., Rothfus, T.A., Sälgeback, J., Stempien, J., Terry, R.C. e Tomašových, A., 2003, Quantitative fidelity of brachiopod-mollusk assemblages from modern subtidal environments of San Juan Islands, USA. *Journal of Taphonomy*, 1(1):43-65.

Kowalewski, M., Flessa, K.W., e Hallman, D.P., 1995, Ternary taphograms: Triangular diagrams applied to taphonomic analysis. *Palaios*, 10: 478-483.

Kowalewski, M., e Hoffmeister, A.P., 2003, Sieves and fossils: effects of mesh size on paleontological patterns. *Palaios*, 18:459-468.

Kowalewski, M., e Kelley, P. H. (eds.), 2002, *The Fossil Record of Predation*. Paleontological Society Special Papers 8, Paleontological Society, Yale Printing Service, New Haven, CT, 398p.

Kowsmann, R.O., e Costa, M.P.A., 1979, Sedimentação quaternária da margem continental brasileira e das áreas oceânicas adjacentes. *Série Projeto REMAC*, 8:7-55.

Kowsmann, R.O., Costa, M.P.A., Vicalvi, M.A., Coutinho, M.G.M., e Gambôa, L.A.P., 1977, Modelo da sedimentação holocênica na plataforma continental sul brasileira *Série Projeto REMAC*, 2:7-26.

Krause, R.A., Barbour, S.L., Kowalewski, M., Kaufman, D.S., Romanek, C.S., Simões, M.G., e Wehmiller, J.F., 2010, Quantitative comparisons and models of *time-averaging* in bivalve and brachiopod shell accumulations. *Paleobiology*, 36(3):428-452.

- Kristensen, E., 2000, Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia*, 426:1-24.
- Ku, T.C.W., e Walter, L.M., 2003, Syndepositional formation of Fe-rich clays in tropical shelf sediments, San Blas Archipelago, Panama. *Chemical Geology*, 197:197-213.
- Legendre, P., 1993, Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology*, 74(6):1659-1673.
- Legendre, P., Borcard, D., e Peres-Neto, P.R., 2005, Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75(4):435-450.
- Legendre, P., e Fortin, M.J., 1989, Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80:107-138
- Legendre, P., e Gallagher, E.D., 2001, Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129:271-280.
- Legendre, P. e Legendre, L., 1998, *Numerical Ecology*, 2<sup>nd</sup> edition, Elsevier Science BV, Amsterdam, 853p.
- Lentini, C.A.D., Campos, E.J.D., e Podestá, G.G., 2000, The annual cycle of satellite derived sea surface temperature on the western South Atlantic shelf. *Revista brasileira de oceanografia*, 48(2):93-105.
- Lescinsky, H.L., 1993, Taphonomy and paleoecology of epibionts on the scallops *Chlamys hastata* (sowerby 1843) and *Chlamys rubida* (Hinds 1845). *Palaios*, 8:267-277.
- Lescinsky, H.L., Edinger, E., e Risk, M.J., 2002, Mollusc Shell Encrustation and Bioerosion Rates in a Modern Epeiric Sea: Taphonomy Experiments in the Java Sea, Indonesia: *Palaios*, 17:171-191.
- Levin, S.A., 1992, The problem of pattern and scale in Ecology. *Ecology*, 73(6):1943-1967.

- Lockwood, R., e Work, L.A. Q., 2006, Quantifying taphonomic bias in molluscan death assemblages from the upper Chesapeake Bay: patterns of shell damage. *Palaios*, 21:442-450
- Lovley, D.R. e Phillips, E.J.P., 1986, Organic Matter Mineralization with Reduction of Ferric Iron in Anaerobic Sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 51(4):683-689.
- Lovley, D.R., Roden, E.E., Philips, E.J.P., e Woodward, J.C., 1993, Enzymatic iron and uranium reduction by sulfate-reducing bacteria. *Marine Geology*, 113:41-53.
- Lucas, A.J., Guerrero, R.A., Miazán, H.W., Acha, E.M., Lasta, C.A., 2005, Coastal oceanographic regimes of the Northern Argentine Continental Shelf (34-43°S). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65:05-420.
- Machado, C.P., 2008, (Paleo)Zoogeografia dos Ostracodes Holocênicos das Regiões leste e nordeste da Plataforma Continental Brasileira. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, Porto Alegre, 290 p.
- Madeira-Falcetta, M., 1977, Contribuição ao estudo dos foraminíferos bentônicos da plataforma continental brasileira (distribuição geográfica e análise batimétrica). *Pesquisas*, 8:133-150.
- Marshall, D.J., Santos, J.H., Leung, K.M.Y., e Chak, W.H., 2008, Correlations between gastropod shell dissolution and water chemical properties in a tropical estuary. *Marine Environmental Research*, 66:422-429.
- Martins, L.R., Urien, C.M., Corrêa, I.C.S. e Martins, I.R., 1996, Late Quaternary processes along the Rio Grande do Sul continental shelf (Southern Brazil). *Notas Técnicas*, 9:62-68.
- Martins, L.R., Martins, I.R., e Urien, C.M., 2003, Aspectos Sedimentares da Plataforma Continental na Área de Influência do Rio de La Plata: *Gravel*, 1:68-80.

- McArdle, B.H. e Anderson, M.J., 2001, Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82(1):290-297.
- Meldahl, K.H., e Flessa, K.W., 1990, Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a recent intertidal/shallow shelf environment. *Lethaia*, 23:43-60.
- Meldahl, K.H., Flessa, K.W., e Cutler, A.H., 1997, *Time-averaging* and postmortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: quantitative comparisons among Holocene environments. *Paleobiology*, 23:207-229.
- Mikkelsen, P., e Bieler, R., 2008, *Seashells of southern Florida: living marine mollusks of the Florida keys and adjacent regions*, Princeton University Press, 503p.
- Möller Jr., O.O., Piola, A.R., Freitas, A.C., Campos, E.J.D., 2008, The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America: *Continental Shelf Research*, 28:1607-1624.
- Muehe, D. (org.), 2006, *Erosão e progradação no litoral brasileiro*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 476 p.
- Moshkovitz, S., e Magaritz, M., 1987, Stratigraphy and isotope records of middle and late Pleistocene mollusks from a continuous corehole in the Hula Basin, northern Jordan Valley, Israel. *Quaternary Research*, 28(2):226-237.
- Nascimento, F.S., Freire, G.S.S., e Miola, B., 2010, Geochemistry of marine sediments of the Brazilian Northeastern continental shelf. *Brazilian Journal of Oceanography*, 58(special issue PGGM):1-11.
- Oden, N. L.m e Sokal, R.R., 1986, Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms to two dimensions. *Systematic Zoology*, 35: 608-617.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.S., e Wagner, H., 2011, Package "vegan": Community Ecology Package, version 2.0-2, R Language, <http://vegan.r-forge.r-project.org/>.

Olszewski, T., 1999, Taking advantage of *time-averaging*. *Paleobiology*, 25:226-238.

Parsons-Hubbard, K.M., 2005 Molluscan taphofacies in Recent carbonate reef/lagoon systems and their application to sub-fossil samples from reef cores. *Palaios*, 20:175-191.

Parsons-Hubbard, K.M., Callender, W.R., Powell, E.N., Brett, C.E., Walker, S.E., Raymond, A.L. e Staff, G.M., 1999, Rates of Burial and Disturbance of Experimentally-Deployed Molluscs: Implications for Preservation Potential. *Palaios*, 14:337-351

Parsons, K.M. e Brett, C.E., 1991, Taphonomic processes and biases in modern marine environments: An actualistic perspective on fossil assemblage preservation, in Donovan, S.K., ed., *The Processes of Fossilization*. Columbia University Press, New York , p. 22-65.

Parsons-Hubbard, K.M., Brett, C.E. e Walker, S.E., 2011, Taphonomic field experiments and the role of the Shelf and Slope Experimental Taphonomy Initiative. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312:195-208.

Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S., e Borcard, D., 2006, Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10):2614-2625.

Peterson, R.G., e Stramma, L., 1991, Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*, 26:1-71.

Pimpão, D.M., 2004, Moluscos bivalves da Plataforma Continental Externa e Talude Continental ao largo de Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brasil. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, Porto Alegre, 173 p.

Piola, A.R., Campos, E.J.D., Möller, O.O., Charo, M., e Martinez, C., 2000, Subtropical shelf front off eastern South America. *Journal of Geophysical Research*, 55(3):6565-6578.

Powell, E.N., Stanton, R.J., Logan, A., e Craig, M.A., 1992, Preservation of Mollusca in Copano Bay, Texas: The long-term record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 95:209-228.

Powell, E.N., Brett, C.E., Parsons-Hubbard, K.M., Callender, W.R. Staff, G.M., Walker, S.E., Raymond, A., e Ashton-Alcox, K.A., 2011, The relationship of bionts and taphonomic processes in molluscan taphofacies formation on the continental shelf and slope: eight-year trends: Gulf of Mexico and Bahamas. *Facies*, 57: 15-37.

Powell, E.N., Callender, W.R., Staff, G.M., Parsons-Hubbard, K.M., Brett, C.E., Walker, S.E., Raymond, A., e Ashton-Alcox, K.A., 2008, Molluscan shell condition after eight years on the sea floor - taphonomy in the Gulf of Mexico and Bahamas. *Journal of Shellfish Research*, 27(1):191-225.

Powell, E.N., Staff, G.M., Callender, W.R., Ashton-Alcox, K.A., Brett, C.E., Parsons-Hubbard, K.M., Walker, S.E., e Raymond, A., 2011a, Taphonomic degradation of molluscan remains during thirteen years on the continental shelf and slope of the northwestern Gulf of Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312:209-232.

Powell, E.N., Staff, G.M., Callender, W.R., Ashton-Alcox, K.A., Brett, C.E., Parsons-Hubbard, K.M., Walker, S.E., e Raymond, A., 2011b, The influence of molluscan taxon on taphofacies development over a broad range of environments of preservation: The SSETI experience. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312:233-264.

R Development Core Team, 2011, R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Radtke, G., e Golubic, S., 2005, Microborings in mollusk shells, Bay of Safaga, Egypt: Morphometry and ichnology. *Facies*, 51:118-134.

Ritter, M.N., e Erthal, F., 2011, Zona tafonomicamente ativa em ambiente estuarino lagunar com base em moluscos da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil, in Carvalho, I.S., Srivastava, N.K., Strohschoen Jr., O., e Lana, C.C. (orgs.), Editora Interciência, Rio de Janeiro, 880p.

Rodrigues, S.C., Simões, M.G., e Pires-Domingues, R.A., 2009, Viés analítico em estudos tafonômicos com macroinvertebrados: Implicações (paleo)ambientais e (paleo)ecológicas. *Geologia USP Série Científica*, 9(1):101-114.

Rossi-Wongtchowsky, C.L.B., e Madureira, L.S.P., 2006, O ambiente oceanográfico da plataforma continental e do talude na região Sudeste-Sul do Brasil, Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 472p.

Rothfus, T.A., 2004, How many taphonomists spoil the data? Multiple operators in taphofacies studies. *Palaios*, 19:514–519.

Russell, M.P., 1991, Modern death assemblages and Pleistocene fossil assemblages in open coast high energy environments, San Nicolas Island, California. *Palaios*, 6:179-191.

Scarponi, D., e Kowalewski, M., 2007, Sequence stratigraphic anatomy of diversity patterns: Late Quaternary benthic mollusks of the Po Plain, Italy. *Palaios*, 22:296-305.

Sherman, K., e Duda, A.M., 1999, An ecosystem approach to global assesment and management of coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 190:271-287.

Santos, A., e Mayoral, E., 2008, Bioerosion versus colonisation on Bivalvia: A case study from the Upper Miocene of Cacela (southeast Portugal). *Geobios*, 41, 43-59.

Silva Filho, W.F., 2004, Domínios morfoestruturais da Plataforma Continental do Estado do Ceará. Tese (Doutorado), Universidade Federal do Rio Grande do sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, RS, 288p.

Silveira, I.C.A., Schmidt, A.C.K., Campos, E.J.D., Godói, S.S. e Ikeda, Y., 2000, A Corrente do Brasil ao largo da costa leste brasileira. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 48(2):171-183.

Simões, M.G., Rodrigues, S.C., e Kowalewski, M., 2007, Comparative analysis of drilling frequencies in recent brachiopod-mollusk associations from the southern Brazilian shelf. *Palaios*, 22:143-154.

Smith, A.M., e Nelson, C., 2003, Effects of early sea-floor processes on the Taphonomy of temperate shelf skeletal carbonate deposits. *Earth-Science Reviews*, 63: 1-31.

Smouse, P.E., Long, J.C., e Sokal, R.R., 1986, Multiple Regression and Correlation Extensions of the Mantel Test of Matrix Correspondence. *Systematic Zoology*, 35(4):627-32.

Soares, I. e Möller Jr., O., 2001, Low-frequency currents and water mass spatial distribution on the southern Brazilian shelf. *Continental Shelf Research*, 21:1785-1814.

Souza, K. G., 2008, Mapa da Potencialidade dos recursos minerais da Plataforma Continental Jurídica Brasileira e áreas oceânicas adjacentes. Brasília: CPRM – Serviço Geológico do Brasil, 2008. 1 mapa.

Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Rechia, C.A., e Robertson, J., 2007, Marine ecoregions of the World: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience*, 57(7):573-583.

Staff, G.M., Callender, W.R., Powell, K.M., Parsons-Hubbard, K.M., Brett, C.E., Walker, S.E., Carlson, D.D., White, S., Raymond, A. e Heise, E.A., 2002, Taphonomic trends along a forereef slope: Lee Stocking Island, Bahamas. II. Time. *Palaios*, 17:66-83.

Speyer, S.E., e Brett, C.E., 1986, Trilobite taphonomy and Middle Devonian Tafofacies. *Palaios*, 1:312-327.

Speyer, S.E. e Brett, C.E., 1991, Taphofacies controls: Background and episodic processes in fossil assemblage preservation, in Allison, P.A. e Briggs, D.E.G. (eds.). *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, Topics in Geobiology, v. 9, Plenum Press, New York, p. 502-545.

Taylor, J.D., 1973, The structural evolution of the bivalve shell. *Palaeontology*, 16:519-534.

Taylor, P.D., e Wilson, M.A., 2002, A new terminology for marine organisms inhabiting hard substrates: *Palaios*, 17:522-525.

Taylor, P.D., e Wilson, M.A., 2003, Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, 62:1-103.

Thamdrup, B., Fossing, H., e Jørgensen B.B., 1994, Manganese, iron, and sulfur cycling in a coastal marine sediment, Aarhus, Denmark. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58(23):5115-5129.

Thomas, R.D.K., 1986, Taphonomy: Ecology's lost is sedimentology's gain. *Palaios*, 1:206.

Tomašových, A. e Rothfuss, T.A., 2005, Differential taphonomy of modern brachiopods (San Juan Islands, Washington State): effect of intrinsic factors on damage and community-level abundance. *Lethaia*, 38:271-292.

Tomašových, A. e Zuschin, M., 2009, Variation in brachiopod preservation along a carbonate shelf-basin transect (Red Sea and Gulf of Aden): Environmental sensitivity and tafofacies. *Palaios*, 24:697-716.

Turner, M.G., 1989, Landscape Ecology: the effecto fo pattern on process. *Annual Reviews of Ecology and Systemathics*, 20:171-197.

Vicalvi, M.A., 1977, Sedimentos quaternários da plataforma continental e talude do sul do Brasil: Estratigrafia e curvas paleoclimáticas. Série Projeto REMAC n° 2, Rio de Janeiro, PETROBRAS, p. 27-76.

Villwock, J.A., 1994, A costa brasileira: geologia e evolução. *Notas Técnicas*, 7:38-49.

Walker, S.E., 1994, Biological Remanence: Gastropod Fossils Used by the Living Terrestrial Hermit Crab, *Coenobita clypeatus*, on Bermuda. *Palaios*, 9:403-412.

Walker, S.E., Parsons-Hubbard, K., Richardson-White, S., Brett, C., e Powell, E.N., 2011, Alpha and beta diversity of encrusting foraminifera that recruit to long-term experiments along a carbonate platform-to-slope gradient: Paleocological and paleoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312(3/4):325-349.

Weschenfelder, J., Medeanic, S., Corrêa, I.C.S., e Aliotta, S., 2008, Holocene Paleoinlet of the Bojuru Region, Lagoa dos Patos, Southern Brazil. *Journal of Coastal Research*, 24:99-109.

Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Horne, B. e Ims, R.A., 1993, Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 66:369-380.

Wiggers, F., 2003, Moluscos gastrópodes da plataforma continental externa e talude continental ao largo da Laguna dos Patos – Rio Grande do Sul. Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 135p.

Yesares-Garcia, J. e Aguirre, J., 2004, Quantitative taphonomic analysis and taphofacies in lower Pliocene temperate carbonate-siliciclastic mixed platform deposits (Almería-Níjar basin, SE Spain). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, 207:83-103.

Young, H.R. e Nelson, C.R., 1985, Biodegradation of temperate-water skeletal carbonates by boring sponges on the Scott shelf, British Columbia, Canada. *Marine Geology*, 65(1/2):33–45

Young, H.R., e Nelson, C.S., 1988, Endolithic biodegradation of cool-water skeletal carbonates on Scott shelf, northwestern Vancouver Island, Canada. *Sedimentary Geology*, 60:251-267.

Zembruski, S.G., 1979, Geomorfologia da margem continental sul brasileira e das bacias oceânicas adjacentes. in: Geomorfologia da margem continental brasileira e das áreas oceânicas adjacentes. Série Projeto REMAC, N° 7.

Zuschin, M., Stachowitsch, M., e Stanton Jr., R.J., 2003, Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth-Science Reviews*, 63:33-82.

## **Apêndice**

## Glossário

Assembleia viva – conjunto de organismos amostrados a partir de uma comunidade viva. Não necessariamente todos os elementos da comunidade são amostrados, por isso o termo ‘assembleia viva’ não é sinônimo de ‘comunidade viva’.

Assembleia morta – restos mortos acumulados/amostrados da camada superficial de sedimentos, oriundos de uma determinada comunidade viva.

Assembleia fóssil – conjunto de fósseis de organismos que podem não necessariamente ter vivido na mesma comunidade, mas que são encontrados numa camada sedimentar de origem única. No meio marinho, pode haver o amalgamento de assembleias mortas produzidas em diferentes ambientes, ou de diferentes comunidades vivas, ou que viveram em intervalos de tempo muito diferentes.

Autocorrelação espacial – fenômeno observado quando objetos amostrais, observados ao acaso e a certa distância, são mais similares do que objetos amostrais localizados a uma distância maior (autocorrelação positiva). Quando objetos amostrais mais próximos apresentam similaridade menor que objetos mais distantes, a autocorrelação é dita negativa. A presença de autocorrelação espacial indica que as unidades amostrais não estão distribuídas ao acaso.

Depositívoro – organismo bentônico que obtém alimento a partir da coleta de restos orgânicos depositados sobre o fundo.

DFB – profundidade de soterramento final (sigla em inglês para *Depth of Final Burial*). Zona do sedimento localizada abaixo dos efeitos de destruição diagenética inicial, abaixo da TAZ.

Endobionte (infauna, endofauna) – organismo que vive enterrado total ou parcialmente no substrato.

Epibionte – organismo cujo hábito de vida é desenvolvido sobre o substrato.

Heterótrofo – organismo que se alimenta a partir da ingestão ou absorção de nutrientes (i.e., que não produz seu próprio alimento).

Inumação – soterramento de um resto biológico pelo recobrimento por sedimento.

Remanié – resto biológico (fóssil) reacumulado em um depósito mais novo (superficial), por ação de retrabalhamento. De maneira mais ampla, pode ser usado para um acúmulo de restos

biológicos 'artificial' (produzido de maneira outra que a simples deposição de bioclastos sobre o sedimento).

Saprófago – organismo que obtém nutrientes a partir da ingestão de restos de animais em decomposição.

Suspensívoro – organismo que obtém o alimento a partir de matéria orgânica em suspensão no meio líquido, geralmente por filtração da água.

TAZ – zona tafonomicamente ativa. Sedimento (marinho) superficial, onde ocorre intensa percolação de água insaturada em  $\text{CaCO}_3$ , com pH menor que o da água do mar, e onde diversos processos geoquímicos, além da bioturbação, agem destruindo ou alterando os restos esqueletais biológicos.

Time-averaging – acumulação de restos de organismos (mortos e/ou fósseis) produzidos ao longo de escalas de tempo maiores que o tempo de duração (i) da comunidade, (ii) do ambiente ou (iii) da longevidade dos organismos de uma dada população.

Viés tafonômico – modificação diferencial da interpretação de restos fósseis. Vieses podem ser introduzidos principalmente por preservação diferencial de espécies (e.g, moluscos de concha espessa vs. moluscos de concha fina) e mistura temporal.