

Time-averaging e suas implicações para o registro fóssil marinho

TIME-AVERAGING AND THE IMPLICATIONS FOR THE MARINE FOSSIL RECORD

Matias do Nascimento Ritter¹ & Fernando Erthal²

1-Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Cx.P. 15001, CEP 91501-970, Prédio 43127, Sala 218 - mnritter@gmail.com

2-Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Cx.P. 15001, CEP 91501-970, Prédio 43127, Sala 218 - fer.erthal@gmail.com

ABSTRACT: Taphonomy is defined as the Paleontological discipline that studies how biological information changes from life assemblages toward fossil assemblages. Taphonomy has recently been utilized in several statistic frameworks, and has improved new theories about the fossil record in recent analog environments. Here we present an extensive review of the taphonomic process wherein non-contemporaneous fossils are found in the same fossil layer (called-term time-averaging), and how it may bias biological information in the fossil record. Moreover, we explain how mollusk scale time-averaging is a function of the relative rates of hard part input and sedimentation, at the accumulation site.

Manuscrito:

Recebido: 18/08/2015

Corrigido: 12/01/2016

Aceito: 01/02/2016

Citation: Ritter M.N., Erthal F. 2016. Time-averaging e suas implicações para o registro fóssil marinho *Terraë Didática*, **12(2)**:81-103. <<http://www.ige.unicamp.br/terraedidatica/>>.

Keywords: Taphonomy, marine mollusks, fossils, temporal resolution.

Introdução

A principal característica do registro fóssil é sua incompletude. A informação biológica (e.g. morfologia, riqueza, diversidade, equitabilidade) preservada no registro fóssil é o resultado de alterações não lineares que ocorrem desde a morte até o soterramento final de um organismo, e mesmo durante a diagênese (rota teórica vivo-morto-fóssil) (Behrensmeyer et al. 2000). Neste sentido, a Tafonomia visa compreender de forma quali- e quantitativa as alterações nesta rota e, assim, ampliar o entendimento dos atributos biológicos preservados no registro fóssil (Behrensmeyer & Kidwell 1985). Em outras palavras, a Tafonomia permite determinar o quanto o registro fóssil é enviesado (*biased*) por um filtro preservacional. Concomitantemente, esta área de estudo é uma importante ferramenta aos paleontólogos por possibilitá-los mensurar o quanto dos dados biológicos originais foi suprimido ou o quanto eles foram alterados, e desta forma reconstruir mais fielmente atributos biológicos de comunidades pretéritas.

Em outras palavras, a Tafonomia visa quantificar os complexos processos produzidos desde a associação viva (*living assemblage*), passando pela

associação morta (*death assemblage*) até a associação fóssil (*fossil assemblage*). Os termos biocenose (equivalente à associação viva), tanatocenose (equivalente à associação morta), tafocenose (equivalente à associação fóssil em sedimento não consolidado) e orictocenose (à associação fóssil) são aqui considerados termos arcaicos (Kidwell 2011, comunicação pessoal). Todos os termos acompanham o sufixo de origem grega “*cenosis*” que significa comunidade. Uma comunidade dificilmente está representada em uma associação (morta e fóssil), mas sim partes de uma ou mais comunidades sem necessariamente terem relação temporal e espacial.

Por considerar os remanescentes biológicos outrora vivos sob o ponto de vista sedimentológico, a Tafonomia é uma ciência de interface entre a ecologia e a geologia sedimentar (Martin 1999). Não obstante, a Tafonomia é um dos principais aspectos quantitativos da paleontologia e, portanto, tem valor fundamental em análises paleoecológicas (Kowalewski & Flessa 1994).

Dentre os diversos métodos de estudo da Tafonomia, um campo, em especial, se preocupa em coletar e observar dados em associações (mortas e vivas) em ambientes recentes para auxiliar em diversas interpretações do registro fóssil. Este ramo

é denominado Tafonomia Atualística (Kowalewski & Labarbera 2004), principal campo de pesquisa dos autores. A maioria dos exemplos descritos aqui, portanto, será com base neste método de pesquisa.

De forma geral, o registro fóssil – apesar de pobremente preservado e naturalmente enviesado – pode prover informações úteis e confiáveis sobre condições pretéritas tanto ecológicas quanto ambientais (NRC 2005). Os principais processos envolvidos na rota de alteração tafonômica, determinam enviesamentos na riqueza e na diversidade das associações fósseis, podendo agir de maneira diferencial, conforme o tipo de sedimento ou localização geográfica. Ou seja, complexos processos modificam as características de associações ou comunidades vivas originais. Porém, é possível resgatar informações das últimas se soubermos associar os danos causados aos ambientes ou processos que os promoveram. Este é um dos objetivos dos estudos tafonômicos em ambientes atuais.

Uma questão tafonômica singular é estimar quanto tempo está contido em uma camada fossilífera. Em outras palavras, qual a resolução temporal do registro fóssil que está sendo estudado? Ou ainda, quantas gerações estão contidas nesta camada? Sabe-se que o registro fóssil é pontuado por raros depósitos contemporâneos (instantâneos), tanto quanto por depósitos condensados; nestes últimos em uma única camada centimétrica podem estar contidos milhares de anos de informação. A expressiva maioria do registro fóssil, contudo, é composta por remanescentes biológicos não contemporâneos, *time-averaged*, contidos entre estes dois extremos.

O *time-averaging* ainda é frequentemente interpretado como um viés negativo do registro fóssil, apesar de ser um processo intrínseco. Muitos estudos ainda desconsideram esta propriedade ou meramente atribuem qualitativamente uma maior ou uma menor magnitude de *time-averaging*, desconsiderando seus efeitos às interpretações sobre o registro fóssil investigado. Não obstante, poderíamos assumir que os paleontólogos não devem mais se preocupar se há ou não mistura de organismos não contemporâneos em uma camada fóssil, mas sim como decifrar esta idiosincrasia, compreendendo seus efeitos sobre a informação biológica preservada em associações fósseis.

Este artigo de revisão visa ilustrar os vieses (*bias*) do *time-averaging* sobre o registro fóssil, com base em estudos realizados em ambientes recentes com invertebrados (moluscos), embora outros grupos sejam pontualmente contemplados.

Generalidades

Papel da Tafonomia na incompletude do registro fóssil

A Paleontologia não poderia existir como Ciência se remanescentes orgânicos biológicos não fossem capazes de resistir aos processos tafonômicos e tornarem-se parte do registro fossilífero (Kidwell & Behrensmeyer 1988, Meldahl et al. 1997). O registro fóssil é uma história da vida na Terra pontuada por falhas, ou seja, somente é possível conhecer uma pequena parcela da vida pretérita. Além disto, esta minoria não é uma fotografia (instante específico; *snapshot*), mas sim um retrato distorcido devido aos processos de fossilização. Tais processos estão relacionados desde ao hábitat original dos organismos até o ambiente final de deposição, assim como a processos tectônicos, diagenéticos e climáticos. Quando um paleontólogo encontra um registro de vida pretérito leva em consideração que encontrou algo improvável: uma pequena fração da história biológica da Terra. Seu objetivo primordial, como cientista, é pesquisar e divulgar o máximo de informações a seu respeito. Mas, para tal, paleontólogos também precisam compreender quanta informação foi perdida ou alterada. A Tafonomia, em suma, é a ciência que objetiva especificamente entender isso, pois compreender que não temos parte da “história” é um fato positivo e por si só é uma informação, inclusive quantificável.

Dentre os fatores relacionados à preservação podem ser mencionadas as características intrínsecas a cada organismo. Para os moluscos, por exemplo, possuir ou não partes mineralizadas em seus tecidos, a constituição química das partes mineralizadas (e.g. aragonita, calcita) e o hábito de vida (e.g. epifaunal, infaunal, comensal, carnívoro) são fatores importantes neste sentido. Organismos com partes mineralizadas, como moluscos bivalves, têm uma probabilidade relativa maior de se tornarem fósseis do que organismos com partes exclusivamente moles, como a maioria dos animais vermiformes, por exemplo, embora estes podem deixar registro de suas atividades na forma de icnofósseis. A despeito de organismos de corpo mole serem raros no registro fóssil, quando preservados, geralmente são excepcionalmente ricos em informação biológica (e.g. fauna de *Burgess Shale*), enquanto que remanescentes biológicos com partes mineralizadas, apesar de mais abundantes, são espacial e temporalmente menos fidedignos às suas

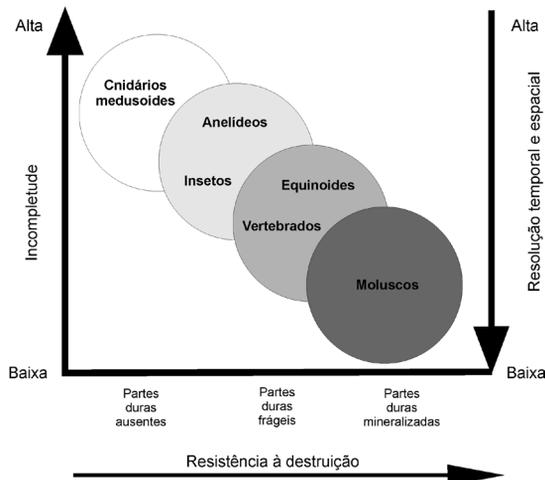


Figura 1. Modelo tafonômico recíproco que relaciona fatores intrínsecos dos organismos (como presença ou não de partes mineralizadas) com a incompletude do registro fóssil, isto é, a resolução temporal do registro fóssil é uma função recíproca da durabilidade relativa dos fósseis (modificado de Kowalewski 1997).

respectivas comunidades originais (Kowalewski 1997, Fig. 1).

A maioria dos estudos tafonômicos no ambiente moderno concentram-se em organismos com partes mineralizadas, pois eles possuem considerável representatividade numérica no registro fóssil possibilitando analogias entre os resultados (Kidwell 2013), ainda que atualmente as comunidades marinhas possuam até 67% de representantes com partes não mineralizadas (Lawrence 1968). Por apresentarem uma maior resistência intrínseca à destruição, estes organismos mineralizados podem registrar diferentes processos tafonômicos e ambientais, como soterramento e reexposição

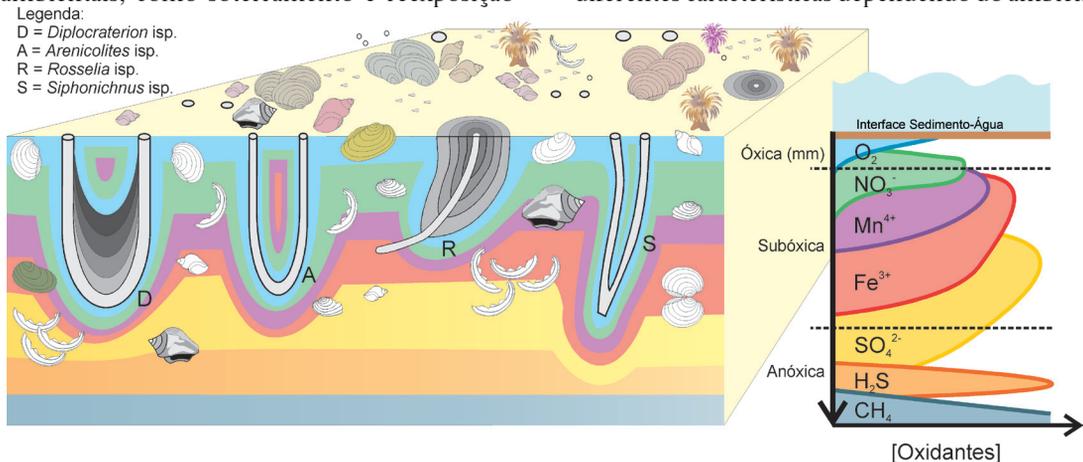


Figura 2. Resumo esquemático da interface sedimento-água no ambiente marinho, incluindo a interface onde ocorrem os processos de alteração da informação biológica, denominada Zona Tafonômica Ativa (ZTA) (baseado em Aller 1980, 1982, Berner 1984, Aller & Yingst 1985, Thamdrup et al. 1994, Ku et al. 1999, Kasten et al. 2003, Cai et al. 2006, Konhauser 2007, Buatois & Mángano 2011, Ritter & Erthal 2011 e referências) (fora de escala).

à interface sedimento-água ou solo-ar, mistura espacial e temporal, alterando assim a informação biológica original (Behrensmeier et al. 2000). Por esta razão, o presente artigo de revisão focará nestes organismos e especialmente nos moluscos bivalves. Não obstante, Kidwell (2013) propôs a generalização do termo “shells” (conchas), incentivando novos estudos tafonômicos com outros grupos taxonômicos, utilizando os bivalves como hipótese nula. Esta lógica pode ser aplicada pelo leitor nesta revisão

Como se forma o registro fóssil?

Poderíamos considerar que a maioria dos organismos atuais com partes mineralizadas provavelmente se tornará fóssil, ou ainda, que o registro destes organismos será representativo. Por exemplo, 76% dos gêneros atuais de bivalves estão representados no registro fóssil (Valentine et al. 2006). Mas, quais são os principais processos que transferem esta preservação expressiva da biosfera à litosfera? Esta questão pode ser exemplificada com a formação de depósitos de moluscos (conchas sensu lato) em ambientes marinhos de margem passiva.

A produção de uma concentração fossilífera em um ambiente marinho siliciclástico de margem passiva pode ser controlada pela interação entre dois fatores: taxa de sedimentação e produção biológica (aporte bioclástico) (Kidwell 1985, 1986a). O processo inicial de formação do registro fóssil ocorre na Zona Tafonômica Ativa (ZTA) (Davies et al. 1989, Olszewski 1999, Fig. 2). A ZTA apresenta diferentes características dependendo do ambiente

sedimentar. Em ambientes marinhos, por exemplo, seu limite inferior corresponde aproximadamente à profundidade de bioturbação (Kidwell & Bosence 1991). Em contrapartida, em ambientes estuarinos, devido a alterações geoquímicas decorrente do influxo misto salino e dulceaquícola, a dissolução contrabalança negativamente o aporte de conchas (Ritter & Erthal 2011, Ritter et al. 2013), podendo alcançar, por vezes, 25 cm (Cristini & De Francesco 2012).

Kidwell (1985, 1986a) elencou dois modelos simplificados para explicar a natureza do registro fóssil: (i) quando variações na taxa de sedimentação exercem controle primário sobre a natureza do registro fóssil (*R-sediment*); ou (ii) quando variações na taxa de aporte bioclástico predominam (*R-hardpart*). Deve-se levar em conta que estes modelos desconsideram dois importantes fatores tafonômicos: bioturbação e transporte, devido à complexidade na modelagem (Miller & Cummins 1993, Olszewski 2004).

Estes dois modelos também predizem o provável estado de alteração tafonômica dos bioclastos. No modelo *R-sediment* a correlação é positiva entre o número de conchas “sobreviventes” à ZTA (tradução livre do termo em inglês *shellines*, Tomašových et al. 2006a) e à alteração tafonômica, pois as conchas ficarão expostas por um longo período na ZTA quando a sedimentação for baixa (Kidwell, 1986a). Assim, seria esperado encontrar, em depósitos que seguem este modelo, bioclastos muito fragmentados, com bioerosão e elevados níveis de incrustação (Tomašových et al. 2006a).

Embora o modelo *R-sediment* aparentemente explique a formação da maioria dos depósitos em limites de sequências (Kidwell 1989), o modelo

R-hardpart explica melhor momentos em que a taxa de sedimentação é constante e o aporte bioclástico é variável (Kidwell 1986a) (Fig. 3). Neste caso, a correlação será negativa entre *shellines* e a alteração tafonômica (Tomašových et al. 2006a, Fig. 3). Em outras palavras, seria possível encontrar depósitos com elevada abundância de bioclastos e com pouca alteração tafonômica, o que representaria mais fielmente variações de produtividade da população ao invés do decréscimo da taxa de sedimentação, conforme o padrão encontrado por Tomašových et al. (2006b).

A despeito dos modelos citados (*R-sediment* e *R-hardpart*) apresentarem limitações por desconsiderarem o transporte e a bioturbação, eles enfatizam a importância qualitativa da taxa de sedimentação sobre a formação do registro fóssil em ambientes marinhos. Sendo assim, a formação, bem como os atributos tafonômicos de concentrações conchíferas expressivas (*shell beds*) estão relacionados, em última instância, às posições características dentro de sequências deposicionais e parassequências em que há redução na taxa de sedimentação em relação ao aporte bioclástico (Kidwell 1991a, 1991b).

Neste sentido, as concentrações conchíferas em ambientes marinhos de margem passiva se formam em momentos específicos se analisados sob o contexto da Estratigrafia de Sequências, que em suma visa compreender tudo sobre acomodação, isto é, o espaço avaliado para sedimentação. Deste modo, a formação de concentrações conchíferas está relacionada aos tratos de sistemas deposicionais. Trato de sistemas refere-se ao acopamento de matrizes sedimentares tridimensionais ou litofácies que se formam em uma bacia contemporânea (sistema deposicional), e seus nomes referem-se a

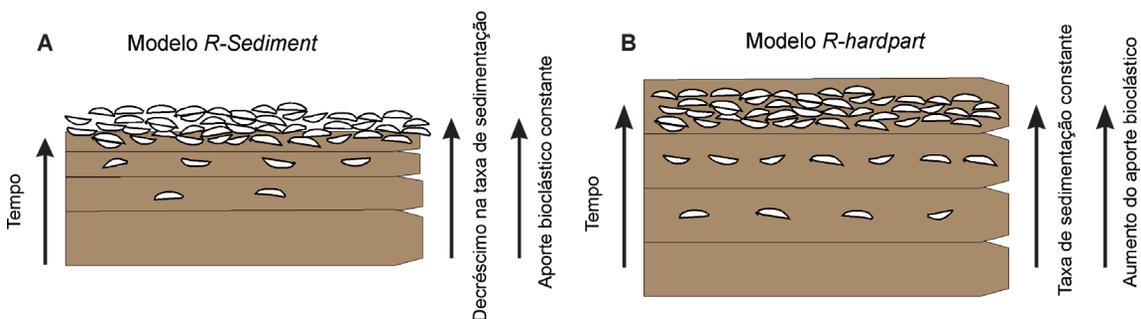


Figura 3. Dois cenários teóricos que simulam um aumento na concentração de bioclastos, com variações na taxa de sedimentação e no aporte bioclástico. A. A diminuição da taxa de sedimentação em relação a um aporte bioclástico constante irá produzir depósitos com expressiva concentração de bioclastos, porém com elevada alteração tafonômica, segundo o modelo *R-sediment* de Kidwell (1986a). B. Em uma situação semelhante, mas em que o aporte bioclástico aumenta relativamente à taxa de sedimentação, está representado no modelo *R-hardpart*. Neste caso, as alterações tafonômicas serão menores, representando mais fielmente as variações de produtividade na (pretérita) comunidade (modificado de Tomašových et al. 2006a, 2006b).

sua posição dentro de um ciclo de variação do nível do mar, como resposta ao balanço sedimentar (acomodação e fonte de sedimentos). Por exemplo, é esperada a formação de concentrações conchíferas na superfície de inundação máxima (SIM), que marca a mudança entre o trato de sistema transgressivo (TST) e o trato de sistema de nível alto (TSNA) (Fig. 4) (Beckvar & Kidwell 1988, Banerjee & Kidwell 1991, Kidwell 1991a, 1991b, Zecchin & Catuneanu 2013). O TST refere-se ao empilhamento vertical de sistemas deposicionais no sentido bacia-continente que apresentam um padrão de empilhamento denominado retrogradacional. O TSNA, por sua vez, marca o próximo estágio, quando pouco espaço de acomodação é adicionado e os sistemas deposicionais migram agora em direção à bacia (oceano), em empilhamento progradacional (Fig. 5).

Os depósitos associados à SIM estão geralmente relacionados a uma grande redução da taxa de sedimentação, formando depósitos marinhos condensados (seção condensada, SC). As concentrações conchíferas associadas à base do TST geralmente apresentam maior heterogeneidade tafonômica em comparação às da SIM, por exemplo (Fig. 4) (Kondo et al. 1998, Fürsich & Pandey 2003). Estas concentrações podem conter tanto fósseis marinhos quanto continentais, como a mistura de invertebrados marinhos, vegetais e vertebrados terrestres (Peters et al. 2009).

Kidwell (1991b) apontou quatro modelos de concentrações conchíferas relacionados a mudanças na taxa de sedimentação. Na situação de concentrações conchíferas dos tipos I e II, as quais terminam em superfícies de omissão e erosão, respectivamente, bioclastos acumulam durante a desaceleração na taxa de sedimentação, desde taxas positivas responsáveis por sedimentos pobres em conchas até taxas nulas ou negativas requeridas para formar uma superfície de erosão (acamadamento plano ou desconformidade). Além disto, concentrações conchíferas dos tipos III e IV, que estão sobre descontinuidades, se formam no contexto de aumento da taxa de sedimentação (Fig. 6).

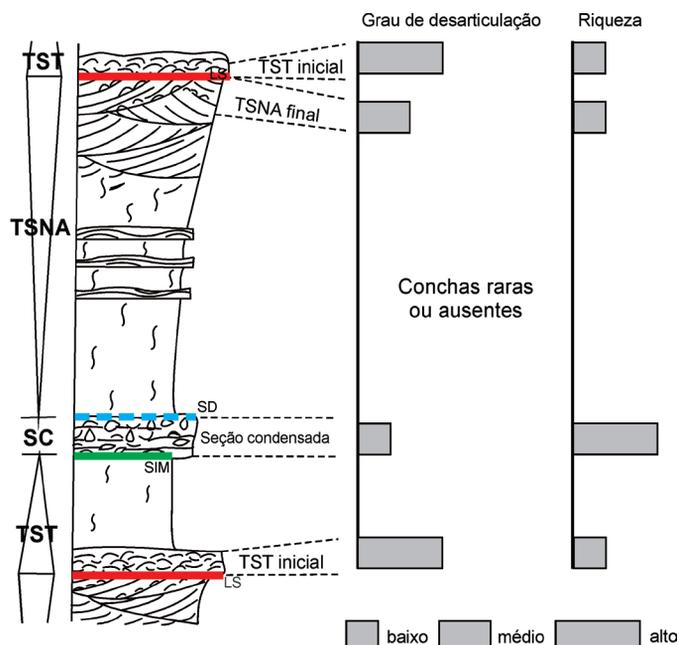


Figura 4. Uma sequência deposicional esquemática ilustrando os momentos específicos em que são formadas concentrações conchíferas em margens passivas, e dois atributos tafonômicos para ilustrar que cada tipo de acumulação bioclástica apresenta características tafonômicas particulares. LS: limite de seqüências. SD: Uma superfície deposicional *donwlap* pode delimitar o topo da SC (vide também as figuras 5 e 6, bem como explicação no texto). O TSNA não está representado devido a se tratar de uma sequência deposicional proximal (baseado em Fürsich & Pandey 2003).

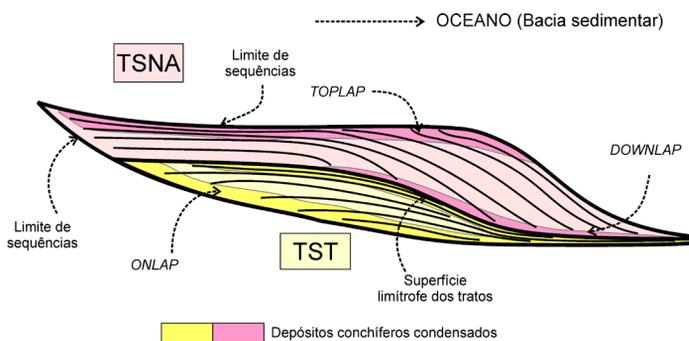


Figura 5. Esquemática resumida de uma sequência deposicional ilustrando o trato de sistema transgressivo (TST) e o trato de sistema de nível alto (TSNA) (modificado de Kondo et al. 1998). Na figura também é possível visualizar os limites de seqüências, e as terminações do tipo *onlap*, *toplap* e *downlap*, que estão associadas ao truncamento dos estratos com as superfícies limitrofes dos tratos ou da sequência deposicional.

Correlacionando às ideias de Kidwell (1986a) e de trabalhos posteriores (e.g. Kidwell 1989, 1991a, 1991b, Abbott 1997, Fürsich & Pandey 2003, Holz & Simões 2005, Patzkowsky & Holland 2012, Zecchin & Catuneanu 2013) é possível inferir que as concentrações conchíferas do tipo II podem ser formadas no final do TSNA, enquanto as do tipo

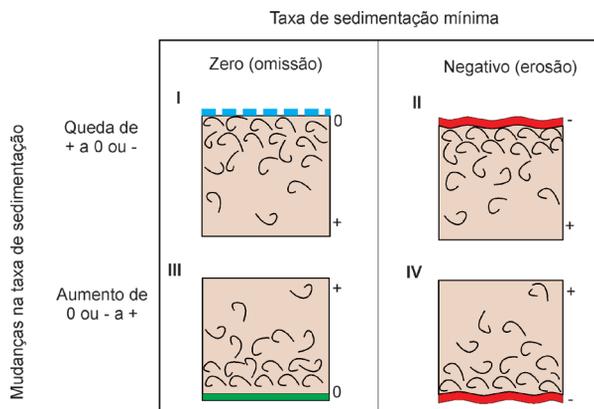


Figura 6. Modelo que ilustra como são formados quatro tipos de concentrações conchíferas e suas superfícies limitrófes (erosiva ou não), assumindo que o aporte bioclástico é constante (modificado de Kidwell 1986a). Observe que as superfícies limitantes estão grifadas com diferentes cores para ilustrar a correlação com as superfícies correspondentes da Fig. 4, de acordo com Kidwell (1991b).

IV são formadas no início do TST como depósitos transgressivos residuais. As dos tipos I e III podem ser correlacionadas a uma seção condensada, com a SIM limitando-as inferiormente (tipo III), ou superiormente em alguns casos (tipo I; e.g. Parras & Casadio 2005) (Fig. 4). Contudo, o limite superior da SC pode estar relacionado a uma superfície de *downlap*, que marca uma diminuição gradativa no material bioclástico, que pode apresentar elevado grau de bioerosão e incrustação (Abbott 1997, Patzkowski & Holland 2012). Tal padrão de empilhamento, correlacionado à superfície de *downlap*, deve-se a um aumento sistemático na taxa de sedimentação, durante o início do TSNA. Desta forma, a superfície de *downlap* é como a progradação de um delta sobre sedimentos plataformais relictos (Fig. 5) (Abbott 1997).

Além disto, a resolução temporal também varia entre as concentrações conchíferas, isto é, a resolução será maior ou menor dependendo da posição estratigráfica relativa do depósito fóssilífero, devido a variações na taxa de sedimentação. Todavia, este tema será abordado de modo mais detalhado à frente.

Time-averaging

Conceito

O termo *time-averaging* foi utilizado pela primeira vez por K.R. Walker e R.K. Bambach no

Annual Meetings of the Geological Society of America de 1971. Os autores propuseram que o registro fóssil é composto por indivíduos não contemporâneos, ou seja, a taxa de sedimentação, na maioria dos casos, não possui capacidade de recobrir um organismo bentônico (ou um vertebrado) em um tempo inferior que a sua geração, causando a mistura de gerações de indivíduos em uma única camada sedimentar. Assim, concluíram que o registro fóssil é *time-averaged* e que cada camada fóssil (associação fóssil) representa décadas de acumulação durante as quais apenas flutuações ambientais de longo prazo estão preservadas.

Em outras palavras, *time-averaging* é a acumulação de remanescentes biológicos durante um intervalo de tempo muito maior que o tempo de vida de um organismo. Desta maneira, *time-averaging* é o processo e a resolução temporal é a duração do *time-averaging* (Kidwell & Behrensmeier 1993). Quando o *time-averaging* é alto, a resolução temporal é baixa (Flessa 1993).

Time-averaging também pode estar relacionado a processos pelos quais eventos que aconteceram em tempos diferentes aparecem sincrônicos no registro fóssil (Kowalewski 1996). Ou ainda, pode ser caracterizado como o fenômeno no qual organismos de uma associação não foram contemporâneos em vida, mas são encontrados em um mesmo depósito fóssil (Olszewski 1999).

Na literatura nacional o termo *time-averaging* é comumente traduzido como “mistura temporal”. Contudo, Kowalewski & Bambach (2003) utilizaram o termo *temporal mixing* para se referir ao intervalo de tempo contido em uma amostra ou camada fóssil e *time-averaging* para se referir estritamente ao processo proposto originalmente por Walker & Bambach (1971). Desta forma, a utilização do termo em português “mistura temporal” pode ser demasiadamente genérica e imprecisa, pois pode se referir somente ao intervalo de tempo de uma camada e não ao processo específico de mistura de gerações e suas implicações. Consequentemente, o termo mistura temporal aqui será utilizado como sinônimo de intervalo de tempo, para a amplitude entre a menor e a maior idade de uma acumulação morta ou fóssil. Para padronizar e simplificar será mantido aqui o termo *time-averaging* original do inglês, em que o registro paleontológico varia ao longo de um contínuo temporal de dias a milhões de anos. Isto implica que todos os registros são *time-averaged* (Kowalewski 1996).

Como visto anteriormente, a formação de

concentrações conchíferas está relacionada ao balanço sedimentar *vs.* aporte bioclástico. O balanço sedimentar está relacionado ao ambiente (e.g. marinho, fluvial) e ao elemento arquitetural (e.g. canal, plataforma interna). Já o aporte bioclástico está relacionado à produtividade biológica destes ambientes. A interação entre estes dois fatores irá produzir depósitos com maior ou menor magnitude de *time-averaging*. Se a taxa de sedimentação for maior do que o tempo de vida de uma geração ou se a sedimentação for abrupta, teríamos no registro fóssil uma fotografia das espécies que viveram em um momento específico (associação censo, como será explicada a seguir).

Escalas de magnitudes

São vários os fatores que controlam o grau de *time-averaging*, mas a taxa de sedimentação é o controlador primário (Schindel 1980), já que ela é capaz de determinar aproximadamente a separação estratigráfica de faunas sucessivas. Mas, como a sedimentação é geralmente episódica, o tempo contido em um único depósito não é simplesmente relacionado à taxa de sedimentação média (Kidwell & Bosence 1991). A profundidade no ambiente marinho é uma variável importante neste sentido, devido tanto à zonação de organismos bioturbadores, quanto às variações na taxa de sedimentação. A bioturbação e a sedimentação são maiores em áreas relativamente mais rasas, por exemplo (Kidwell & Bosence 1991).

A sedimentação como determinante primário da magnitude do *time-averaging* é variável segundo o nível de base em sistemas deposicionais. As variações na taxa de sedimentação refletem diretamente na magnitude do *time-averaging*. Segundo uma classificação compilada por Kidwell & Bosence (1991), para associações de organismos bentônicos que possuem partes mineralizadas, existem pelo menos quatro principais escalas de magnitudes de *time-averaging*, descritas com maior detalhe abaixo (Fig. 7).

1. **Censo ecológico:** são associações fósseis com alta resolução temporal, isto é, com pouco ou nenhum grau de *time-averaging*. São formadas geralmente a partir de um súbito soterramento (*obruption*), idealmente com uma camada sedimentar de mais de 30 cm, para inibir a mistura por organismos bioturbadores em ambientes marinhos, ou 10 cm em locais onde eles são ausentes (Kidwell & Bosence 1991). Ecolo-

gicamente, é o tipo de acumulação fóssil que mais corresponde a uma amostra ecológica fidedigna da comunidade pretérita, apesar de ser o mais raro (Kidwell 1998). Contudo, este tipo de associação não necessariamente precisa ser não enviesado. A ausência de esqueletos sem vestígios de suas partes moles pode indicar a não preservação destas e de outras estruturas mais frágeis (como organismos sem partes mineralizadas). Assim como a ausência de organismos bentônicos vágeis e de representantes nectônicos na associação fóssil, pode ser um indicativo da não preservação uniforme da comunidade (Kidwell 1998). Em termos absolutos, a duração do tempo pode ser verdadeiramente instantânea (e.g. dias, semanas, uma estação), mas em alguns casos o tempo pode ser de alguns anos, devido à longa duração da janela de preservação em ambientes marinhos com baixa temperatura e pouco oxigenados (Kidwell 1998).

2. **Mistura intra-hábitat:** é o registro de uma comunidade que permaneceu ecologicamente estável por bastante tempo, o que resulta na mistura de indivíduos de distintas gerações ao longo deste intervalo temporal. Esta magnitude de mistura de idades é apontada por alguns pesquisadores como o conceito exclusivo de *time-averaging* (Kowalewski & Bambach 2003). As espécies presentes em tais registros são ecologicamente compatíveis, mas podem estar presentes espécies efêmeras em conjunto com espécies persistentes, além de muitas gerações; e, a comunidade pode ter passado por mudanças ecológicas de longo ou curto prazo. Logo, muitos processos tafonômicos de adição e destruição de restos esqueléticos podem ter atuado nesse tipo de associação, produzindo um estado de preservação geral bastante variável. Representam, assim, depósitos que se formam em uma escala de poucos a milhares de anos (o equivalente a maioria das associações marinhas atuais) (Flessa & Kowalewski 1994, Carroll et al. 2003, Kosnik et al. 2009, Krause et al. 2010, Dexter et al. 2014, Tomašových et al. 2014, 2016, Ritter et al. 2015). É possível visualizar situações em que gerações de remanescentes biológicos vão sendo adicionados continuamente durante a formação de uma associação com *time-averaging* intra-hábitat (*time-averaging* contínuo, Fürsich & Aberhan 1990), bem como podemos nos deparar com

o registro de uma associação em que os remanescentes são adicionados apenas esporadicamente, como eventos de mortalidade em massa ou retrabalhamento por tempestades, resultando em uma associação temporalmente incompleta (*time-averaging* descontínuo; Fürsich & Aberhan 1990) (Kidwell & Bosence 1991, Kidwell 1993, Kowalewski & Bambach 2003). Por exemplo, Simões & Kowalewski (1998) analisaram concentrações fossilíferas do Permiano Superior da Bacia do Paraná e documentaram que remanescentes derivados de uma única tempestade podem representar uma complexa mistura de associações censo com mistura intra-hábitat, ilustrando um exemplo de *time-averaging* descontínuo.

- Condensação ambiental: são associações fósseis formadas pela acumulação de faunas de habitats sucessivos, onde houve mudança ambiental rápida em relação à taxa geral de sedimentação/agradiação. As espécies da associação podem ser significativamente incompatíveis ecologicamente, ainda que não existam necessariamente evidências de transporte. Por exemplo, encontrar atualmente a ~100 m de profundidade na Plataforma continental Sul-Brasileira tanto espécies de bivalves estuarinos quanto de espécies marinhas na mesma associação, são um bom exemplo de depósitos condensados ambientalmente, devido às variações no nível relativo do mar durante o Quaternário (Erthal et al. 2014). Tais depósitos são formados geralmente devido a baixas taxas de sedimentação por prolongados períodos, nos quais ocorrem mudanças ambientais (e.g. no clima, no substrato, na profundidade) e assim remanescentes biológicos de mais de um habitat podem ser misturados em uma única camada (Fürsich 1978, Kidwell & Bosence

1991, Kidwell & Flessa 1995). As assinaturas geoquímicas podem variar significativamente entre os indivíduos de uma mesma espécie ou entre várias espécies. Associações que: (i) estão depositadas ao longo de limite de fácies; (ii) ocorrem como coquinas microestratigraficamente complexas; e (iii) apresentam preenchimento das conchas diferente da matriz circundante; estão todas sujeitas a permanecerem condensadas ambientalmente. Acumulação de ossos de mamíferos da megafauna em cavernas também é um bom exemplo (Kidwell & Flessa 1995), assim como remanescentes de vertebrados pleistocênicos encontrados atualmente na PSB e na beira da praia (Lopes & Buchmann 2011). São associações formadas durante centenas de anos a dezenas de milhares de anos, e provavelmente são comuns no registro fóssil (Kidwell & Bosence 1991, Kidwell 1998).

- Condensação bioestratigráfica: é o processo que gera associações de espécies cujo alcance evolutivo não se interpola. Uma ou mais espécies se extinguem ou se originam durante a acumulação dessas associações, e ocorrem grandes mudanças ambientais durante a acumulação. Geralmente há evidência de taxas de sedimentação muito baixas, além de retrabalhamento. A preservação em geral tende a ser baixa, mas altamente variável. São depósitos

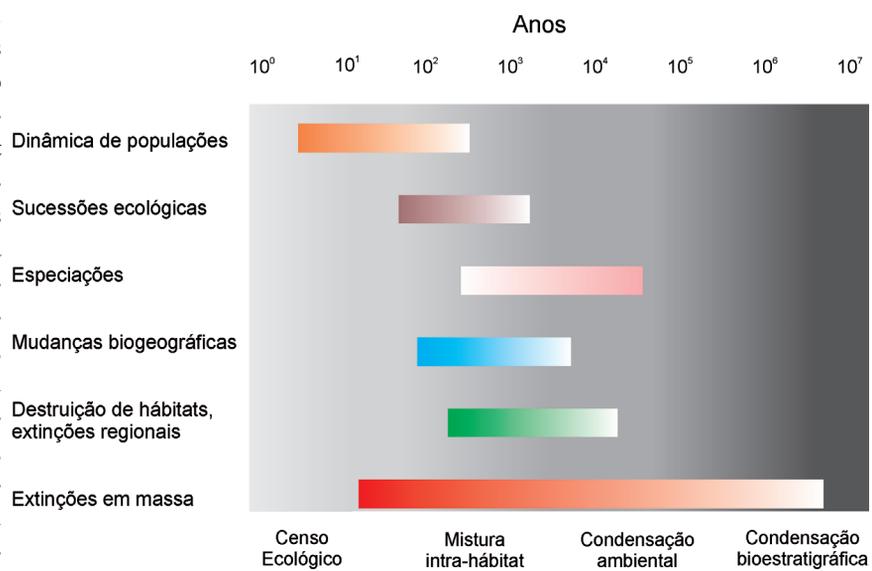


Figura 7. Magnitudes do *time-averaging* comparadas com escalas de processos ecológicos, evolutivos e geológicos. Observar, por exemplo, que associações condensadas ambientalmente podem conter informações relacionadas à especiação, a mudanças biogeográficas à variações ambientais em escala regional (como alterações paleoceanográficas), mas não apresentam resolução temporal compatível com sucessão ecológica e dinâmica de populações, as quais estão mais relacionadas à mistura intra-hábitat (baseado em Kidwell & Bosence 1991 e Erwin 2006).

formados em uma escala de tempo de centenas de milhares a milhões de anos, e são raras no registro fóssil. Associações condensadas bioestratigraficamente também podem ser formadas por exumação e retrabalhamento de táxons mais velhos em horizontes sedimentares mais jovens, processos sem *time-averaging* (Kidwell 1991a, Kidwell & Bosence 1991, Kowalewski & Bambach 2003). Nestes casos, quando há simplesmente o retrabalhamento, como dentes de dinossauros em depósitos paleógenos, alguns autores utilizam o termo *remanié* (tradução livre do francês retrabalhado) (Craig 1966, Walker 1994, Kidwell 1998). Exemplos de condensação bioestratigráfica são as associações de microfósseis em ambientes marinhos profundos, em que a taxa de sedimentação é extremamente baixa, e camadas centimétricas podem conter o registro de milhares de anos.

O reconhecimento das escalas relativas destas magnitudes no registro fóssil não é simples, mas pode ser realizado por meio de uma análise tafonômica integrativa. Pode-se atribuir uma magnitude relativa de *time-averaging* comparando resultados tafonômicos com evidências estratigráficas e sedimentológicas, além da própria evidência paleontológica (Kidwell 1998).

Neste sentido, uma expressiva parcela do registro fóssil não é nem uma associação censo nem uma associação condensada bioestratigraficamente, mas está entre estes dois extremos, ou será uma associação ambientalmente condensada ou uma associação com mistura intra-hábitat (Kidwell 1998). Depósitos condensados ambientalmente geralmente estão associados a limites de tratos de sistemas enquanto associações com mistura intra-hábitat estão relacionadas à parassequências, isto é, camadas dentro dos tratos de sistemas, sem evidência de alteração na sedimentologia, compondo uma fácies (Fürsich 1978, Kidwell 1993, 1998, Brett 1995, Holland 1995). Associações fósseis ambientalmente condensadas geralmente apresentam um padrão tafonômico bimodal ou polimodal e há incompatibilidade ecológica entre as espécies (Kidwell & Bosence 1991, Kidwell 1993), como por exemplo, encontrar em uma única amostra fóssil da PSB remanescentes de vertebrados continentais, bivalves estuarinos e espécies marinhas.

A magnitude do *time-averaging* também é variável segundo a posição dentro de um ambiente sedimentar. Por exemplo, ele pode ser menos expressivo em áreas marinhas costeiras em relação a áreas

plataformais mais abertas e profundas (Kidwell 1998). Todavia, são esperadas associações condensadas ambientalmente em margens continentais atuais do tipo passiva, em função da baixa sedimentação pelo menos desde o Último Máximo Glacial (UMG), formando análogos a depósitos Jurássicos correspondentes ao paleoceano Tethys (Fürsich & Oschmann 1993, Kidwell & Flessa 1995).

Os quatro tipos principais de escalas (e tipos) de *time-averaging* propostas por Kidwell & Bosence (1991), descritas acima, podem variar horizontalmente em um mesmo contexto sedimentar e dentro de sequências deposicionais, como em ambientes lagunares costeiros, que são dinâmicos e heterogêneos, apresentando um mosaico de associações e condições tafonômicas (Kidwell 1998, Ritter & Erthal 2013).

A informação geológica sobre a origem de uma camada sedimentar é muitas vezes utilizada como um índice relativo para mensurar a magnitude do *time-averaging*, mas tanto evidências tafonômicas quanto paleoecológicas sugerem que uma ampla variedade de mistura temporal pode ser encontrada em uma única fácies (Kidwell 1993). De fato, utilizando datações (racemização de aminoácidos e carbono 14) em bivalves, Kowalewski et al. (1998) comprovaram que mesmo dentro de uma única fácies, o grau de *time-averaging* é muito superior a uma geração e não pode ser desconsiderado.

Um interessante corolário do *time-averaging* é que a maioria dos dados paleontológicos são oriundos de lacunas estratigráficas: concentrações conchíferas são o registro de organismos que viveram durante diastemas estratigráficos (hiatos sedimentares) e não durante o tempo em que as camadas onde eles são encontrados se formaram (Kowalewski & Bambach 2003). Consequentemente, o registro fóssil pode frequentemente prover um registro relativamente completo de intervalos aparentemente perdidos no registro estratigráfico. Em outras palavras, o registro sedimentar (camada) capta o evento deposicional, mas os fósseis desta camada são o registro do diastema (não deposição) anterior ao evento deposicional (Kowalewski & Bambach 2003) (Fig. 8).

Neste caso, a expressiva maioria do registro fóssil *time-averaged* (marinho raso e plataformal) está contida no intervalo entre 10^2 - 10^4 anos, que equivale a diastemas estratigráficos. As letras A, B e C da Fig. 8 representam associações fósseis hipotéticas. O exemplo A pode estar associado a fósseis encontrados em limites de sequências

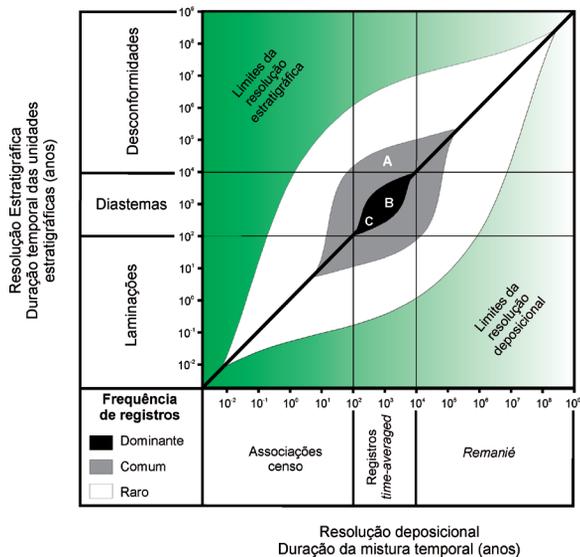


Figura 8. Resolução temporal do registro fóssil. A distribuição deste registro é definida tanto pela resolução deposicional (eixo x) quanto pela resolução estratigráfica (eixo y) (adaptado de Kowalewski & Bambach 2003).

estratigráficas, em que existem desconformidades devido à erosão. Neste arranjo conceitual, associações condensadas ambientalmente e condensadas bioestratigraficamente, as quais podem ter escala temporal superior a 10^5 anos, estão incluídas de forma generalizada no conceito de *remanié*, diferente do considerado neste trabalho, em que *remanié* está restrito ao retrabalhamento de fósseis reconhecidamente sem correlação.

No contexto da lógica das magnitudes do *time-averaging*, proposta por Kidwell & Bosence (1991), Kidwell (1991a) categorizou a formação de concentrações fossilíferas em quatro tipos em função do seu histórico de acumulação: (1) concentrações-evento (*Event concentrations*), (2) concentrações-compostas (*Multiple-event concentrations*), (3) concentrações-hiato (*Hiatal or condensed concentrations*) e (4) concentrações-residuais (*lag-concentrations*) (Fig. 9). Cada uma também pode ser relacionada a uma ou mais magnitudes relativas de *time-averaging* (Kidwell 1993).

1. Concentrações-evento significa a preservação de episódios ecológicos breves, relacionados a associações censo, em que basicamente é captado um momento específico de uma comunidade ou população pretérita. Deste modo, o depósito pode ser causado por processos físicos, como tempestades, biológicos (predação, pulsos de mortalidade em lagunas devido a variações na salinidade), ou ainda por proces-

sos de sedimentação rápida, como depósitos de fluxo de massa. Por exemplo, concentrações fósseis relacionadas a tempestades marinhas do Jurássico da Índia (Fürsich & Oschmann 1993, Kidwell 1991, 1993).

2. Concentrações-compostas são o registro da acreção ou do amalgamento de múltiplas gerações e eventos geológicos, produzindo uma densa acumulação fossilífera, geralmente apresentando uma estrutura estratigráfica interna complexa e heterogeneidade tafonômica (Kidwell 1993). Se o registro for de diversas variações de curto prazo, é esperado encontrar associações com mistura intra-hábitat. Estas concentrações obviamente não apresentam acuidade de informação biológica como as concentrações-evento, não obstante o fato de que associações censo possam ficar preservadas dentro de camadas amalgamadas (Kidwell 1991a). Ademais, estes depósitos podem ser erodidos e os remanescentes biológicos reexpostos à ZTA, possibilitando a colonização por outros organismos de contexto ecológico e ambiental distintos, formando depósitos condensados ambientalmente. Neste processo, a presença de conchas facilita a colonização por outros organismos, processo conhecido como retroalimentação tafonômica (*taphonomic feedback*; Kidwell & Jablonski 1983, Kidwell 1986b), passível de ocorrer também em depósitos relictuais da PSB (e.g. Ritter et al. 2014a).
3. Concentrações-hiato são complexas sob o ponto de vista tafonômico e estratigráfico, geralmente estão preservadas em nível de fácies ou camadas, associadas a baixas taxas de sedimentação e são associações condensadas ambientalmente (Kidwell & Bosence 1991). Por exemplo, coquinas relacionadas a áreas marinhas rasas, conhecidas como *lag* transgressivos, comumente contém superfícies descontínuas como resultado de camadas subsidiárias, devido à baixa sedimentação (Kidwell 1991a). Em contraste às concentrações-residuais que apresentam menor resolução temporal relativa (veja mais detalhes a seguir), as concentrações-hiato são compostas por remanescentes biológicos que são amplamente contemporâneos com o período de baixa sedimentação. Assim, estas classes de associação fóssil são um registro paleoecológico e tafonômico direto das condições ambientais durante a lenta acumulação sedimentar (Banerjee & Kidwell 1991). Um

exemplo são as concentrações-hiato relacionadas a períodos transgressivos, que preservam o registro microestratigráfico de sucessivas associações de espécies bentônicas e estruturas sedimentares (Kidwell 1989). Sob o ponto de vista estratigráfico, estas concentrações estão relacionadas à SIM (seções condensadas) e apresentam elevado grau de *time-averaging*, podendo ocorrer até associações condensadas bioestratigraficamente. Entretanto, elas também podem estar relacionadas à *lag* transgressivos, como no final do TSNA (Parras & Casadío 2005).

4. As concentrações-residuais são geralmente pouco espessas (<1 m) e marcam horizontes estratigraficamente erosivos ou desconformidades (Kidwell 1991a). Sob o ponto de vista estratigráfico, estão associados a limites de sequências deposicionais, como uma superfície regressiva, em que depósitos mais antigos (*remanié*) podem ser exumados e misturados a depósitos mais recentes. Também ocorre o transporte de fósseis de origem continental em direção à bacia sedimentar, que então serão misturados a espécimes marinhos, devido à redução relativa do nível de base (erosão) (Kidwell 1993). Isto pode ser encontrado atualmente na PSB, devido à presença de paleocanais fluviais relacionados ao UMG (Weschenfelder et al. 2014). Não obstante, concentrações-residuais também podem ser registradas em depósitos lagunares, se a sua formação estiver atrelada a uma superfície basal

erosiva (Kidwell 1991, Parsons-Hubbard et al. 2014, Ritter et al. 2014b).

Em suma, como já explanado no tópico sobre a formação do registro fóssil e aqui contextualizado com as magnitudes relativas de *time-averaging*, a formação de concentrações conchíferas não é aleatória e muitas generalidades podem ser construídas a partir disto (Banerjee & Kidwell 1991, Kidwell 1991a, 1991b, Martin 1999). Por exemplo, concentrações-hiato ou compostas de águas rasas (que podem ser formadas por associações condensadas ambientalmente) são comuns no início do TST (depósitos *onlap*) e durante sua fase final (*toplap*) (veja Fig. 5), apresentando um *time-averaging* relativamente inferior a concentrações-hiato relacionadas a uma seção condensada (Scarponi et al. 2013). Ainda, associações censo que formam concentrações-evento estão relacionadas a camadas internas dos respectivos tratos (parassequências), e estão presentes, por exemplo, no TSNA (Parras & Casadío 2005).

Estimativas quantitativas no ambiente moderno

Quanto tempo remanescentes biológicos podem permanecer na ZTA? Ou ainda, quanto tempo está representado em uma acumulação fóssil? Respostas a estas perguntas vêm sistematicamente nos elucidando o grau de heterogeneidade temporal das associações fósseis. Estimativas do *time-averaging* são imprescindíveis às reconstruções paleoambientais e paleoecológicas, pois associações

fósseis que se acumularam por milhares de anos, por exemplo, podem ter registrado uma grande variedade de condições tanto ambientais quanto de interações ecológicas (Flessa & Kowalewski 1994). Em contrapartida, associações censo registram apenas condições ambientais e ecológicas de curto prazo, diferentes de associações condensadas ambientalmente e com mistura intra-hábitat (Kidwell & Bosence 1991). Logo, estimar o grau de *time-averaging* é uma questão vital em Paleontologia (Flessa & Kowalewski 1994, Kidwell 2013). Adicionalmente, embora o registro fóssil nos permita

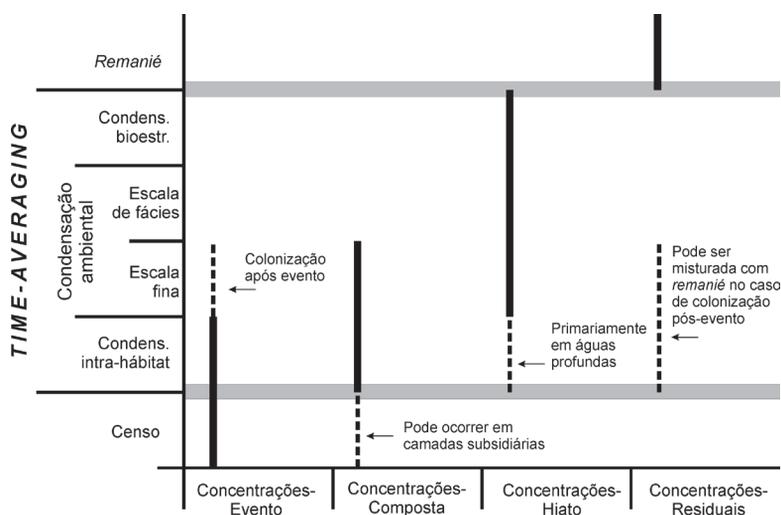


Figura 9. Diferentes tipos de associações que podem ser preservadas em cada tipo de concentração fóssilífera, e sua respectiva magnitude de *time-averaging* (modificado de Kidwell 1993).

inferir com acuidade uma série de informações sobre a vida pretérita, respondendo questões desde evolutivas até sobre mudanças ambientais, ele não nos permite estimar de modo direto o grau de *time-averaging* de uma associação fóssil. Ainda que de forma indireta e, como vimos anteriormente, é relativamente possível classificar uma associação fóssil pela magnitude deste viés tafonômico. Neste sentido, assim como em diversas outras áreas da Paleontologia, cada vez mais os paleontólogos têm se utilizado de análogos modernos na Tafonomia (Kidwell & LaBarbera 1993, Parsons-Hubbard et al. 2011). Além disto, diversos estudos têm sido desenvolvidos em ambientes modernos com o objetivo de estimar o grau do *time-averaging*, ainda que principalmente em ambientes marinhos tropicais e com moluscos (Kidwell 2013).

Kidwell & Bosence (1991) apontaram três principais modos de identificação do grau de *time-averaging* no registro fóssil: por meio (i) de datações em remanescentes biológicos em ambientes análogos modernos; (ii) de estudos ecológicos atuais, como por exemplo, para determinar quantos anos de coleta são necessários para equiparar a riqueza da associação viva com a da morta; e (iii) de evidências integrativas, como tafonomia e estratigrafia.

Neste sentido, a coleta exaustiva de informação biológica como modo de se inferir o grau de *time-averaging* é impraticável, visto que sua escala geralmente é de milhares de anos. Entretanto, Staff et al. (1986) e Staff & Powell (1986), utilizando uma escala temporal geologicamente instantânea (2 anos), mas com coletas sazonais ao longo deste período, perceberam que ao comparar a riqueza da associação viva com a associação morta, a riqueza da última era sempre maior, como consequência teórica do amplo espectro temporal de acumulação da associação morta. Kidwell & Bosence (1991), a partir de robusta revisão bibliográfica, inferiram que o grau de *time-averaging* contido em associações fósseis (e mortas) de plataformas atuais ocorre na escala de dezenas de milhares de ano, fato posteriormente comprovado empiricamente por Flessa & Kowalewski (1994). Deste modo, quando possível e dentro dos limites tecnológicos do método, as datações de remanescentes biológicos em ambientes modernos têm sido amplamente e reconhecidamente utilizadas como o método científico mais eficiente e preciso de se inferir o grau de *time-averaging* de associações fósseis (Kidwell 1993).

O primeiro trabalho a apresentar idades diretas como estimativa do grau de *time-averaging* foi o de

Flessa et al. (1993), em um ambiente intermarés no Golfo da Califórnia, Baía La Choya, México. Posteriormente, em um esforço exaustivo de revisão bibliográfica, Flessa & Kowalewski (1994) compilaram mais de 700 idades de 276 localidades ao redor do mundo com o objetivo de estimar o grau de *time-averaging* de conchas em ambientes sedimentares marinhos atuais, da plataforma interna (<10 m de profundidade) e em áreas da plataforma externa até a borda do talude (600 m). Estes autores notaram que quando todos os valores são plotados em um gráfico de barras, é possível visualizar uma curva de tendência assimétrica à direita. Este padrão deve-se ao fato das conchas mais recentes serem numericamente dominantes nas associações, pois as mais antigas vão sendo sistematicamente destruídas na ZTA ou incorporadas ao registro fóssil (Flessa & Kowalewski 1994) (Fig. 10).

Outro dado importante, ressaltado pela plotagem da curva de tendência (Fig. 10), é o fato das conchas recentes dominarem numericamente a associação. Neste sentido, este dado ilustra que a

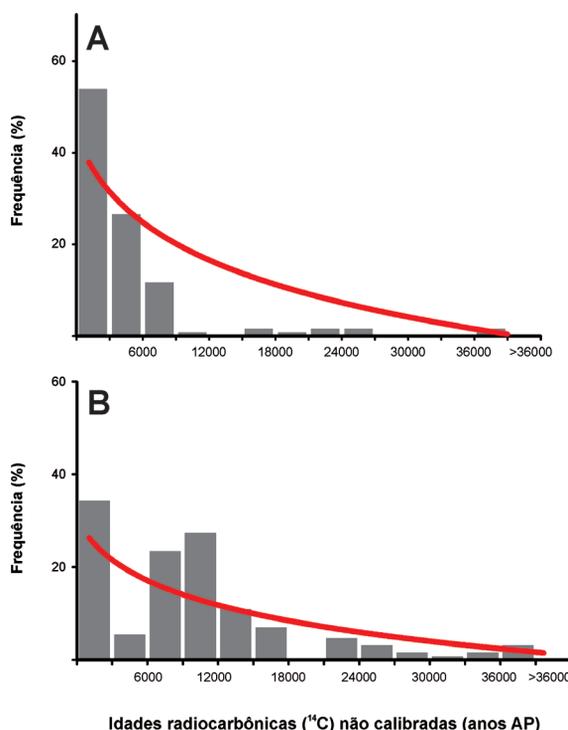


Figura 10. Distribuição da frequência de todas as idades oriundas de datações de conchas compiladas por Flessa & Kowalewski (1994). A: ambientes rasos (<10 m; 128 conchas). B: ambientes plataformais (até 600 m; 158 conchas). O eixo das abscissas representa classes de idade com duração de 3.000 anos. Gráficos construídos a partir dos dados originais (fig. 2, p. 158), com adição de uma linha de tendência logarítmica.

adição de conchas à ZTA é sistemática (e constante como postulado nos modelos de Kidwell, 1986a), e as conchas mais antigas vão sendo destruídas por processos tafonômicos e de forma aleatória (Meldahl et al. 1997), apesar de algumas poucas persistirem na interface sedimento-água. Esta curva de tendência, assimétrica à direita, é um resultado padrão em todos os estudos similares até agora no ambiente marinho (Kidwell 2013).

A partir destes trabalhos no ambiente moderno, foi empiricamente comprovado a relação entre a taxa de sedimentação e a taxa de destruição de conchas. Quanto mais elevadas forem as taxas de destruição de conchas na ZTA, menor será o grau de mistura de gerações, como ocorre em ambientes carbonáticos (Kidwell et al. 2005). Ademais, uma menor taxa tanto de destruição de conchas quanto de sedimentação irá produzir o maior grau de mistura de gerações não contemporâneas (Fig. 11). Em contrapartida, alta taxa de destruição de conchas associada com elevada taxa de sedimentação irá produzir lentes de associações censo, pois as conchas não permaneceriam por um longo período na ZTA devido à alta sedimentação (Meldahl et al. 1997).

De modo geral, a maioria dos trabalhos que visaram estimar o grau de *time-averaging* de associações recentes foi realizada com moluscos e em ambientes marinhos rasos. Todos os trabalhos encontraram que o *time-averaging* representa uma escala de milhares de anos, como previamente Kidwell & Bosence (1991) haviam proposto, assim como a curva de tendência é assimétrica à direita, já que >50% das conchas estão contidas no intervalo mais recente (Meldahl et al. 1997).

Entretanto, a maioria destes estudos, ainda que apresentando dados pertinentes e inéditos, não eram bons análogos para o registro fóssil na era Paleozoica. Os moluscos atuais têm suas conchas constituídas por aragonita (em sua maioria) e os mares paleozoicos eram dominados por braquiópodes constituídos por calcita e apatita.

As estimativas de *time-averaging* ainda eram incompletas para braquiópodes em ambientes atuais, devido principalmente ao alto custo das datações radiocarbônicas. O uso de métodos auxiliares, como a racemização de aminoácidos têm facilitado datações de um número bem mais expressivo de exemplares, como por exemplo, Carrol et al. (2003) dataram 82 conchas de braquiópodes oriundas da costa do estado de São Paulo (Baía de Ubatuba). Os autores encontraram uma amplitude desde recente até 3.000 anos; e assim como nos moluscos,

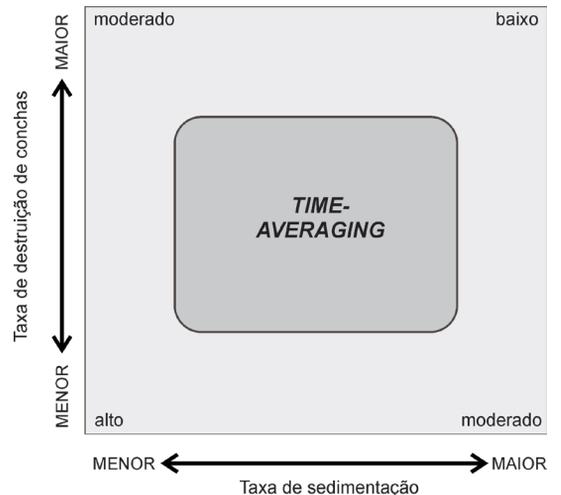


Figura 11. A mistura de gerações de remanescentes biológicos no ambiente marinho é controlada pela correlação entre as taxas de sedimentação e de destruição de conchas (adaptado de Meldahl et al. 1997).

as conchas recentes dominaram numericamente a associação. Também na Baía de Ubatuba, Barbour Wood et al. (2006) e Krause et al. (2010) reforçaram esta questão ao comparar o *time-averaging* entre braquiópodes (calcíticos) e bivalves (aragoníticos), generalizando as conclusões de Carrol et al. (2003). A diferença de idade entre os dois grupos foi menor que variações entre amostras (e.g. Kowalewski et al. 1998) de diferentes locais e com condições ambientais distintas.

Basicamente, todos os estudos apresentados até o momento confirmaram que o grau de *time-averaging* de corais, moluscos, foraminíferos e braquiópodes é da ordem de alguns a dezenas de milhares de anos (Tab. 1). Estes dados, de certo modo, foram generalistas sobre a estimativa deste viés, e desta forma outras questões decorrentes deste conhecimento começaram a ser levantadas. Como já apontado, o *time-averaging* é basicamente determinado por três parâmetros de forma independente: (i) taxa de sedimentação; (ii) aporte bioclástico e as características da mistura sedimentar (bioturbação) e (iii) durabilidade relativa de conchas na ZTA. Além de estimar geocronologicamente esta mistura de idades, trabalhos pioneiros começaram a investigar a influência destes interferentes no grau de *time-averaging* em acumulações sedimentares recentes.

Neste ponto, Kidwell et al. (2005) realizaram um estudo pioneiro em uma plataforma tropical com sedimentação tanto carbonática quanto siliciclástica. Seus resultados permitiram aos autores apontar importante viés tafonômico nas estimativas de *time-averaging*: em ambientes carbonáticos a taxa

Tabela 1. Estimativas de magnitude do *time-averaging* para o ambiente marinho. Observe que a maioria dos estudos está concentrada em ambientes marinhos rasos. Os dados de Flessa & Kowalewski (1994) foram excluídos porque não apresentam datações individuais de conchas. "Moluscos" refere-se aqui a datações feitas tanto em bivalves e gastrópodes.

Trabalho	Organismo-alvo	Ambiente sedimentar	Região	Estimativa (anos)
Flessa et al. (1993)	Bivalves	Intermarés	Golfo da Califórnia	$> 10^3$
Wehmiller et al. (1995)	Moluscos	Marinho raso	Golfo da Califórnia	10^2-10^3
Martin et al. (1996)	Moluscos e Foraminíferos	Intermarés	Golfo da Califórnia	$> 10^3$
Goodfriend & Stanley (1996)	Moluscos	Deltaico	Delta do rio Nilo	$> 10^3$
Anderson et al. (1997)	Moluscos	Marinho raso	Golfo do México	$> 10^3$
Kowalewski et al. (1998)	Moluscos	Intermarés	Golfo da Califórnia	10^2-10^3
Carrol et al. (2003)	Braquiópodes	Marinho raso	Baía de Ubatuba, SP	$> 10^4$
Edinger et al. (2007)	Corais	Marinho raso	Papua Nova Guiné	10^2-10^3
Kosnik et al. (2009)	Gastrópodes	Marinho raso	Grande Barreira de Recifes da Austrália	10^2-10^3
Krause et al. (2010)	Bivalves	Marinho raso	Baía de Ubatuba, SP	$> 10^4$
Krause et al. (2010)	Braquiópodes	Marinho raso	Baía de Ubatuba, SP	$> 10^4$
Kidwell (2013)	Bivalves	Plataformal	Costa da Califórnia	$> 10^4$
Dexter et al. (2014)	Bivalves	Marinho raso	Baía de Ubatuba, SP	$> 10^4$

de dissolução de conchas é alta e, conseqüentemente, espécies mais robustas apresentarão maior *time-averaging* relativo, como comprovaram Kosnik et al. (2009). De forma antagônica, em ambientes siliciclásticos adjacentes, a taxa de dissolução é menor e o *time-averaging* será relativamente maior que no ambiente carbonático (Kidwell et al. 2005). Em outras palavras, em ambiente marinho tropical existe uma via dupla: em fácies carbonáticas, enquanto a resolução temporal é relativamente alta (baixo *time-averaging*), a fidelidade composicional é baixa. Nas fácies siliciclásticas ocorre o contrário: a fidelidade composicional é mais bem preservada do que a resolução temporal. Isto porque nestes ambientes siliciclásticos existe relativamente uma maior preservação tafonômica, que conseqüentemente leva à maior preservação da riqueza, e por isso o material se acumula em um intervalo de tempo maior do que em fácies carbonáticas (Kidwell et al. 2005).

Outro aspecto importante é que o grau de *time-averaging* é variável entre ambientes sedimentares dentro dos tratos

de sistemas e sequências estratigráficas (Kidwell & Holland 2002). Estas conclusões foram reportadas previamente de forma qualitativamente (e.g. Kidwell & Bosence 1991, Fürsich & Pandey 2003), mas ainda não haviam sido precisamente estimadas. Recentemente, Scarponi et al. (2013) reportaram seus resultados baseados numa sucessão quaternária transgressiva-regressiva da planície do rio Po (Itália), nos quais verificaram que a grau de resolução temporal do registro fóssil diminui de modo sistemático através do TST e alcança seu mínimo (maior *time-averaging*) dentro da SC, aumentando gradativamente em direção ao TSNA. Além disto, esta linha de estudo integrativa, Tafonomia e Estratigrafia de Sequências, tem sido um assunto impor-

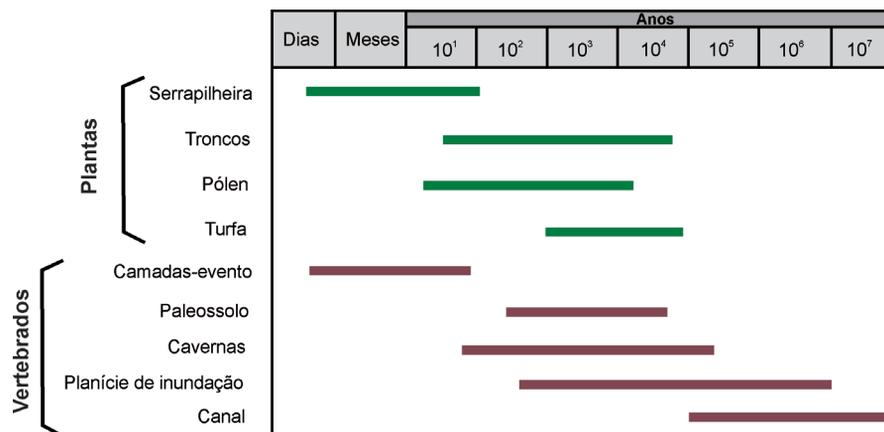


Figura 12. Magnitudes relativas estimadas de *time-averaging* para plantas e vertebrados (modificado de Behrensmeier et al. 2000).

tante em estudos recentes (Patzkowsk & Holland 2012, Huntley & Scarponi 2015).

Ao contrário do que esperado, já que o perfil de dano tafonômico é variável e previsível segundo o contexto estratigráfico (Fürsich & Pandey 2003), o *time-averaging* não é diretamente correlacionável com o estado de preservação tafonômico, como demonstrado em diversos trabalhos desde a década de 1990 (Powell & Davies 1990, Flessa et al. 1993, Carrol et al. 2003). Isso quer dizer que uma concha muito danificada (incrustada, fragmentada) não será, necessariamente, mais antiga que outra concha que esteja sem alteração em uma associação.

Ainda que este trabalho de revisão vise moluscos (principalmente bivalves) em ambiente marinho, as escassas estimativas de *time-averaging* para vertebrados e plantas não apresentam escalas de magnitude diferentes daquelas apresentadas na Tabela 1 (Behrensmeyer 1982, Aslan & Behrensmeyer 1996, Miller 2012) (Fig. 12).

Como ressaltou Kidwell (2013), o conhecimento geral sobre *time-averaging* é baseado em organismos marinhos bentônicos (com partes mineralizadas; refratários) e diversas lacunas de conhecimento para outros grupos ainda precisam ser exploradas e refinadas, como para os vertebrados e para as plantas.

Efeitos no registro fóssil

De forma geral, a magnitude do *time-averaging* aumentou relativamente ao longo do Fanerozoico (Kidwell 1998), como consequência direta do

aumento da espessura dos depósitos conchíferos desde o Mesozoico, em comparação ao Paleozoico, sugerindo um aumento na produtividade e robustez das conchas, assim como o aumento da bioturbação (Kidwell 1990, 1993, 1998, Kidwell & Brenchley 1994, 1996). No Paleozoico, por exemplo, conchas de braquiópodes eram menos espessas e, assim mais propensas à fragmentação, não produzindo depósitos com mais de poucos centímetros (Kidwell 1998).

A primeira consequência evidente é que o *time-averaging*, processo intrínseco ao registro fóssil, diminui sua resolução temporal (Kowalewski 1996). As associações censo podem ter variações temporais pertinentes em estudos neontológicos (estações, meses, anos), o que impossibilita estudar a informação completa, mas não impede de fazer relevantes e constantes descobertas sobre a vida pretérita na Terra. Consequentemente, o *time-averaging* é de fato um viés tafonômico que altera a informação biológica original, mas que não necessariamente é simplesmente negativo no espectro do objetivo da Paleontologia, como este tópico pretende demonstrar.

O *time-averaging* em associações fósseis altera a informação original de populações (ou comunidades) de diferentes maneiras (Fürsich & Aberhan 1990). Na associação fóssil podem estar presentes espécimes que não foram contemporâneas, devido a alterações ambientais ou recrutamento irregular (nos casos de invertebrados marinhos que pertencem ao meroplâncton). Como consequência direta, a diversidade e a abundância das associações fósseis

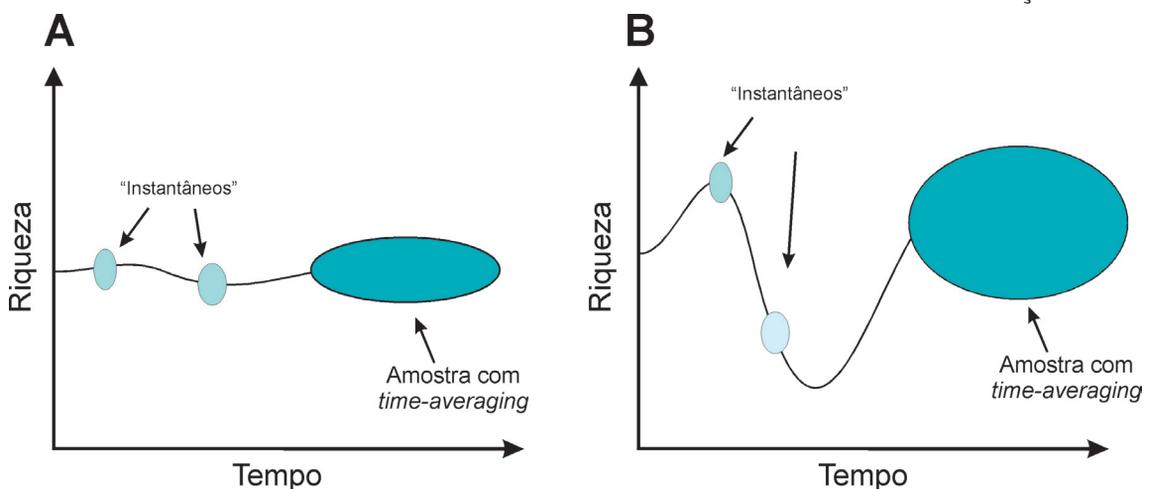


Figura 13. Efeito do *time-averaging* em dois tipos de comunidades biológicas. A. Representa uma associação viva relativamente estável ao longo do tempo. B. Ilustra uma associação que variou amplamente sua riqueza ao longo do tempo. Em A a associação fóssil será semelhante, em termos de número de espécies, em relação à associação viva. Em B a associação fóssil poderá não representar a associação viva em nenhum momento (modificado de Behrensmeyer & Chapman 1993).

serão maiores do que da respectiva população ou comunidade viva original (Staff et al. 1986, Fürsich & Aberhan 1990, Kidwell 2001). Ademais, espécies que antes eram raras poderão ser abundantes na associação fóssil, devido à preservação diferencial (Kidwell 2002, Kidwell & Tomašových 2013). Ou seja, a riqueza de uma associação fóssil dependerá basicamente das flutuações ambientais durante o período de sua formação (Fig. 13). Se as alterações forem mínimas, a riqueza será maior, mas com um desvio próximo à média. A situação contrária, em que alterações ambientais expressivas aconteceram, a riqueza final será muito maior que a média. Neste exemplo hipotético, assume-se que a associação seja do tipo com mistura intra-hábitat, como em ambientes marinhos plataformais (Miller 1988). Desta forma, a adição de espécies irá depender basicamente da alteração da população ao longo do tempo como resposta às mudanças ambientais.

O grau que as associações fósseis podem revelar processos que operam na escala de tempo ecológico (dezenas a centenas de anos) é bastante limitado pela extensão do *time-averaging*. Por outro lado, um depósito com *time-averaging* apresentará apenas as condições ecológicas mais frequentes (Roy et al. 1996, Kidwell 2002), porque as flutuações de curto prazo não serão preservadas, isto é, o *time-averaging* exclui pequenas variações que poderiam ser ruídos de informação biológica, um fato considerado relativamente positivo (Olszewski 1999).

O grau de *time-averaging* também é relativamente importante ou não dependendo do objetivo do trabalho. Ele é subordinado da escala temporal dos processos biológicos ou geológicos investigados (Kidwell & Flessa 1995). *Time-averaging* significativa ocorre quando a escala de mistura temporal excede a escala temporal do processo de interesse. Por exemplo, estudar processos de sucessão ecológica em associações com *time-averaging* superior a 10^4 anos (Fig. 7). Consequentemente, *time-averaging* insignificante ocorre quando a escala do processo de interesse é superior à escala do *time-averaging* (Kowalewski 1996). Em estudos relacionados às extinções, o *time-averaging* pode ser insignificante, pois a resolução temporal deste processo geralmente é superior a milhões de anos, bem superior à maioria dos tipos de *time-averaging* (Kidwell & Holland 2002).

O *time-averaging* causa um efeito postulado teoricamente em sua definição original (Walker & Bambach 1971), em que as associações fósseis apresentarão uma riqueza relativamente maior à

associação viva original, devido às flutuações ecológicas nesta comunidade durante o período de sua formação, na ordem de 10^4 anos (veja Tab. 1). Além de eliminar ruídos ecológicos de curto prazo, as associações fósseis ganham informação biológica ao preservar mais espécies do que um único censo, comparando a uma amostra ecológica atual (veja Fig. 13). De fato, em acumulações de moluscos marinhos recentes, a associação morta possui em média 25% mais riqueza do que a associação viva original (Kidwell 2002). Estudos de fidelidade quantitativa, que mensuram o quanto de informação biológica uma associação fóssil (ou morta) capta da informação original, oriunda da população ou comunidade viva (Behrensmeier et al. 2000), têm ilustrado este padrão em diferentes grupos (veja

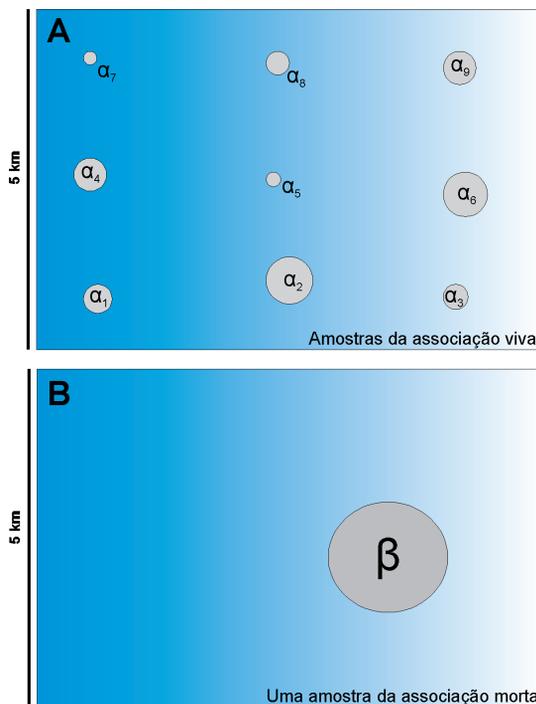


Figura 14. A figura ilustra uma área marinha hipotética. A. Parte superior ilustra um levantamento faunístico de espécimes vivos, onde a diversidade de cada amostra (α) está representada. O tamanho da área do círculo é proporcional à riqueza específica. B. Devido tanto ao *time-averaging* quanto ao transporte, uma única amostra da associação morta captou grande parte da riqueza (~60 %) original das associações vivas originais. Em outras palavras, houve a transferência de diversidade da associação viva (α) à associação morta (diversidade- β). A diversidade β pode ser obtida através da soma simples dos componentes da diversidade de cada ponto amostral (α), isto é, $\beta = \alpha_1 + \alpha_2 + \dots + \alpha_n$ (modificado de Ritter & Erthal 2015).

Kidwell 2013 para moluscos; Miller et al. 2014 para vertebrados; e Hassan 2015 para diatomáceas).

Outro tema tratado por estudos de fidelidade quantitativa em ambientes atuais é como a relação espacial influencia os dados ecológicos de associações mortas e fósseis. O *time-averaging* aumenta artificialmente a riqueza da associação fóssil, inclusive adicionando ao registro fóssil espécies que eram raras na associação viva (especialmente se espécies raras possuem maior potencial de preservação, como em Erthal et al. 2011, 2015), enviesando o efeito natural de espécies mais abundantes serem numericamente dominantes. Em associações atuais de moluscos marinhos, por exemplo, a riqueza (ou qualquer outra métrica ecológica) pode variar em decorrência da escala espacial, como por exemplo, a diversidade pode ser semelhante entre duas amostras próximas como consequência simplesmente da distância entre elas, e não devido a uma verdadeira diferença ecológica (efeito denominado autocorrelação espacial; Legendre & Fortin 1989).

Uma associação fóssil naturalmente tem adição de material exótico (transportado) de áreas adjacentes na composição final da associação ou como consequência de condensação ambiental (Tomašových & Kidwell 2009b). Ainda que o transporte intra-habitat (e.g. plataforma interna) seja negligenciável como viés tafonômico (Miller 1988), a escala observada pode alterar este fato (Tomašových & Kidwell 2009a). O aumento relativo da riqueza, efeito causado pelo *time-averaging*, é em última instância dependente da escala espacial analisada. O *time-averaging* e o transporte de remanescentes biológicos (ou como consequência do aporte larval aleatório da associação viva) adicionam espécies de um determinado gradiente espacial (denominada ampla escala, ou em termos ecológicos, diversidade regional ou beta, β) em escala local (α) da associação morta (ou fóssil), ou seja, a diversidade- β da associação viva é transferida para a alfa na associação morta. Uma única amostra da associação morta (ou fóssil) pode captar até 60% da diversidade regional da associação viva original (Tomašových & Kidwell 2009a). Em suma, a diminuição da resolução espacial minimiza o efeito do *time-averaging* sobre a riqueza, principalmente de espécies endêmicas ou com baixa abundância (Tomašových & Kidwell 2009a, Kidwell & Tomašových 2013) (Fig. 14).

Entretanto, este viés considerado positivo (por aumentar a riqueza de uma amostra fóssil), pode diluir informações importantes em estudos de evolução e alteração morfológica ao longo do tempo

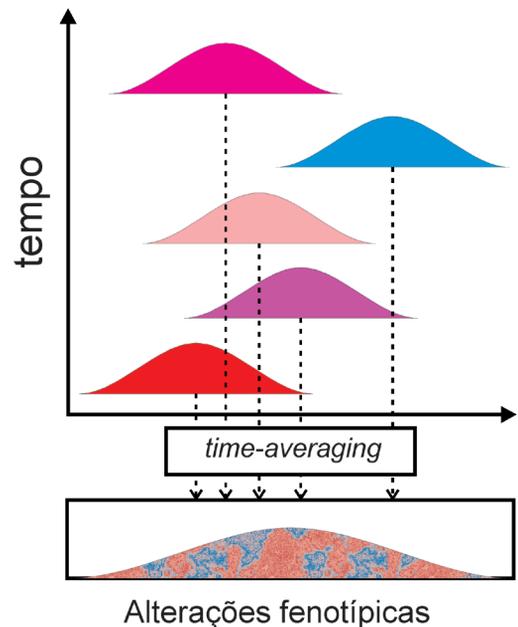


Figura 15. Diagrama esquemático ilustrando como mudanças evolutivas preservadas durante a formação de uma associação fóssil *time-averaged* podem inflar sua variação fenotípica. Note que a associação fóssil final contém indivíduos que apresentam a variação fenotípica média ao longo de cinco intervalos temporais distintos (linhas pontilhadas). E que, portanto, o caráter fenotípico oriundo da associação fóssil apresentará uma média tafonômica ponderada devido ao *time-averaging* (modificado de Hunt 2004).

(Kidwell & Aigner 1985). Alterações morfológicas e evolutivas de curto prazo podem ocorrer dentro da escala de formação de associações fósseis com *time-averaged* (Thompson 1998) e podem ser imperceptíveis dentro da resolução temporal do registro fóssil. Pequenas variações ao longo do tempo podem ser estatisticamente importantes, por alterar a média de um determinado caractere analisado. Contudo, estas alterações não serão distinguíveis independentemente no registro fóssil, mas sim serão vistas como uma soma tafonômica alterada, dando a falsa sensação de que espécimes com ampla variedade morfológica coexistiram durante um determinado período de tempo (Fig. 15).

Ainda que teoricamente isto seja possível, alguns estudos têm apontado que o registro fóssil pode ser considerado um retrato inflado de oscilações naturais dentro do desvio padrão de um caractere analisado (e.g. Bush et al. 2002 em moluscos; Hunt 2004 em ostracodes). Desta forma, alterações fenotípicas acontecem de forma muito lenta durante o período estimado de *time-averaging* (Hunt 2004) em ambientes atuais, com exceção talvez de associações que representem condensação ambiental, em que o *time-averaging* pode ser superior a 10^4 anos (Kidwell & Bosence 1991).

Considerações Finais

Como apontado previamente por Kidwell (2013), a expansão dos estudos aqui apresentados para outros grupos de interesse paleontológico é essencial para ampliar o conhecimento sobre o *time-averaging*. A Tafonomia como ciência, precisa ser mais efetiva em resolver problemas relacionados à quantidade de informação que o registro fóssil pode remeter para cada grupo preservado (e suas idiosincrasias) em variados contextos deposicionais, e em escalas espaciais diversas.

De certa forma, mesmo para os moluscos, o conhecimento ainda não foi esgotado e questões-chave permanecem em aberto, principalmente em ambientes fluviais, parálidos e mesmo marinhos subtropicais, onde estudos são praticamente inexistentes.

Ademais, estudos que estimem a magnitude de *time-averaging* de associações condensadas ambientalmente ou concentrações-residuais precisam ser realizados de modo mais sistemático. É teoricamente esperado maior amplitude de idade nestas associações, mas qual será o padrão de idade e qual será a meia-vida dos remanescentes biológicos, ou, quantos anos estes permanecem na ZTA? Qual é a implicação destes resultados para estudos de reciclagem de material carbonático na ZTA e para estudos paleoecológicos? Quais as consequências na fidelidade composicional destas associações? Em suma, novas perguntas ainda serão levantadas a partir destes estudos (e seus resultados), claramente carentes de dados mais sólidos.

Esta revisão apresentou uma síntese dos conhecimentos sobre o *time-averaging*, processo intrínseco do registro fóssil, principalmente com base em moluscos marinhos. Esta síntese explicou basicamente que o *time-averaging* não é simplesmente uma variação de idades de fósseis em uma mesma camada, em função da sedimentação ser menor do que o tempo de vida de uma geração, mas sim um processo complexo e que tem uma série de consequências à interpretação do registro fóssil. Concluir que uma determinada associação fóssil é ou não *time-averaged* é uma afirmativa óbvia e que deveria ser desconsiderada em estudos paleontológicos. A questão importante é como este processo alterou a informação biológica.

Obviamente, qualquer alteração da informação original é um ponto negativo *a priori*, mas nem sempre, desde que conheçamos bem este processo. O *time-averaging* há tempos é visto com algo posi-

tivo (Behrensmeier & Kidwell 1985), tanto por aumentar (artificialmente) o número de espécies preservadas (incluindo espécies raras), bem como por eliminar ruídos de variações ambientes incipientes, ao captar informações mais frequentes.

Esta revisão elucidada, por conseguinte, que estudos ainda são necessários e que o ambiente moderno é uma ótima fonte de informações análogas, principalmente porque a robustez numérica dos dados é maior. Por fim, também fica evidente que associações condensadas ambientalmente, comuns em áreas marinhas atuais (em margens passivas), é uma das lacunas a serem preenchidas sobre este assunto.

Agradecimentos

Os autores são gratos aos pesquisadores que contribuíram com valiosas sugestões na versão inicial deste trabalho, Dr. Cláudio G. De Francesco, Dra. Maria A. Gómez Pivel, Dra. Marina Bento Soares, Dr. João Carlos Coimbra e M.Sc. Sandro M. Petró, bem como a Dra. Fresia Ricardi-Branco e um revisor anônimo pelos relevantes comentários e sugestões na versão final do manuscrito. Os autores também agradecem à FAPERGS (processo 1982-2551/13-7) e ao CNPq (processos 140927/2008-5 e 140568/2014-0).

Referências

- Abbott S.T. 1997. Mid-cycle condensed shellbeds from mid-Pleistocene cyclothem, New Zealand: implications for sequence architecture. *Sedimentology*, **44**:805-824.
- Aller R.C. 1980. Quantifying solute distributions in the bioturbated zone of marine sediments by defining an average microenvironment. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **44**:1955-1965.
- Aller R.C. 1982. Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: the role of physical and biological reworking. *J. Geol.*, **90**:79-95.
- Aller R.C., 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. *J. Mar. Res.*, **43**:615-645.
- Anderson L.C., Sen Gupta B.K., McBride R.A., Byrnes M.R. 1997. Reduced seasonality of Holocene climate and pervasive mixing of Holocene marine section: Northeastern Gulf of Mexico shelf. *Geology*, **25**:127-130.
- Aslan A., Behrensmeier A.K. 1996. Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a con-

- temporary fluvial system: the east Fork River, Wyoming. *Palaos*, **11**:411-421.
- Banerjee I., Kidwell S.M. 1991. Significance of molluscan shell beds in sequence stratigraphy: an example from the lower Cretaceous Manville Group of Canada. *Sedimentology*, **38**:913-934.
- Barbour Wood S.L., Krause Jr. R.A., Kowalewski M., Wehmiller J., Simões M. 2006. Aspartic acid racemization dating of Holocene brachiopods and bivalves from the southern Brazilian shelf, South Atlantic. *Quat. Res.*, **66**:323-331.
- Beckvar N., Kidwell S. 1988. Hiatal shell concentrations, sequence analysis, and sealevel history of a Pleistocene coastal alluvial fan, Punta Chueca, Sonora. *Lethaia*, **21**:257-270.
- Behrensmeyer A.K. 1982. Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*, **8**:211-227.
- Behrensmeyer A.K., Chapman R.E. 1993. Models and simulations of time-averaging in terrestrial vertebrate accumulations. In: S.M. Kidwell & A.K. Behrensmeyer (eds.) *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*, Knoxville, Paleontological Society, p. 125-149 (Short Courses in Paleontology 6).
- Behrensmeyer A.K., Kidwell S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, **11**:105-119.
- Behrensmeyer A.K.; Kidwell S.M., Gastaldo R.A. 2000. Taphonomy and paleobiology. In: D.H. Erwin & S.L. Wing (eds.) *Deep time: Paleobiology's perspective*, Paleobiology Supplement 4, v. 26, p. 103-147.
- Berner R.A. 1984. Sedimentary pyrite formation: an update. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**:605-615.
- Brett C.E. 1995. Sequence stratigraphy, biostratigraphy, and taphonomy in shallow marine environments. *Palaos*, **10**:597-616.
- Buatois L.A., Mángano M.G. 2011. *Ichnology: organism-substrate interactions in space and time*. Cambridge, Cambridge University Press, 358 p.
- Bush A.M., Powell M.G., Arnold W.S., Bert T.M., Daley G.M. 2002. Time-averaging, evolution, and morphologic variation. *Paleobiology*, **28**:9-25.
- Cai W.-J., Chen F., Powell E.N., Walker S.E., Parsons-Hubbard K.M., Staff G.M., Wang Y., Ashton-Alcox K.A., Callender W.R., Brett C.E. 2006. Preferential dissolution of carbonate shells driven by petroleum seep activity in the Gulf of Mexico. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **248**:227-243.
- Carroll M., Kowalewski M., Simões M.G., Goodfriend G.A. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology*, **29**:381-402.
- Craig G.Y. 1966. Concepts in palaeoecology. *Earth-Sci. Rev.*, **2**:127-155.
- Cristini P.A., De Francesco C.G. 2012. Análisis tafonómico de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en la laguna Nahuel Rucá (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana*, **49**:594-605.
- Davies D.J., Powell E.N., Stanton R.J. 1989. Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation: a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the seafloor? *Lethaia*, **22**:207-212.
- Dexter T.A., Kaufman D.S., Krause R.A., Barbour-Wood S.L., Simões M.G., Huntley J.W., Yanes Y., Romanek C.S., Kowalewski M. 2014. A continuous multi-millennial record of surficial bivalve mollusk shells from the São Paulo Bight, Brazilian shelf. *Quat. Res.*, **81**:274-283.
- Edinger E.N., Burr G.S., Pandolfi J.M., Ortiz J.C. 2007. Age accuracy and resolution of Quaternary corals used as proxies for sea level. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **253**:37-49.
- Erthal F., Kotzian C.B., Coimbra J.C. 2014. Quantitative environmental interpretation based on damage profile of recent molluscan assemblages from Brazil Continental Shelf. In: Intern. Palaeont. Congr., 4, 2014. *Abstracts*, Mendoza, IPA, p. 80.
- Erthal F., Kotzian C.B., 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. *Palaos*, **26**:433-446.
- Erthal F., Kotzian C.B., Simões M.G. 2015. Multi-step alteration in fluvial mollusk shells: the case of the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), Southern Brazil. *Palaos*, **30**:388-402.
- Erwin D.H. 2006. Dates and rates: temporal resolution in the deep time stratigraphic record. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, **34**:569-590.
- Flessa K.L., Kowalewski M. 1994. Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimates from the radiocarbon literature. *Lethaia*, **27**:153-165.
- Flessa K.W. 1993. Time-averaging and temporal resolution in Recent marine shelly faunas. In: S.M. Kidwell & A.K. Behrensmeyer (eds.) *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*, Knoxville, Paleontological Society, p. 9-33 (Short Courses in Paleontology 6).
- Flessa K.W., Cutler A.H., Meldahl K.H. 1993. Time and taphonomy: quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, **19**:266-286.
- 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., Aberhan M. 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia*, **23**:143-152.
- Fürsich F.T., Oschmann W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. *J. Geol. Soc.*, **150**:169-185.
- Fürsich F.T., Pandey D.K. 2003. Sequence stratigraphy

- phic significance of sedimentary cycles and shell concentrations in the Upper Jurassic-Lower Cretaceous of Kachchh, western India. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, **193**:285-309.
- Goodfriend G.A., Stanley D.J. 1996. Reworking and discontinuities in Holocene sedimentation in the Nile Delta: documentation from amino acid racemization and stable isotopes in mollusk shells. *Mar. Geol.*, **129**:271-283.
- Hassan G.S. 2015. On the benefits of being redundant: low compositional fidelity of death diatom assemblages does not hamper the preservation of environmental gradients in shallow lakes. *Paleobiology*, **41**:154-173.
- Holland S.M. 1995. The stratigraphic distribution of fossils. *Paleobiology*, **21**:92-109.
- Holz M., Simões M.G. 2005. Taphonomy – overview of main concepts and applications to sequence stratigraphic analysis. In: E.A.M. Koutsoukos (ed.) *Applied Stratigraphy*, Netherlands, Springer, p. 249-278 (Topics in Geobiology 23).
- Hunt G. 2004. Phenotypic variation in fossil samples: modeling the consequences of time-averaging. *Paleobiology*, **30**:426-443.
- Huntley J.W., Scarponi D. 2015. Geographic variation of parasitic and predatory traces on mollusks in the northern Adriatic Sea, Italy: implications for the stratigraphic paleobiology of biotic interactions. *Paleobiology*, **41**:134-153.
- Kasten S., Zabel M., Heuer V., Hensen C. 2003. Processes and signals of nonsteady-state diagenesis in deep-sea sediments and their pore waters. In: G. Wefer; S. Mulitza & V. Raimer (eds.) *The South Atlantic in the late Quaternary: reconstruction of material budgets and current systems*, Springer-Verlag, p. 431-459.
- Kidwell S.M. 1985. Palaeobiological and sedimentological implications of fossil concentrations. *Nature*, **318**:457-460.
- Kidwell S.M. 1986a. Models for fossil concentrations: paleobiologic implications. *Paleobiology*, **12**:6-24.
- Kidwell S.M. 1986b. Taphonomic feedback in Miocene assemblages: testing the role of dead hardparts in benthic communities. *Palaios*, **1**:239-255.
- Kidwell S.M. 1989. Stratigraphic condensation of marine transgressive records. Origin of major shell deposits in the Miocene of Maryland. *J. Geol.*, **97**:1-24.
- Kidwell S.M. 1990. Phanerozoic evolution of macroinvertebrate shell accumulations: preliminary data from the Jurassic of Britain. In: W. Miller (ed.) *Paleocommunity temporal dynamics: patterns and process of long-term community development*, Knoxville, Paleontological Society, p. 309-327 (Special Publication 5).
- Kidwell S.M. 1991a. The stratigraphy of shell concentrations. In: P.A. Allison & D.E.G. Briggs (eds.) *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Plenum Press, p. 211-290.
- Kidwell S.M. 1991b. Condensed deposits in siliciclastic sequences: expected and observed feature In: G. Einsele; W. Ricken & A. Seilacher (eds.) *Cycles and events in stratigraphy*, Springer, p. 682-695.
- Kidwell S.M. 1993. Patterns of time-averaging in the shallow marine fossil record. In: S.M. Kidwell & A.K. Behrensmeier (eds.) *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*, Knoxville, Paleontological Society, p. 275-300 (Short Courses in Paleontology 6).
- Kidwell S.M. 1998. Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties. *Geobios*, **30**:977-995.
- 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. 2013. Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: building a taphonomic foundation for conservation palaeobiology. *Palaeontology*, **56**:487-522.
- Kidwell S.M., Aigner T. 1985. Sedimentary dynamics of complex shell beds: implications for ecologic and evolutionary patterns. In: U. Bayer & A. Seilacher (eds.) *Sedimentary and Evolutionary Cycles*, Berlin, Springer-Verlag, p. 382-395 (Lecture Notes in Earth Sciences 1).
- Kidwell S.M., Behrensmeier A.K. 1988. Overview: ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, **63**:1-13.
- Kidwell S.M., Behrensmeier A.K. 1993. Introduction. In: S.M. Kidwell & A.K. Behrensmeier (eds.) *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*, Knoxville, Paleontological Society, p. 1-8 (Short Courses in Paleontology 6).
- Kidwell S.M., Best M.M.R., 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., Bosence D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: P.A. Allison & D.E.G. Briggs (eds.) *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Plenum Press, p. 115-209.
- Kidwell S.M., Brenchley P.J. 1994. Patterns in bioclastic accumulations through the Phanerozoic: changes in input or in destruction? *Geology*, **22**:1139-1143.
- Kidwell S.M., Brenchley P.J. 1996. Evolution of the fossil record: thickness trends in marine skeletal accumulations and their implications. In: D. Jablonski; D.H. Erwin & J.H. Lipps (eds.) *Evolutionary Paleobiology*, University of Chicago Press, p. 290-336.
- Kidwell S.M., Flessa K.L. 1995. The quality of the fos-

- sil record: populations, species, and communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **26**:269-299.
- Kidwell S.M., Holland S.M. 2002. The quality of the fossil record: implications for evolutionary analysis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **33**:561-588.
- Kidwell S.M., Jablonski D. 1983. Taphonomic feedback: ecological consequences of shell accumulation. In: M.J.S. Tevesz & P.L. McCall (eds.) *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*, New York, Plenum Press, p. 195-248 (Topics in Geobiology 3).
- Kidwell S.M., LaBarbera M. 1993. Experimental taphonomy. *Palaios*, **8**:217-218.
- Kidwell S.M., Tomašových A. 2013. Implications of death assemblages for ecology and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **44**:539-563.
- Kondo Y., Abbott S.T., Kitamura A., Kamp P.J.J., Naish T.R., Kamataki T., Saul G.S. 1998. The relationship between shellbed type and sequence architecture: examples from Japan and New Zealand. *Sediment. Geol.*, **122**:109-127.
- Konhauser K.O. 2007. *Introduction to Geomicrobiology*. Oxford, Blackwell Publishing, 425 p.
- Kosnik M.A., Hua Q., Kaufman D.S., Wüst R.A. 2009. Taphonomic bias and time-averaging in tropical molluscan death assemblages: differential shell half-lives in Great Barrier Reef sediment. *Paleobiology*, **35**:565-586.
- Kowalewski M. 1996. Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. *J. Geol.*, **104**:317-326.
- Kowalewski M. 1997. The reciprocal taphonomic model. *Lethaia*, **30**:86-88.
- Kowalewski M., Bambach R.K. 2003. The limits of paleontological resolution. In: P.J. Harries (ed.) *Approaches in high-resolution stratigraphic paleontology*, New York, Springer Science, p. 1-48 (Topics in Geobiology 21).
- Kowalewski M., Goodfriend G.A., Flessa K.L. 1998. High resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time-averaging. *Paleobiology*, **24**:287-304.
- Kowalewski M., Labarbera M. 2004. Actualistic taphonomy: death, decay, and disintegration in contemporary settings. *Palaios*, **19**:423-427.
- Krause R.A., Barbour S.L., Kowalewski M., Kaufman D.S., Romanek C.S., Simões M.G., Wehmiller J.F. 2010. Quantitative comparisons and models of time-averaging in bivalve and brachiopod shell accumulations. *Paleobiology*, **36**:428-452.
- Ku T.C.W., Walter L.M., Coleman M.L., Blake R.H., Martini A.M. 1999. Coupling between sulfur recycling and syndepositional carbonate dissolution: evidence from oxygen and sulfur isotope composition of pore water sulfate, South Florida Platform, U.S.A. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **63**:2529-2546.
- Lawrence D.R. 1968. Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **79**:1315-1330.
- Legendre P., Fortin M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Végétatio*, **80**:107-138.
- Lopes R.P., Buchmann F.S. 2011. Pleistocene mammals from the southern Brazilian continental shelf. *South Am. Earth Sci.*, **31**:17-27.
- Martin R.E. 1999. *Taphonomy: a process approach*. Cambridge, Cambridge University Press, 526 p.
- Martin R.E., Wehmiller J.F., Harris M.S., Liddell W.D. 1996. Comparative taphonomy of bivalves and foraminifera from Holocene tidal flat sediments, Bahia la Choya, Sonora, Mexico (Northern Gulf of California): taphonomic grades and temporal resolution. *Paleobiology*, **22**:80-90.
- Meldahl K.H., Flessa K.W., Cutler A.H. 1997. Time-averaging and postmortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: quantitative comparisons among Holocene environments. *Paleobiology*, **23**:207-229.
- Miller A.I. 1988. Spatial resolution in subfossil molluscan remains: implications for paleobiological analyses. *Paleobiology*, **14**:91-103.
- Miller A.I., Cummins H. 1993. Using numerical models to evaluate the consequences of time-averaging in marine fossil assemblages. In: S.M. Kidwell & A.K. Behrensmeyer (eds.) *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*, Knoxville, Paleontological Society, p. 150-168 (Short Courses in Paleontology 6).
- Miller J.H. 2012. Temporal megabias: latitudinal controls on time-averaging of terrestrial large-mammal death assemblages. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **44**:476.
- Miller J.H., Behrensmeyer A.K., Du A., Lyons S.K., Patterson D., Tóth A., Villaseñor A., Kanga E., Reed D. 2014. Ecological fidelity of functional traits based on species presence-absence in a modern mammalian bone assemblage (Amboseli, Kenya). *Paleobiology*, **40**:560-583.
- National Research Council (NRC). 2005. Committee on the Geological Record of Biosphere Dynamics. *The geological record of ecological dynamics: understanding the biotic effects of future environmental change*. Washington, The National Academies. 200 p.
- Olszewski T.D. 1999. Taking advantage of time-averaging. *Paleobiology*, **25**:226-238.
- Olszewski T.D. 2004. Modeling the influence of taphonomic destruction, reworking, and burial on time-averaging in fossil accumulations. *Palaios*, **19**:39-50.
- Parras A., Casadío S. 2005. Taphonomy and sequence stratigraphic significance of oyster-dominated concentrations from the San Julián formation, Oligocene of Patagonia, Argentina. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, **217**:47-66.
- Parsons-Hubbard K., Brett C.E., Walker S.E. 2011. Taphonomic field experiments and the role of the Shelf and Slope Experimental Taphonomy Initiative. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*

- 312:195-208.
- Parsons-Hubbard K., Hubbard D., Tams C., Burkett A. 2014. The relationship between modern mollusk assemblages and their expression in subsurface sediment in a carbonate lagoon, St. Croix, US Virgin Islands. *In*: D.I. Hembree; B.F. Platt & J.J. Smith (eds.) *Experimental approaches to understanding fossil organisms: lessons from the living*, New York, Springer, p. 146-167 (Topics in Geobiology 41).
- Patzkowsky M.E., Holland S.M. 2012. *Stratigraphic paleobiology: understanding the distribution of fossil taxa in time and space*. Chicago, The University of Chicago Press, 259 p.
- Peters S.E., Antar M.S.M., Zalmount I.S., Gingrich P.D. 2009. Sequence stratigraphic control on preservation of late Eocene whales and other vertebrates at Wadi Al-Hitan, Egypt. *Palaios*, **24**:290-302.
- Powell E.N., Davies D. 1990. When is an "old" shell really old? *J. Geol.*, **98**:823-844.
- Ritter M.N., Agostini V.O., Muxagata E., Erthal F. 2014a. Experimental encrustation in time-averaged marine molluscan deposits. *In*: Intern. Palaeont. Congr., 4, 2014. *Abstracts*, Mendoza, IPA, p. 103.
- Ritter M.N., Erthal F. 2011. Zona tafonômica ativa em ambiente estuarino lagunar com base em moluscos da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *In*: I.S. Carvalho; N.K. Srivastava; O. Strohschoen Jr. & C.C. Lana (orgs.) *Paleontologia: Cenários da Vida*, Interciência, v. 4, p. 355-365.
- Ritter M.N., Erthal F. 2013. Fidelity bias in mollusk assemblages from coastal lagoons of Southern Brazil. *Rev. Bras. Paleontol.*, **16**:225-236.
- Ritter M.N., Erthal F. 2015. Conchas na praia: vestígios valiosos de uma história complexa. *Ciência Hoje*, **55**:32-35. Julho 2015.
- Ritter M.N., Erthal F., Coimbra J.C. 2013. Taphonomic signatures in molluscan fossil assemblages from the Holocene lagoon system in the northern part of the coastal plain, Rio Grande do Sul State, Brazil. *Quat. Int.*, **305**:5-14.
- Ritter M.N., Erthal F., Coimbra J.C., 2015, Time-averaging of shell-rich accumulations on Brazilian Southern shelf. *In*: Congresso da Associação de Estudos do Quaternário, 15, 2015. *Resumos expandidos*, Imbé, ABEQUA, p. 116-117.
- Ritter M.N., Erthal F., Coimbra, J.C. 2014b. Time-averaging remarks of molluscan assemblages in the Coastal Plain of South Brazil. *In*: Intern. Palaeont. Congr., 4, 2014. *Abstracts*, Mendoza, IPA, p. 102.
- Roy K., Valentine J.W., Jablonski D., Kidwell S.M. 1996. Scales of climatic variability and time-averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, **11**:458-463.
- Scarponi D., Kaufman D.S., Amorosi A., Kowalewski M. 2013. Sequence stratigraphy and the resolution of the fossil record. *Geology*, **41**:239-242.
- Schindel D.E. 1980. Microstratigraphic sampling and the limits of paleontologic resolution. *Paleobiology*, **6**:408-426.
- Simões M.G., Kowalewski M. 1998. Shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Upper Permian of the Paraná Basin, Brazil. *Facies*, **38**:175-196.
- Staff G.M., Powell E.N. 1986. The paleoecological significance of diversity: the effect of time-averaging and differential preservation on macroinvertebrate species richness in death assemblages. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocol.*, **63**:73-89.
- Staff G.M., Stanton Jr. R.J., Powell E.N., Cummins H. 1986. Time-averaging, taphonomy, and their impact on paleocommunity reconstruction: death assemblages in Texas bays. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **97**:428-443.
- Thamdrup B., Fossing H., Jørgensen B.B. 1994. Manganese, iron, and sulfur cycling in a coastal marine sediment, Aarhus, Denmark. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **58**:5115-5129.
- Thompson J.N. 1998. Rapid evolution as an ecological process. *Trends Ecol. Evol.*, **13**:329-332.
- Tomašových A., Fürsich F.T., Olszewski T.D. 2006a. Modeling shelliness and alteration in shell beds: variation in hardpart input and burial rates leads to opposing predictions. *Paleobiology*, **32**:278-298.
- Tomašových A., Fürsich F.T., Wilmsen M. 2006b. Preservation of autochthonous shell beds by positive feedback between increased hardpart-input rates and increased sedimentation rates. *J. Geol.*, **114**:287-312.
- Tomašových A., Kidwell S.M. 2009a. Fidelity of variation in species composition and diversity partitioning by death assemblages: time-averaging transfers diversity from beta to alpha levels. *Paleobiology*, **35**:94-118.
- Tomašových A., Kidwell S.M. 2009b. Preservation of spatial and environmental gradients by death assemblages. *Paleobiology*, **35**:119-145.
- Tomašových A., Kidwell S.M., Barber R.F., Kaufman D.S. 2014. Long-term accumulation of carbonate shells reflects a 100-fold drop in loss rate. *Geology*, **42**:819-822.
- Tomašových A., Kidwell S.M., Barber, R.F. 2016. *Inferring skeletal production from time-averaged assemblages: skeletal loss pulls the timing of production pulses towards the modern period*. *Paleobiology*, **42**:54-76.
- Valentine J.W., Jablonski D., Kidwell S.M., Roy K. 2006. Assessing the fidelity of the fossil record by using marine bivalves. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **103**:6599-6604.
- Walker K.R. & Bambach R.K. 1971. The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time-averaged communities. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **3**:783-784.
- Walker S.E. 1994. Biological remanence: gastropod fos-

-
- sils used by the living terrestrial hermit crab, *Coenobita clypeatus*, on Bermuda. *Palaios*, **9**:403-412.
- Wehmiller J.F., York L.L., Bart M.L. 1995. Amino acid racemization geochronology of reworked Quaternary mollusks on U.S. Atlantic coast beaches: implications for chronostratigraphy, taphonomy, and coastal sediment transport. *Mar. Geol.*, **124**:303-337.
- Weschenfelder J., Baitelli R., Corrêa I.C.S., Bortolin E.C., Santos, C.B. 2014. Quaternary incised valleys in Southern Brazil coastal zone. *J. South Am. Earth Sci.*, **55**:83-93.
- Zecchin M., Catuneanu O. 2013. High-resolution sequence stratigraphy of clastic shelves I: Units and bounding surfaces. *Mar. pet. geol.*, **39**:1-25.
-

Resumo: A Tafonomia é uma área da Paleontologia que estuda como a informação biológica é alterada na rota teórica vivo-morto-fóssil. Esta ciência tem se tornado cada vez mais quantitativa e se utilizado de estudos em ambientes modernos para generalizar os efeitos ao registro fóssil. Aqui é apresentada uma extensa revisão sobre o processo tafonômico denominado *time-averaging*, no qual fósseis não contemporâneos são encontrados em uma mesma camada fóssil, com base principalmente em invertebrados marinhos (moluscos). Além dos efeitos ao registro fóssil, são apresentadas as principais variáveis que atuam na formação do registro fóssil em um ambiente marinho de margem passiva.

Palavras-chave: Tafonomia, moluscos marinhos, fósseis, resolução temporal