

# Assinaturas tafonômicas em moluscos recentes e seu significado paleoambiental

## Taphonomic Signatures In Recent Mollusk And Their Environmental Significance

Fernando Erthal<sup>\*1</sup>, Matias do Nascimento Ritter<sup>2</sup>, Carla Bender Kotzian<sup>3</sup>

1 - Depto. Paleont. Estratigrafia, Inst. Geoc., Universidade Federal do Rio Grande do Sul. - fer.erthal@gmail.com

2 - Progr. Pós-Grad. Geoc., Inst. Geoc., Univ. Fed. Rio Grande do Sul. - mnritter@gmail.com

3 - Progr. Pós-Grad. em Biodiversidade Animal, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Univ. Fed. Santa Maria. - modri\_zralok@hotmail.com

**ABSTRACT:** The processes of alteration of biological information acting during the incorporation of dead remains to the fossil record can be determined from the damage type present. Such features, called taphonomic signatures, are directly related to environmental factors operating right after death and during the residence time of bioclasts in the sediment, prior to final fossilization. Therefore, it is possible to predict environmental conditions from the identification of the taphonomic pattern present in preservable remains. The purpose of this text is to explore the key types of damage found in molluscan remains (shells) according to their environmental origin. Moreover, we shall explain how does work the sedimentary interval where taphonomic signatures originate, with insights into bioturbation and geochemical aspects present at this alteration zone. More emphasis is given to studies conducted using marine mollusks, for they are abundant in the literature. We will also demonstrate how taphonomic signatures in mollusks are useful for understanding paleoenvironments.

### Manuscrito:

Recebido: 19/08/2015

Corrigido: 16/03/2016

Aceito: 02/05/2016

**Citation:** Erthal F., Ritter M.N., Kotzian C.B., 2016. Assinaturas tafonômicas em moluscos recentes e seu significado paleoambiental. *Terræ Didática*, **13**(1):4-29. <<http://www.ige.unicamp.br/terraedidatica/>>.

**Keywords:** Actualistic taphonomy, marine mollusks, fossil record.

## Introdução

Cada vez mais a ecologia e a biologia se utilizam de fósseis como fonte de dados para aumentar a escala temporal do comportamento de espécies, comunidades e ecossistemas (Flessa & Kowalewski 1994, Kidwell & Flessa 1996, Kidwell & Holland 2002, Kidwell 2013). De forma equivalente, acumulações atuais de restos biológicos são utilizadas como fonte de informação para reconhecer os processos de destruição de informação, e assim determinar as alterações de informação incorporadas no registro fóssil (Allison & Briggs 1991, Allison & Botjer 2011). Sabe-se, por exemplo, que o dano tafonômico em moluscos e braquiópodes de acumulações marinhas superficiais não responde de maneira linear à variação dos principais aspectos sedimentares (granulometria e composição do sedimento) e oceanográficos (salinidade, temperatura, correntes, etc.; Best & Kidwell 2000a, Parsons-Hubbard 2005, Tomasóvych e Zuschin 2009, Parsons-Hubbard et al. 2011).

Tafonomia é o estudo de o quanto a fossilização afeta a quantidade e qualidade da informação biológica presente nos restos bioclásticos. Um dos seus grandes objetivos é quantificar a influência do ambiente sobre o grau de destruição dos respectivos restos fósseis. As informações ambientais que são obtidas com base no contexto geológico (sedimentar) podem ser bastante reveladoras; contudo, a quantificação mais aproximada possível da relação entre o ambiente e a tafonomia só pode ser realizada com o estudo de restos biológicos em acumulações modernas. Por isso inclusive, a tafonomia é um dos principais aspectos quantitativos da paleontologia e, portanto, tem valor fundamental em análises paleoecológicas (Fürsich & Oschmann 1993, Kowalewski & Flessa 1994, Kidwell 2015).

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

Labarbera 2004). 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, Erthal 2012, Erthal et al. 2011, 2015, Kidwell & Tomasóvych 2013).

Enviesamento tafonômico (*taphonomic bias*) é qualquer processo que leva a uma diferença não aleatória entre uma condição mensurada em uma comunidade de organismos vivos e a mesma condição, se fosse medida em uma associação morta (potencial comunidade fóssil) derivada desta comunidade (Parsons & Brett 1991, Rothfus 2004, Moore & Norman 2009). Os principais processos envolvidos na rota de alteração tafonômica (Fig. 1), que alteram (muitas vezes seletivamente) a informação biológica contida em remanescentes biológicos, condicionam 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, assim como uma grande variedade de processos age destruindo ou modificando cada um dos restos biológicos após a morte, durante a incorporação no sedimento (Aller 1982, Aller & Yingst 1985, Cai et al. 2006, Konhauser e Gingras 2007; Fig. 2). Porém, é possível resgatar informações das

últimas se soubermos associar os danos causados aos ambientes ou processos que os promoveram. Este é o objetivo básico dos estudos tafonômicos em ambientes atuais. Naturalmente, melhores resultados são obtidos quando os trabalhos são conduzidos utilizando organismos que deixem restos refratários, e para moluscos marinhos de modo geral, os resultados são aparentemente bons: pelo menos 74% dos gêneros de bivalves viventes estão representados no registro fóssil (Behrensmeier et al. 2000, Kidwell 2001, Kowalewski et al. 2003, Valentine et al. 2006).

Não obstante, o poder explicativo e a qualidade de vários tipos de dados paleobiológicos têm sido mais bem compreendidos com a intensificação de pesquisas que integram informações do registro fóssil com estudos em ambientes modernos (Cummins et al. 1986, Fürsich & Flessa 1987, Powell et al. 1992, Flessa et al. 1993, Fürsich & Oschmann 1993, Best 2008, Rodrigues et al. 2008, Tomašóvych e Zuschin 2009, Parsons-Hubbard et al. 2011, Powell et al. 2011a, 2011b, 2011c). Recentemente, o número de trabalhos tafonômicos atualísticos aumentou consideravelmente, por exemplo, com iniciativas como o SSETI (*Shelf and Slope Experimental Taphonomy Initiative*) (veja Parsons-Hubbard et al. 2011 e suas referências). A tafonomia de moluscos em plataformas carbonáticas tropicais está bem descrita e quantificada (Best & Kidwell 2000a, 2000b, Best et al. 2007, Best 2008), mas ainda pouco é conhecido em ambientes subtropicais, siliciclásticos (e.g. Rodrigues et al. 2008).

Moluscos estuarinos e continentais possuem preservação variável, muitas vezes deixando menos espécies em acumulações fossilizáveis (Cummins 1994, Martello et al. 2006, Erthal et al. 2011, 2015, Yanes 2012, Tietze e De Francesco 2012, Ritter e Erthal 2013, 2016, Ritter et al. 2013, 2014). Porém, em ambientes marinhos rasos subtropicais, como a parte sul da América do Sul, ainda são raros os estudos tafonômicos, com exceção de alguns trabalhos de pesquisadores na Argentina (Aguirre et al. 2011, Archuby et al. 2015).

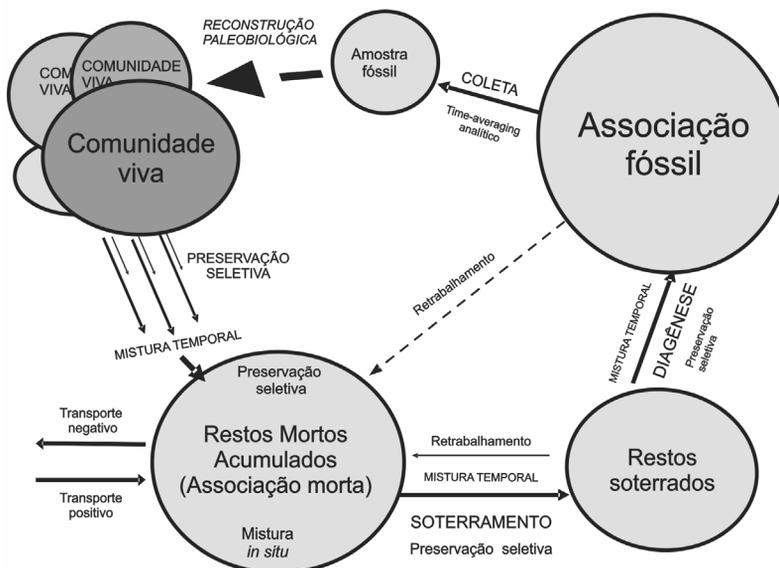


Figura 1. Diagrama mostrando as diferentes fases após a morte dos organismos até sua preservação como fósseis, e os processos que determinam vieses na análise paleobiológica final (modificado de Kidwell & Flessa 1996).

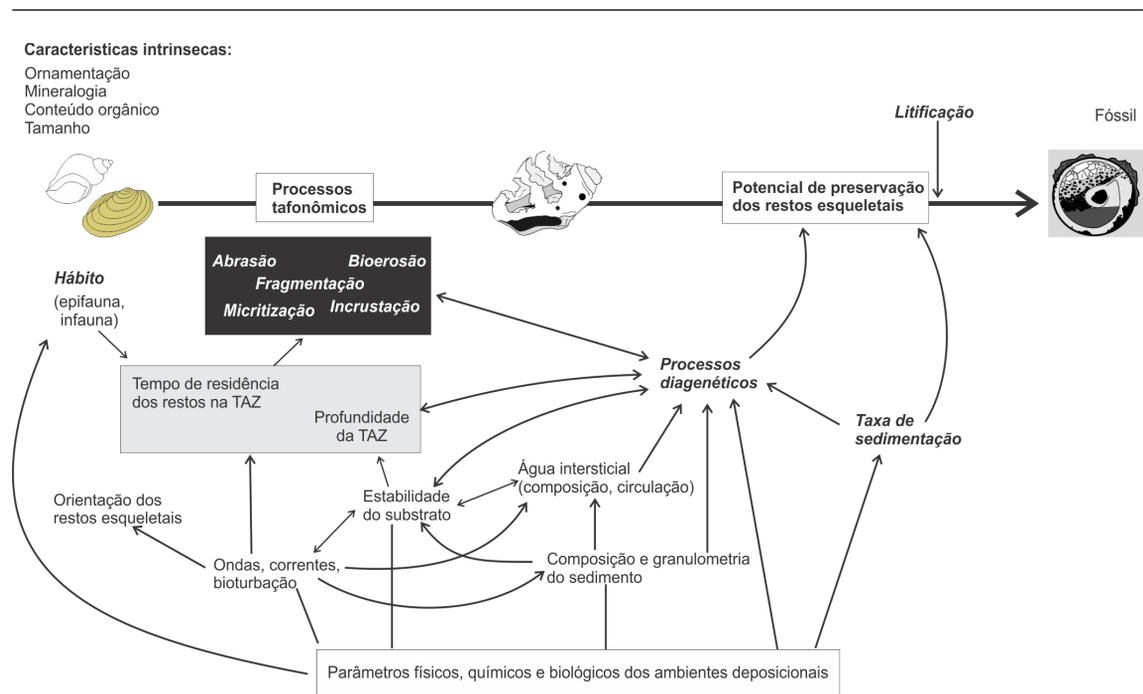


Figura 2. Aspectos que influenciam a alteração dos restos bioclásticos após a morte até a fossilização (adaptado de Stienne, 2010).

No Brasil, a maioria destes estudos concentra-se na costa de São Paulo (Barbour Wood et al. 2006, Rodrigues et al. 2008, Simões et al. 2007, 2009, Krause et al. 2010, Rodrigues & Simões 2010).

## Propósitos dos estudos tafonômicos

O dano tafonômico em moluscos de associações marinhas superficiais não responde de maneira linear à variação dos principais aspectos sedimentares e oceanográficos. Neste aspecto, a Tafonomia Atualística tenta compreender e quantificar de que modo processos que introduzem vieses em associações modernas afetam a informação no registro fóssil. Três fontes de vieses merecem destaque: fidelidade quantitativa ou composicional, destruição tafonômica diferencial e *time-averaging*. Este último foi abordado por Ritter & Erthal (2016).

Um aspecto importante da tafonomia é a mensuração da fidelidade composicional, isto é, determinar a proporção da associação viva (em termos de riqueza, abundância e estrutura) que realmente é preservada no registro fóssil (*sensu* Behrensmeier et al. 2000). Em ambientes marinhos, associações mortas de moluscos possuem, na média, 25% mais espécies do que qualquer censo único da associação viva (Kidwell 2002a). Isso ocorre porque associações mortas acumulam restos biológicos ao longo de gerações, e qualquer amostragem da associação viva vai captar apenas a condição momentânea da

comunidade (Lockwood & Chastant 2006, Valentine et al. 2006). Ainda assim, alguns táxons com conchas menores e estruturas mais reativas podem estar ausentes no registro fóssil (Kidwell 2001, 2002a, 2002b, Cooper et al. 2006, Valentine et al. 2006). Em ambientes fluviais, associações fósseis apresentam baixa similaridade composicional se comparadas com associações locais vivas e mortas (Erthal et al. 2011).

Outro viés tafonômico é a preservação diferencial ou destruição tafonômica diferencial. Alguns táxons podem ser mais bem preservados que outros, como consequência, por exemplo, da espessura das conchas, válido em ambientes fluviais (Erthal et al. 2011, 2015), mas não necessariamente em ambientes marinhos (Behrensmeier et al. 2005). Ainda, organismos da epifauna registram dano tafonômico com mais intensidade que os da infauna (Best & Kidwell 2000b).

Em ambientes estuarinos, conchas carbonáticas (particularmente ostras) podem ter baixo potencial de preservação, mesmo em áreas onde aparentemente existem *shell beds* (Davies et al. 1989a; Ritter & Erthal, 2011, Ritter et al. 2013). Isso acontece porque a grande quantidade aparente de conchas não significa necessariamente boa preservabilidade; pode implicar apenas grandes taxas de aporte de conchas. Além disso, conchas não são recursos estáveis; podem tanto ser continuamente renovadas, quanto ser removidas por perda tafonômica em

geral (Davies et al. 1989a, 1989b, Powell et al. 2006).

No sedimento carbonático o estado de preservação das conchas é pior, o que é causado principalmente pela maior destruição por bioerosão e por maior intensidade de dissolução que no sedimento siliciclástico. Neste, devido à alta turbidez da água, associada às elevadas taxas de sedimentação, os restos esqueléticos são soterrados mais rápida e intensamente, e também há uma menor colonização por organismos epibiontes causadores de bioerosão. Além disso, o enriquecimento em ferro do sedimento siliciclástico favorece um pH maior da água percolante, prevenindo a dissolução, ao contrário das fácies carbonáticas (Best et al. 2007). Os enviesamentos e os tipos de dano que os bioclastos podem sofrer, contudo, são produzidos por uma combinação complexa de condições químicas, físicas e biológicas, em algum grau dependente do ambiente deposicional (Davies et al. 1989a, Allison e Bottjer 2011).

Mudanças biológicas na riqueza taxonômica ou na dominância ecológica também influenciam os vieses tafonômicos, ao alterar a probabilidade de determinados táxons serem preservados, sem correlação direta com o ambiente deposicional (Kosnik et al. 2011). Além disso, é necessário que a caracterização tafonômica seja feita utilizando-se tanto conchas inteiras quanto fragmentos, os identificáveis, além de uma detalhada descrição do ambiente sedimentar (Davies et al. 1989b, Kidwell et al. 2001). Portanto, para predizer o ambiente deposicional baseando-se nas marcas em conchas da praia – no nosso contexto – é bastante adequado conhecer a assinatura de ambientes estudados e então testar a aplicabilidade de novas amostras às predições. Isso já vem sendo feito de maneira mais ou menos sistemática em plataformas continentais, e alguns padrões preditos de fato se concretizam (Parsons-Hubbard 2005).

## Assinaturas tafonômicas

As assinaturas tafonômicas são geralmente utilizadas para fazer correlações entre o ambiente e o perfil de dano tafonômico; por isto, elas terão maior ênfase. A formação de uma associação morta é o primeiro passo para a formação da associação fóssil. Durante esta transição (morto – fóssil), muitos elementos biogênicos são perdidos, e o componente bioclástico restante é sujeito a uma variedade de processos destrutivos e processos de condensação espacial e temporal (*time-averaging*)

(veja Ritter & Erthal 2016). Essa destruição pode ocorrer no sentido estrito, implicando em perda de restos esqueléticos (conchas, por exemplo), ou num sentido mais amplo, que significa perda de algum tipo de informação da associação morta original.

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

Assinaturas tafonômicas são o registro de processos que modificam esqueletos mortos, ou seja, danos causados a conchas, a ossos etc. As principais assinaturas utilizadas estão resumidas na Tabela 1 e serão detalhadas adiante. Por serem facilmente reconhecíveis, as assinaturas são mais facilmente mensuradas em restos de moluscos, por eles serem facilmente preserváveis e coletáveis (Kowalewski e Hofmeister 2003, Behrensmeier et al. 2005).

Os tipos de dano tafonômico podem ser classificados conforme a natureza dos processos extrínsecos que as originam (de acordo com Smith & Nelson 2003; Fig. 3): (i) processos de origem física: fragmentação e abrasão; (ii) processos de origem química: dissolução, precipitação e descoloração e; (iii) processos de origem biológica: bioerosão e incrustação. Entretanto, uma assinatura tafonômica pode ser produzida por processos extremamente distintos (como será discutido).

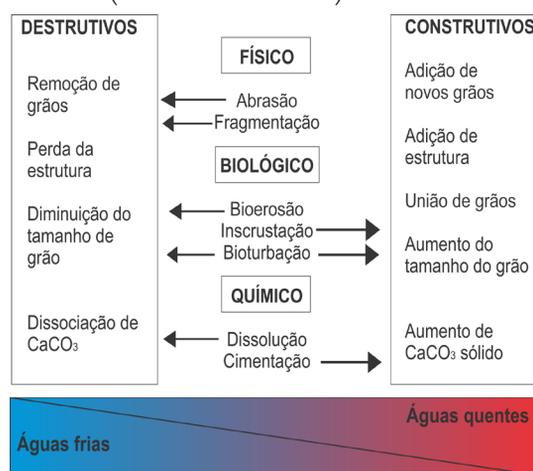


Figura 3. Diagrama generalizado mostrando os processos tafonômicos em ambiente marinho de acordo com a temperatura (adaptado de Smith & Nelson 2003).

Tabela 1. Resumo das principais assinaturas tafonômicas e suas interpretações (adaptado de Parsons & Brett 1991, Kidwell & Bosence 1991, Hannisdal 2004, Parsons-Hubbard 2005, Tomašových e Rothfuss 2005, Best 2008, Rodrigues, 2006; Erthal, 2012; Staff et al. 2002).

Assinatura	Significado provável
Desarticulação	Energia do ambiente, transporte.
Fragmentação	Energia do ambiente, transporte, retrabalhamento, dissolução e predação.
Bioerosão	Os padrões de bioerosão podem indicar ambientes específicos. Traços microendolíticos possuem zoneamento batimétrico previsível
Incrustação	Os organismos incrustantes podem indicar ambientes específicos, bem como limites de variação de temperatura, salinidade, aporte fluvial, taxas de sedimentação.
Brilho	Energia do ambiente, transporte, retrabalhamento
Ornamentação	Energia do ambiente, transporte, dissolução química
Depósito de óxido	Processos químicos na zona tafonomicamente ativa.
Imuração (conchas recobertas por lama ou micrita)	Precipitação, tempo de exposição na interface sedimento-água.
Cor	Processos químicos e tempo de permanência na TAZ; estado redox do sedimento na SWI ou na TAZ.
Cor oxidada	Podem indicar ambiente sedimentar oxidante ou exposição subaérea prolongada.
Cor reduzida	Podem indicar ambiente sedimentar redutor ou fundos anóxicos.
Corrasão	Processos químicos e tempo de permanência na TAZ. Dissolução na SWI ou na TAZ. O grau de corrasão pode indicar a frequência de ciclos de soterramento e reexposição.

A presença e o grau das assinaturas tafonômicas demanda quantificação. Alguns tipos de dano tafonômico podem ser de natureza binomial (ausente e presente), como a assinatura fragmentação, e nesse caso à condição de dano atribui-se o valor 0 (zero) quando ausente e 1 quando presente. No caso de assinaturas com diferentes estados de dano, pode ser atribuído um valor inteiro crescente para cada estado de dano. Por exemplo, 0 representa a condição natural (i.e., sem dano), 1 representa a condição de menor dano, 2 representa a condição de dano maior que 1 (não necessariamente o dobro) e assim por diante. Por segurança, já que pode ser difícil atribuir valores numéricos hierarquicamente, todas as assinaturas tafonômicas devem ser contadas como 0 (zero) quando ausente, e 1 quando presente. Outro aspecto importante desconsiderado na literatura (e.g. Kidwell et al. 2001, Powell et al. 2008) é a atribuição do valor 0 (zero) à condição natural (ausência de dano tafonômico) (Davies et al. 1989b, Best & Kidwell 2000a, 2000b, Parsons-Hubbard 2005, Best 2008).

## Processos de origem biológica

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

## Bioerosão

A bioerosão é um processo biológico de complexas interações biogeoquímicas capaz de modificar significativamente os bioclastos e superfícies carbonáticas rochosas. É um agente tafonômico importante na maioria dos ambientes marinhos, e, por deixar traços fósseis (icnofósseis) bastante característicos, tem aplicações importantes na

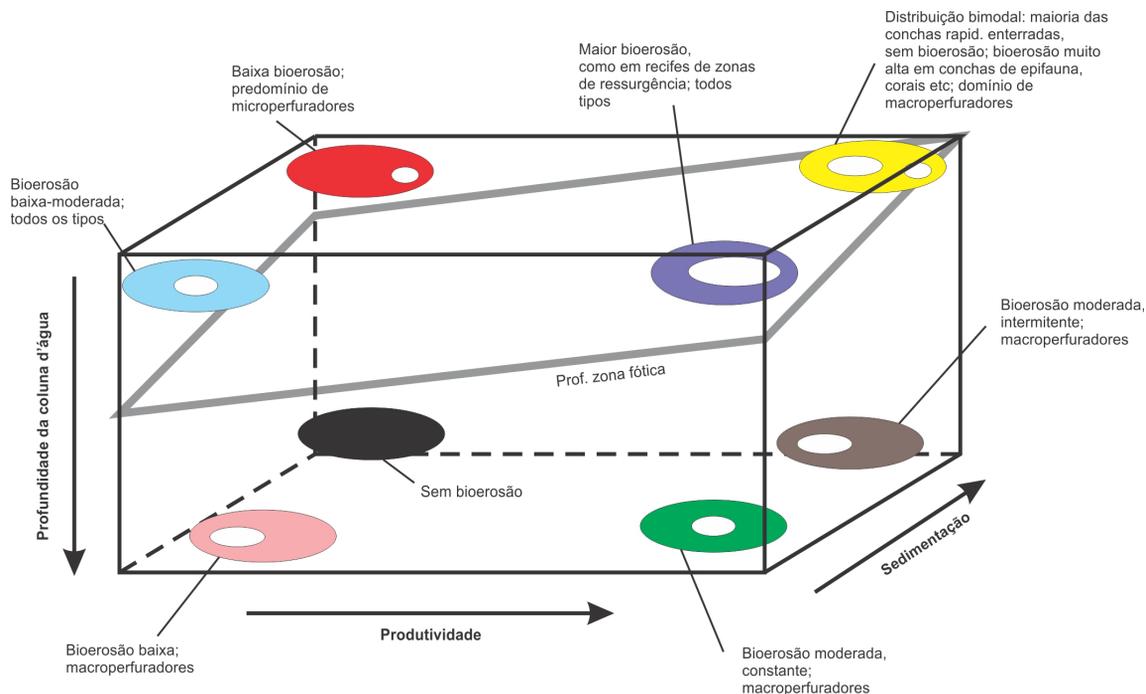


Figura 4. Principais controles ambientais sobre a bioerosão. Taxas de bioerosão aumentam com a produtividade e diminuem com a sedimentação e profundidade (adaptado de Edinger 2003).

paleoecologia. Os causadores de bioerosão (“bioerodidores”, tradução livre de *bioeroders*) podem ser algas, fungos, esponjas (principalmente *Clio-na*), bivalves, poliquetos, foronídeos, briozoários ctenostomados, gastrópodes e cirripédios (Young & Nelson 1988, Edinger 2003, Taylor & Wilson 2003) (Fig. 5).

A intensidade e o tipo de bioerosão deixada em restos fósseis podem gerar informação sobre taxas de soterramento, ambientes deposicionais, paleoprodutividade, e profundidade da zona fótica. Os traços deixados por organismos biocorrosivos podem ser específicos da espécie causadora e/ou do ambiente onde ocorre, sendo, portanto, uma ferramenta bastante útil para determinação paleoambiental (Taylor & Wilson 2003, Santos & Mayoral 2008). Além disto, a bioerosão facilita a dissolução por aumentar a área disponível à ação do último, e por favorecer a degradação da matriz orgânica, principalmente em águas temperadas (Young & Nelson 1985, Smith & Nelson 2003).

As taxas de bioerosão são controladas por quatro fatores que podem ser inferidos direta ou indiretamente: (i) produtividade biológica primária (planctônica), (ii) taxa de soterramento (taxa de sedimentação), (iii) profundidade da coluna d’água (que está relacionada à amplitude da zona fótica), e (iv) a densidade/arquitetura do substrato, sendo que

este último fator também é um dos controladores da taxa de dissolução química, isto é, abiótica, que conchas sofrem em meio marinho (Edinger 2003, Lecinsky et al. 2002; Fig. 4).

A permanência dos substratos bioerodidos na superfície do sedimento acima da interface sedimento-água interfere na intensidade da bioerosão, mas é difícil determinar qualquer linearidade da influência da exposição subaquosa na bioerosão. A bioerosão ocorre com maior intensidade onde há pouco input de bioclastos carbonáticos, além de facilitar a dissolução, por aumentar a razão área/peso disponível, e por favorecer a degradação de matéria orgânica (Young & Nelson 1985). Obviamente, o retrabalhamento de substratos ora enterrados pode iniciar novos ciclos de bioerosão, e o soterramento oblitera os bioerodidores (Edinger 2003, Lecinsky et al. 2002).

Segundo Edinger (2003), há três tipos principais de organismos bioerodidores: microporifuradores e macroporifuradores internos (ambos constituídos por organismos endobiontes, ou seja, que produzem uma habitação interna no substrato atacado) e raspadores ou arranhadores externos. Microporifuradores são principalmente cianobactérias, algas endolíticas filamentosas ou fungos. Macroporifuradores não se alimentam de seus substratos hospedeiros, mas escavam habitações dentro

deles, utilizados para proteção contra predadores. Bivalves, gastrópodes, quitons, cracas, briozoários e vários vermes constituem os organismos macroperfuradores.

Os macroperfuradores possuem um amplo espectro de materiais carbonáticos (incluindo não apenas conchas, mas rochas em geral) que podem ser biocorroídas quimicamente. Bivalves, poliquetos e outros organismos corrosivos podem ter ação principal em regiões temperadas, assim como podem ser comuns em uma variedade de ambientes marinhos, salobros e de água doce. Raspadores externos se alimentam de algas nas camadas superficiais de moluscos, corais e rochas sedimentares, e sua atividade está, portanto, limitada necessariamente à zona fótica (Edinger 2003, Lecinsky et al. 2002) (Fig. 4).

A maioria dos macroperfuradores é filtradora heterotrófica (suspensívora): cresce mais rápido e conseqüentemente bioerode mais material em águas com maior produtividade primária. Também por estas razões, o crescimento de algas endolíticas microperfuradoras sobre as quais bioerodidores externos raspam também é estimulado por nutrientes. Ou seja, todos os tipos de bioerosão são dependentes da produtividade primária marinha.

A bioerosão, e secundariamente a dissolução, podem ser fatores importantes na destruição de conchas no meio marinho moderno. Em alguns ambientes intermarés e sublitorais, organismos

microperfuradores podem ser os agentes primários de destruição de conchas. Nesses casos, a importância da bioerosão aumenta com a produtividade (relacionada com a concentração de clorofila, por exemplo), e diminui com a taxa de sedimentação (Fürsich & Flessa 1987, Cutler & Flessa 1995, Lecinsky et al. 2002, Zuschin et al. 2003). Este processo também pode ser responsável por destruição seletiva de informação de organismos aragoníticos em águas temperadas, o que constitui um enviesamento significativo (Young & Nelson 1985).

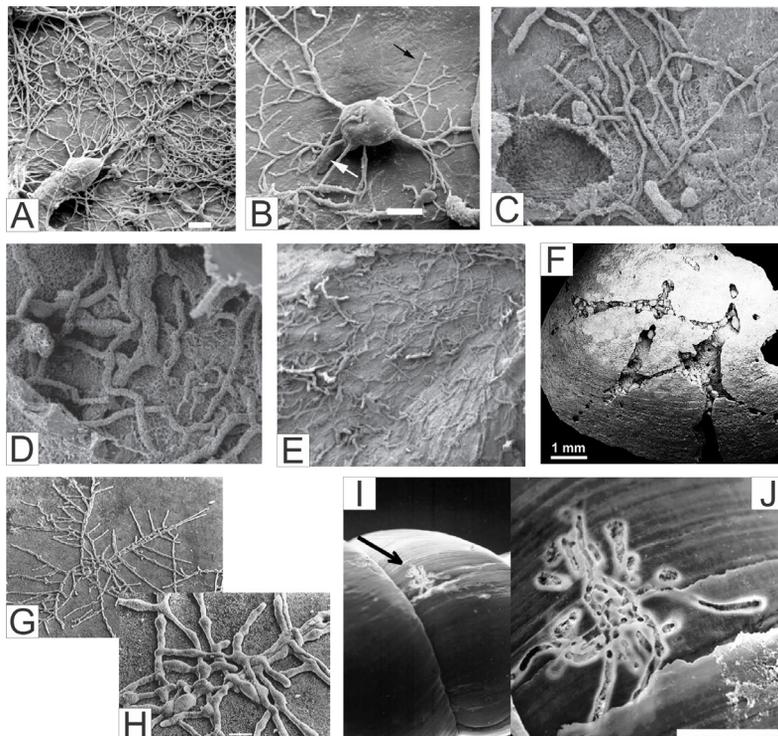
A presença de camadas de conchas, e de um registro fóssil, requer que as conchas (quando fossilizadas) tenham sofrido erosão muito baixa. Embora não existam quantificações das taxas de destruição de conchas por bioerosão, a perda de material conchífero deve ser considerável em todos os ambientes. Embora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

## Incrustação

Incrustação é o resultado do estabelecimento de um organismo (epibionte) sobre outro organismo (hospedeiro), sendo um fenômeno comum já que os organismos incrustantes no meio marinho tam-

Figura 5. Exemplos de bioerosão.

A) Densa rede de microbioerosões produzidas por fungos em fragmento de concha de bivalve; escala = 0,01 mm. B) Hifas exploratórias de fungos, em detalhe da concha da figura anterior; escala = 0,01 mm. C-E) Traços microendolíticos (moldes em resina) produzidos pelo fungo *Orthogonum lineare* (escala = 0,4 mm, 0,2 mm e 1 mm respectivamente). F) Bioerosão causada pela esponja *Cliona* sp. (*Entobia* isp.). G) Bactéria microendolítica (*Ropalia catenata*). H) Detalhe de G. I) Túneis produzidos por bactéria microendolítica *Hyella reptans* (escala = 1 mm). Adaptado de Golubic et al. 2005, Radtke & Golubic 2005, Pantazidou et al. 2006, Hauser et al. 2008, Hannon e Meyer 2014.



bém são produtores de carbonato (Smith & Nelson 2003). Conchas de moluscos e braquiópodes são os exemplos mais próximos de hospedeiros suscetíveis à incrustação. A maioria das espécies incrustantes é representada por epibiontes suspensívoros ou filtradores, como foraminíferos, briozoários, cracas, moluscos sésseis e vermes (Lecinsky et al. 2002, Taylor & Wilson 2003) (Fig. 6). A incrustação é uma importante fonte de informação paleoecológica que geralmente não é observada em associações fósseis (e.g. interações interespecíficas, abundância, diversidade, estratégias de recrutamento e sucessão ecológica). Algumas algas coralíneas incrustantes podem reduzir a incidência de bioerosão (revisão em Smith & Nelson 2003).

Em comunidades modernas, até 85% da área coberta originalmente pode ser perdida, assim como até 60% da riqueza de espécies. Um aspecto ecológico importante disso é que formas sucessoras posteriores podem apagar o registro de colonizadores prévios. Por outro lado, espécies incrustantes primárias tendem a ter esqueletos mineralizados e espécies secundárias não, tornando-se um viés no registro fóssil em direção ao primeiro grupo (Taylor & Wilson 2003). Contudo, conchas de associações mortas locais podem apresentar incrustações de vermes serpulídeos e de briozoários, que possuem bom potencial de preservação. Em ambientes reci-

fais proximais (no Mar de Java, por exemplo), a intensidade e o tipo de incrustação correlacionam-se muito com a produtividade. O biovolume dos incrustantes é maior que em recifes mesotróficos, e a bioerosão tende a ser maior também. Esse fato sugere que a intensidade de bioerosão e incrustação em conchas pode servir como um indicador relativo de produtividade no registro fóssil (Lecinsky 1993; Lecinsky et al. 2002).

## Processos de origem física

### Fragmentação

Um fragmento é uma porção de um resto esquelético que possuiu menos de 90% do seu tamanho e formato originais (Zuschin et al. 2003). Fragmentos de conchas podem permanecer mais tempo expostos aos processos tafonômicos, por isso possuem sensibilidade às assinaturas tafonômicas de modo diferente a de bioclastos inteiros (Davies et al. 1989a). Embora um fragmento seja de fácil identificação, a origem da fragmentação é de difícil interpretação, pois pode ser o resultado de processos ecológicos ou tafonômicos, ou mesmo de uma combinação diversa de processos (Fig. 7). Além disso, características relativas à natureza do material biogênico (i.e. intrínsecas), como o tipo

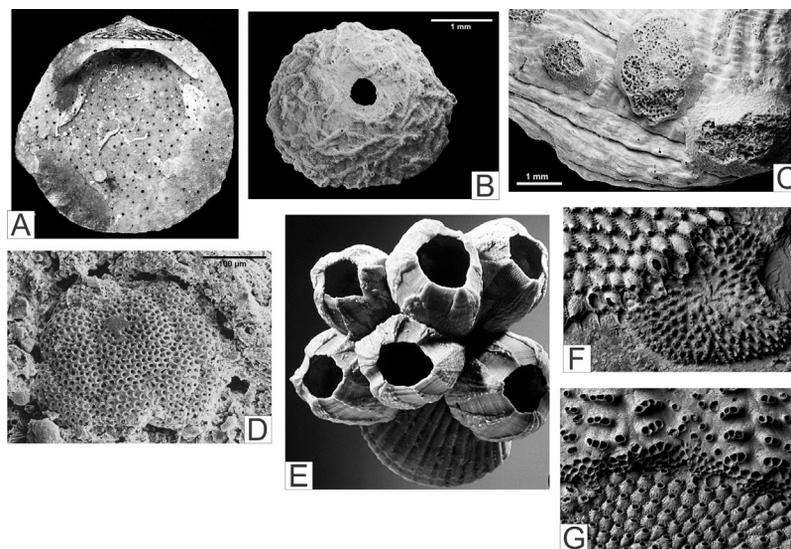


Figura 6. Exemplos de incrustação. A) Interior de um bivalve (*Glycymeris*) incrustado por serpulídeos, briozoários, e bioerodido por esponja (*Cliona* sp.). Foraminíferos: B) *Rosalina* spp. C) *Cornuspiramia antillarum*. D) *Homotrema rubrum*. E) Cracas (*Megabalanus* sp.) incrustadas em uma concha de bivalve. Incrustação por briozoários: F) *Escharoides* sp. sobrecrecendo *Liripora* sp. (aumento de 13x), G) *Desmediaperoecia* sp. sobrecrecendo briozoário quilóstomo (aumento de 18x). Adaptado de Taylor e Wilson (2002; 2003) e Hauser et al. 2008.

de estrutura microcristalina, arranjo arquitetural e conteúdo orgânico da concha em moluscos influenciam fortemente a resistência do resto esquelético à fragmentação (Harper 2000, Smith & Nelson 2003).

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

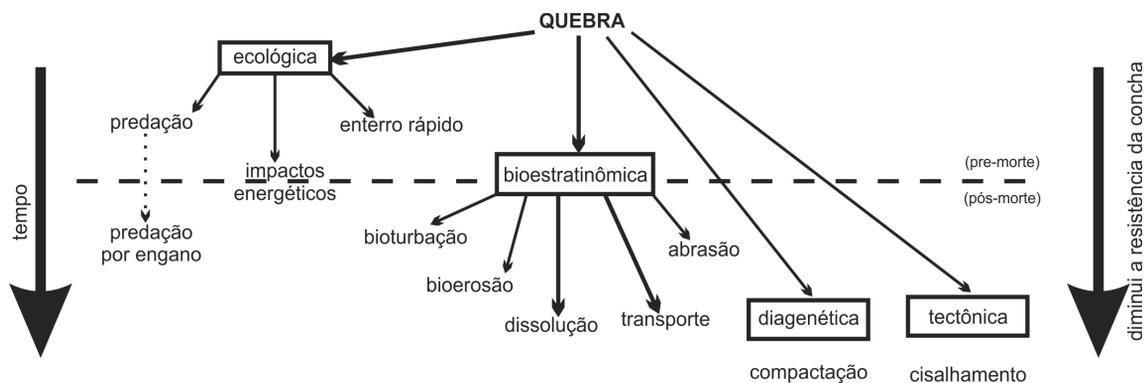


Figura 7. Esquema generalizado dos fatores que influenciam a fragmentação de conchas em meio marinho (modificado de Zuschin et al. 2003).

Kowalewski et al. 1995, Best & Kidwell 2000a).

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

Após a morte e consecutiva deposição de restos esqueléticos no sedimento, eles podem ser apenas enfraquecidos, principalmente por dissolução (em especial em sedimentos fluviais e lagunares; Ritter et al. 2013, Erthal et al. 2015), mas também por abrasão e bioerosão. Tais processos também podem efetivamente fragmentar o material esquelético. A fragmentação geralmente é mais intensa quando esses agentes atuam em conjunto, embora seja difícil mensurar separadamente os efeitos da abrasão mecânica, perfuração e corrosão, tanto em associações fósseis quanto recentes (Kidwell et al. 2001, Zuschin et al. 2003, Kotzian & Simões 2006).

Os fatores ecológicos de fragmentação incluem predação por durófagos, raspagem por organismos pastadores, perfuração etc. A maioria dos vestígios de predação permite identificar o organismo ou grupo de organismos que os originaram, fato este que também tem amplo valor paleoecológico. Por exemplo, a perfuração predatória em bivalves, produzida por gastrópodes muricídeos é diferente daquela produzida por gastrópodes naticídeos. Além disto, há um padrão de variação ambiental na predação: em ambientes marinhos, conchas comumente apresentam predação (com conseqüente predação), enquanto que em ambientes de água doce isso é praticamente irrelevante (Zuschin et

al. 2003, Erthal et al. 2015).

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

### Abrasão

Conchas de moluscos são constituídas por carbonato de cálcio e por uma rede proteica que mantém os cristais inorgânicos coesos, ao mesmo tempo em que confere certa elasticidade. Após a morte, as conchas perdem esta malha orgânica (por decomposição microbiana, por exemplo) deixando os cristais carbonáticos soltos e diminuindo a resistência das conchas à fragmentação (Taylor 1973, Glover & Kidwell 1993, Zuschin et al. 2003). A combinação de dissolução com alta energia ambiental acelera o processo de perda dos cristais, e a primeira evidência tafonômica deste fenômeno recebe, genericamente, o nome de abrasão. Em ambientes fluviais, lóticos, a abrasão pode ser relacionada ao atrito da água (subsaturada em carbonato de cálcio) (Newell et al. 2007; Fig. 8).

Em moluscos marinhos tropicais, de plataformas carbonáticas, a abrasão tende a ser maior à medida que se passa de áreas mais restritas (como

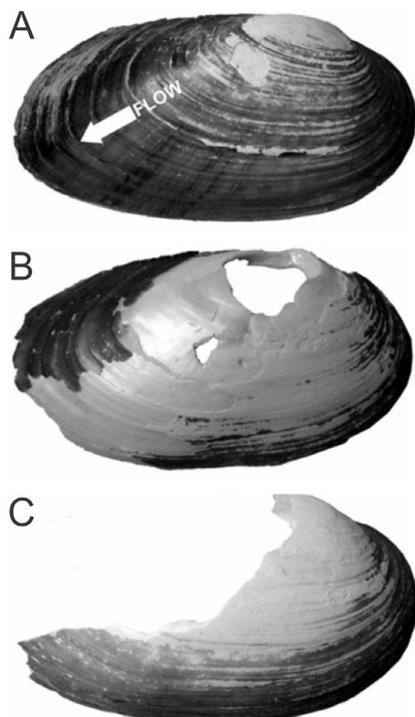


Figura 8. Exemplo de abrasão em molusco fluvial. A) Abrasão da região do umbo. B) Perfuração da região do umbo. C) Alargamento da perfuração e consequente fragmentação da concha (adaptado de Newell et al., 2007).

lagunas) para áreas mais abertas e/ou mais rasas (Parsons-Hubbard 2005). A intensidade de abrasão correlaciona-se inversamente com a taxa de sedimentação (Powell et al. 1992, Smith & Nelson 2003). Em atóis, recifes e lagunas, a abrasão parece independe de características intrínsecas, como espessura da concha, e também é um bom indicador da intensidade de ondas e correntes (Hauser et al. 2008). Embora seja difícil atribuir um grau de durabilidade de acordo com o táxon ou tamanho do bioclasto, Smith & Nelson (2003) classificam bivalves com concha mais espessas (por exemplo) como mais duráveis frente à abrasão, e corais delicados e equinóides como mais frágeis e menos duráveis.

À medida que os fragmentos dos restos esqueléticos se tornam cada vez menores estes passam a se comportar como partículas sedimentares, tornando-se suscetíveis ao atrito com o sedimento, produzindo margens arredondadas. Ou seja, a abrasão de fragmentos, e consequente arredondamento, é um bom indicativo de energia ambiental, assim como é mais frequente em sedimento mais grosseiro (Smith & Nelson 2003). Conchas mais ornamentadas (com espinhos, costelas, varizes) perdem sua ornamentação devido à abrasão (Smith & Nelson 2003, Powell et al. 2011b). Dessa forma,

o grau de abrasão pode ser medido em termos de perda de ornamentação e também do lustre (brilho) original. De acordo com Aguirre & Farinatti (1999), a abrasão pode ser um bom indicativo do tempo que o bioclasto (conchas) permanece na zona de arrebatção (i.e. área com maior agitação da água e do sedimento).

## Processos de origem química

### Dissolução

O desequilíbrio químico entre o carbonato de cálcio na água do mar e no esqueleto dos organismos marinhos resulta na dissolução do material bioclástico. De forma geral, a dissolução é mais intensa próximo à interface sedimento-água, onde a água percolante (*porewater*) está insaturada em  $\text{CaCO}_3$  (Fig. 9). A desagregação gradual do arranjo cristalino após a perda da matriz orgânica produz um aspecto superficial gredoso, e é chamada maceração. A este processo Alexanderson (1979) atribui importância fundamental na destruição de restos bioclásticos. Além da textura gredosa, vários aspectos visuais como afinamento de margem e pontuações/crateras/furos refletem destruição por dissolução (e.g. Kotzian & Simões 2006, Ritter et al. 2013, Erthal et al. 2015).

O grau de insaturação da água e a espessura da zona insaturada podem ser determinados pela taxa relativa de redução química do ânion sulfato (que aumenta a alcalinidade) e por processos de transporte, como difusão molecular e retrabalhamento biogênico (bioturbação, Fig. 10), que funcionam diminuindo a alcalinidade (Aller 1982, Cai et al. 2006, Best et al. 2007). No meio marinho, as taxas de dissolução variam enormemente, podendo ultrapassar a taxa de produção de carbonato bioclástico (Aller 1982, Powell et al. 1992; Davies et al. 1989a). Para a zona tafonomicamente ativa – TAZ – em regiões de clima temperado, Davies et al. (1989a) estimam uma capacidade de dissolução da ordem de  $1000 \text{ g CaCO}_3/\text{m}^2/\text{ano}$ , quase o dobro da taxa de produção, em sedimentos clásticos tropicais. Contudo, a taxa de destruição dos restos bioclásticos decresce significativamente com a profundidade de soterramento (Cummins et al. 1986).

Fatores relativos à composição química da água do mar e do sedimento de fundo (i.e. substâncias dissolvidas) influenciam a dissolução em conchas carbonáticas, assim como baixo pH e/ou concentração de carbonato de cálcio. A temperatura e a

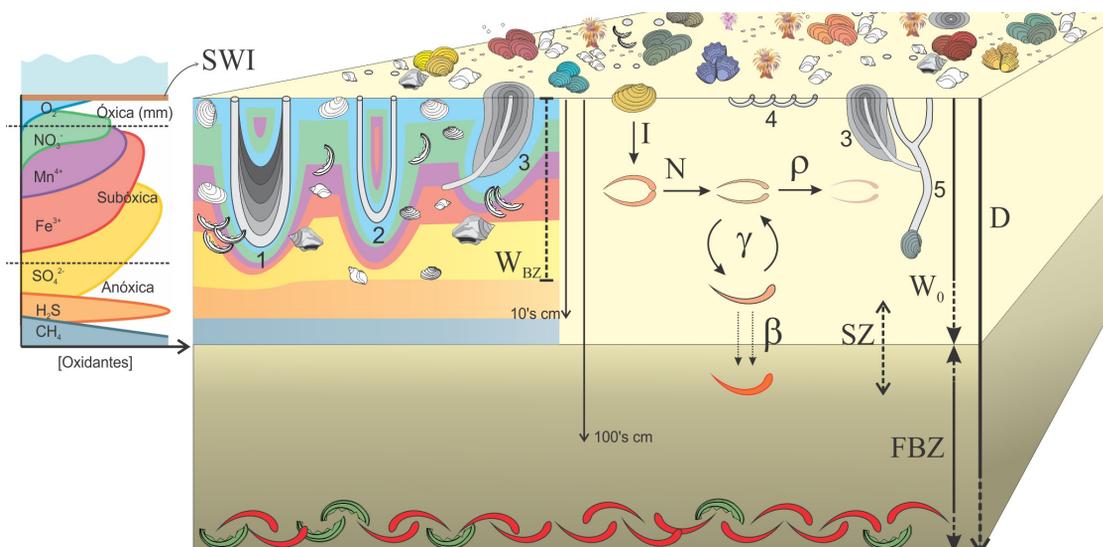


Figura 9. Resumo generalizado da zona tafonomicamente ativa em ambiente deposicional marinho raso siliciclástico (adaptado de Cherns et al. 2011, Ritter e Erthal 2011, Knaust 2013, Tomasóvych et al. 2014). Diversas variáveis podem ser inferidas como  $I$  = Input bioclástico (produtividade),  $N$  = Número de bioclastos disponíveis sob a ação da TAZ,  $\rho$  = taxa de destruição tafonômica,  $\gamma$  = taxa de retrabalhamento,  $\beta$  = taxa de soterramento final,  $W_{BZ}$  = espessura da camada bioturbada,  $W_0$  = espessura da TAZ,  $D$  = Profundidade. SZ = Zona de sequestro (ainda pode haver retrabalhamento). FBZ = profundidade de soterramento final. SWI = Interface sedimento-água.

salinidade também podem modular a solubilidade do material carbonático (Alexanderson 1979, Aller 1982). Além disso, fatores relativos à natureza dos bioclastos (fatores intrínsecos) podem retardar ou impedir a perda de concha por dissolução. O arranjo microarquitetural, a constituição mineral (aragonita, calcita ou ambas), a quantidade de matriz orgânica e a relação superfície/volume exposto são aspectos que regulam a intensidade e a taxa de dissolução em conchas de moluscos (Taylor 1973, Crenshaw 1980, Glover & Kidwell 1993, Kidwell & Brenchley 1996, Harper 2000).

Em regiões temperadas, a dissolução pode não ser muito comum na interface sedimento água, embora ocorra (Cutler & Flessa, 1995). Já em ambientes tropicais com sedimento siliciclástico de origem máfica, a preservação parece ser maior (em termos de dissolução de conchas calcárias) do que nas áreas carbonáticas adjacentes. Uma consequência dessa preservação diferencial é um maior *time-averaging* em sedimentos siliciclásticos tropicais (Kidwell et al. 2005, Best et al. 2007).

Apenas após a dissolução da matriz orgânica por ação microbiana, a dissolução dos cristais carbonáticos se torna significativa. Como a organização da matriz orgânica produz padrões diferentes de dissolução em conchas, há um potencial para a introdução de vieses conforme grupos ecológicos e linhagens evolutivas de moluscos, pois esses diferem na microestrutura de suas conchas (Flessa

& Brown 1983, Glover & Kidwell, 1993, Harper 2000). A matriz orgânica pode ser consumida por atividade microbiana, o que afrouxa os cristais deixando-os mais suscetíveis ao ataque solvente da água. Mesmo quando a água superficial é supersaturada em carbonato de cálcio, a respiração microbiana da matéria orgânica aumenta os níveis de  $CO_2$ , acidificando a água de poro suficientemente para iniciar a dissolução de fases carbonáticas menos estáveis, como calcita magnesiana e aragonita (Smith & Nelson 2003).

A solubilidade das conchas não é determinada exclusivamente pelo mineral constituinte. Condições ambientais são também importantes para determinar a ordem de perda de peso da concha. Em modelos experimentais, as taxas de dissolução verificadas são extremamente baixas se forem considerados índices reais de destruição de conchas na interface sedimento-água. Adicionalmente, a ordem de perda de peso não varia de maneira linear, e isso pode ser devido ao fato de o conteúdo orgânico influenciar a proliferação de micróbios, que por sua vez podem favorecer a dissolução (Cummins et al. 1986, Glover & Kidwell 1993, Harper 2000).

A propensão à dissolução também pode variar de acordo com a morfologia da concha. A área interna à linha palial, que durante a vida do molusco está em contato permanentemente com o tecido do manto, pode sofrer dissolução em vida, já que em situações anaeróbicas o bivalve pode produzir

ácidos que acabam por dissolver parte da concha. Essa situação pode ocorrer, por exemplo, em bivalves em ambiente de meso-macromaré, expostos constantemente ao ar (Crenshaw 1980).

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

### Precipitação/imuração

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

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

### Alteração de cor

O processo de perda da cor natural da concha, com ou sem posterior aquisição de uma cor secundária, é genericamente chamado de descoloração (Best 2008). Entretanto, a perda da cor natural pode ser um evento diferente e independente da alteração secundária de cor. A perda da cor natural pode ocorrer devido aos mesmos processos que causam dissolução/abrasão, mas a produção de cores secundárias num bioclasto está associada essencialmente

à precipitação química de óxidos e hidróxidos ricos em ferro (produzindo cores avermelhadas), sulfeto de ferro (produzindo cores cinza e preta) e filmes de minerais aluminossilicatos (produzindo uma grande variedade de cores; Lecinsky et al. 2002, Best 2008, Powell et al. 2011a). Certas cores (como a marrom) possuem origem duvidosa, possivelmente relacionada à deposição de biofilmes carbonáticos (Aller 1982), ou presença de matéria orgânica vegetal (Best 2008). A cor verde é comumente associada a algas (Parsons-Hubbard 2005, Best 2008).

As camadas superficiais do sedimento marinho apresentam um zoneamento químico razoavelmente fixo, com um balanço delicado gerido pela difusão de  $\text{O}_2$ , consumo de matéria orgânica e produção de metano, redução de sulfatos e nitratos, além dos gradientes de cátions metálicos, principalmente ferro e manganês (Aller & Yingst 1985, Canfield et al. 1993a, Kristensen 2000; Fig. 10). Portanto, a precipitação de frações metálicas/inorgânicas (produzindo cores secundárias) pode indicar a permanência dos bioclastos em camadas bem específicas do sedimento marinho superficial. Este zoneamento geoquímico a partir da aquisição de cores secundárias em bioclastos ainda precisa ser melhor entendido também em ambiente fluvial.

### Bioturbação

À medida que os organismos de infauna (equinodermos, crustáceos, moluscos e vermes em geral) se movimentam e/ou se alimentam, produzem tubos que transportam fluidos e sedimento (Aller 1980, Konhauser 2007, Konhauser e Gingras 2007, Buatois e Mangano 2011). O rearranjo do sedimento superficial por esse movimento é chamado de bioturbação (Knaust e Bromley 2012). Este processo inicial é ubíquo no sedimento marinho, predominantemente em sedimento inconsolidado, ocorre independentemente do tipo de sedimento, e não é relacionado à produção de carbonato biogênico (Smith & Nelson 2003). Em geral, a bioturbação não adiciona ou subtrai sedimento, apenas homogeniza e destrói as estruturas sedimentares primárias (Buatois e Mangano 2011; Fig. 9). Certos organismos depositívoros podem produzir tubos de mais de 30 cm dentro de sedimentos marinhos superficiais, particularmente em sedimento fino (Aller & Yingst 1985).

A bioturbação afeta a intensidade de exposição dos bioclastos na interface sedimento-água (SWI, do inglês *Sediment Water-Interface*) e os processos diage-



## Zona tafonomicamente ativa

No intervalo físico abaixo da interface sedimento-água, e incluindo a própria interface, ocorrem os processos de alteração dos restos biológicos após a morte. Esse intervalo tafonomicamente dinâmico e agressivo é conhecido por Zona Tafonomicamente Ativa (TAZ, do inglês *Taphonomically Active Zone*; Olszewski 1999, 2004). A figura 9 apresenta um resumo esquemático das principais características presentes na TAZ. Diversas variáveis regulam o potencial de preservação dos restos esqueléticos, como o aporte biológico (produtividade e número inicial de bioclastos na TAZ), a taxa de sedimentação e a granulometria predominante do sedimento, a profundidade do bioclasto na coluna sedimentar, a taxa de bioturbação, e a espessura da coluna d'água, da TAZ e da camada bioturbada. Outras variáveis também podem ser inferidas, como a probabilidade de destruição (que é dependente da agressividade da TAZ), a probabilidade de retrabalhamento (que depende primariamente da taxa de bioturbação e da energia ambiental) e a probabilidade de sequestro (taxa de soterramento final de bioclastos). Contudo, muitas destas variáveis são virtualmente impossíveis de serem efetivamente mensuradas na natureza.

Os primeiros poucos centímetros (às vezes dezenas de centímetros) hospedam processos químicos, físicos e biológicos, que alteram os bioclastos carbonáticos (Smith & Nelson 2003). Os processos mais ativos são predominantemente destrutivos, e cada um deles pode ser seletivo, agindo diferentemente conforme o tipo de resto bioclástico. O soterramento final ocorre quando a taxa de sedimentação é muito alta, o que desloca a TAZ para cima na coluna sedimentar, ou por retrabalhamento físico ou biogênico (bioturbação). O intervalo de sedimento tafonomicamente inerte – quando não há mais processos de destruição de material esquelético – é chamado de Zona de Soterramento Final (FBZ, do inglês *Final Burial Zone*).

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

Davies et al. 1989a, 1989b).

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

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

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

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

Na TAZ, o *time-averaging* ocorre por meio de uma adição constante de conchas, embora a remoção de bioclastos ocorra aleatoriamente, principalmente por meio de dois mecanismos importantes: (i) conchas são removidas (perdidas) aleatoriamente por dissolução, e isso ocorre de maneira altamente variável ao longo dos ambientes deposicionais. Além disso, localmente pode haver influência da

proveniência dos sedimentos. Areias siliciclásticas de origem máfica (ricas em ferro) tendem a favorecer a preservação por diminuir a dissolução na TAZ; enquanto que águas frias favorecem a dissolução simplesmente devido à insaturação em carbonato de cálcio da água do mar (Alexandersson 1979, Best et al. 2007, Cai et al. 2006); (ii) conchas são removidas da TAZ toda vez que são soterradas adiante, entrando na FBZ.

Além disso, muito provavelmente o soterramento final não ocorra constantemente, e talvez nem sempre seja definitivo. Bioclastos que teoricamente já estariam na FBZ podem ser remobilizados em eventos de maior magnitude (tempestades). Nesse sentido, o *time-averaging* considerado isoladamente não é um indicador confiável nem de idade, nem da taxa real de adição de conchas à FBZ (Davies et al. 1989b, Tomašových et al. 2014).

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

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

De acordo com Alexandersson (1979) e Cutler & Flessa (1995), os ambientes marinhos de baixas e altas latitudes podem funcionar como dois extremos de uma série diagenética de carbonato de cálcio na água do mar. A dissolução de conchas

carbonáticas é muito mais intensa em altas latitudes, e a bioerosão pode ser equivalente. Por outro lado, a precipitação associada às incrustações por algas é mais intensa em baixa latitude. Essa diferença no destino do carbonato biogênico entre altas e baixas latitudes deve ser considerada, portanto, quando a composição e a diversidade de espécies forem avaliadas em diferentes latitudes.

Considerando apenas as taxas inferidas de produção de carbonato de cálcio (em ambiente marinho clástico, normalmente, alcança no máximo 500g/m<sup>2</sup>/ano) e as taxas globais de dissolução de carbonato de cálcio (inferidas em aproximadamente 1000g/m<sup>2</sup>/ano), é possível perceber que há um grande desbalanço. Isso leva à rápida dissolução de todo carbonato biogênico produzido na zona tafonomicamente ativa (Cummins et al. 1986).

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

A fração inorgânica (mineral) de conchas carbonáticas pode ser pouco reativa durante os primeiros estágios de soterramento. Como os cristais carbonáticos de calcita e/ou aragonita só ficam disponíveis para a dissolução depois que a matriz orgânica foi destruída, há uma janela de tempo onde a concha pode ser protegida da destruição. Então, quanto menor a taxa de destruição microbiana do conteúdo orgânico da concha, maior essa janela, o que pode favorecer a sobrevivência da concha na camada superficial de sedimento (Berner & Westrich 1985, Cummins et al. 1986, Davies et al. 1989a, Glover & Kidwell 1993).

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

sedimento ou meio aquoso.

### Aspectos geoquímicos na TAZ

Existe uma zona muito restrita (na escala de milímetros) de subsaturação em carbonato logo abaixo da SWI, onde também ocorre a penetração de  $O_2$  (Aller 1982, Kristensen 2000, Cai et al. 2006). Além dos processos de destruição em si, na SWI ocorre grande parte do retrabalhamento, que é principalmente biogênico. Adicionalmente, o tempo que os restos biogênicos permanecem nessa zona é importante para determinar o grau de *time-averaging* a que esses indivíduos e a associação como um todo estarão sujeitos (veja Ritter & Erthal 2015). As conchas podem deixar a TAZ por destruição completa ou por soterramento permanente (Fig. 9; Cummins et al. 1986, Davies et al. 1989a, Cutler & Flessa 1995, Meldahl et al. 1997, Olszewski 1999).

A bioturbação influencia a profundidade de penetração de oxigênio molecular ( $O_2$ ) ou água rica em oxigênio no sedimento, aumentando a extensão vertical dos processos aeróbicos (Berkeley et al. 2007; Fig 10). A acidez do sedimento superficial pode ser aumentada pela ação de organismos bioturbadores, cujos tubos produzidos no sedimento são irrigados com água percolante, que possui pH diminuído em relação à água acima do sedimento (Aller & Yingst 1985). Isso resulta na dissolução de carbonato. Além disso, eventos de tempestade podem produzir intensidades de retrabalhamento maiores que a bioturbação, de modo a mobilizar grandes quantidades de sedimento (Aller 1982, Davies et al. 1989a).

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

A bioturbação pode intensificar a dissolução dentro da TAZ por reoxigenar uma coluna de sedimento superficial inicialmente anóxica e redutora (condição essa que favorece a preservação de conchas carbonáticas; Aller 1982, 1994, Konhauser

2007). Na maioria dos depósitos sedimentares sob águas oxigenadas, a atividade de organismos da macrofauna bentônica produz efeitos significativos nas reações diagenéticas e na composição de sedimentos eventualmente preservados (Aller 1990). A oxigenação do sedimento durante o retrabalhamento também estimula a respiração aeróbica com produção local de ácido carbônico, levando a uma maior dissolução de bioclastos carbonáticos (Aller 1982, Cai et al. 2006). Entretanto, quanto mais oxigenada (rasa) for a água superficial, menor é a penetração do oxigênio no sedimento (Kristensen 2000).

No intervalo sedimentar, a dissolução de carbonato de cálcio biogênico ocorre primariamente pelo deslocamento para a direita na seguinte reação química em equilíbrio:  $CO_2 + H_2O + CaCO_3 = Ca^{2+} + 2HCO_3^-$ . O pH na água de poro e a pressão parcial de gás carbônico ( $pCO_2$ ) são os principais causadores deste deslocamento (Sanders 2003). O zoneamento geoquímico na TAZ está diretamente relacionado à energia liberada durante a oxidação da matéria orgânica, mediada principalmente por bactérias, na presença de determinados compostos oxidantes (Fig. 11). O oxigênio molecular ( $O_2$ ) está presente apenas nos poucos primeiros milímetros da coluna sedimentar, dificilmente ultrapassando 1 cm. O nitrato ( $NO_3^-$ ), cujo potencial oxidante é ligeiramente menor que o do  $O_2$ , atinge os próximos poucos cm da coluna, extinguindo-se em seguida (Cai & Reimers 1993, 1995, Canfield & Raiswell 1991, Canfield et al. 1993a, 1993b, Kristensen 2000, Konhauser 2007). Quando todo oxigênio disponível é consumido na oxidação da matéria orgânica, manganês, ferro e sulfato dissolvido podem atuar como aceptores de elétrons (oxidantes) na decomposição de carbono orgânico, que ocorre de forma anaeróbica (anóxica) (Koretsky et al. 2005, Berkeley et al. 2007).

Íons metálicos, como manganês e ferro em seus estados de maior oxidação ( $Mn^{4+}$  e  $Fe^{3+}$ ) são abundantes nas camadas sedimentares mais inferiores, e são importantes aceptores de elétrons (ou seja, oxidantes) em sedimentos marinhos (Aller 1990, Canfield et al. 1993b, Thamdrup et al. 1994). O manganês é usado preferencialmente para a oxidação em relação ao ferro, mas é mais abundante em sedimentos de águas mais profundas, enquanto o ferro é dominante em sedimentos mais costeiros (Canfield et al. 1993a). Além disso, o ferro pode funcionar como um importante regulador de pH da água de poro (água percolante no sedimento), modulando a preservação de restos esqueléticos (Canfield 1989). A preservação de tecidos moles, não calcificados, frequentemente

ocorre por intermédio da adsorção de elementos metálicos que preservam detalhes da morfologia, especialmente em sedimentos anóxicos (Allison 1988, Butterfield 2003, Forchielli et al. 2014).

Em camadas sedimentares mais anóxicas (onde íons metálicos já foram totalmente exauridos como aceptores de elétrons) passa a haver redução de sulfatos, com formação de sulfeto de hidrogênio, eventualmente com precipitação de pirita (sulfeto de ferro; Berner 1984, Ku & Walter 2003). Esta é outra via importante de preservação fossilífera, já que muitas vezes os fósseis de organismos marinhos são preservados por piritização (e.g., Briggs et al. 1996, Cai & Hua 2007, Retallack 2011). Por

outro lado, organismos de concha com alto conteúdo orgânico podem servir como substrato para bactérias redutoras de sulfato, gerando  $H_2S$  para a precipitação de sulfetos metálicos (Konhauser 1998, Zabini et al. 2012). A perda tafonômica de restos bioclásticos é tida como sendo um processo simples de decaimento (exponencial) que diminui com a profundidade, pois os agentes oxidantes tornam-se menos potentes com a profundidade (Alexandersson 1978, Aller 1982, Cummins et al. 1986, Powell 1992, Olszewski 1999, 2004, Tomášových et al. 2006).

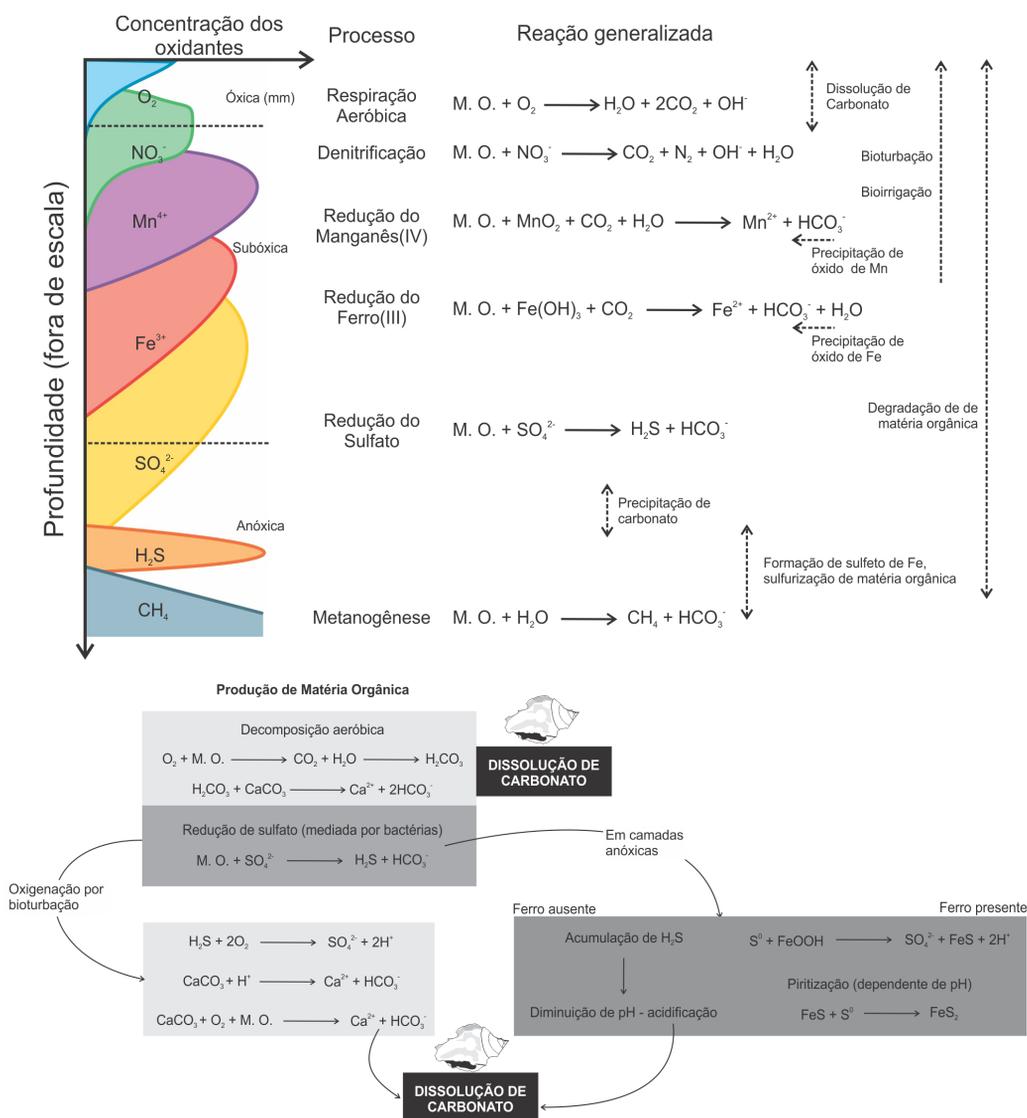


Figura 11. Representação esquemática do zoneamento químico, com influência da bioturbação, em um ambiente marinho. A presença de bioturbação aumenta a profundidade de percolação do oxigênio molecular, levando a oxidação de sulfetos com ulterior acidificação. Na presença de minerais de Ferro em sedimento anóxico há deposição de pirita com favorecimento da preservação de matéria orgânica. (adaptado de Konhauser e Gringas 2007, Konhauser 2007).

## Assinaturas tafonômicas e inferências paleoambientais

Os diversos processos de destruição de conchas até aqui exploradas agem, geralmente, eliminando uma parcela considerável da associação morta original. O primeiro e mais básico enviesamento (perda de informação) é introduzido, portanto, na riqueza e diversidade da associação resultante. Esses elementos esqueletais podem ser perdidos por dissolução, fragmentação, bioerosão, abrasão e processos de *time-averaging* (Ritter & Erthal, 2016).

Espécies que não possuem partes mineralizadas dificilmente formam uma associação fóssil. Evidentemente, nem todos os organismos potencialmente preserváveis são preservados, e vários estudos vêm sendo realizados no sentido de determinar o impacto da perda tafonômica durante a formação de uma associação morta (Flessa & Brown 1983, Fürsich & Flessa 1987, Powell et al. 1992, Harper 2000, Kidwell et al. 2005; Kidwell 2013).

Associações mortas (assim como fósseis) podem ser agrupadas conforme características tafonômicas (i.e. assinaturas

tafonômicas). Uma variedade de condições tafonômicas pode ser reconhecida dentro de sequências sedimentares, por que há uma correlação entre a intensidade de danos e condições ambientais particulares (Fig. 12). O conjunto de indivíduos ou associações dentro de um contexto deposicional (uma camada, uma formação geológica etc.) com base em atributos tafonômicos é denominado tafofácies (Speyer & Brett 1986, Parsons & Brett 1991).

A análise de tafofácies é baseada em dois tipos de dados substancialmente diferentes: (i) características tafonômicas das conchas propriamente

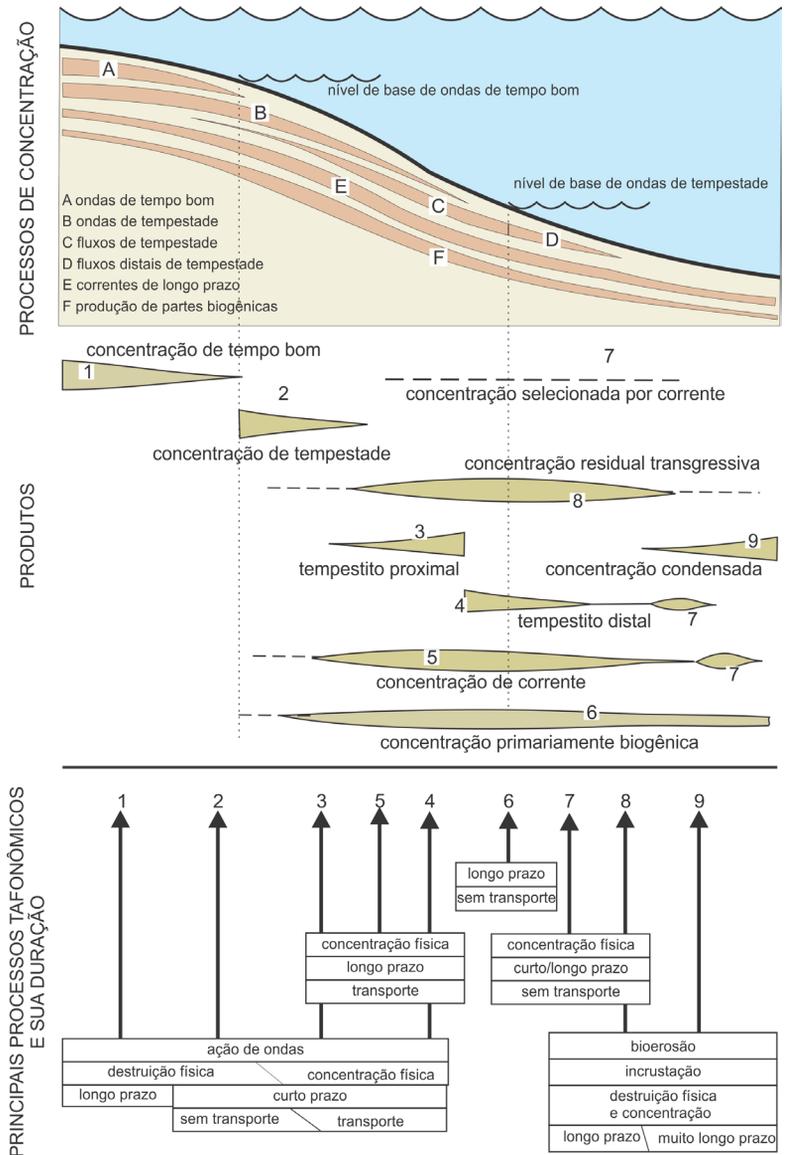


Figura 12. As condições hidrodinâmicas de acumulação de restos bioclásticos em ambiente marinho produzem concentrações com características tafonômicas diversas. Tais características, por sua vez, podem ser úteis para explicar o padrão de acumulação dos restos esqueletais. Adaptado de Fürsich e Oschman 1993.

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

Isso permite que, partindo da assinatura tafonômica medida em associações mortas atuais, seja possível inferir processos e condições ambientais

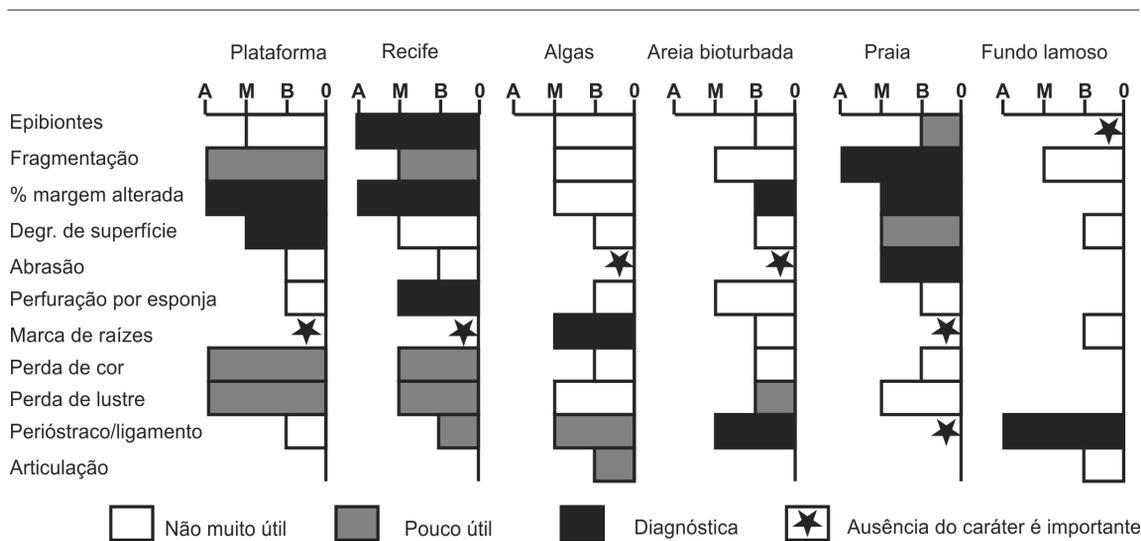


Figura 13. Influência de ambientes marinhos típicos na intensidade de alteração tafonômica (A=alto grau, M=médio grau, B=baixo grau, O=sem alteração) em moluscos (adaptado de Parsons-Hubbard 2005).

pretéritas (Fig. 13). Processos tafonômicos de fundo compreendem todos os estágios de preservação que operam ao longo de grandes períodos de tempo (Brett & Baird 1986). A taxa de soterramento, energia do ambiente e a bioturbação são os principais mediadores da intensidade do dano tafonômico de longo prazo (Speyer & Brett 1991, Best & Kidwell 2000a, Parsons-Hubbard 2005, Lockwood & Work 2006, Best et al. 2007).

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

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

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

Em alguns casos, as características tafonômicas das conchas podem representar uma medida do tempo que as conchas permaneceram na, ou perto da superfície do sedimento, no habitat original, ou durante a transição para o ambiente final de deposição (ou seja, pode ser uma estimativa do tempo de permanência na TAZ) (Speyer & Brett 1986, 1991, Davies et al. 1989a). Porém, não há uma relação linear estabelecida entre atributos tafonômicos e a resolução temporal das associações **mortas ou fósseis**. Ou seja, os bioclastos muito danificados não são, necessariamente, mais antigos que os bioclastos “bem preservados” numa mesma acumulação.

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

trar que as tafofácies são agrupamentos práticos importantes, e não artefatos metodológicos.

## Considerações finais

Os efeitos de fatores ambientais sobre assinaturas tafonômicas de associações **mortas de moluscos** marinhos são relativamente bem conhecidos. Entretanto, grande parte do conhecimento adquirido tem focado a ação de fatores particulares sobre assinaturas também específicas (e.g. Powell et al. 2011a, 2011b, 2011c). A influência de um conjunto de fatores ambientais sobre o perfil tafonômico de uma associação ainda não é tão bem compreendido.

Moluscos em plataformas continentais tropicais (mais carbonáticas) são frequentemente utilizados com o objetivo de delimitar tafofácies, ou seja, padrões de dano tafonômico relacionado a fatores sedimentares ou ambientes específicos. Embora seja claro que o dano em moluscos pode ser atribuído mais facilmente ao tipo de ambiente do que com sua constituição específica, as taxas de alteração e o efeito do tempo de exposição no sedimento são de difícil compreensão, mesmo em estudos de longo prazo (e.g. Powell et al. 2011a, 2011b).

Em ambiente marinho subtropical, os estudos existentes, utilizando tafonomia de moluscos, ainda são bastante raros, pontuais e antigos, a ponto de não possuírem o rigor quantitativo que passou a ser padronizado somente a partir do trabalho de Kidwell et al. (2001). Embora exista esta tentativa de padronização, o nível de abordagem ainda continua muito disperso em trabalhos recentes e a comparação entre os trabalhos continua sendo um problema metodológico.

O padrão de dano tafonômico das associações atuais de moluscos marinhos é controlado primariamente pelo ambiente final de deposição. Aspectos sedimentares, geoquímicos e biológicos podem ser altamente variáveis entre subambientes de um mesmo sistema deposicional (pelo menos em plataformas carbonáticas atuais), dificultando a determinação de tafofácies particulares. Apesar de o *time-averaging* em associações mortas atuais ser considerável, e influenciar muito da variação tafonômica observada, é certo que o ambiente controla o dano tafonômico em moluscos marinhos.

Entretanto, ainda não está totalmente claro como é a regulação de fatores ambientais sobre o desenvolvimento e preservação de associações mortas de modo que seja possível interpretar o registro fóssil adequadamente. Estudos experimen-

tais apontam que há uma relação bastante complexa e não linear entre os processos tafonômicos que ocorrem ao longo de gradientes ambientais e batimétricos. No registro fóssil, contudo, muitas vezes apenas os aspectos ambientais mais gerais, que atuaram em escala ampla, podem ser reconhecidos, como a ação de correntes e tempestades (e.g. Fürsich & Oschmann 1993). Portanto, para determinar com maior confiabilidade a relação entre aspectos tafonômicos e fatores ambientais no registro fóssil, também são necessários estudos atualísticos de ampla escala espacial, abrangendo gradientes ambientais mais gerais.

Um dos maiores problemas para determinar o papel da variação ambiental sobre o tipo de dano tafonômico é a falta de estudos de caráter mais abrangente, em larga escala espacial. Por exemplo, a totalidade dos estudos atuais, utilizando moluscos, nunca abrange intervalos de latitude maiores que 3° (e.g. Brett et al. 2011). Já para gradiente batimétrico, há intervalos significativos (e.g. 276 m; Callender et al. 2002), assim como para diversos tipos de sedimento (e.g. Best & Kidwell 2000a, Staff et al. 2002).

Naturalmente, a tafonomia ainda tem desafios a superar. Uma questão crucial em aberto é a natureza da variação dos vieses tafonômicos ao longo do tempo. A química do oceano, por exemplo, tem mudado ao longo do Fanerozoico, e isto influenciou a preservação relativa de esqueletos calcíticos e aragoníticos. Outro aspecto importante é a diversidade global; a Terra sofreu diversos eventos de extinção em massa. Contudo, qual é a dimensão do impacto das extinções nos processos tafonômicos? Embora a tafonomia seja uma ciência consolidada dentro da Paleontologia, cientistas e pesquisadores ‘não-tafônomos’ frequentemente ignoram os processos tafonômicos ou desconsideram os vieses causados pelos processos descritos nesta revisão.

## Agradecimentos

Os autores gostariam de agradecer aos pesquisadores que possibilitaram os estudos tafonômicos na costa sul do Brasil, Prof. Dr. João Carlos Coimbra (UFRGS). Fernando Erthal e Matias N. Ritter agradecem ao apoio financeiro concedido pelo CNPq na forma de bolsa de estudos e taxa de bancada (processos 140927/2008-5 e 140568/2014-0 respectivamente), à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (processo 1982-2551/13-7), ao Programa de

Formação de Recursos Humanos da Petrobras (PFRH-215), Programa de Recursos Humanos da Agência Nacional do Petróleo Geopetro – Geologia do Petróleo (PRH-12). Os autores também são gratos ao Programa de Pós-graduação em Geociências da UFRGS e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal da UFSM.

## Referências

- Aguirre M.L., Farinati E.E. 1999. Taphonomic processes affecting late Quaternary mollusks along the coastal area of Buenos Aires Province (Argentina, Southwestern Atlantic): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **149**:283-304.
- Aguirre, M.L., Richiano S., Farinati E., Fucks E. 2011. Taphonomic comparison between two bivalves (*Macra* and *Brachidontes*) from Late Quaternary deposits in northern Argentina: which intrinsic and extrinsic factors prevail under different palaeoenvironmental conditions? *Quaternary International*, **233**:113-129.
- Aller R.C. 1980. Quantifying solute distributions in the bioturbated zone of marine sediments by defining an average microenvironment. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **44**:1955-1965.
- Aller R.C. 1982. Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: The role of physical and biological reworking. *Journal of Geology*, **90**:79-95.
- Aller R.C. 1990. Bioturbation and manganese cycling in hemipelagic sediments. *Philosophical Transactions A*, **331**:51-68.
- Aller R.C. 1994. Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: effects of redox oscillations. *Chemical Geology*, **114**:331-345.
- 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. *Journal of Marine Research*, **43**:615-645.
- Alexandersson E.T. 1978. Destructive diagenesis of carbonate sediments in the eastern Skagerrak, North Sea. *Geology*, **6**:324-327.
- Alexandersson E.T. 1979. Marine maceration of skeletal carbonates in the Skagerrak, North Sea. *Sedimentology*, **26**:845-852.
- Allison P.A. 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils. *Paleobiology*, **14**:139-154.
- Allison P.A. & Bottjer D.J. (eds.). 2011. *Taphonomy: process and bias through time*. 2<sup>nd</sup> ed. Topics in Geobiology, v. 32, Springer, 599 p.
- Allison P.A. & Briggs D.E.G. (eds.) 1991. *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*. Topics in Geobiology, v. 9, Plenum, 591p.
- Archuby F., Adami M., Martinelli J.C., Gordillo S., Boretto G.M., & Malvé M.E. 2015. Regional-scale compositional and size fidelity of rocky intertidal communities from the Patagonian Atlantic Coast. *Palaios*, **30**, p. 627-643.
- Barbour Wood S.L., Krause Jr. R.A., Kowalewski M., Wehmiller J.F., Simões M.G. 2006. Aspartic acid racemization dating of Holocene brachiopods and bivalves from the Southern Brazilian Shelf, South Atlantic. *Quaternary Research*, **66**:323-331.
- 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.
- Behrensmeyer A.K., Fürsich F.T., Gastaldo R.A., Kidwell S.M., Kosnik M.A., Kowalewski M., Plotnick R.E., Rogers R.R., Alroy J. 2005. Are the most durable shelly taxa also the most common in the marine fossil record? *Paleobiology*, **31**:607-623.
- Berkeley A., Perry C.T., Smithers, S.G., Horton B.P., Taylor K.G. 2007. A review of the ecological and taphonomic controls on foraminiferal assemblage development in intertidal environments. *Earth-Science Reviews*, **83**:205-230.
- Berner R.A. 1984. Sedimentary pyrite formation: An update. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**:605-615.
- Berner R.A., Westrich J.T. 1985. Bioturbation and the early diagenesis of carbon and sulphur. *American Journal of Science*, **285**:193-206.
- Best M.M.R. 2008. Contrast in preservation of bivalve death assemblages in siliciclastic and carbonate tropical shelf settings. *Palaios*, **23**:796-809.
- Best, M.M.R., Kidwell, S.M. 2000a. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology*, **26**:80-102.
- Best M.M.R., Kidwell, S.M. 2000b. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: II. Effect of bivalve life habitats and shell types. *Paleobiology*, **26**:103-115.
- Best M.M.R., Ku T.C.W., Kidwell S.M., Walter L.M. 2007. Carbonate preservation in shallow marine environments: unexpected role of tropical siliciclastics. *The Journal of Geology*, **115**:437-456.
- Brett C.E., Baird G.C. 1986. Comparative taphonomy: A key to paleoenvironmental reconstruction based on fossil preservation. *Palaios*, **1**:207-227.
- Brett C.E., Parsons-Hubbard K.M., Walker S.E., Ferguson C., Powell E.N., Staff G., Ashton-Alcox K.A., Raymond A. 2011. Gradients and patterns of sclerobionts on experimentally deployed bivalve shells: Synopsis of bathymetric and temporal trends on a decadal time scale. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **312**: 278-304.
- Briggs D.E.G., Raiswell R., Bottrell S.H., Hatfield D., Bands C. 1996. Controls on the pyritization of exceptionally preserved fossils: an analysis of

- the Lower Devonian Hunsrück Slate of Germany. *American Journal of Science*, **296**:633-663.
- Buatois L.A., Mángano M.G. 2011. *Ichthyology: organism-substrate interactions in space and time*. Cambridge, Cambridge University Press, 358 p.
- Butterfield N.J. 2003. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion  
*Integrative and Comparative Biology*, **43**:166-177.
- Cai W.J., Chen F., Powell E.N., Walker S.E., Parsons-Hubbard K.M., Staff G.M., Wang Y., Aston-Alcox, K.A. Callender, W.R., Brett, C.E. 2006. Preferential dissolution of carbonate shells driven by petroleum seep activity in the Gulf of Mexico. *Earth and Planetary Science Letters*, **248**:227-243.
- Cai W.J., Hua, H. 2007. Pyritization in the Gaojiashan biota. *Chinese Science Bulletin*, **52**:645-650
- Cai W.J., Reimers C.E. 1993. The development of pH and pCO<sub>2</sub> microelectrodes for studying the carbonate chemistry of pore waters near the sediment-water interface. *Limnology and Oceanography*, **38**:1762-1773.
- Cai W.J., Reimers C.E. 1995. Benthic oxygen flux, bottom water oxygen concentration and core top organic carbon content in the deep northeast Pacific Ocean. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **42**:1681-1699.
- Callender W.R., Staff G.M., Parsons-Hubbard K.M., Powell E.N., Rowe G.T., Walker S.E., Brett C.E., Raymond A., Carlson D.D., White S., Heise E.A. 2002. Taphonomic trends along a forereef slope: Lee Stocking Island, Bahamas. I. Location and Water Depth. *Palaeos*, **17**:50-65.
- Canfield D.E. 1989. Reactive iron in marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **3**:619-632.
- Canfield D.E., Jørgensen, B.B., Fossing, H., Glud, R., Gundersen, J., Ramsing, N.B., Thamdrup, B., Hansen, J.W., Nielsen, L.P., Hall, P.O.J. 1993a. Pathways of organic carbon oxidation in three continental margin sediments. *Marine Geology*, **113**:27-40.
- Canfield, D.E. & Raiswell R. 1991. Carbonate precipitation and dissolution: its relevance to fossil preservation. In: Allison, P.A. & Briggs, D.E.G. (eds.) *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Topics in Geobiology, v. 9, Plenum, p. 412-453.
- Canfield D.E., Thamdrup B., Hansen J.W. 1993b. The anaerobic degradation of organic matter in Danish coastal sediments: iron reduction, manganese reduction, and sulfate reduction. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **57**:3867-3883.
- Cherns L., Wheelley J.R., Wright, V.P. 2011. Taphonomic bias in shelly faunas through time: early aragonitic dissolution and its implications for the fossil record. In: Allison, P.A. & Botjer, D.J. (eds.) *Taphonomy: process and bias through time*, Springer, p. 79-106.
- Crenshaw M.A. 1980. Mechanisms of shell formation and dissolution. In: Rhoads, D.C. & Lutz, R.A. (eds.) *Skeletal growth of aquatic organisms*, Topics in Geobiology, v. 1, Plenum, p. 115-132.
- Cummins R.H. 1994. Taphonomic processes in modern freshwater molluscan death assemblages: implications for the freshwater fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **108**:55-73.
- Cummins H., Powell E.N., Stanton Jr. R.J., Staff G. 1986. The rate of taphonomic loss in modern benthic habitats: How much of the potentially preservable community is preserved? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **52**:291-320.
- Cutler A.H., Flessa K.W. 1995. Bioerosion, dissolution and precipitation as taphonomic agents at high and low latitudes. *Senckenbergiana Maritima*, **25**:115-121.
- Davies D.J., Powell E.N., Stanton Jr. R.J. 1989a. Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation – a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor? *Lethaia*, **22**:207-212.
- Davies D.J., Powell E.N., Stanton Jr. R.J. 1989b. Taphonomic signature as a function of environmental processes: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet of the Texas coast. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **72**:317-356.
- Edinger E.N. 2003. *Bioerosion*. In: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (eds.) *Paleobiology II*, Blackwell Publishing, Malden, Oxford, p. 273-277.
- Erthal F. 2012. *Assinaturas tafonômicas em bivalves marinhos recentes na costa do Brasil e seu significado paleoambiental*. Tese (Doutorado em Geociências), Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 212f.
- 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. *Palaeos*, **26**:443-446.
- Erthal F., Kotzian C.B., Simões M.G. 2015. Multistep taphonomic alterations in fluvial mollusk shells: a case study in the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), Southern Brazil. *Palaeos*, **30**:388-402.
- Flessa K.W., Brown T.J. 1983. Selective solubility of macroinvertebrate calcareous hard parts: a laboratory study. *Lethaia*, **16**:193-205.
- Flessa K.W., Cutler A.H., Meldahl K.H. 1993. Time and taphonomy: quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, **19**:266-286.
- Flessa K.W., Kowalewski M. 1994. Shell survival and time-averaging in nearshore shelf environments: estimates from the radiocarbon literature. *Lethaia*, **27**:153-165.
- Forchielli A., Steiner M., Kasbohm J., Hu S., Keupp H. 2014. Taphonomic traits of clay-hosted early

- Cambrian Burgess Shale-type fossil Lagerstätten in South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **398**:59-85.
- Fürsich F.T. & Flessa K.W. 1987. Taphonomy of tidal flat molluscs in the northern Gulf of California: paleoenvironmental analysis despite the perils of preservation. *Palaios*, **2**:543-559.
- Fürsich F.T., Oschmann W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. *Journal of the Geological Society*, **150**:169-185.
- Glover, C.P., Kidwell S.M. 1993. Influence of organic matrix on the post-mortem destruction of molluscan shells. *Journal of Geology*, **101**:729-747.
- Golubic S., Radtke G., Champion-Alsumard T. 2005. Endolithic fungi in marine ecosystems. *TRENDS in Microbiology*, **13**(5):229-235.
- Haag I., Schmid G., Westrich B. 2005. In-situ measurement and simulation of dissolved oxygen and nutrient transfer across the sediment-water interface of River Neckar, Germany. *RMZ – Materials and Geoenvironment*, **52**:51-54.
- Hannon J.S., Meyer D.L. 2014. Microendolithic structures from the Fort Payne Formation (lower Mississippian), Kentucky and Tennessee: Implications for the paleoenvironment of carbonate mud-mounds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **393**:20-29.
- Harper E.M. 2000. Are calcitic layers an effective adaptation against shell dissolution in the Bivalvia? *Journal of Zoology*, **251**:179-186.
- Hauser I., Oschmann W., Gischler E. 2008. Taphonomic signatures on modern caribbean bivalve shells as indicators of environmental conditions (Belize, Central America). *Palaios*, **23**:586-600.
- Hu X., Cai W.J., Wang Y., Guo X., Luo S. 2011. Geochemical environments of continental shelf-upper slope sediments in the northern Gulf of Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **312**:265-277.
- Kasten S., Zabel M., Heuer V., Hensen C. 2003. Processes and signals of nonsteady-state diagenesis in deep-sea sediments and their pore waters. In: Wefer, G., Mulitza, S. & Raimer, V. (eds.) *The South Atlantic in the Late Quaternary: reconstruction of material budgets and current systems*, Springer-Verlag, Berlin, p. 431-459.
- Kidwell S.M. 2001. Preservation of species abundance in marine death assemblages. *Science*, **294**:1091-1094.
- Kidwell S.M. 2002a. Time-averaged molluscan death assemblages: palimpsests of richness, snapshots of abundance. *Geology*, **30**:803-806.
- Kidwell S.M. 2002b. Mesh-size effects on the ecological fidelity of death assemblages: a meta-analysis of molluscan live-dead studies. *Geobios*, **35**:107-119.
- 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. 2015. Biology in the Anthropocene: challenges and insights from young fossil records. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **112**:4922-4929.
- 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: Allison, P.A. & Briggs D.E.G. (eds.) *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Plenum, p. 115-209.
- 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.W. 1996. The quality of fossil record: populations, species and communities. *Annual Reviews on Earth Planetary Sciences*, **24**:433-64.
- Kidwell S.M., Holland S.M. 2002. The quality of the fossil record: Implications for evolutionary analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**:561-588.
- Kidwell S.M., Rothfus T.A., Best M.M.R. 2001. Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system and target taxa. *Palaios*, **16**:26-52.
- Kidwell S.M., Tomašových A. 2013. Implications of death assemblages for ecology and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **44**:539-563.
- Knaust D. 2013. The ichnogenus *Rhizocorallium*: Classification, trace makers, palaeoenvironments and evolution. *Earth-Science Reviews*, **126**:1-47.
- Knaust D., Bromley R.G. (eds.). 2012. *Trace fossils as indicators of sedimentary environments*. Developments in Sedimentology 64, Elsevier, Amsterdam, 924p.
- Konhauser K.O. 1998. Diversity of bacterial iron mineralization. *Earth-Science Reviews*, **43**: 91-121
- Konhauser K.O. 2007. *Introduction to Geomicrobiology*. Oxford, Blackwell Publishing, 425 p.
- Konhauser, K.O., Gingras M.K. 2007. *Linking geomicrobiology with ichnology in marine sediments*. *Palaios*, **22**:339-342.
- Koretsky C.M., Cappellen, P.V., DiChristina, T.J., Kostka, J.E., Lowe, K.L., Moore, C.M., Roychoudhury, A.N., Viollier, E. 2005. Salt marsh pore water geochemistry does not correlate with microbial community structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **62**:233-251
- Kosnik, M.A., Alroy J., Behrensmeyer A.K., Fürsich F.T., Gastaldo R.A., Kidwell S.M., Kowalewski M., Plotnick R.E., Rogers R.R., Wagner P.J. 2011.

- Changes in shell durability of common marine taxa through the Phanerozoic: evidence for biological rather than taphonomic drivers. *Paleobiology*, **37**:303-331.
- Kotzian C.B., Simões M.G. 2006. Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **9**:243-260.
- Kowalewski M., Carroll M., Casazza L., Gupta N., Hannisdal B., Hendy A., Krause R.A., LaBarbera M., Lazo D.G., Messina C., Puchalski S., Rothfus T.A., Sälgeback J., Stempien J., Terry R.C., Tomašových A. 2003. Quantitative fidelity of brachiopod-mollusk assemblages from modern subtidal environments of San Juan Islands, USA. *Journal of Taphonomy*, **1**:43-65.
- Kowalewski M., Flessa K.W., Hallman D.P. 1995. Ternary taphograms: triangular diagrams applied to taphonomic analysis. *Palaios*, **10**:478-483.
- Kowalewski M. & Hoffmeister A.P. 2003. Sieves and fossils: effects of mesh size on paleontological patterns. *Palaios*, **18**:459-468.
- Kowalewski M., Labarbera M. 2004. Actualistic taphonomy: death, decay, and disintegration in contemporary settings. *Palaios*, **19**:423-427.
- Kowalewski M., & Kelley P.H. (eds.). 2002. *The Fossil Record of Predation*. Paleontological Society Special Papers 8, Paleontological Society, Yale Printing Service, New Haven, 398 p.
- 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.
- Kristensen E. 2000. Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia*, **426**:1-24.
- Ku T.C.W., Walter L.M. 2003. Syndepositional formation of Fe-rich clays in tropical shelf sediments, San Blas Archipelago, Panama. *Chemical Geology*, **197**:197-213.
- Lescinsky H.L. 1993. Taphonomy and paleoecology of epibionts on the scallops *Chlamys hastata* (Sowerby 1843) and *Chlamys rubida* (Hinds 1845). *Palaios*, **8**:267-277.
- Lescinsky H.L., Edinger E., Risk M.J. 2002. Mollusc Shell Encrustation and Bioerosion Rates in a Modern Epeiric Sea: Taphonomy Experiments in the Java Sea, Indonesia. *Palaios*, **17**:171-191.
- Lockwood R., Work L.A.Q. 2006. Quantifying taphonomic bias in molluscan death assemblages from the upper Chesapeake Bay: patterns of shell damage. *Palaios*, **21**:442-450.
- Lovley D.R., Phillips E.J.P. 1986. Organic matter mineralization with reduction of ferric iron in anaerobic sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, **51**:683-689.
- Lovley D.R., Roden E.E., Phillips E.J.P., Woodward J.C. 1993. Enzymatic iron and uranium reduction by sulfate-reducing by sulfate-reducing bacteria. *Marine Geology*, **113**:41-53.
- Marshall D.J., Santos J.H., Leung K.M.Y., Chak W.H. 2008. Correlations between gastropod shell dissolution and water chemical properties in a tropical estuary. *Marine Environmental Research*, **66**:422-429.
- Martello A.R., Kotzian C.B., Simões M.G. 2006. Quantitative fidelity of recent freshwater mollusk assemblages from the Touro Passo River, RS, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, **96**:453-465.
- Meldahl K.H., Flessa K.W. 1990. Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a recent intertidal/shallow shelf environment. *Lethaia*, **23**:43-60.
- Meldahl K.H., Flessa K.W., Cutler A.H. 1997. Time-averaging and postmortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: quantitative comparisons among Holocene environments. *Paleobiology*, **23**:207-229.
- Moore J.R., Norman D.B. 2009. Quantitatively evaluating the sources of taphonomic biasing of skeletal element abundances in fossil assemblages. *Palaios*, **24**:591-602.
- 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. 200p.
- Newell A.J., Gower D.K., Benton M.J., and Tverdokhlebov, V.P. 2007. Bedload abrasion and the in situ fragmentation of bivalve shells. *Sedimentology*, **54**:835-845.
- 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.
- Pantazidou A., Louvrou I., Economou-Amilli A. 2006. Euendolithic shell-boring cyanobacteria and chlorophytes from the saline lagoon Ahivadolimni on Milos Island, Greece. *European Journal of Phycology*, **41**:189-200.
- Parsons-Hubbard K.M. 2005. Molluscan taphofacies in Recent carbonate reef/lagoon systems and their application to sub-fossil samples from reef cores. *Palaios*, **20**:175-191.
- Parsons-Hubbard K.M., Callender W.R., Powell E.N., Brett C.E., Walker S.E., Raymond A.L., Staff G.M. 1999. Rates of Burial and Disturbance of Experimentally-Deployed Molluscs: implications for Preservation Potential. *Palaios*, **14**:337-351.
- Parsons K.M., Brett C.E. 1991. Taphonomic processes and biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblage pre-

- ervation. In: Donovan, S.K., (ed.). *The Processes of Fossilization*. Columbia University Press, p. 22-65.
- Parsons-Hubbard K.M., Brett C.E., Walker S.E. 2011. Taphonomic field experiments and the role of the Shelf and Slope Experimental Taphonomy Initiative. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **312**:195-208.
- Powell E.N. 1992. A model for death assemblage formation. Can sediment shelliness be explained? *Journal of Marine Research*, **50**:229-265.
- Powell E.N., Brett C.E., Parsons-Hubbard K.M., Callender W.R., Staff G.M., Walker S.E., Raymond A., Ashton-Alcox, K.A. 2011a. The relationship of bionts and taphonomic processes in molluscan taphofacies formation on the continental shelf and slope: eight-year trends: Gulf of Mexico and Bahamas. *Facies*, **57**:15-37.
- Powell E.N., Callender W.R., Staff G.M., Parsons-Hubbard K.M., Brett C.E., Walker S.E., Raymond A., Ashton-Alcox K.A. 2008. Molluscan shell condition after eight years on the sea floor - taphonomy in the Gulf of Mexico and Bahamas. *Journal of Shellfish Research*, **27**:191-225.
- Powell E.N., Kraeuter J.N., Ashton-Alcox, K.A. 2006. How long does oyster shell last on an oyster reef? *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **69**:531-542
- Powell E.N., Stanton R.J., Logan A., Craig M.A. 1992. Preservation of Mollusca in Copano Bay, Texas: the long-term record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **95**:209-228.
- Powell E.N., Staff G.M., Callender W.R., Ashton-Alcox K.A., Brett C.E., Parsons-Hubbard K.M., Walker S.E., Raymond A. 2011b. Taphonomic degradation of molluscan remains during thirteen years on the continental shelf and slope of the northwestern Gulf of Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **312**:209-232.
- Powell E.N., Staff G.M., Callender W.R., Ashton-Alcox K.A., Brett C.E., Parsons-Hubbard K.M., Walker S.E., Raymond A. 2011c. The influence of molluscan taxon on taphofacies development over a broad range of environments of preservation: The SSETI experience. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **312**:233-264.
- Radtke G., Golubic S. 2005. Microborings in mollusk shells, Bay of Safaga, Egypt: morphometry and ichnology. *Facies*, **51**:118-134.
- Retallack G.J. 2011. Exceptional fossil preservation during CO2 greenhouse crises? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **307**:59-74.
- 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: Carvalho, I.S., Srivastava, N.K., Strohschoen Jr., O. & Lana, C.C. (orgs.). *Paleontologia: cenários da vida*, v.4, Interciência, p. 355-365.
- Ritter M.N., Erthal F. 2013. Fidelity bias in mollusk assemblages from coastal lagoons of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **16**:225-236.
- Ritter M.N., Erthal F. 2015. *Time-averaging* e suas implicações para o registro fóssil marinho. *Terrae Didática*, **12**(2):81-103.
- 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. *Quaternary International*, **305**:5-14.
- Ritter M.N., Erthal F., Coimbra J.C. 2014. Time-averaging remarks of molluscan assemblages in the Coastal Plain of South Brazil. In: INTERNATIONAL PALAEONTOLOGICAL CONGRESS, 4, 2014. Abstracts, Mendoza, IPA, p. 102.
- Rodrigues S.C., Simões M.G. 2010. Taphonomy of *Bouchardia rosea* (Rhynchonelliformea, Brachiopoda) shells from the Ubatuba Bay, Brazil: implications for the use of taphonomic signatures in (paleo)environmental analysis. *Ameghiniana*, **47**:373-386.
- Rodrigues S.C., Simões M.G., Kowalewski M., Petti M.A., Nonato E.F., Martinez S., Del Rio C. 2008. Biotic interaction between spionid polychaetes and bouchardiid brachiopods: paleoecological, taphonomic and evolutionary implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, **53**:657-668.
- Rothfus T.A. 2004. How many taphonomists spoil the data? Multiple operators in taphofacies studies. *Palaaios*, **19**:514-519.
- Sanders D. 2003. Syndepositional dissolution of calcium carbonate in neritic carbonate environments: Geological recognition, processes, potential significance. *Journal of African Earth Sciences*, **36**:99-134.
- Santos A., Mayoral, E. 2008. Bioerosion versus colonisation on Bivalvia: a case study from the Upper Miocene of Cacela (southeast Portugal). *Geobios*, **41**:43-59.
- Simões M.G., Rodrigues S.C., Kowalewski M. 2007. Comparative analysis of drilling frequencies in recent brachiopod-mollusk associations from the southern Brazilian shelf. *Palaaios*, **22**:143-154.
- Simões M.G., Rodrigues S.C., Kowalewski M. 2009. *Bouchardia rosea*, a vanishing brachiopod species of the Brazilian platform: taphonomy, historical ecology and conservation paleobiology. *Historical Biology*, **21**:123-137.
- Smith A.M., Nelson C. 2003. Effects of early sea-floor processes on the Taphonomy of temperate shelf skeletal carbonate deposits. *Earth-Science Reviews*, **63**:1-31.
- Staff G.M., Callender W.R., Powell K.M., Parsons-Hubbard, K.M., Brett, C.E., Walker, S.E., Carlson, D.D., White, S., Raymond, A., Heise, E.A. 2002. Taphonomic trends along a foreereef slope: Lee Stocking Island, Bahamas. II. Time. *Palaaios*, **17**:66-83.
- Stienne N. 2010. *Paléoécologie et taphonomie comparatives en milieu carbonatés peu profonds (Oxfordien du*

- Jura suisse et Holocène du Belize*). Tese (*Doctor rerum naturalium*), Université de Fribourg, Suisse, 248p.
- Speyer S.E., Brett C.E. 1986. Trilobite taphonomy and Middle Devonian Tafofacies. *Palaios*, **1**:312-327.
- Speyer S.E. & Brett C.E. 1991. Taphofacies controls: background and episodic processes in fossil assemblage preservation. In: Allison, P.A. & Briggs, D.E.G. (eds.) *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Topics in Geobiology, v. 9, Plenum, p. 502-545.
- Taylor J.D. 1973. The structural evolution of the bivalve shell. *Palaentology*, **16**:519-534.
- Taylor P.D., Wilson M.A. 2002. A new terminology for marine organisms inhabiting hard substrates. *Palaios*, **17**:522-525.
- Taylor P.D., Wilson M.A. 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, **62**:1-103.
- Thamdrup B., Fossing H., Jørgensen B.B. 1994. Manganese, iron, and sulfur cycling in a coastal marine sediment, Aarhus, Denmark. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **58**:5115-5129.
- Tietze E., De Francesco C.G. 2012. Compositional fidelity of subfossil mollusk assemblages in streams and lakes of the Southeastern Pampas, Argentina. *Palaios*, **27**:401-413.
- Tomašových A., Fürsich F.T., Olszewski T.D. 2006. Modeling shelliness and alteration in shell beds: variation in hardpart input and burial rates leads to opposing predictions. *Paleobiology*, **32**:278-298.
- 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., Rothfuss T.A. 2005. Differential taphonomy of modern brachiopods (San Juan Islands, Washington State): effect of intrinsic factors on damage and community-level abundance. *Lethaia*, **38**:271-292.
- Tomašových A., Zuschin M. 2009. Variation in brachiopod preservation along a carbonate shelf-basin transect (Red Sea and Gulf of Aden): Environmental sensitivity and tafofacies. *Palaios*, **24**:697-716.
- Valentine J. W., Jablonski D., Kidwell S., Roy K. 2006. Assessing the fidelity of the fossil record by using marine bivalves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **103**:6599-6604.
- Yanes Y. 2012. Anthropogenic effect recorded in the live-dead compositional fidelity of land snail assemblages from San Salvador Island, Bahamas. *Biodiversity and Conservation*, **31**:3445-3466.
- Yesares-García J., Aguirre J. 2004. Quantitative taphonomic analysis and taphofacies in lower Pliocene temperate carbonate-siliciclastic mixed platform deposits (Almería-Níjar basin, SE Spain). *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **207**:83-103.
- Young H.R., Nelson C.R. 1985. Biodegradation of temperate-water skeletal carbonates by boring sponges on the Scott shelf, British Columbia, Canada. *Marine Geology*, **65**:33-45.
- Young H.R., Nelson C.S. 1988. Endolithic biodegradation of cool-water skeletal carbonates on Scott shelf, northwestern Vancouver Island, Canada. *Sedimentary Geology*, **60**:251-267.
- Zabini C., Schiffbauer J.D., Xiao S., Kowalewski M. 2012. Biomineralization, taphonomy, and diagenesis of Paleozoic lingulide brachiopod shells preserved in silicified mudstone concretions. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **326-328**:118-127.
- Zonneveld J.P., Gingras M.K. 2014. *Sedilichnus*, *Oichnus*, *Fossichnus*, and *Tremichnus*: 'Small round holes in shells' revisited. *Journal of Paleontology*, **88**:895-905.
- Zuschin M., Stachowitsch M., Stanton Jr. R.J. 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth-Science Reviews*, **63**:33-82.

Resumo: A partir do tipo de dano (injúria) presente nos restos bioclásticos é possível inferir os processos de alteração de informação biológica que agem durante a incorporação destes restos no registro fóssilífero. Tais danos, denominadas assinaturas tafonômicas, possuem direta relação com os fatores ambientais que atuaram após a morte e durante a permanência dos bioclastos no sedimento antes da fossilização final, e durante a eodiagênese. Assim, é possível interpretar as condições ambientais a partir da identificação do padrão de assinaturas tafonômicas presentes (perfil de dano) nos restos fossilizáveis. O propósito deste texto é explorar os principais tipos de dano presentes em restos de moluscos (conchas) de acordo com sua origem ambiental. Além disso, será explicado como funciona, tafonomicamente, o intervalo sedimentar onde as assinaturas se originam, com detalhamento da bioturbação e dos principais aspectos geoquímicos presentes nesta zona de alteração dos restos biológicos. Será dada maior ênfase em estudos conduzidos com restos de moluscos marinhos, por serem mais bem conhecidos e mais numerosos na bibliografia. Também será demonstrada a viabilidade de interpretação paleoambiental a partir das assinaturas tafonômicas em moluscos.

Palavras-chave: Tafonomia atualística, moluscos marinhos, registro fóssil.