

Viés Analítico em Estudos Tafonômicos com Macroinvertebrados:
Implicações (Paleo)Ambientais e (Paleo)Ecológicas

*Analytical Bias in Taphonomic Studies of Macro-invertebrates:
(Paleo)Environmental and (Paleo)Ecological Implications*

Sabrina Coelho Rodrigues¹ (scoelho@ibb.unesp.br), Marcello Guimarães Simões¹ (btsimoes@ibb.unesp.br),
Ricardo Angelim Pires-Domingues² (wolverine.geo@gmail.com)

¹Departamento de Zoologia - Instituto de Biociências - UNESP

Distrito de Rubião Júnior s/n, Caixa Postal 510, CEP 18618-000, Botucatu, SP, BR

²Programa de Pós-graduação em Geoquímica e Geotectônica - Instituto de Geociências - USP, São Paulo, SP, BR

Recebido em 25 de junho de 2008; aceito em 30 de outubro de 2008

RESUMO

Recente revisão da literatura revelou que nos estudos com macroinvertebrados (fósseis e holocênicos) não há padronização dos métodos empregados na análise tafonômica. Assim, muitos dos resultados disponíveis não são comparáveis entre si, mesmo entre pesquisas que envolvem o mesmo grupo taxonômico, de mesma idade e ambiente deposicional. O efeito que variáveis, tais como tamanho (= fração granulométrica) dos bioclastos, tem na análise tafonômica não é ainda totalmente conhecido. A fim de entender esse aspecto, as assinaturas tafonômicas (articulação, tipo de valva, fragmentação, abrasão, corrosão, modificação da margem, alteração da cor, bioerosão e incrustação) de conchas de braquiópodes [*Bouchardia rosea* (Mawe)] da enseada de Ubatuba, costa norte do Estado de São Paulo, foram investigadas, segundo diferentes frações granulométricas. Na área de estudo, o substrato de 14 estações de coleta foi amostrado via pegador Van Veen, ao longo do gradiente batimétrico de 0 a 35 m de profundidade. As amostras foram peneiradas com malhas de 8 mm, 6 mm, e 2 mm, totalizando 5.204 conchas de braquiópodes. Os resultados indicam que as assinaturas tafonômicas, quando investigadas independentemente para as conchas de cada fração (8 mm, 6 mm e 2 mm), são registradas de maneira complexa e aleatória. Em adição, análises de agrupamento para a distribuição das assinaturas mostram que a similaridade entre os grupos varia segundo a fração. Portanto, a escolha da fração granulométrica apresenta importante papel nas análises tafonômicas. Os resultados sugerem que a decisão metodológica de concentrar a análise tafonômica em uma única classe de tamanho não, necessariamente, é a melhor opção. Desse modo, o uso da fração total (todas as frações incluídas) forneceu os resultados mais acurados à análise tafonômica das acumulações bioclásticas estudadas.

Palavras-chave: braquiópodes, assinaturas tafonômicas, fracionamento granulométrico, tamanho do bioclasto, enseada de Ubatuba, Holoceno.

ABSTRACT

A review of recent literature shows that most taphonomic studies of Holocene and fossil macrovertebrates are not methodologically standardized. Hence, results from distinct studies are not comparable, even among researches sharing virtually identical goals, targeting the same biological group of similar age and depositional environment. The effects of the shell size in the taphonomic analysis are still poorly understood. In order to study this issue, the taphonomic signatures (articulation, valve type, fragmentation, abrasion, corrosion, edge modification, color alteration, bioerosion and encrustation) of brachiopod shells [*Bouchardia rosea* (Mawe)], from Ubatuba Bay in the northern coast of São Paulo State, were investigated according to the sieve sizes. In the study area, 14 collecting stations were sampled via Van Veen grab sampler, along a bathymetric gradient, ranging from 0 to 35 m of depth. Bulk samples were sieved through 8 mm, 6 mm, and 2 mm mesh sizes, yielding a total of 5.204 shells. The results indicate that, when taphonomic signatures were independently analyzed per size classes (8 mm, 6 mm, and 2 mm), the taphonomic signatures are recorded in a complex and random way. Additionally,

cluster analysis showed that the similarity among the clusters vary according to the considered sieve size. Thus, the sieve size plays an important role in the distribution of taphonomic signatures in shells of distinct sizes. These results suggest that the concentration of the taphonomic analysis on one class (e.g., the largest sieve size, 8 mm) is not always the best method. Rather, the total data (all sieves included) seems more accurate in recording the whole spectrum of taphonomic processes recorded in shells of a given assemblage.

Keywords: brachiopods, sieve size, taphonomic signatures, bioclast size, Ubatuba bay, Holocene.

INTRODUÇÃO

Conforme indicam os estudos de Best e Kidwell (2000a, 2000b), Kidwell (2001, 2002), Kidwell et al. (2001) e Kowalewski e Hoffmeister (2003), dentre outros, a estratégia metodológica adotada nos estudos tafonômicos pode interferir nos resultados obtidos e nas interpretações decorrentes. A despeito do aumento exponencial no número de estudos tafonômicos (veja Berensmeyer et al., 2005, para uma revisão recente) ocorridos nos últimos 20 anos, nenhum consenso metodológico emergiu com o propósito de guiar as pesquisas no âmbito do reconhecimento das assinaturas tafonômicas e dos atributos para a determinação e a delimitação de tafofácies (Speyer e Brett, 1986; Brett e Baird, 1986; Best e Kidwell, 2000a, 2000b; Kidwell et al., 2001). As assinaturas tafonômicas (Davies et al., 1989; Fürsich e Oschmann, 1993), em combinação aos dados provenientes da “matriz sedimentar” (sensu Fürsich e Oschmann, 1986), constituem dois dos principais atributos para a classificação genética das concentrações fossilíferas. Contudo, conforme notado por Kidwell et al. (2001, Tabela 1, p. 27 a 29) e Kowalewski e Hoffmeister (2003), existem disparidades metodológicas marcantes entre os diferentes estudos que empregam os dados tafonômicos em análises paleoambientais. Tais disparidades podem ser introduzidas nas várias etapas da pesquisa, desde a fase amostral (em campo), passando pela laboratorial até a análise final dos dados (i.e., análises restritivas vs. exaustivas). Isso torna os dados disponíveis na literatura não comparáveis entre si, ainda que se trate de abordagens envolvendo um mesmo grupo fóssil, em rochas de mesma idade e ambiente deposicional.

Breve histórico

Embora os estudos de tafonomia atualística tenham sido muito comuns nos anos 1920, principalmente a partir da chamada escola alemã de actuopaleontologia (veja síntese em Holz e Simões, 2002), o *boom* na publicação de artigos envolvendo o uso de dados tafonômicos no registro sedimentar só ocorreu após a edição do clássico volume 1 do periódico *Palaios*, em 1986. De fato, a partir da década de 1980, a compreensão de como as assinaturas tafonômicas estão distribuídas nas tanatocenoses (assembleia de mortos) e tafocenoses ou orictocenoses (assembleia fóssil) passou a auxiliar,

sobremaneira, o entendimento das condições geradoras dos depósitos sedimentares fossilíferos (i.e., energia do meio, taxas de sedimentação, grau de transporte e retrabalhamento dos bioclastos etc.), especialmente das sucessões sedimentares paleozoicas depositadas em bacias intracratônicas. Nesse contexto, portanto, o dado tafonômico passou a ter papel de destaque, como ferramenta auxiliar à estratigrafia e à sedimentologia (vide Holz e Simões, 2005). A partir de meados dos anos 80, boa parte da pesquisa tafonômica teve como foco central as ocorrências em rochas litificadas, com destaque para as de idades paleozoicas e mesozoicas. Como consequência, os poucos protocolos metodológicos que surgiram, desde então, deram grande ênfase aos métodos de coleta e amostragem do material fóssil para as análises de tafofácies, valorizando atributos tais como, os contatos estratigráficos, o arranjo tridimensional dos fósseis na matriz sedimentar e a geometria das acumulações. O estudo de Simões e Ghilardi (2000) constitui um exemplo brasileiro dessa abordagem, do qual derivaram as pesquisas de Ghilardi (2004) e Bosetti (2004), para citar alguns exemplos da sucessão paleozoica preservada na borda leste da Bacia do Paraná.

No início do novo milênio, ocorreu guinada na abordagem tafonômica, com a retomada dos estudos de tafonomia atualística (vide periódico *Palaios*, volume 19, 2004) e o surgimento recente de estudos tafonômicos completamente fundamentados em simulações computacionais (e.g., Kowalewski e Hoffmeister, 2003). Esses estudos têm como foco testar a utilidade do dado tafonômico e sua implicação paleoecológica e em abordagens macroevolutivas (Kidwell, 2002; Behrensmeier et al., 2005; Olszewski e Kidwell, 2007). Consequentemente, tais estudos apresentam como característica fundamental o rigor metodológico extremo, na fase analítica da pesquisa. Paralelamente, esses estudos trouxeram novos questionamentos metodológicos, com importantes implicações no uso dos dados tafonômicos, não apenas na Geologia e Paleontologia (Kidwell et al., 2001; Kowalewski e Hoffmeister, 2003), mas também na Ecologia e Biologia (Kidwell, 2002; Carroll et al., 2003; Kotzian e Simões, 2006; Kidwell, 2007).

Recomendações e generalizações da literatura

Mesmo que intuitivamente, é sabido que as decisões metodológicas, referentes à amostragem e aos procedi-

mentos analíticos (i.e., escolha da fração granulométrica), têm influência na robustez e na confiabilidade do dado, bem como nos resultados finais obtidos. Além disso, a literatura mostra que os dados quantitativos são mais afetados pelas decisões metodológicas do que os dados qualitativos (Kidwell et al., 2001). Do ponto de vista analítico, dentre os principais problemas que afetam quali e quantitativamente as análises tafonômicas, destacam-se:

- a. a escolha das variáveis ou assinaturas tafonômicas a serem consideradas;
- b. a quantificação dos graus de alteração tafonômica dos bioclastos;
- c. o tamanho amostral (Kidwell et al., 2001);
- d. a utilização de táxons “alvos”, ou seja, a fundamentação da análise em um determinado grupo biológico;
- e. a concentração da análise em frações granulométricas particulares (e.g., 8 mm, apenas).

Na tentativa de padronizar as decisões metodológicas, algumas recomendações têm sido comuns na literatura, as quais têm norteado a pesquisa com macroinvertebrados fósseis, incluindo:

- a. o tamanho amostral contendo ao menos 120 a 150 bioclastos, por amostra, isso porque a distribuição de valores de frequências, para as diferentes assinaturas tafonômicas (i.e., articulação, fragmentação, abrasão) não estabiliza em amostras com número inferior a 120 a 150 bioclastos (Kidwell et al., 2001);
- b. evitar o uso de táxons alvo, devendo considerar todos os elementos de uma dada assembleia, incluindo os fragmentos e bioclastos inteiros (não fragmentados), bem como todos os táxons presentes (Kidwell et al., 2001);
- c. análise de frações discretas, mais do que de todo espectro granulométrico (frações) disponível, com tendência a concentrar a análise em frações acima de 4 mm (Best e Kidwell, 2000a).

Conforme exposto a seguir, no presente artigo, será retomada especificamente a questão do uso de frações granulométricas discretas para obtenção do dado tafonômico e discutida as implicações desse procedimento metodológico.

Delimitando o problema

Em revisão relativamente recente realizada com base em 20 estudos de tafonomia atualística, envolvendo conchas de moluscos marinhos para delimitação de tafofácies, Kidwell et al. (2001, Tabela 1, p. 27 a 29) notaram que 12 frações granulométricas distintas foram empregadas por diferentes autores. Além das óbvias dificuldades

de comparação dos resultados desses estudos, é importante ressaltar também que o efeito que variáveis, como o tamanho do bioclasto, podem exercer na análise tafonômica não é, ainda, totalmente compreendido (Kowalewski e Hoffmeister, 2003). De fato, é curioso que essa questão tenha recebido tão pouca atenção, pois com exceção dos artigos de Peeters et al. (1999), para microfósseis, e Kidwell (2001, 2002), Kidwell et al. (2001) e Kowalewski e Hoffmeister (2003), para macrofósseis de invertebrados marinhos, são raros os estudos tafonômicos abordando essa questão. Conforme expresso por Kowalewski e Hoffmeister (2003), “...even studies that share virtually identical research goals and target the same groups of fossils collected from the same time intervals can vary greatly in mesh size”.

Objetivos

Tendo em vista os comentários acima, no presente estudo é investigada e discutida a influência do fracionamento granulométrico na distribuição das assinaturas tafonômicas. Para cumprir esse objetivo, foram estudados bioclastos provenientes de tanatocenoses formadas por denso acúmulo de carapaças bivalves, representadas por conchas de *Bouchardia rosea* (Brachiopoda, Rhynchonelliformea).

MATERIAL E MÉTODOS

O braquiópode *Bouchardia rosea*

No contexto aqui proposto, são várias as razões paleontológicas e geológicas que determinaram a escolha desse organismo para esse estudo. *Bouchardia rosea* é um pequeno braquiópode articulado, de concha calcítica, que atinge normalmente cerca de 15 mm de comprimento. As conchas apresentam cores róseas, podendo ocasionalmente conter delicadas listras brancas (Figura 1) (Simões et al., 2004). Trata-se de um elemento típico da fauna de macroinvertebrados bentônicos, especialmente dos habitats de águas rasas da costa dos estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo (Tommasi, 1967, 1970; Nonato e Petti, 1996; Nonato, 1999; Kowalewski et al., 2002; Simões et al., 2004, 2005; Rodrigues, 2006).

Do ponto de vista tafonômico, *Bouchardia rosea* é um invertebrado extremamente interessante, por pelo menos três razões:

1. Pertence à ordem Terebratulida, cujo registro estratigráfico remonta ao Devoniano (Muir-Wood et al., 1965). Suas valvas são endopontuadas, com baixa porcentagem de calcita magnesianas. Como em outros Terebratulida, a concha de *Bouchardia rosea* possui uma camada primária

prismática delgada e uma camada secundária fibrosa espessa, e a terceira camada ausente. Invariavelmente, conchas com trama fibrosa são características dos Rhynchonellida e Terebratulida extintos, tendo sido característica também dos membros paleozoicos desses grupos (e.g., *Mutationella*, Devoniano e *Rostricellula*, Ordoviciano, Williams et al., 1997). Essa é considerada ainda a trama padrão para as conchas de braquiópodes pentamerídeos e orthídeos (Williams, 1965). Portanto, o tipo de concha exibido por *Bouchardia rosea* representa o tipo dominante entre os braquiópodes Calcíata ao longo do Fanerozoico, exceto talvez, no intervalo Permo-carbonífero (veja Williams et al., 1997).

2. *Bouchardia rosea* é um braquiópode de epifauna ou semi-infauna, livre, que coloniza seletivamente substratos bioclásticos ou silicosos (Richardson, 1981; Brunton, 1996; Kowalewski et al., 2002, Simões et al., 2004). Assim sendo, o modo de vida dessa espécie é semelhante ao de formas adultas de muitos grupos de braquiópodes paleozoicos (Rudwick, 1970, p. 87, 166).

3. Concentrações fossilíferas dominadas por conchas de *Bouchardia* estão presentes no Cenozoico da América do Sul (Manceñido e Griffin, 1988; Martinez, 1994). Desse modo, oferece oportunidade ímpar para a realização de estudos tafonômicos comparativos entre tanatocenoses e tafoocenoses, dominadas por um mesmo tipo de organismo.

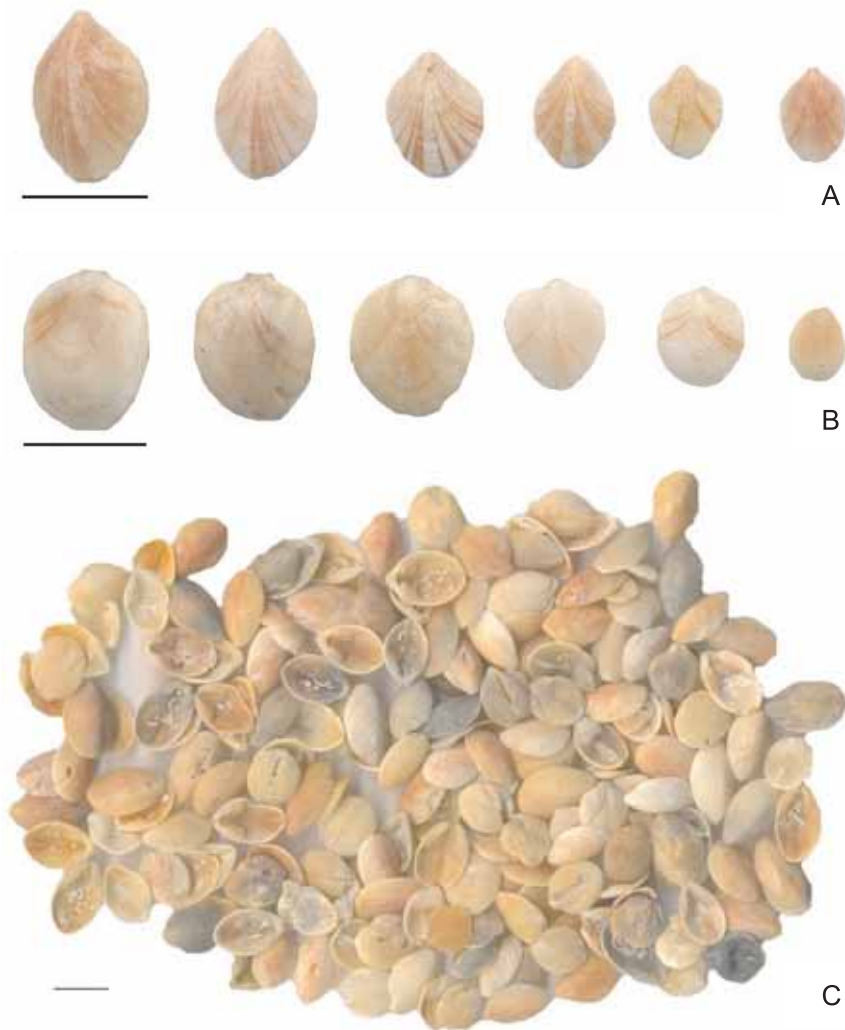


Figura 1. Conchas de *Bouchardia rosea*. A. Valvas ventrais. B. Valvas dorsais. C. Tanatocenose rica em conchas de braquiópodes. Escala gráfica: 1 cm.

Coleta e processamento das amostras

As tanatocenoses estudadas, ricas em conchas de braquiópodes (*Bouchardia rosea*), são provenientes de estações de coletas localizadas na área da baía de Ubatuba (Figura 2), na costa norte do estado de São Paulo (23° - 24°S e 44° - 46° W), bem como na plataforma interna adjacente. As amostragens envolveram estações de coleta localizadas em ambientes de águas rasas protegidas e áreas vizinhas, contíguas, sob condições de costa afora, incluindo um gradiente batimétrico de 0 (praia de Itamambuca) a 35 m de profundidade (Figura 2, Tabela 1). As estações de coleta, designadas pela sigla UBA e numeradas de 1 a 14 estão representadas na Figura 2, com suas respectivas coordenadas geográficas. Dentre as 14 estações de coleta, cinco forneceram conchas de braquiópodes em número suficiente para a análise tafonômica (Tabela 1). Os sedimentos obtidos a partir de estações de coletas foram peneirados, via úmida, nas frações granulométricas 8 mm, 6 mm e 2 mm e secos ao ar livre. Para fins de análises tafonômicas, subamostras foram obtidas por quarteamento aleatório, com o propósito de obter 150 bioclastos, número amostral adotado com base nos estudos de Kidwell et al. (2001).

Maior detalhamento das características físicas, climáticas, oceanográficas e sedimentológicas da área de estudo pode ser encontrado em Rodrigues (2006).

Análise tafonômica

Os estudos de Davies et al. (1989), Best e Kidwell (2000a), Callender et al. (2002) e Staff et al. (2002) constituem a base metodológica aqui adotada, para a delimitação das assinaturas tafonômicas utilizadas e quantificadas. O protocolo utilizado contém nove assinaturas tafonômicas, em seus diferentes estados (condições), conforme apresentado na Tabela 2, incluindo: **1.** articulação, **2.** tipo de valva, **3.** fragmentação, **4.** abrasão, **5.** corrosão, **6.** modificação da margem da concha, **7.** alteração da cor, **8.** bioerosão e **9.** incrustação.

As assinaturas tafonômicas foram investigadas para os bioclastos das frações granulométricas 8 mm, 6 mm e 2 mm, amostrados nas estações: UBA 1, a 30 m de profundidade; UBA 4, a 25 m de profundidade; UBA 5, a 20 m de profundidade; UBA 9, a 10 m de profundidade; e UBA 14, em ambiente praiado.

Sob estereomicroscópio, todas as assinaturas tafonômicas foram investigadas independentemente, em seus diferentes estados (Tabela 2), incluindo-se os fragmentos. Tanto bioclastos completos, como os fragmentados, foram mensurados com o auxílio de escala milimetrada de precisão de 0,5 mm acoplada ao estereomicroscópio. As medidas de tamanho para as conchas completas são referentes

à sua largura. Nos fragmentos, embora os eixos de comprimento e largura, muitas vezes, pudessem ser reconhecidos, foi considerado o maior eixo medido. Os bioclastos da fração granulométrica 8 mm foram estudados sob aumento de 10x. Já as conchas das frações granulométricas 6 mm foram examinadas sob aumento de 12x e as da fração granulométrica 2 mm, sob aumento de 20x. O leitor interessado poderá recorrer a Rodrigues (2006) para detalhes referentes à atribuição dos estados de cada uma das assinaturas tafonômicas apresentadas na Tabela 2. Note-se que, em consonância aos objetivos do presente estudo, o que será investigado é o efeito da inclusão ou exclusão de determinadas frações granulométricas na análise e sua influência nos resultados obtidos, de modo que não será discutida

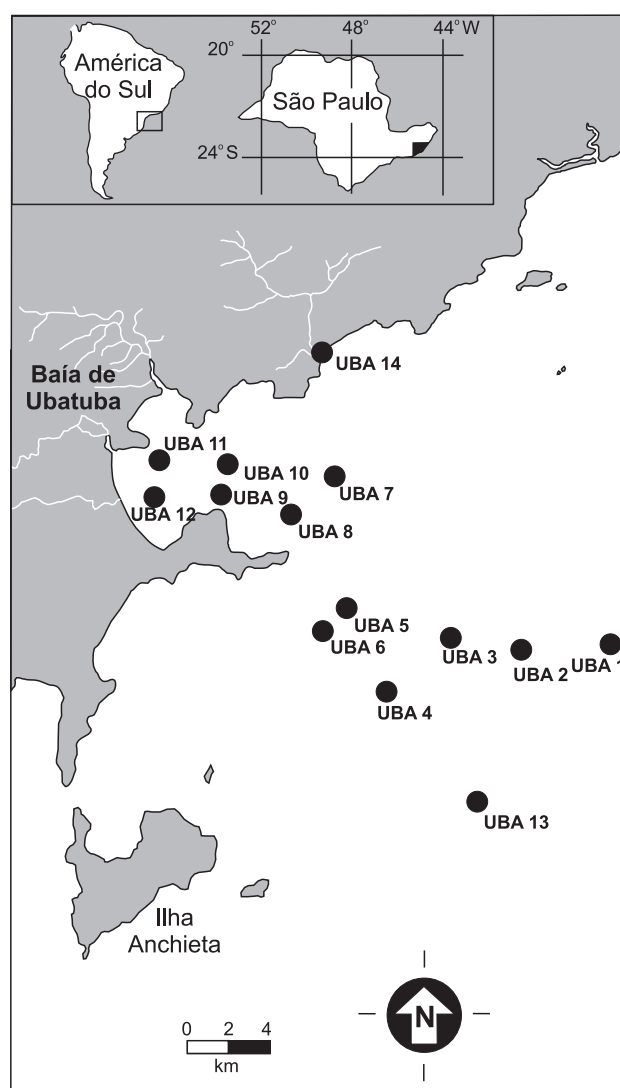


Figura 2. Localização das estações de coleta, na região de Ubatuba, costa norte do Estado de São Paulo.

Tabela 1. Localização das estações de coleta, incluindo os totais de conchas do braquiópode *Bouchardia rosea*, indicados por estação e por fração granulométrica.

Estações de coleta					Total de bioclastos		
Local	Estação	Latitude	Longitude	Prof. (m)	Fração 8 mm	Fração 6 mm	Fração 2 mm
UBA	1	23°28'53"	44°55'21"	30	3	214	722
UBA	2	23°29'20"	44°56'42"	30	13	69	497
UBA	3	23°28'49"	44°58'09"	25	0	0	2
UBA	4	23°29'39"	44°59'16"	25	11	25	77
UBA	5	23°28'13"	45°00'03"	20	0	5	170
UBA	6	23°28'37"	45°00'29"	20	0	0	2
UBA	7	23°27'06"	45°01'03"	15		Bioclastos ausentes	
UBA	8	23°26'20"	45°00'18"	15		Bioclastos ausentes	
UBA	9	23°26'41"	45°02'07"	10	179	164	439
UBA	10	23°26'05"	45°02'14"	10		Bioclastos ausentes	
UBA	11	23°26'49"	45°03'21"	5		Bioclastos ausentes	
UBA	12	23°26'11"	45°03'28"	5		Bioclastos ausentes	
UBA	13	23°31'53"	44°57'40"	35		Bioclastos ausentes	
UBA	14	23°58'84"	45°29'02"	0	106	150	150

Tabela 2. Assinaturas tafonômicas e seus estados (condições), investigadas para conchas do braquiópode *Bouchardia rosea*.

Assinatura Tafonômica	Condição Tafonômica
Articulação	0 = desarticulada
	1 = articulada
Tipo de Valva	0 = dorsal
	1 = ventral
	2 = indeterminada
Fragmentação	0 = completa
	1 = fragmentada
Abrasão	0 = natural
	1 = esculturas parcialmente erodidas, sem orifícios
	2 = esculturas perdidas, com orifícios
Corrosão	0 = natural
	1 = esculturas parcialmente dissolvidas, sem orifícios
	2 = esculturas perdidas, com orifícios
Modificação da Margem	0 = natural
	1 = alterada para irregular ou arredondada
Alteração da Cor	0 = natural
	1 = alterada
Bioerosão	0 = ausente
	1 = presente
Incrustação	0 = ausente
	1 = presente

aqui a origem de cada assinatura empregada no protocolo, as quais foram detalhadamente investigadas por Rodrigues (2006). Ainda como parte do protocolo aqui empregado, destaca-se que os dados tafonômicos foram obtidos por um único observador, de forma que não foi necessária a aplicação de testes para avaliar o chamado “erro do observador”. Segundo Kidwell et al. (2001), os dados tafonômicos adquiridos por mais de um observador podem resultar em avaliações tafonômicas super ou subestimadas. De fato, os resultados obtidos com exercícios para identificação de alterações tafonômicas em conchas, aplicados a múltiplos operadores, indicam que o uso de múltiplos operadores para aquisição dos dados tafonômicos introduz inconsistência na análise tafonômica (Rothfus, 2004).

Finalmente, serão apresentados como resultados as frequências das assinaturas tafonômicas nas conchas de braquiópodes, determinadas para cada uma das frações granulométricas (i.e., 8 mm, 6 mm e 2 mm) das diferentes estações de coleta (Figura 3). No caso das assinaturas bioerosão e incrustação, apenas a presença/ausência é apresentada, independentemente da porcentagem da área afetada na concha e do tipo de organismo produtor. Adicionalmente, técnicas exploratórias de agrupamento, com ligações simples e coeficiente de similaridade de distância média euclidiana (80%) foram empregadas durante as análises (veja Miller, 1988; Kowalewski et al., 1994; Yesares-García e Aguirre, 2004; Parsons-Hubbard, 2005, para exemplos similares). As análises de agrupamento foram realizadas independentemente para cada fração granulométrica (≥ 8 mm, ≥ 6 mm, ≥ 2 mm e total), segundo o conjunto de assinaturas tafonômicas estudadas.

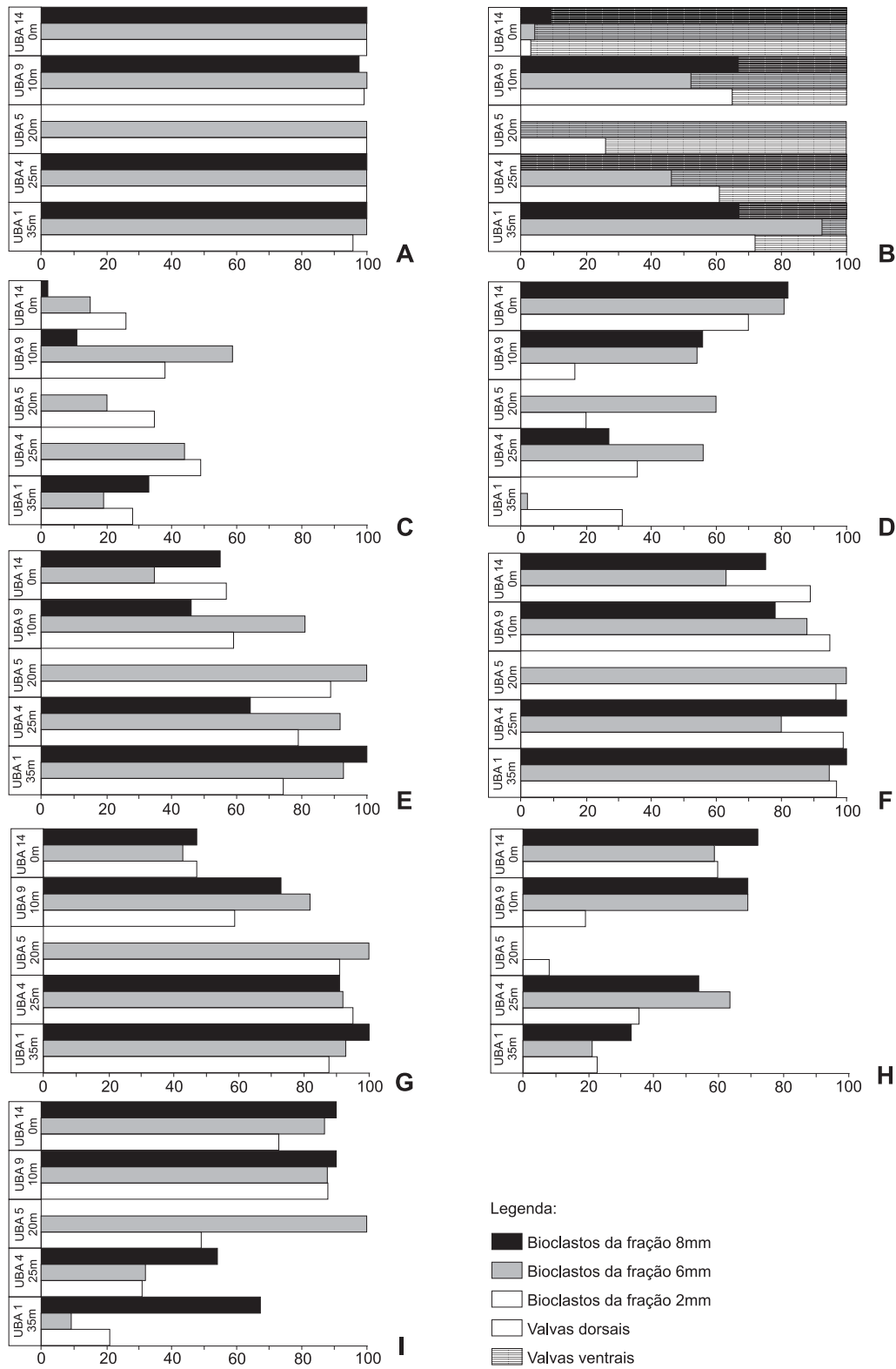


Figura 3. Frequência das assinaturas tafonômicas, por estação de coleta e fração granulométrica. **A.** Desarticulação. **B.** Tipo de valva. **C.** Fragmentação. **D.** Abrasão. **E.** Corrosão. **F.** Margem modificada da concha. **G.** Cor alterada da concha. **H.** Bioerosão. **I.** Incrustação.

Repositório

Os espécimes de braquiópodes utilizados nessa pesquisa estão depositados na coleção científica do Laboratório de Paleozoologia Evolutiva, Departamento de Zoologia, IBB/UNESP, sob o código DZP.

RESULTADOS

Análise tafonômica quantitativa

Desarticulação: mais de 90% das conchas encontra-se desarticulada, sendo rara a condição articulada, em quaisquer frações granulométricas de todas as estações de coleta estudadas (Figura 3A). Quando presentes, as conchas articuladas aparecem em porcentagens não maiores que 4%, na fração 2 mm (UBA 1, Figura 3A). Distribuição igualitária (50/50) entre valvas ventrais e dorsais é observada apenas nas frações 6 mm, das estações UBA 4 (46% de dorsais e 54% de ventrais, Figura 3B) e UBA 9 (52,3% de dorsais e 47,7% de ventrais, Figura 3B). Essas mesmas estações apresentam desvio da proporção igualitária entre valvas, em favor de valvas dorsais, nas frações 2 mm (UBA 4, 61%; UBA 9, 64,9%; Figura 3B) e 8 mm (UBA 9, 67%; Figura 3B). Já a fração 8 mm da estação UBA 4 é representada apenas por valvas ventrais (Figura 3B). Predomínio de valvas ventrais é também observado, em todas as frações granulométricas das estações UBA 14 (8 mm, 90,6%; 6 mm, 96%; 2 mm, 96,7%; Figura 3B) e UBA 5 (6 mm, 100%; 2 mm, 74%; Figura 3B). Por outro lado, desvios em favor de valvas dorsais são notados em todas as frações da estação UBA 1 (8 mm, 66,7%; 6 mm, 91,6%; 2 mm, 71,6%; Figura 3B).

Fragmentação: bioclastos fragmentados são frequentes em todas as estações estudadas, com índices variando de 15,4% a 43,2%, porém sua distribuição ao longo das frações granulométricas, dentro de cada estação de coleta, é variável e não homogênea (Figura 3C). Os mais altos índices de fragmentação foram observados, em: **a.** fração 8 mm (UBA 1, 33,35%; Figura 3C), **b.** fração 6 mm (UBA 9, 58,8%; Figura 3C) e **c.** fração 2 mm (UBA 5, 34,7%; Figura 3C).

Abrasão: baixos índices de abrasão são notados, exceto para as conchas provenientes da estação UBA 14 em que os estados 1 e 2 de abrasão são frequentes em todas as frações granulométricas (8 mm, 82,1%; 6 mm, 78,7%; 2 mm, 70%; Figura 3D). Índices de abrasão maiores que 50% compõem, isoladamente, nas frações 8 mm da estação UBA 9 (55,9%, Figura 3D) e na fração ≥ 6 mm das estações UBA 9 (53,6%, Figura 3D), UBA 4 (56%, Figura 3D) e UBA 5 (60%, Figura 3D).

Corrosão: é a assinatura tafonômica mais amplamente distribuída nos bioclastos das estações estudadas, mesmo considerando cada uma das frações granulométricas (Fi-

gura 3E). A condição natural predomina somente nos bioclastos das frações 8 mm da estação UBA 9 (53,6%, Figura 3E) e 6 mm da estação UBA 14 (65,7%, Figura 3E).

Alteração da margem: a grande maioria das conchas de braquiópodes presentes nas estações investigadas mostra margens alteradas (Figura 3F), seja para o estado irregular, seja para o arredondado. Os maiores valores para margem alterada são observados em conchas da menor fração granulométrica (2 mm) das estações UBA 9 (94,7%, Figura 3F) e UBA 14 (89,3%, Figura 3F). O mesmo não ocorre em UBA 1 e UBA 4, cujo maior índice de conchas com margem modificada aparece na fração granulométrica 8 mm (100% para as duas estações, Figura 3F).

Alteração da cor: alteração de cor está homogênea-mente distribuída nos bioclastos da estação UBA 14 (Figura 3G). Presente nas frações 6 mm (6,5%, Figura 3G) e 2 mm (11,5%, Figura 3G), a cor natural não ocorre nas conchas da fração 8 mm da mesma estação (UBA 1). Na estação UBA 5, observa-se cor natural apenas nos bioclastos da fração 2 mm (9,3%, Figura 3G).

Bioerosão e incrustação: altas frequências de bioerosão (em torno de 60%) são observadas para todas as frações granulométricas da estação UBA 14 (Figura 3H). Em UBA 9 e UBA 4, a distribuição varia entre as frações granulométricas, sendo o mais baixo índice observado nas conchas da fração 2 mm (19,3% e 36,4%, respectivamente; Figura 3H). Já em UBA 5, a fração 2 mm é a única que apresenta conchas com bioerosão (8%, Figura 3H). Por sua vez, a presença de incrustação ocorre de maneira uniforme entre os bioclastos de todas as frações granulométricas das estações UBA 14 e UBA 9 (Figura 3I). Exceto na estação UBA 1, os menores índices de incrustação são observados para as conchas da fração 2 mm (48,7%, UBA 5; 31,2%, UBA 4; Figura 3I).

Análise de agrupamento

Na fração total, dentro do critério de semelhança de 50%, conchas de braquiópodes das estações UBA 9, UBA 4 e UBA 5 formam o primeiro grupo de similaridade, sendo os bioclastos de UBA 5 e UBA 4 mais parecidos entre si (62,2%, Figura 4A). Bioclastos da estação UBA 1 constituem a próxima estação a ser aproximada do primeiro grupo, segundo sua semelhança (46,9%, Figura 4A). A estação UBA 14 é última a ser agrupada (39,3%, Figura 4A).

Para o critério de semelhança de 50 %, na fração ≥ 8 mm (Figura 4B), nenhum agrupamento é reconhecido. O primeiro grupo é formado a 46% (Figura 4B), entre os bioclastos das estações UBA 9 e UBA 14. A estação UBA 5 foi excluída dessa análise, pois não apresentou braquiópodes na fração retida em 8 mm. Nos resultados para agrupamentos na fração 6 mm, dentro da distância de 50%, o

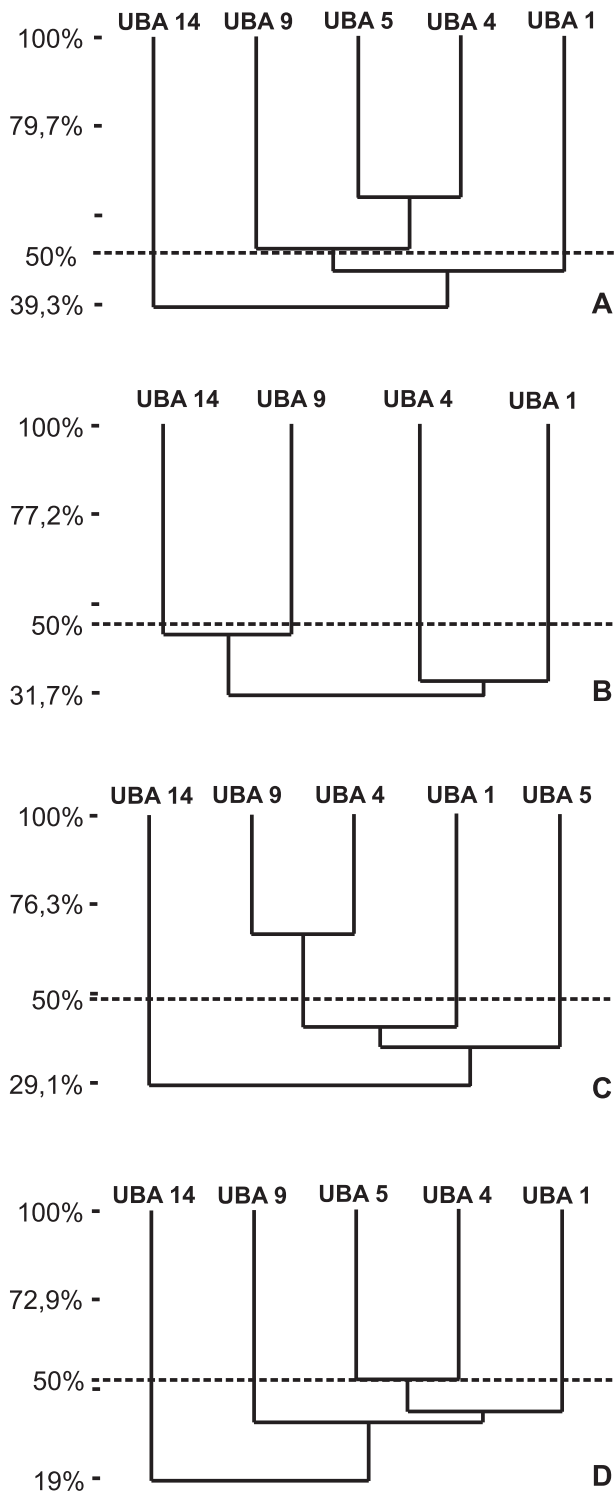


Figura 4. Análises de agrupamento entre as estações de coleta, realizadas com base na distribuição das assinaturas tafonômicas. **A.** Fração granulométrica total. **B.** Fração granulométrica 8 mm. **C.** Fração granulométrica 6 mm. **D.** Fração granulométrica 2 mm.

agrupamento entre UBA 9 e UBA 4 é reconhecido a 67,5% (Figura 4C). Bioclastos da estação UBA 1, à semelhança de 43,9%, constituem a próxima estação a ser aproximada do primeiro grupo (Figura 4C), seguido por UBA 5 (41%, Figura 4C) e UBA 14 (29,1%, Figura 4C). Finalmente, dentre os agrupamentos na fração ≥ 2 mm, UBA 4 e UBA 5 constituem o grupo mais semelhante entre si (50%, Figura 4D), sendo UBA 1 a próxima estação agrupada (39,2%, Figura 4D), seguida pela estação UBA 9 (35,8%, Figura 4D). A estação UBA 14 permanece isolada do grupo até a distância de 19% (Figura 4D).

DISCUSSÃO

Implicações metodológicas para interpretações (paleo)ambientais e (paleo)ecológicas

Os resultados apresentados para caracterização tafonômica das conchas dos braquiópodes estudados sugerem que as decisões metodológicas referentes à escolha da fração granulométrica (i.e., tamanho dos bioclastos) podem gerar padrões artificiais (i.e., viés analítico), afetando as interpretações (paleo)ambientais e, desse modo, o reconhecimento de fácies tafonômicas, conforme discussão de exemplos a seguir.

Exemplo 1: preservação diferencial de uma das valvas

O desvio da proporção igualitária (50/50) de conchas de organismos bivalves (e.g., moluscos, braquiópodes etc.) é uma das principais assinaturas tafonômicas utilizadas na interpretação da energia do meio, das taxas de sedimentação e do grau de transporte dos bioclastos. Proporção semelhante entre as valvas indica ambiente hidrodinâmico calmo, sem atuação de correntes capazes de transportar as conchas (e.g., Menard e Boucot, 1951; Alexander, 1984; Brett e Baird, 1986) ou ausência de agentes que levem à destruição diferencial das valvas (Brett e Baird, 1986). Por outro lado, sob condições de alta energia, como em águas rasas, ou praias, sob influência de correntes e ondas, há tendência ao transporte preferencial de uma das valvas. Tal fato decorre da interação complexa entre diferentes fatores, incluindo as características físicas (hidrodinâmicas) do agente de transporte, do tipo de leito e as propriedades intrínsecas do bioclasto (i.e., forma, peso, densidade; vide Simões et al., 2005, para uma discussão detalhada desse assunto).

Seguindo as recomendações da literatura, os dados da estação de coleta UBA 4, situada a 25 m de profundidade, na área da plataforma interna, com fundo arenoso, se-

rão analisados tendo a fração 8 mm como alvo (i.e., exame da maior fração, Best e Kidwell, 2000a, b; Kidwell et al., 2001).

Conforme os dados da Figura 3B, na fração 8 mm da tanatocenose da estação UBA 4, apenas as valvas ventrais estão presentes. Portanto, a referida tanatocenose é caracterizada por conchas com marcante viés ou desvio da proporção igualitária. Não considerando outros aspectos do ambiente deposicional e das demais assinaturas tafonômicas desses bioclastos, a conclusão é que a tanatocenose em pauta é uma acumulação residual ou fruto do transporte diferencial. Note-se que decidir por uma ou outra interpretação irá depender de outras evidências de natureza tafonômica e geológica, cuja discussão não cabe aqui. O importante é que o viés foi imposto por uma decisão metodológica, ou seja, a escolha da fração 8 mm. Tem-se, portanto, nesse caso, um viés analítico. Entretanto, quando o material dessa mesma tanatocenose (estação UBA 4) é analisado, considerando-se todas as frações granulométricas, a proporção entre as valvas ventrais e dorsais é semelhante.

Em suma, os resultados apresentados pelo exemplo da tanatocenose da estação UBA 4 permitem concluir que as proporções entre valvas ventrais e dorsais variam, de acordo com o protocolo adotado, podendo levar a interpretações (paleo)ambientais distintas, pois os resultados obtidos pela análise tafonômica da fração total apontam para condições ambientais contrárias àquelas observadas quando é realizado o exame apenas da maior fração granulométrica (8 mm).

Exemplo 2: fragmentação e energia do meio

Do ponto de vista bioestratinômico, bioclastos fragmentados são, em geral, decorrentes do retrabalhamento ou ataque por organismos durofagos, da atuação de ondas e correntes em locais de fundo duro e estável, do choque entre bioclastos ou com outros tipos de clastos, durante o transporte, ou ainda do tempo prolongado de exposição na interface água sedimento. Nesse caso, também, a decisão metodológica terá forte influência sobre o resultado obtido. Novamente o material da estação UBA 4 será utilizado, como exemplo. Na Figura 3C, pode ser observado que na tanatocenose da estação UBA 4, na fração maior (8 mm), todos os bioclastos encontram-se completos. Nessa situação, a ausência de fragmentação pode levar à conclusão de que o ambiente deposicional é calmo, ou mesmo que não há atividade biológica (e.g., durofagos) e/ou atuação de agentes químicos, capazes de causarem quebras nas conchas. Porém, quando os dados das frações 6 mm e 2 mm são incluídos na análise, há proporção similar entre as valvas fragmentadas e as completas. Semelhantemente, na estação UBA 9, situada a 10 m de profundidade, na área protegida da enseada, com fundo arenoso, a porcentagem de

valvas completas na fração 8 mm é alta (89%), sendo que na fração 6 mm a condição valvas fragmentadas é a mais frequente (59%). Portanto, se uma dessas frações fosse excluída da análise, fatalmente apareceria um viés artificial nos resultados, ora em favor das valvas completas, ora em favor das fragmentadas. Novamente, portanto, as interpretações ambientais e (paleo)ambientais seriam distintas, na dependência das frações consideradas.

Exemplo 3: tanatocenose monotípica e monoespecífica

Tanatocenoses monotípicas (vide Speyer e Brett 1988, para os tipos de esqueletos) e monoespecíficas possuem grande valor tafonômico e (paleo)ecológico, pois podem refletir: **a.** condições de alto stress ambiental; **b.** retrabalhamento e transporte extremos; **c.** mortandade em massa; e **d.** preservação diferencial via processos diagenéticos (i.e., preservação ou dissolução de tipos específicos de carapaças). Contudo, a diversidade de uma tanatocenose pode ser facilmente alterada pela decisão metodológica de fracionamento granulométrico. Diferenças marcantes, referentes à composição taxonômica e abundância dos bioclastos, nas tanatocenoses estudadas, são notadas entre as três frações granulométricas investigadas. Por exemplo, apenas nas estações UBA 9 (10 m) e UBA 14 (praia), conchas de *Bouchardia rosea* estão bem representadas em todas as frações granulométricas (Tabela 1). No caso da estação UBA 5, localizada a 20 m de profundidade, braquiópodes estão ausentes na fração 8 mm, mas são numerosos na fração 2 mm (Tabela 1). Portanto, se apenas os dados da fração 8 mm fossem considerados, conforme recomendação da literatura, conchas de *Bouchardia rosea* não estariam representadas em grande número, nas acumulações bioclásticas da região investigada. Estudos tafonômicos realizados com base na fração maior (8 mm) mostram resultados distintos quanto à composição e à abundância taxonômica das assembleias, uma vez que espécies cujos indivíduos adultos são de pequenas dimensões, tendem a ter maior representatividade nas frações menores (e.g., 2 mm). No exemplo aqui mostrado, a composição taxonômica das tanatocenoses estudadas seria modificada, através da baixa representatividade de braquiópodes, por um artifício metodológico. Tal fato sugere que a decisão metodológica de concentrar a análise na maior fração (8 mm), especialmente quando o táxon é abundante, porém de tamanho naturalmente pequeno, em sua fase adulta, talvez não seja o procedimento mais recomendado.

Padrões e generalizações

Exceto para a assinatura desarticulação, as frequências das assinaturas **a.** tipo de valva, **b.** fragmentação, **c.** abra-

são, **d.** corrosão, **e.** modificação da margem, **f.** alteração da cor, **g.** bioerosão e **h.** incrustação não são as mesmas nas frações 8 mm, 6 mm e 2 mm das tanatocenoses investigadas. Os agrupamentos entre as tanatocenoses das estações, estabelecidos com base na distribuição das referidas assinaturas tafonômicas, variam de acordo com a fração granulométrica considerada (Figura 4). Por exemplo, na fração total (frações 8 mm, 6 mm e 2 mm incluídas), o agrupamento entre os braquiópodes das estações UBA 4 e UBA 5 é o primeiro a ser formado. O mesmo ocorre na fração 2 mm, ainda que sob distância euclidiana distinta daquela obtida para o referido agrupamento observado na fração total. Agrupamento entre os bioclastos das estações UBA 4 e UBA 5 não são reconhecidos nas frações 6 mm e 8 mm. Na fração 6 mm, UBA 4 participa do primeiro agrupamento de semelhança, sendo, porém, mais próximo da estação UBA 9. Já na fração 8 mm, a estação UBA 4 compõe o último agrupamento com a estação UBA 1. Do mesmo modo, quanto à semelhança, o posicionamento da estação UBA 14 nos agrupamentos varia, segundo a fração granulométrica considerada. Por exemplo, nos agrupamentos das frações totais, 6 mm e 2 mm, a estação UBA 14 é a última estação de coleta a ser agrupada, enquanto que na fração 8 mm essa mesma estação constitui o primeiro agrupamento, junto da estação UBA 9. Portanto, os resultados sugerem que os padrões de semelhança entre as estações, obtidos a partir das assinaturas tafonômicas, diferem quanto à fração considerada, sendo a distribuição das assinaturas tafonômicas sensível ao tamanho do bioclasto.

Embora Kidwell et al. (2001) tenham demonstrado que o uso de bioclastos maiores que 8 mm e tamanho amostral entre 120 a 150 espécimes fornece dados robustos para a maior parte das decisões metodológicas em tafonomia de macroinvertebrados, muitas assinaturas tafonômicas não apresentam, nesse estudo, distribuição homogênea entre as frações granulométricas consideradas. Exemplo semelhante ao aqui estudado foi também apresentado por Tomasovych e Rothfus (2005). Comparando os índices de articulação, fragmentação, alterações na superfície da concha (investigadas sob grande aumento), macrobioerosão e incrustação, em conchas de *Terebratalia transversa* e *Hemithiris psittacea*, amostradas nas Ilhas San Juan, Washington, EUA, esses autores notaram que as assinaturas tafonômicas não estão distribuídas de modo homogêneo entre as frações granulométricas consideradas (total, 12 mm, 4 mm e 2,3 mm). De fato, através de simulações computacionais, Kowalewski e Hoffmeister (2003) notaram que assinaturas tafonômicas tais como bioerosão, incrustação, fragmentação e abrasão variam sensivelmente em função da classe de tamanho utilizada.

Além disso, estudos de meta-análise realizados através da compilação de dados publicados para conchas de mo-

luscus bivalves, no que diz respeito à fidelidade ecológica (relação morto-vivo), indicam que a análise de frações granulométricas distintas tem relevância ou pode condicionar a interpretação dos resultados finais (Kidwell, 2002). Dentre as variáveis testadas, foi observado que a relação morto-vivo apresenta maior correspondência nas frações maiores. Entretanto, a magnitude do efeito da classe de tamanho, a qual é pouco compreendida não foi quantificada (Kidwell, 2002).

COMENTÁRIOS FINAIS E RECOMENDAÇÕES

Os resultados aqui obtidos para as tanatocenoses de *Bouchardia rosea* na plataforma interna e ambiente praiado da região de Ubatuba, SP, indicam que concentrar as análises tafonômicas na fração granulométrica maior (8 mm), como amplamente sugerido e aceito na literatura internacional, não é, necessariamente, a melhor estratégia metodológica a ser adotada. Desse modo, a análise mais adequada, a fim de evitar o viesamento amostral, é aquela fundamentada na fração total, ou seja, incluindo as três frações granulométricas (8 mm, 6 mm e 2 mm). Isso se deve ao fato de que as análises tafonômicas das acumulações de braquiópodes estudadas, quando realizadas independentemente para cada fração granulométrica (frações 8 mm, 6 mm e 2 mm), indicam que bioclastos de diferentes frações registram, de maneira complexa e não uniforme, a atuação de processos bioestratinômicos distintos e, portanto, o tamanho da partícula tem influência na distribuição das assinaturas tafonômicas.

É importante ter em mente, porém, que o estabelecimento de rigoroso protocolo metodológico nas análises tafonômicas constitui fase preliminar indispensável à pesquisa. Porém, conforme os dados das tanatocenoses indicam, sustentados ainda por outros exemplos e simulações computacionais recentes (Kowalewski e Hoffmeister, 2003), torna-se difícil propor um protocolo universal para a análise tafonômica, aplicável às acumulações de macroinvertebrados fósseis e Recentes, provenientes dos mais variados ambientes sedimentares. Contudo, é indispensável estabelecer um protocolo de análise que permita (a) o reconhecimento das limitações dos dados obtidos e (b) a comparação com outros estudos.

AGRADECIMENTOS

Os autores são gratos ao Dr. Adilson Fransozo (Instituto de Biociências, UNESP, campus de Botucatu) pela ajuda, durante os trabalhos de campo, e aos professores Julio Aguirre (Facultad de Ciencias, Universidad de Granada), Luiz Eduardo Anelli e Paulo C. F. Giannini, ambos do Insti-

tuto de Geociências da USP, pelos comentários e sugestões nas diferentes versões desse manuscrito. Esse estudo é uma contribuição de projetos FAPESP (Processos 00/12659-7, 02/13552-7, 06/00169-1 e 06/59416-8) e CNPq (Processos 300448/03-01, 306601/2006-0 e 154937/2006-1).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALEXANDER, R. R. Comparative hydrodynamic stability of brachiopod shells on current-scoured arenaceous substrates. *Lethaia*, v. 17, p. 17-21, 1984.

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. Are the most durable shelly taxa also the most common in the marine fossil record? *Paleobiology*, v. 31, n. 4, p. 607-623, 2005.

BEST, M. M. R.; KIDWELL, S. M. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology*, v. 26, p. 80-102, 2000a.

BEST, M. M. R.; KIDWELL, S. M. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. II. Effect of bivalve life habits and shell types. *Paleobiology*, v. 26, p. 103-115, 2000b.

BOSETTI, E. P. *Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana na região de Ponta Grossa, Paraná, Brasil*. 2004. 200 f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.

BRETT, C. E.; BAIRD, G. C. Comparative taphonomy: a key for paleoenvironmental reconstruction. *Palaios*, v. 1, p. 207-227, 1986.

BRUNTON, C. H. C. The functional morphology of the recent brachiopod *bouchardia rosea*. *Acta Zoologica (Stockholm)*, v. 77, n. 3, p. 233-240, 1996.

CALLENDER, W. R.; STAFF, G. M.; PARSONS-HUBBARD, K. M.; POWELL, E. N.; ROWE, G.; WALKER, S. E.; BRETT, C. E.; RAYMOND, A.; CARLSON, D. D.; WHITE, S.; HEISE, E. A. Taphonomic trends along a fore-reef slope: Lee Stocking Island, Bahamas. I. Location and water depth. *Palaios*, v. 17, p. 50-65, 2002.

CARROLL, M.; KOWALEWSKI, M.; SIMÕES, M. G.; GOODFRIEND, G. A. Quantitative estimates of time-ave-

raging in brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology*, v. 29, p. 382-403, 2003.

DAVIES, D. J.; POWELL, E. N.; STANTON, R. J. Jr. Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 72, p. 317-352, 1989.

FÜRSICH, F. T.; OSCHMANN, W. Storm shell beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, v. 172, p. 141-161, 1986.

FÜRSICH, F. T.; OSCHMANN, W. Shell beds as tools in basin analysis: the jurassic Kachchh, western India. *Journal of Geological Society of London*, v. 150, p. 169-185, 1993.

GHILARDI, R. P. *Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (devoniano, sub-bacia Apucarana), Estado do Paraná, Brasil*. 2004. 113 f. Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. *Elementos fundamentais de tafonomia*. Porto Alegre, Editora da UFRGS, 2002. 240 p.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. Taphonomy: an overview of main concepts and applications to sequence stratigraphic analysis. In: KOUTSOUKOS, E.M.C. *Topics in geobiology: applied stratigraphy*. Dordrecht: Springer, 2005. p. 249-279. v. 23.

KIDWELL, S. M. Preservation of species abundance in marine death assemblages. *Science*, v. 294, p. 1091-1094, 2001.

KIDWELL, S. M. Mesh-size effects on ecological fidelity of death assemblages: a meta-analysis of molluscan live-dead studies. *Geobios*, v. 35, p. 107-119, 2002. (Mémoire spécial, 24).

KIDWELL, S. M. Discordance between living and death assemblages as evidence for anthropogenic ecological change. *Proceedings of Natural Academy of Sciences*, v. 104, p. 17701-17706, 2007.

KIDWELL, S. M.; ROTHFUS, T. A.; BEST, M. M. R. Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system, and target taxa. *Palaios*, v. 16, p. 25-52, 2001.

- KOTZIAN, C. B.; SIMÕES, M. G. Taphonomy of Recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 9, p. 243-260, 2006.
- KOWALEWSKI, M.; HOFFMEISTER, A. P. Sieves and fossils: effects of mesh size on paleontological patterns. *Palaios*, v. 18, p. 460-469, 2003.
- KOWALEWSKI, M.; FLESSA, K. W.; AGGEN, J. A. Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges), northeastern Baja California, Mexico. *Facies*, v. 31, p. 209-242, 1994.
- KOWALEWSKI, M.; SIMÕES, M. G.; CARROLL, M.; RODLAND, D. L. Abundant brachiopods on a tropical, upwelling influences shelf (southeast Brazilian Bight, South Atlantic). *Palaios*, v. 17, p. 277-286, 2002.
- MANCENÍDO, M. O.; GRIFFIN, M. Distribution and palaeoenvironmental significance of the genus bouchardia (brachiopoda, terebratulidina): its bearing on the cenozoic evolution of the south atlantic. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 18, p. 201-211, 1988.
- MARTÍNEZ, S. Bioestratigrafía (invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). 1994. 346 f. Tese (Doutorado) - Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 1994.
- MENARD, H. W.; BOUCOT, A. J. Experiments on the movement of shells by water. *American Journal of Science*, v. 249, p. 131-151, 1951.
- MILLER, A. I. Spatial resolution in subfossil molluscan remains: implications for paleobiological analysis. *Paleobiology*, v. 14, n. 1, p. 91-103, 1988.
- MUIR-WOOD, H. M.; STEHLI, F. G.; ELLIOTT, G. F.; HATAI, K. Terebratulida. In: TREATISE on invertebrate paleontology--Pt. H, brachiopoda 2. New York: University of Kansas Press, 1965. H728-H857 p.
- NONATO, E. F. Filo Brachiopoda. In: MIGOTTO, A. E.; TIAGO, C. G. *Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX*. Invertebrados marinhos. FAPESP, v. 3, São Paulo, p. 255-257, 1999.
- NONATO, E. F.; PETTI, M. A. V. Macrofauna bentônica das enseadas de Picinguaba e Ubatumirim: ocorrência de espécies raras e descrição de novas espécies. In: SIMPÓSIO SOBRE OCEANOGRÁFIA, 3., 1996, São Paulo. *Resumos...* São Paulo: IO/USP, 1996. p. 219.
- OLSZEWSKI, T. D.; KIDWELL, S. M. The preservational fidelity of evenness in molluscan death assemblages. *Paleobiology*, v. 33, n. 1, p. 1-23, 2007.
- PARSONS-HUBBARD, K. M. Molluscan taphofacies in recent carbonate reef/lagoon systems and their application to sub-fossil samples from reef cores. *Palaios*, v. 20, p. 175-191, 2005.
- PEETERS, F.; IVANOVA, E.; CONAN, S.; BRUMMER, G. J.; GANSSSEN, G.; TROELSTRA, S.; VAN HINTE, J. A size analysis of planktic foraminifera from the Arabian sea. *Marine Micropaleontology*, v. 36, n. 1, p. 31-63, 1999.
- RICHARDSON, J. R. Brachiopods and pedicles. *Paleobiology*, v. 7, p. 87-95, 1981.
- RODRIGUES, S. C. *Tafonomia de moluscos bivalves e braquiópodes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, norte do Estado de São Paulo: implicações do uso de assinaturas tafonômicas no reconhecimento de gradientes ambientais*. 2006. 118 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade São Paulo, São Paulo, 2006.
- ROTHFUS, T. A. Clams and brachiopods: chips that pass out of sight. *Palaios*, v.19, n.5, p.507-513, 2004.
- RUDWICK, M. J. S. *Living and fossil brachiopods*. London: Hutchinson and Co., 1970. 199 p.
- SIMÕES, M. G.; GHILARDI, R. P. Protocolo tafonômico/paleoautoecológico como ferramenta na análise paleossinecológica. *Pesquisas em Geociências*, v. 27, n. 2, p. 3-13, 2000.
- SIMÕES, M. G.; KOWALEWSKI, M.; MELLO, L. H. C.; RODLAND, D.; CARROLL, M. Recent brachiopods from the southern Brazilian shelf: palaeontological and biogeographical implications. *Palaeontology*, v. 47, n. 3, p. 515-533, 2004.
- SIMÕES, M. G.; RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M.; BIS-SARO Jr., M. C. The settling pattern of brachiopod shells: stratigraphic and taphonomic implications to shell bed formation and paleoecology. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 35, n. 3, p. 383-391, 2005.
- SPEYER, S. E.; BRETT, C. E. Trilobite taphonomy and middle devonian taphofacies. *Palaios*, v. 1, p. 312-327, 1986.

SPEYER, S. E.; BRETT, C. E. Taphofacies models for epeiric sea environments: middle paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 63, p. 225-262, 1988.

STAFF, G. M.; CALLENDER, W. R.; POWELL, E. N.; PARSONS-HUBBARD, K. M.; BRETT, C. E.; WALKER, S. E.; CARLSON, D. D.; WHITE, S.; RAYMOND, A.; HEISE, E. A. Taphonomic trends along a foreereef slope: Lee Stocking Island, Bahamas. II. Time. *Palaios*, v. 17, p. 66-83, 2002.

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

TOMMASI, L. R. Observações preliminares sobre a fauna bêntica de sedimentos moles da Baía de Santos e regiões vizinhas. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, v. 16, n. 1, p. 43-65, 1967.

TOMMASI, L. R. Sobre o braquiópode bouchardia rosea (Mawe, 1823). *Boletim do Instituto Oceanográfico*, v. 19, p. 33-42, 1970.

WILLIAMS, A. *Treatise on invertebrate paleontology*, Part H, brachiopoda 1-2. New York: Geological Society of America, 1965.

WILLIAMS, A.; JAMES, M. A.; EMIG, C. C.; MACKAY, S.; RHODES, M. C.; COHEN, B. L.; GAWTHROP, A. B.; PECK, L. S.; CURRY, G. B.; ANSELL, A. D.; CUSACK, M.; WALTON, D.; BRUNTON, C. H. C.; MACKINNON, D. I.; RICHARDSON, J. R. Brachiopoda. In: KAESLER, R. L. (Ed.) *Treatise on invertebrate paleontology. Part H (revised), brachiopoda*. Kansas: The Geological Society of America Inc./The University of Kansas Press, 1997. v. 1

YESARES-GARCÍA, J.; AGUIRRE, J. Quantitative taphonomic análisis and taphofacies in lower pliocene temperate carbonate-siliciclastic mixed platform deposits (Almería-Níjar basin, SE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 207, n. 1-2, p. 83-103, 2004.