UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**CARACTERIZAÇÃO TAFONÔMICA DAS CONCENTRAÇÕES
FOSSILÍFERAS DO CALCÁRIO ESPERANÇA, FORMAÇÃO
PIAUÍ (CARBONÍFERO SUPERIOR), BACIA DO PARNAÍBA E
SUAS IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS E PALEOAMBIENTAIS**

Juliana Rodrigues da Silva Nunes

Orientador: Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar

SÃO PAULO
2003

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**CARACTERIZAÇÃO TAFONÔMICA DAS CONCENTRAÇÕES
FOSSILÍFERAS DO CALCÁRIO ESPERANÇA, FORMAÇÃO PIAUÍ
(CARBONÍFERO SUPERIOR), BACIA DO PARNAÍBA E SUAS
IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS E PALEOAMBIENTAIS**

JULIANA RODRIGUES DA SILVA NUNES

Orientador: Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

COMISSÃO JULGADORA

	Nome	Assinatura
Presidente:	Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli
Examinadores:	Prof. Dr. Francisco Pinheiro de Lima Filho
	Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

SÃO PAULO
2003

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

DEDALUS - Acervo - IGC

30900012304

**CARACTERIZAÇÃO TAFONÔMICA DAS CONCENTRAÇÕES
FOSSILÍFERAS DO CALCÁRIO ESPERANÇA, FORMAÇÃO PIAUÍ
(CARBONÍFERO SUPERIOR), BACIA DO PARNAÍBA E SUAS
IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS E PALEOAMBIENTAIS**

Juliana Rodrigues da Silva Nunes

Orientador: Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar

SÃO PAULO
2003

DOAÇÃO	16C / USP
Pis - Siodvaco	
Data:	18 / 07 / 2003

"Paleontological opinion presumably has some relation to reality, but it certainly also reflects the preferences, biases, and assumptions of individual workers and, perhaps to a lesser degree, of the discipline as a whole."

Almmon e Ross, 1990

ÍNDICE GERAL

I. ÍNDICE DE FIGURAS	i
II. ÍNDICE DE QUADROS	v
III. ÍNDICE DE ABREVIATURAS	vi
IV. AGRADECIMENTOS	vii
V. RESUMO	ix
VI. ABSTRACT	xii
1. INTRODUÇÃO	1
1.1 PROBLEMÁTICA ENVOLVIDA.....	5
1.2 OBJETIVOS.....	8
1.3 JUSTIFICATIVA.....	9
2. GEOLOGIA DA ÁREA DE ESTUDO	10
2.1 A BACIA DO PARNAÍBA.....	10
2.2 A FORMAÇÃO PIAUÍ.....	13
2.3 GEOLOGIA DA ÁREA DE COLETA: A FÁCIES CARBONÁTICA ESPERANÇA.....	17
3. MATERIAL E MÉTODO	23
3.1 TRABALHOS DE CAMPO.....	23
3.2 METODOLOGIA DE COLETA DOS DADOS TAFONÔMICOS.....	24
3.3 TRABALHOS DE LABORATÓRIO.....	27
3.3.1 Preparação dos fósseis.....	27
3.3.2 Análise qualitativa e quantitativa: aquisição e descrição dos dados tafonômicos.....	28
3.3.3 Coleções examinadas.....	30
3.3.4 Terminologia empregada.....	30
4. RESULTADOS	31
4.1 ANÁLISES MULTIVARIADAS.....	40
4.2 ANÁLISE QUALITATIVA.....	44
4.3 ANÁLISE QUANTITATIVA.....	49
4.3.1 Composição faunística e ecológica.....	49
4.3.2 Tafonomia.....	52
4.4 DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE TAMANHO.....	61
5. DISCUSSÃO	64
5.1 O MODELO DEPOSICIONAL DO CALCÁRIO ESPERANÇA.....	64
5.2 RESOLUÇÃO TEMPORAL DAS CONCENTRAÇÕES.....	82
5.3 COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA E SUAS IMPLICAÇÕES.....	85
5.4 O AMBIENTE DEPOSICIONAL DO CALCÁRIO ESPERANÇA.....	103
5.5 ORBICULOIDEA: AS ENIGMÁTICAS CRIATURAS DO PALEOZÓICO.....	106
6. CONCLUSÕES	118
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	122
ANEXOS	148
1. TABELA DE ASSINATURAS TAFONÔMICAS, UTILIZADA NA DESCRIÇÃO DAS CONCENTRAÇÕES FOSSILÍFERAS.....	148
2. SUMÁRIO DOS DADOS TAFONÔMICOS E PALEOECOLÓGICOS UTILIZADOS NAS ANÁLISES MULTIVARIADAS.....	149
ESTAMPA 1	150

I. ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - Mapa geológico da Bacia do Parnaíba mostrando as áreas de afloramento dos sedimentos do Carbonífero Superior e sua relação com rochas de outras idades. Em detalhe, áreas de afloramento das fácies carbonáticas na região de José de Freitas. (Modificado de Anelli, 1999).....	2
Figura 2 -Seção colunar da Bacia do Parnaíba. Retirada de Lima Filho (1999).....	12
Figura 3 - Vista geral do Calcário Esperança, Formação Piauí, nas proximidades do município de José de Freitas (PI).....	18
Figura 4 - Vista do ponto de coleta número 1 do Calcário Esperança, Formação Piauí, nas proximidades do município de José de Freitas (PI).....	18
Figura 5 - Localização dos pontos de coleta nos afloramentos do Calcário Esperança, Formação Piauí (Bacia do Parnaíba). Fonte: IBGE (1979), modificado.....	19
Figura 6 - Seções colunares dos afloramentos estudados no Calcário Esperança, Formação Piauí e suas possíveis correlações.....	20
Figura 7 - Único exemplar de <i>Schelwiebella</i> identificado na Bacia do Parnaíba.....	21
Figura 8 - Detalhe do pavimento de <i>Linoproductus</i> , localizado no ponto de coleta número 3 do Calcário Esperança, Formação Piauí.....	22
Figura 9 - Detalhe do pavimento de <i>Orbiculoidea</i> , localizado no ponto de coleta número 2 do Calcário Esperança, Formação Piauí.....	22
Figura 10 - Vista do pavimento de <i>Orbiculoidea</i> , localizado no ponto de coleta número 2 do Calcário Esperança. Observar a divisão do mesmo em quadrados eqüidimensionais.....	25
Figura 11 - Detalhe dos quadrados eqüidimensionais do pavimento de <i>Orbiculoidea</i> , localizado no ponto de coleta número 2 do Calcário Esperança.	25
Figura 12 - Remoção de blocos de rochas no campo. Note o cuidado para que a sua orientação original seja mantida	26
Figura 13 - Icnofóssil preservado no ponto de coleta número 4 do Calcário Esperança.....	32
Figura 14 - Gráfico de orientação dos espécimes pertencentes às diferentes guildas presentes nas subunidades do Calcário Esperança. Legenda: SUB= subunidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária.....	34
Figura 15 - Gráfico do grau de articulação dos espécimes pertencentes às diferentes guildas presentes nas subunidades do Calcário Esperança Legenda: SUB= subunidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária.....	35

Figura 16 - Gráfico de proporção de valvas ventrais ou de valvas direitas em relação ao total de valvas apresentado por cada guilda presente nas subunidades do Calcário Esperança. Legenda: SUB= subunidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária; VV= número de valvas ventrais (determinado somente para braquiópodes); VR= número de valvas direitas (determinado somente para bivalves); T= número de valvas total (valvas ventrais + valvas dorsais ou valvas direitas + valvas esquerdas). Os pontos localizados sobre a reta representam amostras que apresentam o mesmo número de valvas opostas. Pontos localizados acima da mesma representam amostras nas quais as valvas ventrais ou as valvas direitas predominam.....	36
Figura 17 - Gráfico de orientação dos espécimes pertencentes às diferentes subunidades do Calcário Esperança. Legenda: SUB= subunidade.....	37
Figura 18 - Gráfico do grau de articulação dos espécimes pertencentes às subunidades do Calcário Esperança. Legenda: SUB= subunidade.....	38
Figura 19 - Gráfico de proporção de valvas ventrais ou de valvas direitas em relação ao total de valvas, nas subunidades do Calcário Esperança. Legenda: SUB= subunidade; VV= número de valvas ventrais (determinado somente para braquiópodes); VR= número de valvas direitas (determinado somente para bivalves); T= número de valvas total (valvas ventrais + valvas dorsais ou valvas direitas + valvas esquerdas). Os pontos localizados sobre a linha tracejada representam amostras que apresentam o mesmo número de valvas opostas. Pontos localizados acima da mesma representam amostras nas quais as valvas ventrais ou as valvas direitas predominam.....	39
Figura 20 - Análise de agrupamento entre as subunidades (modo Q).....	41
Figura 21 - Análise de agrupamento entre as subunidades, considerando unicamente caracteres tafonômicos.....	42
Figura 22 - Análise de agrupamento entre as subunidades, considerando unicamente as guildas que as compõe.....	42
Figura 23 - Análise de agrupamento entre as variáveis (modo R).....	43
Figura 24 - Vista geral da unidade 1 do Calcário Esperança. Detalhe do pavimento de <i>Orbiculoidea</i> preservado nesta unidade.....	44
Figura 25 - Vista geral da unidade 2 do Calcário Esperança. A seta indica a superfície de um dos pavimentos encontrados nessa unidade.....	45
Figura 26 - Detalhe do pavimento constituído principalmente por bioclastos de <i>Buxtonia</i> e preservado na unidade 2 do Calcário Esperança. As setas indicam espécimes desse braquiópode articulado.....	46
Figura 27 - Detalhe do pavimento constituído principalmente por bioclastos de <i>Linoproductus</i> e preservado na unidade 2 do Calcário Esperança.....	46
Figura 28 - Vista geral da unidade 3 do Calcário Esperança.....	47
Figura 29 - Bioclasto de <i>Solemya</i> preservado articulado e em posição de vida, na unidade 3 do Calcário Esperança.....	48
Figura 30 - Bioclasto de <i>Aviculopinna</i> preservado articulado e em posição de vida, na unidade 3 do Calcário Esperança.....	48

Figura 31 - Gráficos que representam as guildas presentes em cada uma das unidades microestratigráficas identificadas no Calcário Esperança. Legenda: SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; SEC= suspensívoro da epifauna colonial; DII= detritívoro da infauna intermediária.....	51
Figura 32 - Gráfico de orientação dos espécimes pertencentes às diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: UNID.= unidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária.....	55
Figura 33 - Gráfico de orientação das diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária.....	56
Figura 34 - Gráfico do grau de articulação dos espécimes pertencentes às diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: UNID.= unidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária.....	57
Figura 35 - Gráfico do grau de articulação das diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária.....	58
Figura 36 - Gráfico da proporção de valvas ventrais ou direitas dos espécimes pertencentes às diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: UNID.= unidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária; VV= número de valvas ventrais (determinado somente para braquiópodes); VR= número de valvas direitas (determinado somente para bivalves); T= número de valvas total (valvas ventrais + valvas dorsais ou valvas direitas + valvas esquerdas). Os pontos localizados sobre a linha tracejada representam amostras que apresentam o mesmo número de valvas opostas. Pontos localizados acima da mesma representam amostras nas quais as valvas ventrais ou as valvas direitas predominam.....	59
Figura 37 - Gráfico da proporção de valvas ventrais ou direitas dos espécimes pertencentes às diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária; VV= número de valvas ventrais (determinado somente para braquiópodes); VR= número de valvas direitas (determinado somente para bivalves); T= número de valvas total (valvas ventrais + valvas dorsais ou valvas direitas + valvas esquerdas). Os pontos localizados sobre a linha tracejada representam amostras que apresentam o mesmo número de valvas opostas. Pontos localizados acima da mesma representam amostras nas quais as valvas ventrais ou as valvas direitas predominam.....	60
Figura 38 - Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes provenientes da unidade1	62
Figura 39 - Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes provenientes da unidade2	62
Figura 40 - Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes provenientes da unidade3	62

Figura 41 - Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes suspensívoros da epifauna livre provenientes da unidade 2.....	63
Figura 42 - Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes suspensívoros da epifauna pedunculada provenientes da unidade 2.....	63
Figura 43 - Bloco diagrama representativo da unidade 1 do Calcário Esperança, constituída unicamente por espécimes de <i>Orbiculoidea</i> . A porção superior do bloco contém os organismos preservados em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.....	68
Figura 44 - Espécime de <i>Buxtonia</i> presente na unidade 2 com os espinhos preservados.....	69
Figura 45 - Esquema mostrando a sequência de eventos responsável pela formação dos pavimentos constituídos principalmente por braquiópodes estrofomenídeos, presentes na unidade 2 do Calcário Esperança (o pavimento no qual espiriferídeos são igualmente abundantes formou-se a partir de uma sequência semelhante de eventos).....	72
Figura 46 - Bloco diagrama representativo de um pavimento da unidade 2 do Calcário Esperança, constituído, principalmente, por espécimes de <i>Linoproductus</i> . Os organismos presentes nesse pavimento estão representados na porção superior do bloco, em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.....	73
Figura 47 - Bloco diagrama representativo de um pavimento da unidade 2 do Calcário Esperança, constituído, principalmente, por espécimes de <i>Linoproductus</i> e <i>Crurithyris</i> . Os organismos presentes nesse pavimento estão representados na porção superior do bloco, em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.....	74
Figura 48 - Bloco diagrama representativo de um pavimento da unidade 2 do Calcário Esperança, constituído, principalmente, por espécimes de <i>Buxtonia</i> . Os organismos presentes nesse pavimento estão representados na porção superior do bloco, em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.....	75
Figura 49 - Bloco diagrama representativo da unidade 3 do Calcário Esperança. Os organismos presentes nessa unidade estão representados na porção superior do bloco, em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.....	78
Figura 50 - Seção colunar esquemática e simplificada do Calcário Esperança, mostrando as relações estratigráficas e características bioestratinômicas internas das três unidades microestratigráficas identificadas na fácies carbonática estudada. Uma tentativa de representação da variação da taxa de sedimentação ao longo da deposição dessa unidade é apresentada à direita.....	81
Figura 51 - Exterior de uma valva dorsal de um espécime de <i>Orbiculoidea</i> (retirado de Graham, 1972)	106
Figura 52 - Exterior de uma valva ventral de um espécime de <i>Orbiculoidea</i> (retirado de Graham, 1972).....	106
Figura 53 - Interior da valva pedicular de um espécime de <i>Orbiculoidea</i> , mostrando a área pedicular e o forâmen (retirado de Graham, 1972).....	112
Figura 54 - Valva dorsal de um espécime de <i>Orbiculoidea mediorhenana</i> , com o pedículo preservado (retirado de Südkamp, 1997).....	113
Figura 55 - Valva ventral de um espécime de <i>Orbiculoidea mediorhenana</i> , com o pedículo preservado (retirado de Südkamp, 1997).....	113

II. ÍNDICE DE QUADROS

Quadro 1: Lista dos táxons identificados nos carbonatos da Formação Piauí.....	3
Quadro 2: Localização das subunidades identificadas nos diferentes pontos de coleta do Calcário Esperança.....	32
Quadro 3: Abundância absoluta e relativa dos táxons identificados no Calcário Esperança.....	49
Quadro 4: Interpretação ecológica dos táxons de invertebrados mais abundantes do Calcário Esperança.....	50
Quadro 5: Número de espécimes analisados para cada feição observável.....	54
Quadro 6: Síntese das características tafonômicas identificadas nas unidades estudadas e de suas respectivas informações ambientais.....	80
Quadro 7: Principais trabalhos que se referem aos parâmetros ambientais responsáveis pela distribuição dos grupos tróficos. Obs.: O símbolo * representa livros didáticos.....	87
Quadro 8: Ambiente de vida de <i>Orbiculoidea</i> , segundo dados obtidos na literatura.....	93
Quadro 9: Diferentes interpretações sobre o modo de vida de <i>Orbiculoidea</i> , a partir de dados da literatura.....	111
Quadro 10: Evidências contrárias a dois diferentes hábitos de vida, citados na literatura para descrever o modo de vida de <i>Orbiculoidea</i>	117

III. ÍNDICE DE ABREVIATURAS

Igc/USP- Instituto de Geociências; Universidade de São Paulo, campus de São Paulo;

USP- Universidade de São Paulo, campus de São Paulo;

DNPM- Departamento Nacional de Produção Mineral;

IBGE- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística;

MVSP- *Multivariate Statistical Package*;

PI- Piauí;

PA- Pará.

IV. AGRADECIMENTOS

Gostaria de expressar minha profunda gratidão às diversas pessoas e instituições que contribuíram para a realização desta pesquisa. Seria impossível mencionar todas. No entanto, gostaria de manifestar meus sinceros agradecimentos:

Ao Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli pela escolha do tema, pela oportunidade de trabalhar com um material extremamente interessante e desafiador, pela confiança e pela orientação dispensada;

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro concedido (Proc. 00/14963-5), o que possibilitou dedicar-me exclusivamente à realização deste trabalho;

Ao Instituto de Geociências e ao Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental pela infra-estrutura oferecida;

Ao Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões, cujos comentários foram fundamentais em momentos decisivos desta dissertação, especialmente durante a definição da metodologia utilizada;

Ao Prof. Dr. Sonny Baxter (*Ohio University at Lancaster*) pela ajuda inestimável nos trabalhos de campo e no estudo da geologia da área, por estar sempre disposto a ajudar-me e pela revisão do *abstract*;

Aos Profs. Drs. Thomas Rich Fairchild e Antônio Carlos Rocha-Campos, pela oportunidade de atuar como monitória dos alunos do segundo ano do curso de geologia, através do Programa de Aperfeiçoamento de Ensino (PAE). Essa experiência foi de grande importância para o meu crescimento pessoal e profissional;

Ao Prof. Dr. Fábio Ramos Dias de Andrade pela possibilidade de utilizar o material proveniente do Calcário Esperança em um trabalho com isótopos estáveis, ampliando o conhecimento geológico da área estudada;

Ao Prof. Dr. Jorge Hachiro pelo auxílio na descrição das lâminas utilizadas para análise de microfácies;

Ao Prof. Dr. Paulo César Fonseca Giannini por uma conversa extremamente esclarecedora sobre ambientes deposicionais marinhos restritos;

Aos Profs. Drs. Paulo Roberto de Souza e Setembrino Petri por discussões enriquecedoras;

Aos funcionários do Instituto de Geociências, especialmente às bibliotecárias Érika Celeste do Nascimento e Brenda Maria Mascarenhas Guimarães, aos funcionários da seção de gráfica Claudionor Barboza e Henrique Martins, às funcionárias da seção de pós-graduação Ana Paula Cabanal e Magali Poli Fernandes Rizzo e ao funcionário da seção de apoio acadêmico Tadeu Caggiano, por serem sempre tão prestativos;

À funcionária Josefa Francisca da Silva pela competência com que cuida e administra o acervo paleontológico utilizado nas aulas práticas de paleontologia;

Ao Dr. Gustavo Mattos Accacio, pela confecção dos desenhos;

Aos colegas de pós-graduação, especialmente ao MSc. André Sawakuchi, à geóloga Paula Amaral, à MSc. Renata Hidalgo, ao MSc. Alexandre Tomio e ao MSc. Renato Pirani Ghilardi pela amizade estabelecida;

À MSc. Fernanda de Freitas Torello que, mesmo distante, está sempre disposta a ajudar-me;

Ao MSc. Renato Pirani Ghilardi, pelo auxílio em todos os momentos, por discussões esclarecedoras e enriquecedoras, pelo estímulo constante e pela amizade;

À Biol. Juliana Fabricia Cuzzi por sua amizade muito especial;

À funcionária Ivone Casseb pela gentileza com que sempre se ofereceu para me ajudar, por sua generosidade e pela enorme amizade que se desenvolveu entre nós nesses anos de convívio e que, certamente, será eterna;

Aos meus pais, Solange e Viriato e ao meu irmão Marcelo, pela minha formação, pelo apoio (financeiro e emocional) em todos os momentos da minha vida e, principalmente, pelo carinho e amor com que sempre me trataram;

Ao Alex, por seu carinho, amor, compreensão, paciência e incansável incentivo.

V. RESUMO

A Formação Piauí (Carbonífero Superior), Bacia do Parnaíba, preserva uma grande quantidade de invertebrados conchíferos, distribuídos em fácies carbonáticas com diferentes histórias deposicionais. Entretanto, até o presente momento, os estudos relacionados a essa importante unidade litoestratigráfica enfocaram, principalmente, a sedimentologia da área e a taxonomia dos invertebrados. Há somente breves trabalhos de cunho tafonômico para a bacia, sendo esses essenciais para a compreensão da gênese das concentrações fossilíferas ali presentes e para análises paleobiológicas modernas.

Desse modo, o intuito desse trabalho foi realizar a caracterização bioestratinômica das concentrações de bioclastos da fácies Esperança, objetivando interpretar a sua gênese. O Calcário Esperança foi dividido em 7 pontos de coleta, de modo a abranger toda a sua porção aflorante. Três unidades microestratigráficas sobrepostas foram estabelecidas. A fauna de tais unidades é dominada por braquiópodes, com ocorrência subsidiária de bivalves, briozoários e vegetais. Os fósseis estão, predominantemente, bem preservados e representados por moldes e contra-moldes externos. As unidades estudadas diferem umas das outras em suas composições taxonômicas e ecológicas, em seus padrões tafonômicos e nas distribuições de frequência de tamanho das guildas que as compõe. A análise dessas unidades auxilia na elucidação da historiografia do registro da fácies carbonática Esperança.

Os bioclastos acumulados nas três unidades supracitadas não foram significativamente afetados por processos bioestratinômicos biológicos, tais como incrustação e bioerosão. Porém, esses foram moderadamente alterados por processos mecânicos, tal como desarticulação. Além disso, pôde-se observar que as valvas ventrais predominam entre os restos esqueléticos presentes nas acumulações de braquiópodes. Contudo, um desvio significativo na proporção 50:50 não foi observado entre as valvas direita e esquerda, preservadas em concentrações onde bivalves predominam.

A história deposicional dessa fácies iniciou-se com a unidade 1. Essa é representada por um pacote dolomítico afossilífero, com dois pavimentos do braquiópode inarticulado *Orbiculoidea* intercalados. As características bioestratinômicas dos fósseis dessa unidade (e.g., presença de bioclastos com a convexidade para cima e para baixo, em relação aos estratos, com porcentagens muito semelhantes; proporção de valvas opostas próxima a 50:50; ausência de seleção de tamanho) sugerem que seu transporte não foi significativo e que a energia do ambiente de deposição dessa unidade foi baixa.

Ademais, a baixa diversidade faunística sugere que a unidade em questão tenha sido depositada sob condições físicas estressantes. Características sedimentológicas e diagenéticas, bem como as análises de microfácies realizadas apontam para condições deposicionais disaeróbicas, as quais parecem estar associadas a um ambiente marinho proximal, porém com circulação de água restrita. As características tafonômicas são compatíveis com essa interpretação.

O estudo tafonômico dessa unidade do Calcário Esperança permitiu, ainda, a elucidação de aspectos da paleoecologia dos representantes do gênero predominante nessa unidade, qual seja, as *Orbiculoidea*. Esses organismos são uma das criaturas mais enigmáticas do Paleozóico e a grande maioria dos trabalhos a eles relacionados trata apenas da taxonomia do gênero. Características tafonômicas, morfológicas, sedimentológicas e dados obtidos na literatura indicam que esses braquiópodes inarticulados foram organismos epifaunais e pedunculados, vivendo fixos diretamente no substrato ou em restos esqueléticos presentes no fundo marinho. Esses devem ter sido organismos fisiologicamente generalistas e oportunistas, podendo habitar locais fisicamente estressantes. Por fim, é possível afirmar que apresentaram uma ampla tolerância batimétrica durante o Paleozóico, apesar de terem habitado, preferencialmente, ambientes de baixa energia, os quais estão frequentemente associados com sedimentos finos.

Em seguida, ocorreu a deposição da unidade 2. Essa unidade é representada por um dolomito cinza claro, com fósseis dispersos na matriz sedimentar. Há, ainda, cinco pavimentos constituídos por braquiópodes articulados intercalados. As assinaturas tafonômicas dos bioclastos (*e.g.*, predominância de espécimes desarticulados e de valvas ventrais em detrimento das valvas dorsais) e a biofábrica (*e.g.*, elevada porcentagem de espécimes na posição hidrodinâmica estável) sugerem que essa unidade represente um tempestito distal, depositado logo acima do nível de base de onda de tempestade.

Os grupos ecológicos presentes apontam para o mesmo ambiente deposicional inferido a partir das características tafonômicas. Além disso, as características paleoautoecológicas dos organismos preservados nessa unidade (*e.g.*, presença de um grande sulco mediano nos estrofomenídeos e de asas nos espiriferídeos) são sugestivas de um paleoambiente de águas calmas e com substrato mole.

Por fim, ocorreu a deposição da unidade 3. Tal unidade é constituída, predominantemente, por espécimes de bivalves articulados e preservados em posição de vida. Essas características são indícios de que a unidade em questão também represente um

tempestito distal, porém depositado abaixo do nível de base de onda de tempestade. A abundância de detritívoros na fauna dessa unidade, representados pelo gênero *Solemya*, sugere, ainda, a ocorrência de águas calmas e de substrato lamoso, rico em matéria orgânica, durante o período de deposição da referida unidade.

No que se refere ao intervalo de tempo compreendido pelas concentrações fossilíferas preservadas, critérios tafonômicos, ecológicos, sedimentológicos e atualísticos sugerem a ocorrência de mistura temporal da ordem de centenas de anos.

As informações obtidas a partir do estudo das três unidades preservadas no Calcário Esperança sugerem que o ambiente de deposição dessa fácies carbonática tornou-se gradativamente mais profundo ao longo do tempo. Esse parece ter sido o principal fator responsável pela variação faunística observada entre as unidades.

Os resultados obtidos reiteram a importância da tafonomia e da paleoecologia como ferramenta imprescindível na reconstrução de mudanças ambientais e da dinâmica deposicional do passado.

VI. ABSTRACT

The Piauí Formation (Upper Carboniferous), of the Parnaíba Basin, preserves a rich and diversified invertebrate fauna, distributed in carbonate facies of varying depositional histories. Until now, studies related to this important lithostratigraphic unit focused mainly on the sedimentology of the area and the taxonomy of the invertebrates. There are only brief taphonomic works about this basin, and they are essential to understand the genesis of any fossil concentrations present and for modern paleobiological analyses.

The purpose of this work is to produce a biostratinomic characterization of the bioclast concentrations from the Esperança facies, and to interpret its genesis. The "Esperança Limestone" was sampled at seven locations in the quarry, selected to represent all exposed portion. Three microstratigraphic units were recognized. The fauna is mostly Brachiopoda, along with Bivalvia, with minor occurrences of Bryozoa and Plantae. Most fossils are well preserved and represented by molds and casts. The three units differ from one another in taxonomic and ecological compositions, taphonomic patterns and in size frequency distributions of the guilds that are present. Detailed biostratinomic reconstruction of these offer useful insights into the depositional history of the Esperança limestone facies.

Accumulation of bioclasts in the three units was not significantly affected by biological biostratinomic processes, such as encrustation and bioerosion. These, however, were moderately altered by mechanical processes like disarticulation. It could also be observed that the ventral valves dominate among skeletal remains in brachiopods accumulations. Nevertheless, there was no significant deviation from the 50:50 ratio of opposing valves in bivalves concentrations.

The depositional history of the "Esperança Limestone" began with unit 1, a dolomite unfossiliferous except for two pavements of the inarticulate brachiopod *Orbiculoidea*. Biostratinomic features of the fossils from that unit (e.g., similar proportion of convex-up and convex-down specimens; ratio of opposite valves close to 50:50; lack of size selection) suggest that the transport was not significant and that the energy of the depositional environment of this unit was low.

Moreover, the low faunal diversity suggests that the unit in subject has been deposited under physical stressful conditions. Sedimentological and diagenetics features, as well as the analyses of microfacies point for dysaerobic depositional conditions, which

seem to be associated to a proximal marine environment, with restricted circulation of water. The taphonomic features observed are compatible with that interpretation.

In addition, the study of unit 1 of the "Esperança Limestone" allows an elucidation of the paleoecology of its most common taxon, *Orbiculoidea*. These inarticulate brachiopods are one of the most enigmatic creatures of the Palaeozoic. The overwhelming majority of the works related to them treat only the taxonomy of the gender. Taphonomic, morphologic, sedimentological features and data from the literature indicate that they were epifaunal and pedunculate organisms. They were fixed directly to the substratum or to skeletal remains on the ocean floor. They could have been physiological generalists and opportunists and probably inhabited physically stressed places. Finally, they had a wide bathymetric tolerance. However, they preferentially inhabited low energy environments, which are frequently associated with fine, argillaceous sediments.

The subsequent deposition of unit 2 is represented by a clean grey dolomite, with fossils dispersed throughout the matrix. There are five inserted pavements of articulate brachiopods. The taphonomic signatures of the bioclasts (*e.g.*, predominance of disarticulated specimens and greater proportion of ventral valves) and the biofabric (*e.g.*, high percentage of specimens in a hydrodynamically stable position) suggest that it is a distal tempestite, deposited soon above the level of storm wave base.

The ecological groups present point to the same depositional environment inferred from the taphonomic features. Furthermore, paleoautoecology characteristics of the organisms of that unit (*e.g.*, presence of a big medium sulcus in the productids and of large wings in the spiriferids) suggest an environment of calm waters and soft substratum.

Finally, unit 3 represents the final part of the depositional history recorded in the "Esperança Limestone". This unit consists, predominantly, of articulated specimens, preserved in life position. Such characteristics indicate another unit which represents a distal tempestite, even so deposited below the level of storm wave base. The abundance of deposit-feeding organisms in the fauna of that unit, represented by the gender *Solemya*, also suggests the occurrence of calm waters and of a mud substratum, rich in organic matter, during the deposition of this unit.

The taphonomic, ecologic and sedimentological analysis and, also, actualistic studies related to brachiopods suggest that the preserved concentrations are time-averaged, in the order of hundreds of years.

Informations obtained from the study of the three units of the "Esperança Limestone" indicate that the depositional environment became gradually deeper with time,

and it seems to have been the main factor responsible for faunal variations amongst the units.

The results reiterate the importance of the taphonomy and paleoecology as tools of reconstruction of environments and environmental changes of the past and of the depositional dynamics.

1. INTRODUÇÃO

A faixa de sedimentos aflorantes da Formação Piauí (Carbonífero Superior) ocorre nas bordas oriental e sul da Bacia do Parnaíba (Lima Filho, 1991), nos estados do Piauí e Maranhão (Andrade e Camarço, 1984) (fig.1A). A fauna dessa importante unidade litoestratigráfica foi pioneiramente descrita por Duarte (1936), que identificou os fósseis da sondagem número 135, realizada em Teresina, pelo Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil e pelo Serviço Geológico de Fomento da Produção Mineral. Para esse autor, espécimes de bivalves atribuídos aos gêneros *Aviculopecten* e *Edmondia* e os braquiópodes *Spirifer opimus* e *Orbiculoidea* eram indicadores de idade carbonífera superior para aquelas rochas. Tais sedimentos foram posteriormente analisados por Oliveira (1934), Paiva e Miranda (1937) e Kegel (1951), os quais identificaram espécies de vegetais, bivalves, gastrópodes, cefalópodes, braquiópodes (e.g., *Productus*, *Orthothetes*) e trilobitas (*Phillipsia plummeri*) nas amostras coletadas. Esses trabalhos, bem como os de Plummer *et al.* (1948), Kegel e Costa (1951), Kegel (1952) e Mabesoone (1977), revelaram a grande diversidade da fauna marinha fóssil da Formação Piauí, que contém um grande número de espécies representativas de pelo menos cinco filos de invertebrados (Anelli, 1999). Além disso, Dolianiti (1972) indicou a presença de formas pecteroídes na formação, sendo esse o único registro macroflorístico para a unidade. A seguir, Dequech (1949) e Müller (1962, *apud* Mesner e Wooldridge, 1964) realizaram breves estudos abordando microfósseis. Esses trabalhos confirmaram a idade neocarbonífera da formação previamente estabelecida, com base nos macrofósseis (Duarte, 1936; Kegel, 1951). Posteriormente, Campanha e Rocha-Campos (1979) descreveram mais detalhadamente a microfauna dessa unidade litoestratigráfica e estabeleceram, com base em conodontes e foraminíferos, uma idade eo-mesopensilvaniana (Morrowano-Atokano, podendo atingir a base do Desmoinesiano) para os carbonatos aflorantes na borda leste da bacia. A assembléia microfaunística estudada é indicativa de condições deposicionais marinhas de águas rasas e quentes.

Em seguida, Assis (1979) reconheceu dezesseis espécies de bivalves preservadas no Calcário Mucambo, o qual está localizado na parte superior da Formação Piauí. Anelli (1994) reviu as espécies descritas por Assis e descreveu novos táxons de bivalves, incluindo material proveniente de outras duas fácies carbonáticas – Meruóca e Contendas – descritas por Lima Filho (1991).

Figura 1. - Mapa geológico da Bacia do Parnaíba mostrando as áreas de afloramento dos sedimentos do Carbonífero Superior e sua relação com rochas de outras idades. Em detalhe, áreas de afloramento das fácies carbonáticas na região de José de Freitas (PI). (Modificado de Anelli, 1999).

Posteriormente, Anelli (1999) identificou novas espécies de invertebrados presentes nas fácies previamente estudadas, bem como no Calcário Esperança. Finalmente, Anelli (1994) e Anelli *et al.* (1992, 1993, 1998) abordaram aspectos da morfologia funcional e da tafonomia comparada dos bivalves presentes no Calcário Mucambo.

Os estudos supracitados revelaram que a fauna de invertebrados marinhos da Formação Piauí é a segunda mais diversificada e abundante do Neopaleozóico do Brasil (Anelli, 1999). Atualmente, cinquenta e três espécies são reconhecidas nessa formação. A fauna é dominada pelos moluscos, os quais estão representados por bivalves, gastrópodes e uma espécie de cefalópode. Os braquiópodes, segundo grupo em abundância, compreendem espécies atribuídas às ordens Acrotretida, Strophomenida, Productida e Spiriferida. Trilobitas e briozoários ocorrem subsidiariamente na fauna (Anelli, 1999). A lista atualizada de todos os táxons já descritos nos carbonatos da Formação Piauí é apresentada no quadro 1.

Quadro 1. Lista dos táxons identificados nos carbonatos da Formação Piauí.

Táxon	Mucambo	Esperança	Meruoca	Contendas	Referência
Bivalves					
Anomalodesmata		X			Anelli <i>et al.</i> (em preparação).
<i>Astartella subquadrata</i>	X				Assis (1979), Anelli (1994).
<i>Aviculopecten trichotomus</i>	X	X			Kegel & Costa (1951), Assis (1979), Anelli (1994), este trabalho.
<i>Aviculoppina peracuta</i>		X			Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Caneyella</i> sp.	X				Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Cypricardella</i> cf. <i>C. subelliptica</i>	X				Assis (1979).
<i>Edmondia corpulenta</i>	X				Assis (1979).
<i>Exochorhynchus barringtoni</i>	X				Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Gilbertsonia gibbosa</i>	X				Anelli <i>et al.</i> (em preparação).
<i>Leptodesma</i> (<i>Leptodesma</i>) <i>potens</i>	X				Anelli (1994), Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Leptodesma</i> (<i>Leiopteria</i>) <i>matheri</i>	X				Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Meekopinna americana</i>	X				Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Myalina</i> (<i>Myalinella</i>) sp.	X				Assis (1979).
<i>Nuculavus levatiformis</i>	X				Anelli <i>et al.</i> (2002).
<i>Oriocrassatella piauiensis</i>	X				Anelli (1994).

<i>Parallelodon</i> sp.	X				Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Permophorus subcostatus</i>	X				Assis (1979), Anelli (1994).
<i>Pindorama nordestina</i>	X				Anelli <i>et al.</i> (em preparação).
<i>Pleurophorella?</i>	X				Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Polidevcia bellistriata</i>	X				Anelli <i>et al.</i> (2002).
<i>Rimmyjimina brasiliensis</i>	X				Assis (1979).
<i>Sanguinolites</i> sp. 1	X				Assis (1979), Anelli (1994).
<i>Sanguinolites</i> sp. 2	X				Anelli (1994), Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Schizodus alpinus</i>	X				Assis (1979), Anelli (1994).
<i>Schizodus acuminatus</i>	X				Anelli (1994).
<i>Schizodus mucamboensis</i>	X				Anelli (1994).
<i>Septimyalina peratenuata</i>	X	X			Anelli (1994), Anelli <i>et al.</i> (submetido).
<i>Solemya (Janeia) radiata</i>	X	X			Anelli <i>et al.</i> (2002).
<i>Streblopteria</i> sp.	X				Assis (1979).
<i>Wilkingia terminalis</i>	X				Assis (1979), Anelli (1994).
Anomalodesmata, Gen et sp. indet. 2	X			X	Anelli (1994).
Anomalodesmata, Gen et sp. indet. 6			X		Anelli (1994).
Gastropodes					
<i>Bellerophon (Pharkidonotus) amazonicus</i>	X		X		Anelli, 1999.
<i>Bellerophon (Pharkidonotus)</i> sp. n.	X				Anelli, 1999.
<i>Euconospira</i> cf. <i>brasiliensis</i>	X	X			Anelli, 1999.
<i>Euphemites</i> sp.			X		Anelli, 1999.
<i>Girtyspira</i> sp. ?	X				Anelli, 1999.
<i>Orthonema</i> sp.	X				Anelli, 1999.
<i>Stegocoelia (Goniasma) lasallensis</i>	X				Anelli, 1999.
<i>Straparolus (Euomphalus) batistai</i>	X				Anelli, 1999.
<i>Strobeus</i> sp.	X				Anelli, 1999.
Braquiópodes					
cf. <i>Brasilioproductus</i> sp.	X		X		Anelli, 1999.
<i>Buxtonia peruviana</i>		X			Anelli, 1999.
cf. <i>Crurithyris</i> sp.		X			Anelli, 1999.
<i>Eomarginifera</i> sp.			X		Anelli, 1999.
<i>Orbiculoidea prietana</i>		X			Anelli, 1999.
<i>Linoproductus</i> sp.		X	X		Anelli, 1999.
<i>Neospirifer</i> sp. n. 3		X	X		Anelli, 1999.
<i>Schelwienella</i> sp.		X			Este trabalho.
<i>Schuchertellidae</i> indet.	X		X	X	Anelli, 1999.
Cefalópodes					
<i>Orthoceras</i> sp.	X				Anelli, 1999.
Trilobitas					
<i>Palladin plummeri</i> n. comb.	X				Kegel (1951), Anelli, 1999.
Briozoário					
Phylloporidinae ?		X	X	X	Anelli, 1999; este trabalho.

A composição faunística da Formação Piauí apresenta forte afinidade taxonômica com a da Formação Itaituba, na Bacia do Amazonas (Dequech, 1949; Daemon, 1974; Mendes, 1966). Essa similaridade confirma a contemporaneidade das faunas, bem como a provável ligação geográfica entre as duas bacias no Pensilvaniano Médio. Faunas do meio-oeste norte-americano, incluindo as da Formação Amsden (Wyoming) e da seqüência desmoinesiana do sudeste do Missouri, Estados Unidos, demonstram, também, fortes afinidades paleontológicas. As faunas sul-americanas da Formação Cerro Prieto (Peru), Seção La Jagua e Formação Palmarito (Venezuela), também pensilvanianas, são correlacionáveis, porém em menor grau (Anelli, 1999).

É, portanto, notável que as pesquisas já realizadas sobre a fauna fóssil da Formação Piauí enfocaram, quase que na sua totalidade, os seus aspectos taxonômicos. As características bioestratinômicas e diagenéticas das concentrações permanecem ainda pouco ou inadequadamente estudadas. Entretanto, os dados advindos de estudos tafonômicos podem ser utilizados com êxito como ferramenta na análise e interpretação paleoambiental (Pickerril e Brenchley, 1991; Fernandez-Lopes, 1995; Martin, 1999; Martin *et al.*, 1999), uma vez que fornecem importantes evidências sobre as condições presentes nos ambientes de vida e de fossilização dos organismos que compõe tais acumulações de bioclastos.

Desse modo, a realização de um estudo tafonômico de alta resolução das concentrações preservadas na parte superior da Formação Piauí é aqui proposta, visando contribuir para o preenchimento de uma evidente lacuna na história dos estudos da fauna dessa formação, bem como fornecer elementos adicionais para o entendimento das condições e processos vigentes durante a deposição dessa importante unidade litoestratigráfica da Bacia do Parnaíba.

1.1 PROBLEMÁTICA ENVOLVIDA

Muitos autores ressaltaram a ocorrência de níveis calcários altamente fossilíferos na parte superior da Formação Piauí (Duarte, 1936; Dequech, 1949; Kegel e Costa, 1951; Mesner e Wooldridge, 1964; Daemon, 1974; Mabesoone, 1977; Assis, 1979; Campanha e Rocha-Campos, 1979; Anelli, 1994, 1999). Tais afloramentos têm distribuição geográfica restrita, limitando-se à porção nordeste da bacia, no Município de José de Freitas, ao norte

de Teresina (PI), além de uma ocorrência isolada na margem oeste, próxima ao Município de Marabá (PA).

Os carbonatos possuem diferentes nomes ligados aos das fazendas onde se encontram pedreiras exploradoras para a fabricação de cal (fig.1). Os mais conhecidos são os calcários Mucambo, Contendas, Esperança, Meruóca, além de outros afossilíferos como Carimã, Bom Lugar e Vidalgo (Lima Filho, 1991). Os carbonatos são utilizados principalmente para fins agrícolas, mas a pureza e a baixa concentração de óxido de magnésio permitem a sua utilização em siderúrgicas (DNPM, 1977).

As camadas de calcário contêm uma rica fauna de invertebrados marinhos preservada, sendo constituídas especialmente de bivalves, braquiópodes, gastrópodes, cefalópodes, trilobitas, crinóides, conodontes e foraminíferos de idade Morrowano-Atokano (Kegel, 1951, Campanha e Rocha-Campos, 1979; Lima Filho, 1991; Anelli *et al.*, 1992; Anelli *et al.*, 1993; Anelli, 1994, 1999). Os moluscos representam o táxon predominante, embora os braquiópodes prevaleçam na fauna do Calcário Esperança. Os fósseis estão representados, principalmente, como moldes internos e externos. Diferentemente, os espécimes da Formação Itaituba estão principalmente silicificados. Portanto, ambas as áreas não devem ter tido uma história diagenética semelhante, embora suas respectivas faunas sejam intimamente correlacionáveis (Campanha e Rocha-Campos, 1979; Anelli, 1999).

Lima Filho (1991) incluiu seis dessas fácies em uma seqüência carbonática marinha, depositada durante eventos transgressivos e identificada na parte superior da Formação Piauí. Esse teria sido o último ambiente marinho na bacia (Lima Filho e Anelli, 1997).

O autor também descreveu e interpretou o ambiente deposicional dessas fácies. De um modo geral, trata-se de dolomitos associados a ambiente marinho costeiro raso, apresentando estruturas indicativas de retrabalhamento por ondas de maré e tempestades. As assembléias microfaunísticas preservadas nas fácies supracitadas (*e.g.*, foraminíferos arenáceos e o gênero de conodonte *Cavsgnathus*) corroboram essa hipótese (Campanha e Rocha-Campos, 1979).

O predomínio de formas filtradoras entre os invertebrados do Calcário Mucambo (*e.g.*, bivalves, briozoários) e os aspectos taxonômicos das concentrações, tal como o grau de desarticulação dos bioclastos, apontam igualmente para essa interpretação (Anelli, 1994, 1999). A presença de formas escavadoras profundas (*e.g.*, *Wilkingia terminalis*) preservadas em posição de vida e com as valvas conjugadas, juntamente com outros

bivalves desarticulados da infauna rasa e/ou da epifauna, sugerem um substrato marinho bentônico, pelo menos moderadamente agitado para o Calcário Mucambo (Anelli *et al.*, 1992; Anelli, 1994).

Por outro lado, a ocorrência de braquiópodes articulados e inarticulados nos calcários Esperança e Mucambo (nesse último os inarticulados não foram identificados), apresentando baixo grau de retrabalhamento, sugere um ambiente mais restrito ou um pouco mais profundo que o proposto por Lima Filho (1991) para essas fácies carbonáticas (Anelli, 1999). O ambiente calmo também é evidenciado pelo aspecto micrítico dessas rochas (Mabesoone, 1977).

Pouco se conhece a respeito das relações estratigráficas entre as fácies carbonáticas aflorantes na borda leste da bacia, bem como sobre sua distribuição dentro de um modelo de bacia carbonática evaporítica, como a proposta por James e Kendal (1992). Além disso, as demais litologias da Formação Piauí não se encontram extensivamente expostas nos locais onde afloram os calcários. Tal fato prejudica o entendimento das relações estratigráficas entre as fácies carbonáticas, bem como dessas com outras fácies terrígenas associadas (Lima Filho, 1991). Por fim, estudos petrográficos de amostras obtidas dos calcários Meruóca, Contendas e Mucambo indicam uma baixa heterogeneidade dos desses calcários em termos de variação de microfácies. Isso dificulta uma interpretação paleoambiental global (Lima Filho, 1991).

James e Kendal (1992) enfatizaram a necessidade de diferentes abordagens para a compreensão dos mecanismos que controlam o empacotamento estratigráfico de rochas com acumulações de carapaças calcárias. Desse modo, uma abordagem tafonômica das concentrações fossilíferas presentes nesses carbonatos, como a proposta neste estudo, será de grande valia para o entendimento da dinâmica deposicional das fácies carbonáticas presentes na parte superior da Formação Piauí.

É nesse amplo contexto que a presente pesquisa insere-se.

1.2 OBJETIVOS

Diversos aspectos das fácies carbonáticas da Formação Piauí permanecem inadequadamente estudados e/ou compreendidos, tais como a gênese das acumulações de bioclastos nelas preservadas, a taxa de sedimentação reinante durante a deposição dessas concentrações e a batimetria do ambiente deposicional. Assim, o presente trabalho está fundamentado na hipótese de que um estudo tafonômico das concentrações esqueléticas preservadas nessas fácies pode fornecer evidências adicionais sobre os processos e condições vigentes no ambiente de vida e fossilização desses invertebrados, bem como sobre o seu modo de vida. Dessa forma, este estudo tem como objetivos:

- 1) caracterizar bioestratinomicamente as concentrações fossilíferas presentes no Calcário Esperança;
- 2) interpretar a sua gênese dessas concentrações e
- 3) discutir, com base nos dados obtidos, se essas acumulações de bioclastos foram controladas, predominantemente, por fatores ecológicos ou tafonômicos.

Para tal, os seguintes procedimentos foram cumpridos: **a-** a descrição das concentrações, no que se refere às assinaturas tafonômicas, qualidade de preservação e suas feições sedimentológicas e estratigráficas; **b-** o confronto dos resultados obtidos com as características paleoautoecológicas dos organismos presentes e **c-** a correlação com dados sedimentológicos e estratigráficos já disponíveis na literatura, visando contribuir para o melhor entendimento das condições ambientais vigentes durante a deposição do Calcário Esperança.

1.3 JUSTIFICATIVA

Os pontos abaixo mencionados justificam o estudo e a abordagem propostos nesta pesquisa.

- 1) Os espécimes presentes nas concentrações fossilíferas do Calcário Esperança geralmente apresentam uma boa qualidade de preservação;
- 2) A taxonomia previamente estabelecida mostra-se adequada para o estudo tafonômico aqui proposto;
- 3) O fácil acesso aos afloramentos permite a obtenção de amostras orientadas, o que é fundamental para o tipo de abordagem proposta;
- 4) Existem apenas breves estudos tafonômicos para a Bacia do Parnaíba, os quais são essenciais para a compreensão da gênese das concentrações fossilíferas ali preservadas e para a realização de análises paleobiológicas modernas.

2. GEOLOGIA DA ÁREA DE ESTUDO

2.1 A BACIA DO PARNAÍBA

A Bacia do Parnaíba localiza-se na região nordeste ocidental brasileira, ocupando uma área de 600 000 km². A maior parte dessa unidade litoestratigráfica está distribuída nos estados do Maranhão e Piauí, embora também ocorra no Ceará, Pará e Tocantins (Campbell *et al.*, 1949; Mesner e Wooldridge, 1964; Mabesoone, 1977; Góes *et al.*, 1989; Ianuzzi, 1994; Góes e Feijó, 1994; Lima Filho, 1999) (fig. 1). Tectonicamente, a bacia limita-se a noroeste com a Bacia do Médio Amazonas, através do Arco de Tocantins; ao norte com as bacias de São Luís e Barreirinhas pelo Arco Ferrer e por grandes falhas normais; ao sul com a Bacia de São Francisco pelo Arco de São Francisco, estando a leste e a oeste limitada pelo Escudo Brasileiro (Mesner e Wooldridge, 1964; Cunha, 1986).

A Bacia do Parnaíba é uma depressão intracontinental com contornos circulares, sendo preenchida por sedimentos que datam do Paleozóico ao Cenozóico (Oliveira, 1998), porém, trata-se de uma bacia essencialmente paleozóica. Os sedimentos mesozóicos e cenozóicos têm pouca representatividade, restringindo-se à área noroeste desse litossoma (Mesner e Wooldridge, 1964; Góes *et al.*, 1989; Ianuzzi, 1994). A espessura máxima das rochas encontradas nessa unidade litoestratigráfica é da ordem de 3400 m, dos quais 2500m são paleozóicos (Góes e Feijó, 1994; Lima Filho, 1999).

O preenchimento de uma grande bacia sedimentar como esta em questão não se restringiu somente a um ciclo de sedimentação. Muitas interrupções ocorreram, as quais estenderam e restringiram a área sedimentar através de transgressões e regressões, formando ciclos de depósitos (Kegel, 1956). Houve, também, duas grandes quebras na sedimentação, as quais originaram amplas discordâncias regionais (Cunha, 1986) (fig.2).

O preenchimento dessa importante unidade ocorreu à custa de lenta subsidência de caráter epirogenético (Cunha, 1986). As condições tectonicamente estáveis que comandaram o desenvolvimento do litossoma proporcionaram a deposição de uma coluna sedimentar simples e pouco espessa, que contrasta nitidamente com as suas amplas dimensões (Cunha, 1986). Assim, de acordo com Cunha (1986), os limites deposicionais do referido litossoma não deveriam estender-se muito além dos limites de suas bordas atuais, a não ser, possivelmente, a leste e nordeste. Entretanto, para Della Fávera (1990), a extensão atual da bacia parece ser remanescente de uma vasta área original. Segundo esse

autor, a ocorrência de sedimentos paleozóicos em outras regiões do nordeste ou até mesmo em áreas extracontinentais (como em Ghana, na África), com as mesmas características estratigráficas e sedimentológicas e com indicações de uma proveniência comum em termos de paleocorrentes, aponta para uma extensão primitiva muito maior da unidade do que a atual.

A Bacia do Parnaíba originou-se no Siluriano (Brito, 1980; Cunha, 1986; Góes *et al.*, 1989; Ianuzzi, 1994) e desenvolveu-se diretamente sobre um substrato composto por rochas metamórficas não mais antigas que o Mesoproterozóico, sobre as quais se superpõem grábens (Góes *et al.*, 1992) preenchidos no neo-proterozóico (Formação Riachão) e no Cambro-Ordoviciano (Formação Mirador) (Góes e Feijó, 1994).

O arcabouço estratigráfico dessa unidade é considerado razoavelmente bem entendido, apesar das esparsas informações bioestratigráficas disponíveis (Góes e Feijó, 1994). A sucessão litoestratigráfica dessa bacia inicia-se com o Grupo Serra Grande, seguido pelos grupos Canindé e Balsas. Tais grupos acumularam-se do Siluriano até a continentalização da bacia no Triássico (Góes, 1995). A seguir, ocorrem a Formação Mosquito, o Grupo Mearim e as formações Sardinha, Grajaú e Itapecuru, as quais já apresentam idade cretácea (Petri e Fúlfaro, 1983) (fig. 2). A natureza da sedimentação é predominantemente siliciclástica, ocorrendo, de forma secundária, calcário, anidrita e sílex, além de diabásio e basalto, representativos de eventos magmáticos do neotriássico ao Eocretáceo (Góes e Feijó, 1994).

A partir do trabalho de Figueiredo e Gabaglia (1986), há uma tendência em considerar essa bacia como policíclica, inclusive com a sua separação em várias subunidades (Lima Filho, 1999). Góes (1995) denominou o conjunto envolvendo rochas do Paleozóico, Mesozóico e Cenozóico de "Província Sedimentar do Meio Norte do Brasil". Segundo a autora, essa província pode ser compartimentalizada em diferentes bacias, devido à dificuldade de compreensão do seu quadro tecto-sedimentar e à sua evolução em diferentes ciclos. Tais bacias apresentam gêneses, estilo tectônico, preenchimento sedimentar e idades distintos e foram denominadas Bacia do Parnaíba, de idade siluro-triássica, Anficlise dos Alpercatas, de idade jurássica e bacias do Grajaú e do Espigão Mestre, ambas cretáceas. De acordo com essa nova definição, a Bacia do Parnaíba restringiu-se a uma área de 400 000 km² e 3000 m de espessura de rochas siliciclásticas e químicas. Essa unidade representaria a porção remanescente de extensa sedimentação afro-brasileira desde o Siluriano até a continentalização da bacia no Triássico, representados pelos grupos Serra Grande, Canindé e Balsas.

A análise palinológica indica correlação entre unidades da Bacia do Parnaíba com outras das bacias do Amazonas e Mac Mahon (África do Norte). As fases deposicionais, erosivas e regressivas dessas unidades litoestratigráficas foram provavelmente sincrônicas (Daemon, 1974).

Figura 2: Seção colunar da Bacia do Parnaíba. Retirada de Lima Filho (1999).

2.2 A FORMAÇÃO PIAUÍ

HISTÓRICO E LITOLOGIA

O termo Série Piauí foi originalmente usado por Small (1914) para designar pacotes de rochas sedimentares expostos em uma área superior a 80.000 km², no estado do Piauí e parte do estado do Maranhão. A espessura aproximada desses pacotes varia entre 300 e 500 metros. Além disso, o referido autor dividiu essa série em 3 partes: arenitos superiores; arenitos e folhelhos centrais e arenitos e folhelhos intercalados, na porção inferior.

Duarte (1936) restringiu a Série Piauí definida por Small aos sedimentos marinhos de idade uraliana do poço número 125 perfurado sob a direção do Serviço de Fomento à Produção Mineral, em Teresina (PI). Posteriormente, Oliveira e Leonardos (1943) denominaram de Formação Piauí somente as camadas carboníferas do Pensilvaniano. Dequech (1950) definiu os limites estratigráficos dessa formação, compreendidos entre os arenitos e siltitos da Formação Poti e as camadas de sílex da Formação Pedra do Fogo.

Mesner e Wooldridge (1964) dividiram a Formação Piauí em 2 membros: um inferior, depositado em ambiente continental e o outro superior, de origem marinha. O membro inferior é constituído de arenito vermelho, além de ocorrências locais de conglomerados na sua parte basal, contendo matacões de quartzo, quartzito e matriz siltica arenosa. Os arenitos apresentam estratificação cruzada do tipo tangencial que atingem a superfície inferior da camada com baixo ângulo. Intercalações de folhelhos são raras. Apresentam espessura média de 125 metros e o contato superior é normal. Por outro lado, o membro superior é composto por arenitos vermelhos, tornando-se, para o topo, róseo avermelhado, com estratificação cruzada planar. Camadas de folhelho, siltito, sílex, anidrita, dolomita e raros calcários fossilíferos intercalam-se no arenito. O membro superior possui, aproximadamente, 90 metros de espessura (Mesner e Wooldridge, 1964; Aguiar, 1971; Andrade e Daemon, 1974; Lima e Leite, 1978; Campanha e Rocha-Campos, 1979; Lima Filho, 1991; Anelli, 1994; Ianuzzi, 1994).

A unidade aflora em uma faixa quase contínua nas margens oriental e sul e descontínua na margem ocidental e estende-se, também, pela porção central, sendo que os melhores afloramentos estão localizados na borda leste da bacia (Lima Filho, 1991). Portanto, a Formação Piauí é uma seqüência sedimentar predominantemente clástica e com ampla distribuição horizontal.

Além disso, essa unidade litoestratigráfica apresenta mudanças de fácies de sudeste para noroeste, diminuindo as espessuras dos arenitos e aumentando as dos folhelhos e também as intercalações de calcário e sílex (Aguiar, 1971).

O contato da Formação Piauí com a Formação Poti, a qual é a unidade subjacente, é marcado por uma ampla superfície de discordância erosiva de pequeno ângulo (Mesner e Wooldridge, 1964; Aguiar, 1971; Cunha, 1986). Tal discordância deve-se ao soerguimento da bacia, que foi totalmente exposta e erodida e demarca profundas mudanças nas condições climáticas e deposicionais dessa bacia (Cunha, 1986). O contato superior com a Formação Pedra de Fogo é concordante (Mesner e Wooldridge, 1964; Aguiar, 1971; Cunha, 1986). De acordo com Lima Filho (1991), o limite estratigráfico entre essas unidades, em subsuperfície, é uma camada de anidrita de extensão bacinal.

A Formação Piauí pertence ao Grupo Balsas, um complexo clástico-evaporítico, cujo nome foi proposto por Góes *et al.* (1989, 1992).

IDADE

Conforme discutido no item 1, a Formação Piauí foi posicionada, com base nos estudos de palinomorfos, no Stephaniano da coluna russa (Daemon, 1974). Posteriormente, as fácies carbonáticas da unidade foram posicionadas no Morrowano-Atokano por Campanha e Rocha-Campos (1979), com base na assembléia de conodontes presentes.

INTERPRETAÇÃO PALEOAMBIENTAL

A Formação Piauí depositou-se sob severas condições de aridez (Mesner e Wooldridge, 1964; Lima Filho, 1991; Góes e Feijó, 1994), configurando um extenso deserto interior associado a uma bacia marinha evaporítica (Lima Filho, 1999). Segundo Mesner e Wooldridge (1964), condições áridas parecem se acentuar na parte superior, conforme sugerido pela presença de carbonato e anidrita associados aos folhelhos.

Os sedimentos foram depositados em ambiente continental e litorâneo (Góes e Feijó, 1994). A maioria dos trabalhos que discute os ambientes deposicionais da Formação Piauí considera seus depósitos inferiores como sendo de origem continental (*e.g.*, Mesner e Wooldridge, 1964; Abreu *et al.*, 1977; Andrade e Camarço, 1984). Entretanto, Lima Filho (1991), Lima Filho *et al.* (1995) e Ribeiro e Melo (1996) descreveram, também, depósitos costeiros na borda leste da bacia, pertencentes à porção inferior da unidade. Por outro lado,

as características litológicas do membro superior (*e.g.*, arenitos vermelhos, estratificação cruzada planar e intercalações de sílex com fósseis marinhos) refletem o início da transgressão marinha carbonífera na Bacia do Parnaíba, semelhante à ocorrida na Bacia do Paraná, durante a deposição da Formação Aquidauana (Andrade e Camarço, 1984). Segundo Lima Filho (1999), ocorreram duas prováveis ingressões marinhas a partir da Bacia do Amazonas, por onde hoje situa-se a Ilha de Marajó. De acordo com Mesner e Wooldridge (1964), as incursões marinhas durante a deposição do membro superior foram rápidas e podem ser atestadas por fósseis. A fácies dolomítica Esperança inclui-se nesse contexto. Além disso, áreas restritas também aparecem, as quais são evidenciadas por anidritas.

Os seguintes sistemas deposicionais foram identificados na unidade litoestratigráfica em questão: eólico, lacustre, fluvial e deltáico, na borda leste e marinho raso e evaporítico, em direção ao centro da bacia (Lima Filho, 1991; Ianuzzi, 1994). Na porção nordeste, observa-se a ocorrência de calcários fossilíferos na parte superior da formação, formados a partir de sedimentos depositados em plataforma carbonática ou lagunar, em parte retrabalhados por ondas de tempestades (Lima Filho, 1991) durante eventos transgressivos (Anelli *et al.*, 1992).

HISTÓRIA GEOLÓGICA

A sedimentação da Formação Piauí desenvolveu-se durante a migração do continente sul-americano através de diferentes latitudes (Mabesoone, 1977). Tal migração ocorreu em função da agregação do Supercontinente Pangea (Góes, 1995; Góes *et al.*, 1996). Como consequência, a deposição dessa unidade litoestratigráfica ocorreu em um cenário de progressiva mudança climática (Mabesoone, 1977; Cunha, 1986; Góes *et al.*, 1989; Góes e Feijó, 1994; Góes, 1995; Góes *et al.*, 1996).

A sequência Piauí depositou-se sob clima quente e árido, diferentemente da sequência Poti-Longá, depositada sob clima úmido e temperado. A sedimentação da formação culminou com o período de intensa desertificação da Bacia do Parnaíba (Góes, 1995; Góes *et al.*, 1996) que foi acompanhado por um sensível deslocamento dos depocentros para a parte central da referida bacia (Góes *et al.*, 1989).

Desse modo, a presença de condições severas de aridez e o predomínio de ambientes continentais, com ocasionais invasões marinhas, são os aspectos dominantes na evolução sedimentar do litossoma a partir do Pensilvaniano (Mabesoone, 1977).

Houve uma nova ingressão do mar durante a deposição do membro superior da Formação Piauí, a qual cobriu vasta região. Entretanto, esse mar não perdurou. Essa foi a última ingressão que ligou a maior parte da bacia ao mar aberto havendo, posteriormente, somente sedimentação epicontinental ou terrestre (Kegel, 1956). As curtas invasões marinhas durante os Pensilvanianos Médio e Superior, na Bacia do Parnaíba, vieram da Bacia do Amazonas através do Arco Tocantins. A maioria dos depósitos pensilvanianos, entretanto, são camadas vermelhas continentais, eólicas e evaporitos de um mar relíquia, que atestam o novo clima semi-árido (Mesner e Wooldridge, 1964). A substituição de mares abertos de ampla circulação por mares de circulação restrita pode ser certificada pela ocorrência de anidritas no membro superior da Formação Piauí (Mesner e Wooldridge, 1964; Caputo, 1984).

O recuo dos mares epicontinentais na Bacia do Parnaíba pode ser mais bem compreendido se inserido em um contexto mais amplo, envolvendo as demais bacias paleozóicas brasileiras. O final do Carbonífero-início do Permiano, na Bacia do Paraná, por exemplo, foi caracterizado pela presença do gelo. Ao mesmo tempo, as bacias situadas fora do contexto glacial começaram a secar, em decorrência do rebaixamento do nível do mar. Pode-se pensar, portanto, que a regressão e a modificação climática, acompanhadas de um aumento contínuo de aridez, experimentadas pelas bacias do Parnaíba e Amazonas, estivessem relacionadas à glaciação gonduânica instalada na Bacia do Paraná durante o Pensilvaniano (Lima Filho, 1991). O sistema desértico da Formação Piauí (Della Fávera, 1984), sobreposto aos depósitos marinhos da Formação Poti, na Bacia do Parnaíba e os espessos depósitos evaporíticos da Formação Nova Olinda (Bacia do Amazonas) evidenciam a instalação do sistema desértico na faixa de paleolatitudes menores que 30°S (Lavina, 1992).

Portanto, a sequência Carbonífera-Triássica, representada pelo Grupo Balsas, marca mudanças estruturais e ambientais profundas na região ocupada pela Bacia do Parnaíba (Góes e Feijó, 1994).

CORRELAÇÃO

A Formação Piauí correlaciona-se com a parte basal da Formação Monte Alegre e com a porção superior da Formação Itaituba, ambas localizadas na Bacia do Amazonas. Correlaciona-se, também, com a Formação Aquidauana da Bacia do Paraná (Mesner e Wooldridge, 1964; Aguiar, 1971; Andrade e Camarço, 1984). As formações Piauí e

Aquidauana (Bacia do Paraná) mostram considerável semelhança litológica, além da correlação em idade (Andrade e Camarço, 1984). Por outro lado, as formações Piauí e Itaituba apresentam forte afinidade faunística (Anelli, 1994).

2.3 GEOLOGIA DA ÁREA DE COLETA: A FÁCIES CARBONÁTICA ESPERANÇA

As atividades de coleta foram realizadas nas proximidades do Município de José de Freitas, Piauí, onde rochas pertencentes à fácies carbonática Esperança estão expostas (fig. 3 e 4). Tais rochas afloram na borda leste da Bacia do Parnaíba e destacam-se por sua importância paleontológica, devido à riqueza de seu conteúdo fossilífero, à facilidade de acesso e à boa exposição dos sedimentos.

O ambiente deposicional desse carbonato foi interpretado por Lima Filho (1991). Segundo o autor, a abundância de lama associada ao calcário, a grande quantidade de fósseis diferentes reunidos em porções localizadas do mesmo, além da forma de leito ondulada verificada em alguns corpos carbonáticos, sugerem a influência de tempestade retrabalhando os sedimentos em ambiente lagunar. As análises de microfácies realizadas pelo pesquisador corroboraram a hipótese de um ambiente de baixa energia deposicional.

O Calcário Esperança aflora em uma área de 2 km² e, nesse projeto, foi subdividido em 7 pontos de coleta, os quais receberam numeração que variou de 1 a 7 (fig. 5). Uma camada de calcário creme, maciço, ferruginoso e micáceo foi designada como *datum* ou camada-guia. Essa camada apresentou uma variação de 9 a 24 cm de espessura entre os pontos amostrados.

As seções colunares representativas da estratigrafia dos afloramentos estudados estão representadas na figura 6.

Figura 3: Vista geral do Calcário Esperança, Formação Piauí, nas proximidades do Município de José de Freitas (PI).

Figura 4: Vista do ponto de coleta número 1 do Calcário Esperança, Formação Piauí, nas proximidades do Município de José de Freitas (PI).

Figura 5: Localização dos pontos de coleta nos afloramentos do Calcário Esperança, Formação Piauí (Bacia do Parnaíba). Fonte: IBGE (1979), modificado.

W

Figura 6: Seções colunares dos afloramentos estudados no Calcário Esperança, Formação Piauí e suas possíveis correlações.

A fácies Esperança apresenta uma rica e diversificada fauna preservada. Anelli (1994, 1999) e Anelli *et al.* (2002) identificaram bivalves (*e.g.*, *Solemya*, *Aviculoppina*, *Septimyalina*), gastrópodes (*e.g.*, *Euconospira*) e braquiópodes (*e.g.*, *Lingula*, *Orbiculoidea*, *Buxtonia*, *Linoproductus*, *Marginifera*, *Crurithyris*, *Neospirifer*) fossilizados nessas rochas carbonáticas. Ademais, um exemplar de *Paracalamites*, bem como um de *Schelwienella* (fig.7) e um de *Aviculopecten* foram observados no afloramento durante a execução deste trabalho.

Os fósseis citados anteriormente não estão distribuídos de modo aleatório no Calcário Esperança, formando pavimentos (fig. 8 e 9) ou mesmo níveis fossilíferos bem definidos e com conteúdo paleontológico distinto. Pavimentos constituídos exclusivamente por espécimes de *Orbiculoidea*, por exemplo, foram identificados nos pontos de coleta 1 e 2. Cinco pavimentos distintos foram identificados no ponto 3, sendo constituídos predominantemente por um único táxon de braquiópode articulado (*Linoproductus*, *Buxtonia* ou *Crurithyris*). Por outro lado, bivalves da infauna detritívora (*Solemya*) só estão preservados no ponto 1.

Figura 7: Único exemplar de *Schelwienella* identificado na Bacia do Parnaíba.

Figura 8: Detalhe do pavimento de *Linoproductus*, localizado no ponto de coleta número 3 do Calcário Esperança, Formação Piauí.

Figura 9: Detalhe do pavimento de *Orbiculoidea*, localizado no ponto de coleta número 2 do Calcário Esperança, Formação Piauí.

3. MATERIAL E MÉTODO

A realização dessa pesquisa envolveu trabalhos de campo e de laboratório, os quais estão sucintamente descritos abaixo.

3.1 TRABALHOS DE CAMPO

Os trabalhos de campo foram realizados nas proximidades do Município de José de Freitas, Piauí, onde rochas pertencentes às fácies carbonáticas da Formação Piauí, Bacia do Parnaíba, estão expostas (figura 1). A coleta dos dados referentes ao cumprimento dos objetivos propostos foi realizada no período de 7 a 19 de agosto de 2001. Participaram dessa atividade, juntamente comigo, o Professor Doutor Luiz Eduardo Anelli (orientador) e o Professor Doutor Sonny Baxter da *Ohio University at Lancaster* (EUA). O Doutor Sonny Baxter permaneceu no Instituto de Geociências da USP no período de agosto a dezembro de 2001 na qualidade de professor visitante. O ilustre professor é especialista em conodontes e em bioestratigrafia e apresenta ampla experiência no estudo de rochas carbonáticas do Carbonífero dos Estados Unidos. A sua contribuição foi de grande valia, principalmente no estudo da geologia da área.

A atividade de campo realizada teve como objetivos: **a-** o levantamento de perfis estratigráficos; **b-** a coleta de dados tafonômicos no campo; **c-** a coleta de blocos para análises tafonômicas em laboratório; **d-** a coleta de material para laminação; **e-** a obtenção de dados sobre os icnofósseis preservados no local e **f-** a realização de registro fotográfico.

A descrição da geologia da área em que o trabalho foi realizado já foi mencionada no item 2.3.

3.2 METODOLOGIA DE COLETA DOS DADOS TAFONÔMICOS

Recentemente, diversos autores (Flessa e Kowalewski, 1994; Kowalewski *et al.*, 1998; Simões e Kowalewski, 1998a, b) discutiram as implicações do fenômeno de mistura temporal (*time-averaging*, Walker e Bambach, 1971) na análise paleontológica (veja síntese em Ghilardi, 1999 e Simões e Ghilardi, 2000). Esses trabalhos mostraram que a ocorrência de mistura temporal e espacial dos restos esqueléticos é um fenômeno natural, constituindo uma regra e não uma exceção no registro (Flessa e Kowalewski, 1994; Kowalewski *et al.*, 1998). Assim, esse fenômeno não pode ser eliminado por coletas cuidadosas (Kowalewski *et al.*, 1998), tampouco está associado ao processo de deposição, mas sim à presença de restos bioclásticos antigos no fundo (Kowalewski *et al.*, 1998). Por outro lado, o efeito do mesmo pode ser ampliado por coletas inadequadas (Simões, 1998; Simões e Kowalewski, 1998a; Ghilardi, 1999), causando a chamada mistura temporal analítica (*sensu* Fürsich e Aberhan, 1990).

Tendo em vista esses aspectos, o protocolo de sete etapas proposto por Simões e Ghilardi (2000) foi utilizado como guia metodológico, visando a obtenção de dados mais fidedignos.

A área de exposição do Calcário Esperança foi subdividida em 7 pontos, conforme mencionado no item 2.3. Esses pontos apresentam extensão lateral variando de 3,75m a 15m. Desse modo, toda a porção aflorante não encoberta do calcário foi amostrada. Uma posição de referência em cada um desses afloramentos foi estabelecida visando uma maior exatidão na localização vertical e horizontal das amostras coletadas, procurando a máxima resolução estratigráfica possível. A orientação espacial dos pontos amostrados, apresentada na figura 5, refere-se à exata localização das posições de referência.

As coletas foram realizadas de modo a abranger toda a extensão lateral e vertical dos afloramentos. A ocorrência de pavimentos foi verificada em estratos dos pontos de amostragem 1, 2 e 3, conforme mencionado no item 4.4.3. Nesses casos, a área total dos pavimentos foi subdividida em quadrados eqüidimensionais (figuras 10 e 11). Dois quadrados foram obtidos ao acaso e submetidos à análise.

A coleta envolveu a remoção cuidadosa das concentrações fossilíferas na forma de blocos de rochas (Simões, 1998; Simões e Kowalewski, 1998a, b; Tang, 2000) (figura 12). Um total de 110 blocos foi coletado.

Figura 10: Vista do pavimento de *Orbiculoidea*, localizado no ponto de coleta número 2 do Calcário Esperança. Observar a divisão do mesmo em quadrados eqüidimensionais.

Figura 11: Detalhe dos quadrados eqüidimensionais do pavimento de *Orbiculoidea*, localizado no ponto de coleta número 2 do Calcário Esperança.

O volume total de material obtido foi de aproximadamente 5,5 m³. Os blocos possuem dimensão aproximada de 0,05 m³. A experiência mostra que tal dimensão possibilita a obtenção de um número considerável de fósseis, úteis para a análise estatística (Brett e Bordeaux, 1990; Simões e Kowalewski, 1998a, b). A coleta individual de bioclastos não foi realizada, para que feições tafonômicas importantes não fossem perdidas (*e.g.*, distribuição dos bioclastos na matriz sedimentar). Além disso, procurou-se evitar a chamada “síndrome do fóssil feio” (Tang, 2000), isto é, a coleta restrita dos espécimes mais abundantes, bem como dos espécimes melhor preservados e com melhor aparência. Tal procedimento promove a perda de importantes informações tafonômicas e paleoecológicas, comprometendo a completa compreensão do registro fossilífero. Por fim, os blocos foram orientados quanto ao azimute e quanto ao topo e base das camadas. É importante ressaltar que alguns não apresentavam concentrações fossilíferas, mas sim sedimentos afossilíferos que constituíam parte dos sedimentos de topo e base. Todos os blocos foram posteriormente analisados no Laboratório de Paleontologia de Invertebrados, do Instituto de Geociências da USP.

Figura 12: Remoção de blocos de rochas no campo. Note o cuidado para que a sua orientação original seja mantida.

Um total de 255 macrofósseis foi analisado no campo. Para tal, utilizou-se uma tabela de coleta de dados tafonômicos (anexo 1), previamente elaborada. Os dados foram posteriormente transferidos para planilhas eletrônicas Excel 2000.

Nos outros aspectos, os trabalhos de campo seguiram os procedimentos usuais de coleta paleontológica, já descritos por diversas vezes na literatura (Rösler, 1986; Mendes, 1988; Simões e Fittipaldi, 1992).

Os procedimentos empregados permitiram a coleta de **1722** espécimes orientados de braquiópodes, bivalves e briozoários, com grau de resolução não observado em outros estudos tafonômicos realizados na Bacia do Parnaíba.

3.3 TRABALHOS DE LABORATÓRIO

3.3.1 Preparação dos fósseis

Os blocos foram primeiramente observados em sua superfície fossilífera exposta. Posteriormente, foram seccionados para a observação de feições bioestratinômicas importantes (*e.g.*, grau de empacotamento, distribuição dos fósseis na matriz). Esse procedimento foi realizado no Laboratório de Tratamento de Amostras do Instituto de Geociências da USP. Serras diamantadas foram utilizadas para a realização de cortes verticais e, quando possível, também de cortes horizontais nos blocos coletados.

As atividades de laboratório envolveram a preparação física dos exemplares segundo a metodologia sugerida por Mendes (1988). Não foi possível a realização de um tratamento químico, uma vez que os espécimes estão representados, primordialmente, por moldes. Mini martelos, mini talhadeiras, estiletes e agulhas de diferentes dimensões foram utilizados para a preparação física. Muitos exemplares foram examinados utilizando a técnica de moldagem com látex (Benton e Walker, 1981; Parsley, 1989) ou mesmo massas para modelar (massa Premo). Tais técnicas possibilitam uma melhor visualização das estruturas preservadas.

Análises de microfácies foram realizadas para 44 amostras provenientes de diferentes níveis de todos os pontos de coleta. O prof. Dr. Jorge Hachiro, do Departamento de Geologia Sedimentar da USP, auxiliou-me na descrição litológica das lâminas obtidas.

Além disso, alguns *peels* de acetato foram confeccionados. Contudo, esses não se mostraram muito úteis na caracterização das rochas estudadas.

Por fim, as concentrações fossilíferas em bom estado de preservação ou seus respectivos moldes foram fotografados após o recobrimento com fuligem de magnésio metálico.

3.3.2 Análise qualitativa e quantitativa: aquisição e descrição dos dados tafonômicos

A descrição das assinaturas tafonômicas (*sensu* Davies *et al.*, 1989b e Fürsich e Oschmann, 1993) preservadas nos blocos coletados foi realizada. Dentre essas, destacam-se a orientação tridimensional dos bioclastos na matriz (Kidwell *et al.*, 1986), o grau de articulação dos espécimes (Brett e Baird 1986, 1997) e a sua qualidade de preservação (Fürsich e Oschmann, 1993). Além desses dados, outros de natureza sedimentológica (*e.g.*, estruturas sedimentares, grau de empacotamento), estratigráfica (*e.g.*, contatos estratigráficos, geometria da concentração fossilífera) e paleoecológica (*e.g.*, composição taxonômica, estrutura trófica) (Kidwell *et al.*, 1986; Kidwell e Holland, 1991; Miller e Smail, 1997) foram também descritos. Esse conjunto de informações possibilita o reconhecimento de padrões de preservação nas concentrações fossilíferas estudadas, bem como a determinação de fatores abióticos e bióticos (veja Fürsich e Oschmann, 1993) responsáveis por sua gênese.

Os dados biométricos tais como comprimento, altura e/ou largura dos espécimes presentes foram mensurados com paquímetros para determinação de fatores relacionados à seleção hidráulica ou a atributos ecológicos (*e.g.*, pulsos larvais, Kowalewsky, 1996b; Nunes, 1999).

Portanto, observações tafonômicas, ecológicas, taxonômicas, sedimentológicas e estratigráficas foram registradas para cada macrofóssil coletado. Em seguida, os dados obtidos foram organizados em planilhas eletrônicas Excel 2000 e posteriormente empregados nas análises estatísticas (veja Kowalewski, 1996a, b; Simões e Kowalewski, 1998a, b). Os gráficos foram gerados através dos programas Microcal Origin versão 6.0 e Excel 2000. As análises estatísticas multivariadas foram realizadas através do software MVSP versão 3.11 (Kovack, 2000). Optou-se pela utilização da técnica exploratória de análise de agrupamento. Para tal, o coeficiente de distância euclidiana foi utilizado como função de parecência e o método UPGMA (agrupamento pela associação média não ponderada, *Unweighted Pair-Group Method Average*) (Sneath e Sokal, 1973) foi utilizado como função de ligação. Essa técnica calcula a média aritmética da similaridade

(ou da distância) entre o objeto que se quer incluir em um grupo e cada objeto desse grupo. Assim, o objeto é atribuído ao grupo com o qual ele tem maior similaridade média (ou menor distância média) com todos os objetos (Valentin, 1995). Esse método foi escolhido em detrimento do WPGMA (agrupamento pela associação média ponderada, *Weighted Pair-Group Method*), uma vez que inúmeros trabalhos demonstraram que o primeiro produz menor distorção dos dados iniciais e, portanto, origina *clusters* mais fidedignos (veja, por exemplo, Sokal e Rohlf, 1962; Farris, 1969; Rohlf, 1970; Valentine, 1973; Monteiro *et al.*, 2000). Um coeficiente de distância foi utilizado porque, usualmente, agrupa melhor as amostras ou espécies do que os coeficientes de correlação (Monteiro *et al.*, 2000).

É importante salientar que cada valva desarticulada foi considerada neste estudo como representante de um indivíduo e não como a metade de um. Essa abordagem justifica-se uma vez que a grande maioria dos fósseis estudados estava desarticulada. Assim, dividir todas as observações por dois não iria alterar os resultados notavelmente. O mesmo procedimento foi empregado nas análises quantitativas realizadas por Simões e Kowalewski (1998a, b).

Um outro aspecto digno de nota é que, muito provavelmente, nem todos os bioclastos preservados nos blocos coletados foram utilizados para as análises. Isso ocorre, principalmente, devido à natureza compacta da rocha estudada. Entretanto, o objetivo da realização de cortes verticais foi minimizar essa perda de informação. De qualquer modo, toda análise estatística pressupõe a existência de erros e desvios.

Por fim, é necessário ressaltar que nesta dissertação optou-se por utilizar guilda como unidade de referência nas análises tafonômicas e não táxons individuais. Kidwell *et al.* (2001) avaliaram a influência das decisões metodológicas durante a amostragem, coleta e análise de dados nas assinaturas tafonômicas de moluscos. Os espécimes utilizados no trabalho eram provenientes do Arquipélago San Blas, localizado na porção panamense do mar do Caribe. O objetivo da pesquisa foi quantificar a magnitude dos artefatos metodológicos nos padrões preservacionais e identificar os meios mais eficientes de se obter as assinaturas tafonômicas de concentrações de organismos mortos. Os autores concluíram que é necessário ampliar o alvo de estudo para além de espécies ou gêneros individuais, a fim de maximizar o valor das tafofácies nas investigações paleontológicas e sedimentológicas/estratigráficas. É nesse contexto que se justifica uma análise realizada com base nas guildas preservadas. As guildas são agrupamentos de espécies que exploram a mesma classe de recursos ambientais de uma maneira similar

(Aberhan, 1994). Portanto, esse termo agrupa espécies independentemente de suas posições taxonômicas (Bambach, 1983). Membros de uma mesma guilda exibem modo de vida e de alimentação similares, o que implica em respostas semelhantes à atuação dos processos sedimentares. Desse modo, a análise das guildas pode facilitar a compreensão dos padrões tafonômicos preservados em um determinado registro geológico. Além disso, diferentes ambientes podem ser caracterizados por suas composições e dominâncias de guildas específicas, conforme demonstrado em um estudo com comunidades mesozóicas desenvolvido por Aberhan (1994). Assim, a análise das mesmas pode fornecer informações adicionais sobre a variação de diferentes padrões ambientais ao longo do tempo.

3.3.3 Coleções examinadas

A fauna de invertebrados marinhos estudada apresenta forte afinidade com a fauna carbonífera da Formação Itaituba, da Bacia do Amazonas. Um fator importante e de grande ajuda no estudo da mesma foi o exame de coleções tipo e de referência dessa fauna, pertencentes ao Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental do IGc/USP.

Parte da coleção tipo dos braquiópodes silicificados da Formação Itaituba estudada por Mendes (1957a, b; 1959; 1961; 1966) encontra-se depositada na referida instituição e foi utilizada para fins comparativos na identificação das feições morfológicas e no reconhecimento dos táxons da Formação Piauí.

3.3.4 Terminologia empregada

A terminologia empregada na descrição das concentrações fossilíferas estudadas foi sugerida por Brett e Baird (1986, 1993), Kidwell *et al.* (1986), Fürsich e Oschmann (1986, 1993), Kidwell e Bosence (1991), Kidwell e Holland (1991) e Kidwell e Brenchley (1996).

Os trabalhos de Anelli (1994, 1999) e Anelli *et al.* (2002) foram utilizados como referência para a identificação taxonômica dos espécimes provenientes do Calcário Esperança.

4. RESULTADOS

Todos os fósseis coletados no Calcário Esperança e analisados neste trabalho estavam preservados em dois pacotes rochosos dolomíticos, localizados abaixo da camada de calcário considerada como *datum*. Macrofósseis não foram observados acima da camada-guia, embora microfósseis sejam comuns. O professor Dr. Sonny Baxter, da *Ohio University at Lancaster*, possui, em andamento, um estudo sobre os conodontes aí presentes. O dolomito no qual os macrofósseis estão preservados apresenta geometria tabular e subordinariamente ondulada, é maciço e localmente bioturbado. Uma única marca ondulada foi registrada no ponto de coleta número 2. Icnofóssies são comuns, principalmente nos pontos 1, 4 e 6. Tubos verticais e horizontais de diferentes dimensões estão presentes por todo o afloramento (fig. 13), entretanto, precisam ser estudados para verificar se são contemporâneos aos organismos estudados.

Conforme mencionado no item 3.3.1, análises de microfácies foram realizadas para 44 amostras provenientes de diferentes níveis de todos os pontos de coleta. Entretanto, a classificação litológica dos sedimentos obtidos, de acordo com Folk (1959, 1962) e Dunham (1962), não foi possível, uma vez que o material encontra-se neomorfizado. Como consequência desse processo, houve um aumento no tamanho dos grãos e uma homogeneização das amostras. A presença de bolsões de lama reliquiar, não recristalizada, em algumas amostras corrobora a hipótese de que a matriz microesparítica e o empacotamento denso dos grãos observados nas lâminas são um artefato diagenético e não refletem o ambiente de deposição original. A matriz é constituída essencialmente por dolomita. Grãos de quartzo e feldspato estão presentes em quantidades ínfimas (aproximadamente 4%), o que sugere que tenham sido trazidos pelo vento e não por correntes. Contudo, algumas amostras possuem uma quantidade mais significativa de siliciclásticos, além de apresentarem óxido de ferro.

Os fósseis obtidos foram agrupados em diferentes subunidades. Cada ponto de coleta foi considerado, a princípio, uma subunidade, devido ao fato de apresentarem diferenças tafonômicas e taxonômicas. Portanto, 6 subunidades foram estabelecidas inicialmente. Todavia, essas diferenças também foram diagnosticadas no interior de alguns pontos, os quais foram posteriormente subdivididos em mais de uma unidade. Desse modo, um total de 16 subunidades foi definido. O quadro 2 ilustra a distribuição das referidas subunidades nos diferentes pontos de coleta do Calcário Esperança.

Figura 13: Icnofóssil preservado no ponto de coleta número 4 do Calcário Esperança.

Quadro 2: Localização das subunidades identificadas nos diferentes pontos de coleta do Calcário Esperança.

Subunidade	Ponto
1	1
2	1
3	2
4	3
5	3
6	3
7	3
8	3
9	3
10	3
11	3
12	3
13	4
14	5
15	5
16	6

Na primeira etapa do trabalho, um estudo de tafonomia comparada foi realizado para cada subunidade identificada. Duas subunidades (6 e 14) não foram utilizadas nas análises, devido ao seu pequeno tamanho amostral. Optou-se, inicialmente, por realizar um estudo de cada gênero presente nas diferentes unidades. Entretanto, uma abordagem orientada por porções da comunidade que interagem funcionalmente, isto é, guildas, mostrou-se mais adequada (veja discussão em Best e Kidwell, 2001a,b; Kidwell, 2001 e *Kidwell et al.*, 2001), conforme já mencionado no item 3.3.2. Assim, essa foi a abordagem final adotada neste trabalho.

Os bioclastos coletados foram analisados tafonomicamente sob os seguintes aspectos: (1) orientação tridimensional na matriz sedimentar (Kidwell *et al.*, 1986); (2) grau de articulação (Brett e Baird, 1986, 1997); (3) proporção de valvas dorsais e ventrais ou direitas e esquerdas (Brett e Baird, 1986) e (4) qualidade de preservação (Fürsich e Oschmann, 1993). A constituição paleoecológica de cada subunidade também foi determinada.

Os resultados dessas análises foram organizados em histogramas e gráficos de dispersão e estão representados nas figuras 14 a 19.

Figura 14: Gráfico de orientação dos espécimes pertencentes às diferentes guildas presentes nas subunidades do Calcário Esperança. Legenda: **SUB**= subunidade; **SEL**= suspensívoro da epifauna livre; **SEP**= suspensívoro da epifauna pedunculada; **SSFBS**= suspensívoro da semi-infauna bissada; **SEBS**= suspensívoro da epifauna bissada; **SIR**= suspensívoro da infauna rasa; **DII**= detritívoro da infauna intermediária.

Figura 15: Gráfico do grau de articulação dos espécimes pertencentes às diferentes guildas presentes nas subunidades do Calcário Esperança. Legenda: SUB= subunidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária.

Figura 16: Gráfico de proporção de valvas ventrais ou de valvas direitas em relação ao total de valvas apresentado por cada guilda presente nas subunidades do Calcário Esperança. Legenda: **SUB**= subunidade; **SEL**= suspensívoro da epifauna livre; **SEP**= suspensívoro da epifauna pedunculada; **SSFBS**= suspensívoro da semi-infauna bissada; **SEBS**= suspensívoro da epifauna bissada; **SIR**= suspensívoro da infauna rasa; **DII**= detritívoro da infauna intermediária; **VV**= número de valvas ventrais (determinado somente para braquiópodes); **VR**= número de valvas direitas (determinado somente para bivalves); **T**= número de valvas total (valvas ventrais + valvas dorsais ou valvas direitas + valvas esquerdas). Os pontos localizados sobre a reta representam amostras que apresentam o mesmo número de valvas opostas. Pontos localizados acima da mesma representam amostras nas quais as valvas ventrais ou as valvas direitas predominam.

Figura 17: Gráfico de orientação dos espécimes pertencentes às diferentes subunidades do Calcário Esperança. Legenda: **SUB**= subunidade.

Figura 18: Gráfico do grau de articulação dos espécimes pertencentes às subunidades do Calcário Esperança. Legenda: SUB= subunidade.

Figura 19: Gráfico de proporção de valvas ventrais ou de valvas direitas em relação ao total de valvas, nas subunidades do Calcário Esperança. Legenda: **SUB**= subunidade; **VV**= número de valvas ventrais (determinado somente para braquiópodes); **VR**= número de valvas direitas (determinado somente para bivalves); **T**= número de valvas total (valvas ventrais + valvas dorsais ou valvas direitas + valvas esquerdas). Os pontos localizados sobre a linha tracejada representam amostras que apresentam o mesmo número de valvas opostas. Pontos localizados acima da mesma representam amostras nas quais as valvas ventrais ou as valvas direitas predominam.

4.1 ANÁLISES MULTIVARIADAS

Métodos estatísticos multivariados foram utilizados para o tratamento dos dados tafonômicos e paleoecológicos provenientes de cada subunidade. Optou-se por tais métodos uma vez que a matriz original possui 14 amostras e 17 variáveis. Esses permitem avaliar simultaneamente múltiplas informações provenientes de cada indivíduo ou objeto de estudo (Davis, 1986). É importante ressaltar que as diferentes variáveis devem ser obtidas sobre os mesmos indivíduos e que devem, também, ser interdependentes (Kendall e Stuart, 1967). O emprego desses métodos é extremamente valioso no estudo de situações biológicas que envolvem um complexo de fatores atuando no sistema. A análise desses fatores individualmente levaria à perda de informação e a conclusões errôneas (Davis, 1986).

O intuito da aplicação dessas técnicas neste trabalho foi identificar unidades estratigráficas maiores, que apresentam uma história genética comum. A determinação das referidas unidades facilita a visualização e a compreensão das condições e dos processos que atuaram durante a deposição do Calcário Esperança.

No passado, métodos estatísticos semelhantes, tais como a análise de agrupamento (ou *cluster*), a análise e a ordenação fatorial, foram utilizados para definir tendências e padrões do registro fóssilífero, bem como afinidades entre assembléias faunísticas (Ward, 1985; Fürsich e Flessa, 1987; Davies *et al.*, 1989a; Meldahl e Flessa, 1990; Brett, 1995; Holland, 1995; Kowalewski *et al.*, 1994; Dominici, 2001; Fürsich *et al.*, 2001; Gleen-Sullivan e Evans, 2001; Holland *et al.*, 2001). Essas técnicas multivariadas mostraram-se uma ferramenta muito útil na paleoecologia e também na tafonomia (Springer e Bambach, 1986; Miller, 1988; Oboh, 1992; Shi, 1993; Aberhan, 1994). As vantagens e desvantagens de cada método foram discutidas por Sneath e Sokal (1973) e Valentine (1973). A análise de agrupamento foi escolhida nesta pesquisa, pois permite estabelecer grupos naturais de indivíduos/locais (modo Q) ou de variáveis (modo R) e não requer normalidade e nem homocedasticidade (Romesburg, 1990). Além disso, permite a visualização desses grupos de maneira bidimensional e, portanto, fácil de ser compreendida.

Os dados utilizados na análise estão apresentados no anexo 2. O dendograma resultante da aplicação da análise de agrupamento no modo Q, ou seja, entre amostras, sugere a existência de três grupos distintos (fig. 20). O primeiro grupo é constituído pelas subunidades 1 e 2 e apresenta uma nítida diferença em relação aos demais. É importante

salientar que essas subunidades são as únicas constituídas exclusivamente por pavimentos de *Orbiculoidea*. O segundo grupo é formado pelas subunidades 3 e 4, as quais apresentam uma grande quantidade de bivalves da infauna intermediária e da semi-infauna preservados articulados e em posição de vida. Tal característica não foi observada em nenhuma outra subunidade estudada. Por fim, o terceiro grupo é formado pelas subunidades 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15 e 16. O mesmo pode ser subdividido em três grupos menores. O primeiro subgrupo é constituído por todas as unidades que representam pavimentos de conchas de braquiópodes articulados (subunidades 5, 7, 11 e 12), com exceção da subunidade 9, a qual forma um grupo exclusivo. Há, ainda, um agrupamento formado pelas subunidades 8, 10, 13, 15 e 16. As subunidades 8 e 10 estão localizadas entre pavimentos de concha no ponto de coleta número 3 e representam pacotes rochosos nos quais os fósseis estão dispersos na matriz sedimentar. As demais subunidades estão localizadas em pontos de coleta próximos e compartilham com as unidades citadas características tafonômicas comuns, conforme pode ser observado na figura 21.

Figura 20: Análise de agrupamento entre as subunidades (modo Q).

O não agrupamento da subunidade 9 com as demais unidades representativas de pavimentos ocorre, principalmente, devido à constituição paleoecológica da mesma (fig. 22), uma vez que essas subunidades são tafonomicamente similares (fig. 21). De fato, essa é a única subunidade constituída, quase que exclusivamente, por duas únicas guildas (99,6%), as quais aparecem em proporções similares.

Portanto, é possível verificar que os três grandes grupos identificados com base na análise de agrupamento refletem nitidamente as características tafonômicas e paleoecológicas dos espécimes estudados. Desse modo, esses serão considerados representantes de três unidades microestratigráficas preservadas no registro do Calcário Esperança. As três unidades presentes são, da base para o topo: **unidade 1**, constituída pelas subunidades 1 e 2; **unidade 2**, constituída pelas subunidades 5,7,8,9,10,11,12,13,15 e 16 e **unidade 3**, composta pelas subunidades 3 e 4. A análise dessas unidades auxiliará na compreensão da historiografia dessa importante unidade da Formação Piauí.

Figura 21: Análise de agrupamento entre as subunidades, considerando unicamente caracteres tafonômicos.

Figura 22: Análise de agrupamento entre as subunidades, considerando unicamente as guildas que as compõem.

A análise de agrupamento no modo R, ou seja, entre variáveis (fig. 23), revela uma distinção entre dois grandes grupos: um constituído pelas variáveis “organismos suspensívoros da epifauna livre”, “convexidade para cima” e “organismos desarticulados” e o outro grupo constituído pelas demais variáveis utilizadas na análise. De fato, a grande maioria dos organismos da epifauna livre encontra-se desarticulada (83,9%) e orientada com a convexidade para cima em relação ao substrato (57,5%). Tais assinaturas

tafonômicas podem ser verificadas especialmente na unidade 2, na qual esses organismos são mais abundantes. Os espécimes da unidade 3 estão preferencialmente orientados com a convexidade para baixo, embora também estejam desarticulados. O segundo agrupamento observado no dendograma pode ser dividido em subgrupos, sendo certo que a análise desses subgrupos permite que algumas observações sejam feitas. Primeiramente, é possível verificar que os organismos suspensívoros da epifauna pedunculada constituem um subgrupo independente. Tal fato pode estar relacionado com as características muito peculiares associadas a organismos pertencentes a essa guilda, na unidade 1. Ademais, o dendograma revela que as variáveis “perpendicularmente orientado” e “articulado fechado” também constituem um agrupamento. A associação entre essas variáveis é bastante evidente na unidade 3, na qual há uma grande quantidade de organismos orientados de modo perpendicular, em relação ao plano de estratificação e todos estão articulados fechados. Os organismos suspensívoros da semi-infauna e da epifauna bissada, suspensívoros da infauna rasa, suspensívoros da epifauna colonial e detritívoros da infauna intermediária também constituem um grupo. Poucas informações bioestratinômicas foram obtidas dos suspensívoros da infauna rasa e da epifauna colonial, devido ao pequeno número de exemplares. A associação entre os demais organismos pode estar relacionada com a proporção de valvas direitas, em relação ao total de valvas encontradas. Realmente, o número de valvas direitas encontradas para essas guildas aproxima-se da proporção esperada de 50:50. Contrariamente, organismos suspensívoros da epifauna livre apresentam proporção de valvas ventrais próxima a um, o que demonstra uma grande seleção das valvas.

Figura 23: Análise de agrupamento entre as variáveis (modo R).

4.2 ANÁLISE QUALITATIVA

O Calcário Esperança apresenta uma espessura aflorante máxima de aproximadamente 3,60m. Todos os macrofósseis encontrados nesse calcário estavam localizados abaixo da camada-guia, em um pacote dolomítico de cerca de 2,14m, com algumas intercalações de folhelho. Características paleoecológicas e tafonômicas dos espécimes, bem como observações de campo sugerem que esse pacote abrange três unidades microestratigráficas, as quais foram aqui referidas, da base para o topo, como unidades 1, 2 e 3. A seguir, a descrição qualitativa de cada unidade será apresentada separadamente.

UNIDADE 1

Essa unidade é representada por um dolomito cinza escuro, finamente laminado, de geometria tabular e subordinariamente ondulada, com finas intercalações de folhelho. Apresenta aproximadamente 94 cm de espessura e contém dois pavimentos constituídos quase que exclusivamente por fósseis de *Orbiculoidea*. A única exceção é a presença de um exemplar de *Paracalamites*. A matriz sedimentar, entre os pavimentos, é aparentemente afossilífera. Essa unidade foi observada nos pontos de coleta 1 e 2 (fig. 24).

Figura 24: Vista geral da unidade 1 do Calcário Esperança. Detalhe do pavimento de *Orbiculoidea* preservado nesta unidade.

UNIDADE 2

A unidade 2 apresenta 70 cm de espessura e 2,5 Km de extensão lateral (fig. 25). Essa unidade é representada por um dolomito cinza claro, no qual fósseis de braquiópodes, bivalves e briozoários estão dispersos na matriz sedimentar. Entretanto, cinco pavimentos descontínuos foram identificados no interior dessa unidade, estando presentes em um intervalo de 20 cm no ponto de coleta número 3. Quatro pavimentos são constituídos predominantemente por espécimes suspensívoros da epifauna reclinante (e.g., *Linoproductus* e *Buxtonia*) (fig. 26 e 27). Todavia, há um pavimento em que organismos da epifauna pedunculada, especialmente *Crurithyris*, são igualmente abundantes. Conchas aninhadas foram verificadas em todos os pavimentos. Os sedimentos localizados entre esses horizontes não apresentam estruturas sedimentares preservadas. Entretanto, tal característica pode estar associada à intensa bioturbação desses sedimentos.

Figura 25: Vista geral da unidade 2 do Calcário Esperança. A seta indica a superfície de um dos pavimentos encontrados nessa unidade.

Figura 26: Detalhe do pavimento constituído principalmente por bioclastos de *Buxtonia* e preservado na unidade 2 do Calcário Esperança. As setas indicam espécimes desse braquiópode articulado.

Figura 27: Detalhe do pavimento constituído principalmente por bioclastos de *Linoproductus* e preservado na unidade 2 do Calcário Esperança.

UNIDADE 3

Essa é a unidade mais próxima ao *datum*, estando localizada a 30 cm dessa camada (fig. 28). A unidade 3 apresenta 20 cm de espessura e é constituída predominantemente por bivalves da infauna intermediária (*Solemya*) (fig. 29) e da semi-infauna bissada (*Aviculoppina*) (fig. 30) preservados articulados e em posição de vida. Há, ainda, espécimes suspensívoros da epifauna reclinante e da epifauna pedunculada preservados, principalmente, desarticulados e concordantes ao plano de acamamento. O sedimento constituinte dessa unidade é um dolomito com fratura conchoidal, maciço e pouco bioturbado.

Figura 28: Vista geral da unidade 3 do Calcário Esperança.

Figura 29: Bioclasto de *Solemya* preservado articulado e em posição de vida, na unidade 3 do Calcário Esperança.

Figura 30: Bioclasto de *Aviculopinna* preservado articulado e em posição de vida, na unidade 3 do Calcário Esperança.

4.3 ANÁLISE QUANTITATIVA

Um total de 1722 espécimes de invertebrados foi obtido do Calcário Esperança. Esses fósseis estavam distribuídos nas três unidades microestratigráficas citadas anteriormente e foram analisados sob os seguintes aspectos: (1) paleoautoecologia; (2) tafonomia e (3) distribuição de frequência de tamanho. Os resultados dessas análises serão apresentados a seguir.

4.3.1. Composição faunística e ecológica

Os macrofósseis bentônicos incluem 7 gêneros de braquiópodes, 4 de bivalves e um morfôgênero vegetal (Quadro 3). Esses espécimes foram classificados em guildas, isto é, grupos de organismos, dentro de uma comunidade, que utilizam os mesmos tipos de recursos da mesma forma, por ocuparem nichos semelhantes (Ab'Saber *et al.*, 1987). Para tal, características morfofuncionais e tafonômicas foram utilizadas. As guildas definidas são semelhantes aos agrupamentos dos trabalhos de Bambach (1983) e Aberhan (1994). A listagem dos táxons mais comuns e de suas respectivas guildas está apresentada no quadro 4. A figura 31 sintetiza a composição ecológica das 3 unidades microestratigráficas preservadas no Calcário Esperança.

Quadro 3: Abundância absoluta e relativa dos táxons identificados no Calcário Esperança.

Táxon	Total		Unidade 1		Unidade 2		Unidade 3	
	n	%	n	%	n	%	n	%
<i>Lingula</i>	2	0,1	0	0	1	0,1	1	2
<i>Orbiculoidea</i>	229	13,3	229	99,6	0	0,0	0	0
<i>Buxtonia</i>	172	10,0	0	0,0	164	11,4	8	16
<i>Linoproductus</i>	1042	60,5	0	0,0	1028	71,3	14	28
<i>Crurithyris</i>	190	11,0	0	0,0	185	12,8	5	10
<i>Neospirifer</i>	35	2,0	0	0,0	34	2,4	1	2
<i>Schelwienella</i>	1	0,1	0	0,0	1	0,1	0	0
<i>Aviculopinna</i>	24	1,4	0	0,0	15	1,0	9	18
<i>Septimyalina</i>	10	0,6	0	0,0	10	0,7	0	0
<i>Aviculopecten</i>	2	0,1	0	0,0	2	0,1	0	0
<i>Solemya</i>	12	0,7	0	0,0	0	0,0	12	24
<i>Fenestella</i>	2	0,1	0	0,0	2	0,1	0	0
<i>Paracalamites</i>	1	0,1	1	0,4	0	0,0	0	0
Total	1722	100,0	230	100	1442	100,0	50	100

Quadro 4: Interpretação ecológica dos táxons de invertebrados mais abundantes do Calcário Esperança.

TÁXON	HÁBITO DE VIDA	POSIÇÃO DE VIDA INFERIDA	ESTRUTURAS QUE AUXILIAM NA ESTABILIZAÇÃO	EVIDÊNCIAS	REFERÊNCIAS
<i>Linoproductus</i>	Epifauna reclinante (adulto)	Repousa no substrato com a valva pedicular para baixo, parcialmente enterrada. A porção anterior da comissura mantém-se elevada para fora do substrato.	- espinhos finos presentes principalmente ao longo da linha da charneira, na valva ventral .	- espessamento na porção postero-ventral da valva ventral; - valvas côncavo-convexas com cavidade do corpo reduzida; - ausência de pedículo funcional nas formas adultas; - experimentos laboratoriais demonstraram que essa é a posição hidrodinamicamente mais estável; - evidências tafonômicas.	Muir-Wood e Cooper, 1960; Muir-Wood, 1962; Boucot <i>et al.</i> , 1965; Muir-Wood e Williams, 1965; Grant, 1966; Beus e Lane, 1969; Rudwick, 1970; Cooper e Grant, 1975; Peou e Engel, 1979; Alexander, 1984, 1986; Cate e Evans, 1992; Brunton <i>et al.</i> , 1995; Harper e Moran, 1997; Brenchley e Harper, 1998; Angiolini e Bucher, 1999; Fonseca, 2000.
<i>Buxtonia</i>	Epifauna reclinante (adulto)	Repousa no substrato com a valva pedicular para baixo, parcialmente enterrada. A porção anterior da comissura mantém-se elevada para fora do substrato.	- espinhos finos em ambas as valvas.	- idem item acima.	-idem item acima
<i>Crurithyris</i>	Epifauna pedunculada	Plano de comissura muito inclinado ou disposto verticalmente, em relação aos estratos; porção posterior para baixo.	- pedúnculo; - grande interárea.	- preservação <i>in situ</i> ; - deltírio aberto por toda a ontogenia; - experimentos demonstram que tal posição facilita o fluxo entre as valvas e otimiza a estabilidade.	Ferguson, 1962a, b; Boucot <i>et al.</i> , 1965; Cooper e Grant, 1976; Ramsbottom, 1978; Alexander, 1984, 1986; Cocks, 1985; Cate e Evans, 1992; Harper e Moran, 1997; Brenchley e Harper, 1998.
<i>Neospirifer</i>	Epifauna pedunculada	Plano de comissura muito inclinado ou disposto verticalmente, em relação aos estratos; porção posterior para baixo.	- pedúnculo; - grandes asas laterais; - grande interárea; - linha da charneira reta.	- evidências tafonômicas; - deltírio aberto; - experimentos demonstram que tal posição facilita o fluxo entre as valvas e otimiza a estabilidade; - espessamento posterior do umbo.	Beus e Lane, 1969; Waterhouse e Mutch, 1978; Kammer, 1985; Alexander, 1984, 1986; Harper e Moran, 1997; Brenchley e Harper 1998; Shen <i>et al.</i> , 2001.
<i>Orbiculoidea</i>	Epifauna pedunculada	Plano de comissura horizontal em relação aos estratos e valva ventral para baixo.	- pedúnculo curto.	- valva ventral com abertura estreita e alongada, a qual parte do ápice em direção à margem posterior. O <i>listrium</i> fecha essa abertura somente anteriormente, deixando um pequeno forâmen na porção oposta; - espécime piritizado com pedículo de 1,5 cm preservado.	Rowell, 1965; Beus e Lane, 1969; Graham, 1972; Peou e Engel, 1979; Popp <i>et al.</i> , 1981; Richardson, 1981, 1986; Gibson e Gastaldo, 1987; Kaesler, 1997; Fonseca, 2000; Zonneveld, 2001; Butts-Matheson, informação pessoal.
<i>Aviculopinna</i>	Semi-infauna bissada	Concha parcialmente enterrada no substrato com plano de comissura disposto verticalmente em relação aos estratos e porção anterior para baixo.	- bisso.	- condição equivalve; - alongação da concha; - aplainamento da margem ventral; - baixa convexidade das valvas; - forma triangular da concha; - região anterior reduzida e provável condição anisomiária da musculatura; - preservação <i>in situ</i> .	Thiele, 1935; Stanley, 1968, 1970, 1972; Kaufman, 1969; Hoare e Sturgeon, 1972; Runnegar, 1974; Gordon e Pojeta, 1975; Ramsbottom, 1978; Gibson, 1984; Zang e Daoping, 1993; Anelli <i>et al.</i> , 1998; Anelli, 1999.
<i>Septimyalina</i>	Epifauna bissada	Plano de comissura disposto verticalmente em relação ao substrato.	- bisso.	- condição equivalve; - alongação da concha; - aplainamento da margem ventral.	Kaufman, 1969; Stanley, 1970, 1972; Anelli, 1999.
<i>Solemya</i>	Infauna intermediária	Eixo antero-posterior formando um ângulo de 5-45°, em relação aos estratos e porção anterior para baixo.		- concha fina e moderadamente inflada; - grande alongação antero-posterior da concha; - contorno arredondado a oval; - preservação <i>in situ</i> .	Stanley, 1970; Hoare <i>et al.</i> , 1979; Anelli, 1994; Anelli <i>et al.</i> , 2002.

Figura 31: Gráficos que representam as guildas presentes em cada uma das unidades microestratigráficas identificadas no Calcário Esperança. Legenda: **SEL**= suspensívoro da epifauna livre; **SEP**= suspensívoro da epifauna pedunculada; **SSFBS**= suspensívoro da semi-infauna bissada; **SEBS**= suspensívoro da epifauna bissada; **SIR**= suspensívoro da infauna rasa; **SEC**= suspensívoro da epifauna colonial; **DII**= detritívoro da infauna intermediária.

É possível observar notáveis diferenças entre as referidas unidades. A unidade 1 é constituída, exclusivamente, por organismos suspensívoros da epifauna pedunculada (SEP) (*Orbiculoidea*), uma vez que o único caule encontrado nesse local não foi incluído na análise. Contrariamente, as unidades 2 e 3 são mais diversificadas em termos ecológicos e possuem, respectivamente, 6 e 5 guildas. Organismos suspensívoros da epifauna livre ou reclinante (SEL) são os espécimes mais abundantes em ambas as unidades. Entretanto, alguns aspectos são dignos de nota e podem ser visualizados na figura 31. Na unidade 3, por exemplo, os organismos detritívoros da infauna intermediária (DII) e os suspensívoros da semi-infauna bissada (SSFBS) são bastante numerosos e, em conjunto, são praticamente tão abundantes (42%) quanto os suspensívoros da epifauna livre (44%). É importante salientar que essa é a única unidade na qual organismos detritívoros da infauna foram identificados. Por outro lado, os suspensívoros da epifauna livre constituem 82,9% da

fauna da unidade 2. Os organismos suspensívoros da epifauna pedunculada, especialmente, *Crurithyris* e *Neospirifer*, representam a segunda guilda mais abundante (15,2%). Além disso, dois espécimes do briozoário *Fenestella*, muito bem preservados, foram encontrados somente nessa unidade.

4.3.2. Tafonomia

A análise tafonômica foi focada nas guildas preservadas no registro fossilífero do Calcário Esperança, conforme mencionado no item 3.3.2. Os bioclastos coletados foram analisados sob os seguintes aspectos: (1) orientação tridimensional na matriz sedimentar (Kidwell *et al.*, 1986); (2) grau de articulação (Brett e Baird, 1986, 1997); (3) proporção de valvas dorsais e ventrais ou direitas e esquerdas (Brett e Baird, 1986) e (4) qualidade de preservação (Fürsich e Oschmann, 1993).

Três modos de orientação, em relação ao plano de estratificação, foram registrados para um total de 1716 espécimes: (1) concordante, (2) vertical e (3) oblíquo. Os espécimes dispostos concordantemente ocorrem com a convexidade para cima ou para baixo, em relação ao acamamento das rochas. Já os bioclastos preservados verticalmente podem ocorrer com o plano de comissura formando um ângulo que pode variar de 30° a 90° em relação ao plano de deposição original.

A grande maioria dos espécimes está disposta concordantemente em relação ao plano de acamamento das rochas e com a convexidade para cima (58,5%). Todavia, a proporção de bioclastos com a convexidade para baixo também é notável (32,2%). Todas as guildas presentes nas unidades 1 e 2 estão preferencialmente orientadas com a convexidade para cima. Exemplares perpendicularmente orientados são predominantes na unidade 3 (24%), embora a minoria dos fósseis estudados esteja preservada dessa maneira (3,8%). Tal característica está relacionada, principalmente, ao número expressivo de organismos da semi-infauna bissada e da infauna intermediária preservados em posição de vida, nessa unidade. Espécimes dispostos obliquamente em relação aos estratos são raros (5,5%) em todas as unidades amostradas (fig. 32). Esse padrão de orientação é compartilhado pela maioria das guildas preservada no Calcário Esperança (fig. 33). Organismos suspensívoros da epifauna livre, pedunculada e bissada estão predominantemente preservados com a convexidade para cima (68%). A maioria dos organismos suspensívoros da semi-infauna bissada está orientada com a convexidade para

cima (47,8%), embora haja um grande número de espécimes orientados com o plano de comissura perpendicular em relação aos estratos (39,1%). Por outro lado, todos os detritívoros da infauna intermediária estão dispostos de modo vertical em relação ao substrato. O número de organismos da infauna rasa é muito baixo para que se façam maiores considerações.

Um total de 1405 espécimes pôde ser classificado em dois modos de articulação: (1) articulado e (2) desarticulado. Todos os espécimes articulados estão preservados com as valvas fechadas. Valvas articuladas abertas (posição *butterfly*, Allmon, 1985) não foram encontradas e a determinação do grau de articulação de 311 exemplares (18%) não foi possível.

A grande maioria dos fósseis está representada por valvas desarticuladas (77%). Esse padrão de desarticulação é compartilhado pelas unidades 1 e 2 (83,8% e 77%, respectivamente) (fig. 34) e pela maioria das guildas presentes no registro fossilífero estudado (fig. 35). O número de espécimes articulados fechados é expressivo somente na unidade 3 (50%), embora espécimes desarticulados também sejam abundantes nessa última (48%). Isso está relacionado com a alta proporção de organismos suspensívoros da semi-infauna bissada e organismos detritívoros da infauna intermediária nessa unidade, uma vez que esses organismos estão preferencialmente preservados articulados (47,8% e 100%, respectivamente), diferentemente dos espécimes da epifauna livre, pedunculada e bissada.

Além disso, determinou-se a proporção de valvas ventrais e dorsais ou direitas e esquerdas para um total de 1405 espécimes.

A proporção de valvas ventrais em relação às valvas dorsais varia notavelmente entre as unidades (fig. 36). A mesma não difere significativamente da proporção esperada de 50:50, na unidade 1 (0,57). Entretanto, as valvas ventrais são evidentemente as mais freqüentes nas unidades 2 (0,91) e 3 (0,88). A proporção de valvas direitas em relação às valvas esquerdas foi determinada somente nas unidades 2 e 3, uma vez que não há bivalves na unidade mais basal. A proporção 50:50 foi observada em ambas as unidades. Uma análise das guildas individualmente (fig. 37) revelou que, de fato, as valvas ventrais são as mais freqüentes entre os organismos suspensívoros da epifauna livre (0,93) e pedunculada (0,80), o que corrobora com o padrão apresentado pelas unidades estudadas. As valvas direitas são as mais numerosas entre os espécimes suspensívoros da semi-infauna bissada (0,6), embora sejam as menos numerosas entre os suspensívoros da epifauna bissada (0,42). Já os organismos detritívoros da infauna intermediária estão representados por ambas as valvas em igual proporção (0,5).

No que se refere à preservação dos exemplares estudados, fragmentos de conchas não foram observados no plano de acamamento da rocha. Portanto, o grau de fragmentação original deve ser reduzido. A existência de fósseis incompletos deve-se aos processos de fossilização, intemperismo, coleta e preparação dos espécimes.

Quase todos os exemplares estão representados na forma de moldes, sendo os moldes e os contra-moldes externos os mais comuns. Segundo Popp *et al.* (1981), a formação desses contra-moldes pode ocorrer da seguinte maneira: um organismo com concha externa é depositado no substrato após a sua morte, imprimindo na superfície do mesmo as características externas de um dos seus lados. A subsequente deposição de sedimento envolve completamente o organismo, copiando, dessa maneira, a sua outra face. A posterior dissolução da concha ocasiona o aparecimento de uma cavidade vazia limitada pelos moldes externos, que após ser preenchida por sedimento origina um contra-molde externo do organismo. Somente os espécimes de *Orbiculoidea* e um único caule fossilizado de *Paracalamites* estão preservados na forma de restos incarbonizados.

Os exemplares apresentam as linhas de crescimento e as ornamentações da concha, quando originalmente presentes no gênero, bem preservadas. Além disso, sinais de bioerosão ou predação (Kowalewski e Flessa, 1994) não foram observados nos restos esqueléticos estudados.

O número de espécimes analisados para cada feição observável está representado no quadro 5.

Quadro 5: Número de espécimes analisados para cada feição observável.

Unidade	Número total de espécimes	Número de espécimes analisados para cada variável		
		Orientação	Articulação	Biometria
1	230	229	229	150
2	1442	1437	1437	570
3	50	50	50	21
Total	1722	1716	1716	741

Figura 32: Gráfico de orientação dos espécimes pertencentes às diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: UNID.= unidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária.

Figura 33: Gráfico de orientação das diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: **SEL**= suspensívoro da epifauna livre; **SEP**= suspensívoro da epifauna pedunculada; **SSFBS**= suspensívoro da semi-infauna bissada; **SEBS**= suspensívoro da epifauna bissada; **SIR**= suspensívoro da infauna rasa; **DII**= detritívoro da infauna intermediária.

Figura 34: Gráfico do grau de articulação dos espécimes pertencentes às diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: UNID.= unidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária.

Figura 35: Gráfico do grau de articulação das diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: **SEL**= suspensívoro da epifauna livre; **SEP**= suspensívoro da epifauna pedunculada; **SSFBS**= suspensívoro da semi-infauna bissada; **SEBS**= suspensívoro da epifauna bissada; **SIR**= suspensívoro da infauna rasa; **DII**= detritívoro da infauna intermediária.

Figura 36: Gráfico da proporção de valvas ventrais ou direitas dos espécimes pertencentes às diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: UNID.= unidade; SEL= suspensívoro da epifauna livre; SEP= suspensívoro da epifauna pedunculada; SSFBS= suspensívoro da semi-infauna bissada; SEBS= suspensívoro da epifauna bissada; SIR= suspensívoro da infauna rasa; DII= detritívoro da infauna intermediária; VV= número de valvas ventrais (determinado somente para braquiópodes); VR= número de valvas direitas (determinado somente para bivalves); T= número de valvas total (valvas ventrais + valvas dorsais ou valvas direitas + valvas esquerdas). Os pontos localizados sobre a linha tracejada representam amostras que apresentam o mesmo número de valvas opostas. Pontos localizados acima da mesma representam amostras nas quais as valvas ventrais ou as valvas direitas predominam.

Figura 37: Gráfico da proporção de valvas ventrais ou direitas dos espécimes pertencentes às diferentes guildas preservadas nas três unidades microestratigráficas do Calcário Esperança. Legenda: **SEL**= suspensívoro da epifauna livre; **SEP**= suspensívoro da epifauna pedunculada; **SSFBS**= suspensívoro da semi-infauna bissada; **SEBS**= suspensívoro da epifauna bissada; **SIR**= suspensívoro da infauna rasa; **DII**= detritívoro da infauna intermediária; **VV**= número de valvas ventrais (determinado somente para braquiópodes); **VR**= número de valvas direitas (determinado somente para bivalves); **T**= número de valvas total (valvas ventrais + valvas dorsais ou valvas direitas + valvas esquerdas). Os pontos localizados sobre a linha tracejada representam amostras que apresentam o mesmo número de valvas opostas. Pontos localizados acima da mesma representam amostras nas quais as valvas ventrais ou as valvas direitas predominam.

4.4 DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE TAMANHO

A obtenção de dados biométricos foi possível para 741 espécimes. A largura da concha foi a principal medida obtida entre os gêneros representativos de braquiópodes. Por outro lado, a altura foi a principal medida obtida entre os bivalves.

Os gráficos de distribuição de frequência de tamanho correspondentes às três unidades microestratigráficas preservadas no Calcário Esperança estão representados nas figuras 38-40. É possível verificar que todos os gráficos apresentam um padrão de distribuição polimodal.

Os dados de biometria da concha referentes à unidade 1 foram obtidos a partir de bioclastos de organismos suspensívoros da epifauna pedunculada. Por outro lado, as medidas das conchas da unidade 2 referem-se aos organismos da epifauna livre e pedunculada, bem como da epifauna bissada. Esse número maior de guildas analisadas refletiu em uma maior variação de tamanho dos espécimes na unidade em questão. Desse modo optou-se por realizar, adicionalmente, uma análise de distribuição de frequência de tamanho para as duas guildas mais numerosas da unidade 2, individualmente (fig. 41 e 42). A distribuição de tamanho observada para as referidas guildas é mais ou menos simétrica à distribuição encontrada para a unidade, na qual aproximadamente 80% dos exemplares apresentam entre 1,0 e 2,0 cm. Os dados biométricos da unidade 3 referem-se aos organismos detritívoros da infauna intermediária e da semi-infauna bissada. Entretanto, uma análise por guilda não foi realizada devido ao pequeno tamanho dessa amostra.

Figura 38: Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes provenientes da unidade 1.

Figura 39: Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes provenientes da unidade 2.

Figura 40: Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes provenientes da unidade 3.

Figura 41: Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes suspensívoros da epifauna livre provenientes da unidade 2.

Figura 42: Gráfico de distribuição de frequência de tamanho dos espécimes suspensívoros da epifauna pedunculada provenientes da unidade 2.

5. DISCUSSÃO

5.1 O MODELO DEPOSICIONAL DO CALCÁRIO ESPERANÇA

A utilização de atributos tafonômicos como indicadores paleoambientais é ampla e satisfatoriamente aceita nos últimos anos (Fürsich e Heimberg, 1983; Speyer e Brett, 1985, 1986, 1988, 1991; Kidwell *et al.*, 1986; Fürsich e Flessa, 1987, 1991; Meldhal e Flessa, 1990; Staff e Powell, 1990; Pickerril e Brenchley, 1991; Kowalewski *et al.*, 1994; Simões e Kowalewski, 1998a, b; Martin, 1999; Martin *et al.*, 1999; Mc Farland *et al.*, 1999; Ghilardi e Simões, 2000; Fürsich *et al.*, 2001; Kowalewski *et al.*, 2002). Os dados bioestratinômicos refletem não só as condições vigentes no ambiente deposicional (*e.g.*, energia, taxa de sedimentação), mas também no ambiente de vida dos organismos (Brandt, 1989; Davies *et al.*, 1989b). Estudos realizados com moluscos bivalves e gastrópodes da costa texana, nos Estados Unidos, provenientes de ambientes energeticamente distintos, mostraram que as assinaturas adquiridas no hábitat original não são afetadas pelos eventos hidráulicos de condensação do material conchífero, mesmo após transporte e retrabalhamento elevados (Davies *et al.*, 1989b). Desse modo, as assinaturas tafonômicas são freqüentemente utilizadas para reconstruir a história de eventos de deposição, bem como o hábito de vida de organismos já extintos. A grande vantagem dessa abordagem é sua independência em relação à composição taxonômica da fauna (Fürsich e Flessa, 1987; Davies *et al.*, 1989b; Staff e Powell, 1990).

Características tafonômicas, juntamente com outras de natureza sedimentológica, estratigráfica e paleoautoecológica, foram utilizadas na interpretação da historiografia do Calcário Esperança. Tais dados sugerem que essa unidade litoestratigráfica teve uma longa e complexa história deposicional, a qual consistiu de períodos de baixa taxa de sedimentação dominados por processos tafonômicos de fundo, pontuados por eventos de deposição episódica. O modelo deposicional do Calcário Esperança será discutido a seguir.

É importante ressaltar, entretanto, que o registro fóssilífero é predominantemente episódico, isto é, somente os eventos de maior magnitude são preservados. Esses, por sua vez, obliteram o registro do dia-a-dia, quando a sedimentação é menos expressiva (Kidwell, 1982; Simões e Holz, 2000; Holz e Simões, 2002). Conseqüentemente, a reconstrução da historiografia do Calcário Esperança está, provavelmente, incompleta.

A história deposicional da unidade 1

A história registrada inicia-se com a deposição da unidade 1. A presença de um pacote de rocha relativamente espesso, maciço e afossilífero sugere que essa unidade depositou-se sob condições de rápida sedimentação. Entretanto, a presença de dois extensos pavimentos de conchas indica a ocorrência pontual de intervalos nos quais a acumulação de sedimento foi mais lenta. Tais horizontes fossilíferos são constituídos por um único gênero de braquiópode inarticulado, denominado de *Orbiculoidea*. Embora os espécimes desarticulados predominem, o transporte não deve ter sido um agente significativo na formação dos pavimentos. A presença de bioclastos dispostos com a convexidade para cima e para baixo em relação aos estratos com porcentagens muito semelhantes, assim como a proporção de valvas opostas próxima a 50:50 corroboram essa interpretação. As valvas de *Orbiculoidea* não são simétricas: enquanto as valvas ventrais são planas, as dorsais são cônicas. Hallman *et al.* (1996) demonstraram em um estudo com diferentes organismos do delta do rio Colorado, na região da Baja California, que a susceptibilidade de um organismo ao transporte é uma complexa função da interação entre tamanho e forma da concha. Aquele é a variável mais importante; contudo, a forma desempenha um papel significativo dentro de uma mesma classe de tamanho. Observações de campo e de laboratório mostraram que as conchas convexas movem-se mais rapidamente do que as planas. Assim, um predomínio de valvas ventrais planas deveria ser o esperado, caso a assembléia em questão tivesse sido submetida à correntes de fundo.

A orientação caótica e a desarticulação observadas poderiam ser atribuídas à bioturbação (Fürsich e Kirkland, 1986). Todavia, não há evidências da sua ocorrência nos sedimentos estudados, uma vez esses apresentam até mesmo laminações muito finas preservadas.

A ausência de seleção de tamanho das valvas é mais um atributo sugestivo da ocorrência de um ambiente de baixa energia durante a deposição da unidade 1. Contrariamente à hipótese aventada por alguns autores (*e.g.*, Boucot, 1953; Fagerstrom, 1964), a raridade de indivíduos pequenos não é um indicativo de transporte em assembléias fósseis de braquiópodes (Neall, 1970; Rudwick, 1970; Thayer, 1975). Estudos com concentrações esqueléticas de braquiópodes paleozóicos (Richard e Bambach, 1975; Nunes, 1999) e recentes (Paine, 1963; Thayer, 1975, 1977; Kenchington e Hammond, 1978; Noble e Logan, 1981; Kowalewski, 1996b) demonstraram que a ausência de seleção pode estar relacionada com fatores intrínsecos à dinâmica populacional dos próprios

organismos, tal como o recrutamento e as taxas de crescimento e mortalidade. Diversos autores (Paine, 1963; Thayer, 1977; Kowalewski, 1996b), entretanto, consideram o recrutamento larval como o principal fator para a explicação dos padrões de distribuição de frequência de tamanho. A ausência de espécimes pequenos pode ser, ainda, um artefato de coleta ou da técnica de estudo. Entretanto, as análises de microfácies realizadas durante a execução deste trabalho, bem como a coleta tafonômica de alta resolução, descartam essas possibilidades para o presente estudo.

Os pavimentos encontrados, portanto, formaram-se como consequência da diminuição da taxa de sedimentação em certos períodos da deposição da unidade 1, o que permitiu a concentração de partes esqueléticas, do retrabalhamento *in situ* e do próprio comportamento dos organismos em vida (há evidências de que *Orbiculoidea* foi reestrategista, apresentando alta taxa de fecundidade e, conseqüentemente, uma alta produtividade orgânica; essa hipótese será discutida posteriormente no item 5.5). Desse modo, os pavimentos apresentam origem mista, isto é, sedimentológica e biológica (*sensu* Kidwell *et al.*, 1986). Contudo, a taxa de sedimentação não deve ter permanecido baixa por um longo período. A ausência de incrustação e bioerosão demonstra que o tempo de residência dos bioclastos na interface água/sedimento não foi muito extenso (Fürsich e Kirkland, 1986; Fürsich *et al.*, 2001). Essas assinaturas tafonômicas diferem das apresentadas por restos esqueléticos da Formação Itaituba, cuja composição faunística apresenta forte afinidade taxonômica com a fauna da Formação Piauí. Organismos incrustantes são comuns nessa unidade da Bacia do Amazonas e, entre eles, há até mesmo conchas larvais de productídeos preservadas.

Adicionalmente, não podemos descartar a hipótese de esses pavimentos apresentarem origem diagenética. A ausência de outros grupos de invertebrados que não os providos de esqueleto quitino-fosfático sugere que as condições geoquímicas reinantes durante a deposição e/ou diagênese podem ter eliminado os restos de elementos constituídos de carbonato de cálcio. Ghilardi *et al.* (2002) também comentaram a possibilidade de concentrações da Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná, constituídas exclusivamente por lingulídeos, apresentarem essa mesma origem. Porém, é mais provável que a ocorrência de concentrações monotípicas nesta unidade do Calcário Esperança esteja relacionada com fatores físicos presentes no ambiente deposicional, conforme será discutido no item posterior.

As concentrações preservadas nessa unidade são, provavelmente para autóctones e podem representar tanto tempestitos distais (*sensu* Fürsich e Oschmann, 1993) como

depósitos acumulados em ambiente de águas rasas, mas sob baixas condições energéticas (veja em Fürsich e Kirkland, 1986 e Thiel e Droser, 2001, a descrição tafonômica de acumulações de bioclastos formadas nesse tipo de ambiente). Todavia, evidências sedimentológicas, estratigráficas, ecológicas e paleontológicas sugerem que a hipótese de deposição em um ambiente de águas marinhas rasas e restritas seja a mais plausível. Essa hipótese será discutida no item 5.3.

A figura 43 apresenta um bloco diagrama representativo da unidade 1 do Calcário Esperança. A concentração de restos esqueléticos de *Orbiculoidea* resultante da atuação dos processos bioestratinômicos descritos está representada nessa figura, bem como a comunidade de vida que a originou.

A história deposicional da unidade 2

Posteriormente, ocorreu a deposição da unidade 2. Essa representa intervalos de rápida acumulação de sedimento, com breves períodos de retrabalhamento, marcados por pavimentos descontínuos de conchas.

Excluindo esses pavimentos, a unidade 2 é caracterizada pelo empacotamento frouxo dos bioclastos, os quais estão dispostos, principalmente, com a convexidade para baixo. O predomínio de espécimes em posição hidrodinamicamente instável indica ambiente de baixa energia, abaixo do nível de base das ondas de tempestade (Emery, 1968; Salazar-Jiménez *et al.*, 1982; Simões e Holz, 2000) e/ou que os organismos permaneceram pouco tempo na interface água/sedimento (Torello e Simões, 1994; Torello, 1999). A ocorrência de espécimes com a convexidade para cima pode ser atribuída à bioturbação. De fato, o aspecto mosqueado dos sedimentos estudados indica que tal fenômeno deve ter sido significativo durante a deposição desta unidade. A elevada porcentagem de organismos da epifauna pedunculada preservados com as valvas articuladas fechadas, bem como o tipo de empacotamento predominante, sugerem baixo grau de retrabalhamento dos bioclastos e seu rápido soterramento (Dodd e Stanton, 1981; Brett e Baird, 1986; Speyer e Brett, 1986; Kidwell *et al.*, 1986; Brett e Seilacher, 1991; Kidwell e Bosence, 1991; Kidwell e Holland, 1991; Holz e Simões, 2002). A presença de organismos e estruturas delicados, tais como briozoários e espinhos de *Linoproductus* e *Buxtonia* (fig. 44), preservados intactos confirma a hipótese de que essa unidade tenha sido depositada em um paleoambiente calmo, o qual foi submetido a uma taxa de sedimentação elevada ($1\text{-}50\text{ cm}/10^2\text{ anos}$, segundo Brett e Baird, 1986) (Fagerstrom, 1964; Dodd e Stanton, 1981).

Figura 43 - Bloco diagrama representativo da unidade 1 do Calcário Esperança, constituído unicamente por espécimes de *Orbiculoidea*. A porção superior do bloco contém organismos em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.

Figura 44: Espécime de *Buxtonia* presente na unidade 2 com os espinhos preservados.

Os pavimentos preservados nessa unidade são constituídos, predominantemente, por espécimes desarticulados dispostos em posição hidrodinâmica estável, isto é, com a convexidade para cima (Boucot *et al.*, 1958; Brett e Baird, 1986). Esse tipo de orientação sugere a ocorrência de correntes, ondas ou marcas onduladas migratórias, as quais reorientam os bioclastos, removendo-os da posição de vida (Boucot *et al.*, 1958; Clifton e Boggs, 1970; Futterer, 1982; Salazar-Jiménez *et al.*, 1982; Brett e Baird, 1986; Norris, 1986; Kidwell e Bosence, 1991; Oliveira e Wood, 1997; Torello e Simões, 1997; Torello, 1999; Dominici, 2001).

Outrossim, há seleção diferenciada entre as valvas opostas das conchas dos organismos presentes nesses pavimentos. Embora essa assinatura tafonômica seja característica de retrabalhamento e transporte em assembléias dominadas por moluscos (Boucot *et al.*, 1958; Fagerstrom, 1964; Kidwell e Bosence, 1991; Mandic e Piller, 2001; Simões e Holz, 2000), a mesma afirmação não é necessariamente verdadeira em concentrações de braquiópodes (Noble e Logan, 1981; Holland, 1988). De acordo com Holland (1988), a maior proporção de valvas ventrais comumente observada em concentrações esqueléticas de braquiópodes resulta de uma destruição preferencial das valvas dorsais, as quais são mais finas e frágeis. Para o autor, essa diferença proporcional das valvas não está relacionada com a ocorrência de transporte seletivo. Contudo, Simões e

Kowalewski (2002) observaram que há um predomínio de valvas ventrais, em detrimento de valvas dorsais, em concentrações de braquiópodes articulados viventes preservadas em regiões de plataforma aberta, no Município de Ubatuba (Estado de São Paulo). Por outro lado, a proporção de valvas opostas é 50:50 nas concentrações provenientes de baías fechadas. Isso indica que a seleção de valvas pediculares e braquiais, para essas acumulações, estaria relacionada com a energia do meio e a ocorrência de transporte.

Embora não haja um consenso na literatura sobre essa questão, a associação dessa assinatura com outras, tais como desarticulação dos bioclastos e preservação desses com a convexidade para cima sugere que os fósseis tenham experimentado algum movimento *post-mortem*. Todavia, o transporte não deve ter sido muito intenso, devido à boa preservação dos espécimes e à ausência de fragmentação e abrasão. É provável que esse transporte esteja relacionado à ação de correntes de fundo, uma vez que espécimes provenientes dos pavimentos estudados apresentam orientação azimuthal caótica (Nagle, 1967; Cummins *et al.*, 1986; Hart e Long, 1990; Kidwell e Bosence, 1991; Holz e Simões, 2002). Tais correntes, por sua vez, podem estar relacionadas a eventos de tempestades. A presença de conchas aninhadas e a própria geometria das concentrações em forma de pavimentos corroboram essa hipótese. Kidwell *et al.* (1986) e Kidwell e Bosence (1991), por exemplo, aventaram que o aninhamento de conchas pode resultar da interferência entre bioclastos durante o transporte promovido por tempestades. De maneira semelhante, a formação de pavimentos também pode estar relacionada a distúrbios ocasionais do fundo oceânico por correntes geradas por esses eventos episódicos (Fagerstrom, 1964; Brett e Baird, 1986; Davies *et al.*, 1989b). A base erosiva dessas acumulações fossilíferas fornece uma evidência adicional da ação de agentes hidráulicos associados a esses eventos geológicos abruptos de erosão, seleção e/ou sedimentação. O processo que predominou na formação dessas concentrações de bioclastos deve ter sido a cobertura por lama ("*mud blanketing*"), uma vez que não há evidências da ocorrência de joeiramento ("*winnowing*"). Segundo Miller *et al.* (1988), esses são os dois principais processos envolvidos nos eventos de tempestade. De fato, observa-se a ocorrência de lamito afossilífero acima dos pavimentos de conchas. Um esquema demonstrando a seqüência de eventos responsável pela formação dos pavimentos presentes na unidade 2 do Calcário Esperança é apresentado na figura 45.

Embora estruturas sedimentares tradicionalmente associadas a eventos de tempestades (*e.g.*, estratificação cruzada *hummocky*) não sejam observadas no Calcário Esperança, há a hipótese de essas estruturas terem sido mascaradas por organismos

bioturbadores. Conforme já mencionado, há evidência de bioturbação nos sedimentos pertencentes à unidade 2.

Outras possíveis explicações para a gênese desses horizontes ricos em fósseis são a ocorrência de condensação faunística (Davies *et al.*, 1989a), retroalimentação tafonômica (*sensu* Kidwell e Jablonski, 1983) (Davies *et al.*, 1989a) ou diagênese diferencial dos espécimes (Banerjee e Kidwell, 1991). Todos esses processos refletem o efeito concentrador da energia da água, seja por transporte e deposição dos bioclastos ou por joeiramento do sedimento e formação de concentração residual (Dood e Stanton, 1981). Entretanto, a boa preservação dos espécimes, a abundância de sedimentos finos e a ausência de diferenças mineralógicas entre os fósseis descartam essas hipóteses alternativas.

A acumulação de conchas e a conseqüente formação dos pavimentos sugere, ainda, a ocorrência de períodos com baixas taxas de sedimentação (Dood e Stanton, 1981; Kowalewski *et al.*, 1994).

Conclui-se, desse modo, que os períodos de rápido soterramento que caracterizaram a formação da unidade 2 foram interrompidos por outros intervalos, nos quais a taxa de sedimentação foi baixa (1-10cm/10³ anos, segundo Brett e Baird, 1986). Pequenos eventos de retrabalhamento, responsáveis por desarticular e tirar espécimes da posição de vida, predominaram nesses períodos. Contudo, a presença de conchas com a convexidade para baixo em relação ao plano de estratificação da rocha, bem como de espécimes da epifauna bissada, livre e pedunculada preservados articulados fechados, mas não *in situ*, nos horizontes estudados, indicam que a sedimentação iniciou-se rapidamente após cada intervalo de retrabalhamento e erosão do substrato (Simões e Kowalewski, 1998a,b; Simões e Holz, 2000).

As características tafonômicas citadas anteriormente sugerem que esses pavimentos representam concentrações parautoctones e tempestitos distais (*sensu* Fürsich e Oschmann, 1993 e Miller *et al.*, 1988) depositados acima ou no nível de base de onda de tempestade.

As figuras 46, 47 e 48 apresentam blocos diagramas representativos das possíveis comunidades existentes durante a deposição da unidade 2 do Calcário Esperança e as respectivas acumulações fossilíferas resultantes da atuação dos processos tafonômicos descritos, nessas comunidades.

Figura 45 : Esquema mostrando a seqüência de eventos responsável pela formação dos pavimentos constituídos principalmente por braquiópodes estrofomenídeos, presentes na unidade 2 do Calcário Esperança (o pavimento no qual espiriferídeos são igualmente abundantes formou-se a partir de uma seqüência semelhante de eventos).

Unidade 2

- 1 *Linoproductus*
- 2 *Buxtonia*
- 3 *Orbiculoidea*
- 4 *Crurithyris*
- 5 *Neospirifer*
- 6 *Schelwienella*
- 7 *Septimyalina*
- 8 *Lingula*

Figura 46 - Bloco diagrama representativo de um pavimento da unidade 2 do Calcário Esperança, constituído, principalmente, por espécimes de *Linoproductus*. Os organismos presentes nesse pavimento estão representados na porção superior do bloco, em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.

Unidade 2

- 1 *Linoproductus*
- 2 *Buxtonia*
- 3 *Orbiculoidea*
- 4 *Crurithyris*
- 5 *Neospirifer*
- 6 *Bryozoa*

Figura 47 - Bloco diagrama representativo de um pavimento da unidade 2 do Calcário Esperança, constituído, principalmente, por espécimes de *Linoproductus* e *Crurithyris*. Os organismos presentes nesse pavimento estão representados na porção superior do bloco, em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.

Figura 48 - Bloco diagrama representativo de um pavimento da unidade 2 do Calcário Esperança, constituído, principalmente, por espécimes de *Buxtonia*. Os organismos presentes nesse pavimento estão representados na porção superior do bloco, em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.

A história deposicional da unidade 3

A unidade 3 representa a parte final da história deposicional registrada no Calcário Esperança. Essa unidade é caracterizada por um grau de empacotamento disperso e pelo predomínio de espécimes articulados preservados perpendicularmente em relação ao plano de estratificação da rocha, refletindo a sua posição de vida original. A preservação *in situ* de braquiópodes pedunculados e de bivalves epibissados é um excelente indicador de soterramento rápido e instantâneo (minutos ou horas), uma vez que esse são instáveis após a dessecação de suas estruturas fixadoras, sendo improvável que sejam preservados na posição vertical (Dodd e Stanton, 1981; Allmon, 1985; Brett e Baird, 1986; Miller *et al.*, 1988; Parsons e Brett, 1991; Kondo *et al.*, 1998). Tal tipo de preservação é, ainda, um indicador da ausência de correntes tracionais de fundo (Ghilardi e Simões, 2000). Além disso, a sedimentação abrupta isola a concha da zona tafonomicamente ativa (TAZ, *sensu* Davies *et al.*, 1989b), favorecendo a preservação dos espécimes (Parsons *et al.*, 1988; Parsons-Hubbard *et al.*, 1999). De fato, esses organismos estão muito bem preservados, apresentando linhas de crescimento, carena e região umbonal intactas. É importante salientar, no entanto, que somente o soterramento rápido não assegura a preservação do organismo no registro fóssil. Adicionalmente, é necessário que não haja bactérias no interior do sedimento, uma vez que esses microorganismos geram modificações geoquímicas que destroem os bioclastos (Walker, 2001). É importante ressaltar que a preservação desses bivalves *in situ* está também associada a sua baixa velocidade de escape, no caso de *Solemya* (Stanley, 1970; Anelli *et al.*, 2002) ou à impossibilidade de tal ato, como ocorre com *Aviculopinna*, que são fixas. A ocorrência de organismos da epifauna livre preservados com a convexidade para cima é compreensível, pois esses apresentam uma menor probabilidade de serem preservados em posição de vida do que os organismos da infauna e da epifauna e semi-infauna fixos (Parsons e Brett, 1991).

A proporção de valvas opostas entre os moluscos bivalves é a mesma, favorecendo a hipótese de transporte e reorientação ínfimos ou nulos antes do soterramento rápido. Todavia, há um predomínio de valvas ventrais em detrimento das valvas dorsais entre os braquiópodes que, por sua vez, estão preservados tanto com a convexidade para cima quanto para baixo em relação aos estratos e podem ser encontrados com as valvas articuladas ou desarticuladas (veja item 4.3.2). Isso indica que os bioclastos de braquiópodes não foram submetidos aos mesmos processos tafonômicos que os de bivalves. Essas conchas devem ser mais antigas que os restos esqueléticos de *Solemya* e

Aviculopinna e representam, provavelmente, concentrações residuais submetidas à mistura temporal. Exemplos semelhantes foram descritos por Simões *et al.* (1998) em depósitos devonianos e permianos da Bacia do Paraná.

Portanto, as características citadas anteriormente sugerem que a unidade 3 foi depositada em um ambiente calmo, onde a taxa de sedimentação é normalmente baixa. O aumento dessa taxa, responsável pelo soterramento de organismos *in situ*, pode estar associado à decantação de sedimentos finos que devem ter sido colocados e mantidos em suspensão durante e após eventos de tempestades.

Essa unidade representa, possivelmente, uma assembléia autóctone e um tempestito distal (*sensu* Fürsich e Oschmann, 1993 e Miller *et al.*, 1988) depositado abaixo do nível de base de onda de tempestade. Ressalte-se que os depósitos localizados abaixo desse nível apresentam uma maior probabilidade de preservação do que os depósitos dispostos acima dele. Isso ocorre devido a um declínio exponencial dos eventos de erosão e joeiramento com o aumento da profundidade. Contudo, somente as tempestades mais severas têm um impacto significativo no substrato e conseguem deixar registro (Norris, 1986; Miller *et al.*, 1988). Além disso, essa unidade constitui um exemplo de depósito de sufocamento (*obrutition*) semelhante aos depósitos descritos por Simões e Rocha-Campos (1994) e Anelli *et al.* (1998), respectivamente, para concentrações fossilíferas do topo da Formação Rio do Sul (Eopermiano) e Ponta Grossa (Devoniano), ambas da Bacia do Paraná.

A figura 49 apresenta um bloco diagrama representativo da unidade 3 do Calcário Esperança. Esse bloco contém a provável comunidade vivente durante a deposição dessa unidade e a concentração fossilífera resultante da atuação de eventos de tempestade responsáveis pelo soterramento e preservação dessa comunidade.

Unidade 3

- 1 *Linoproductus*
- 2 *Buxtonia*
- 3 *Crurythirys*
- 4 *Aviculopinna*
- 5 *Solemya*

Figura 49 - Bloco diagrama representativo da unidade 3 do Calcário Esperança. Os organismos presentes nessa unidade estão representados na porção superior do bloco, em posição de vida. A porção inferior contém a concentração esquelética resultante após a atuação dos processos bioestratinômicos.

As características bioestratinômicas identificadas nas unidades do Calcário Esperança estão apresentadas no quadro 6 e na figura 50. Além disso, o quadro 6 sintetiza as informações ambientais associadas a tais características. Por outro lado, a figura 50 apresenta uma seção colunar esquemática e simplificada da fácies carbonática estudada, mostrando as relações estratigráficas entre as três unidades microestratigráficas nela identificadas, bem como uma tentativa de representação da variação da taxa de sedimentação ao longo da deposição dessas três unidades.

É possível afirmar, ainda, que todas as acumulações de bioclastos estudadas apresentam complexidade interna simples (*sensu* Kidwell e Holland, 1991) e estilo bioestratinômico arcaico (*sensu* Kidwell, 1990). A pequena espessura das concentrações, o predomínio de conchas desarticuladas, mas não fragmentadas, a presença de espécimes articulados fechados e o predomínio de bioclastos tipicamente concordantes justificam tais afirmações. Essas concentrações preservadas no Calcário Esperança são geneticamente semelhantes à algumas acumulações fossilíferas identificadas nas formações Corumbataí e Serra Alta por Simões *et al.* (2000).

Adicionalmente, a ocorrência de tempestitos nos depósitos estudados reitera a hipótese aventada por diversos autores de que esses foram importantes componentes do registro geológico de mares epicontinentais lamosos (Brenner e Davies, 1973; Kreisa, 1981; Aigner, 1982, 1985; Miller *et al.*, 1988).

Por fim, as explanações feitas anteriormente sobre as assinaturas tafonômicas e a biofábrica das três unidades microestratigráficas estudadas sugerem que a dinâmica deposicional variou durante a deposição do Calcário Esperança. Há muitas evidências de que a taxa de sedimentação e a energia do meio não foram constantes. Além disso, outra variável pode ter variado ao longo do tempo: o tipo de substrato. Esses são os três fatores mais importantes na tafonomia de invertebrados em ambientes marinhos carbonáticos (Parsons *et al.*, 1988; Parsons-Hubbard *et al.*, 1989) e podem estar relacionados com alterações na profundidade relativa da água.

Quadro 6: Síntese das características tafonômicas identificadas nas unidades estudadas e suas respectivas informações ambientais.

UNIDADE	CARACTERÍSTICAS TAFONÔMICAS	INFORMAÇÃO PALEOAMBIENTAL
Unidade 1	- ocorrência de um pacote espesso, maciço e afossilífero	- alta taxa de sedimentação
	- presença de pavimentos	- intervalos nos quais a taxa de sedimentação foi baixa
	- proporção semelhante de valvas com a convexidade para cima e para baixo, proporção de valvas opostas próxima a 50:50, ausência de seleção (embora bioclastos pequenos estejam ausentes)	- transporte ínfimo, ambiente de baixa energia
Unidade 2 (entre os pavimentos)	- empacotamento frouxo, alta proporção de organismos articulados	- ambiente de baixa energia e soterramento rápido
	- alta proporção de organismos com a convexidade para baixo	- ambiente de baixa energia ou pouco tempo na interface água / sedimento
	- presença de estruturas delicadas, tais como espinhos e briozoários	- ambiente de baixa energia e alta taxa de sedimentação
Unidade 2 (pavimentos)	- presença de pavimentos de conchas	- períodos de retrabalhamento, com baixa taxa de sedimentação
	- espécimes desarticulados e com a convexidade para cima	- transporte
	- seleção diferencial entre valvas opostas	- transporte ou destruição diferencial
	- orientação azimutal caótica, conchas aninhadas, pavimentos com base erosiva	- eventos de tempestade
	- bioclastos com a convexidade para baixo, espécimes articulados, mas não <i>in situ</i>	- sedimentação iniciou-se rapidamente após cada intervalo de retrabalhamento e erosão
Unidade 3	- empacotamento disperso	- baixo grau de retrabalhamento
	- espécimes articulados e <i>in situ</i>	- soterramento rápido e instantâneo, ausência de correntes tracionais de fundo e baixa velocidade de escape dos organismos
	- proporção de valvas direita e esquerda semelhante	- transporte ínfimo ou ausente
	- maior proporção de valvas ventrais, em relação às dorsais	- transporte

Figura 50: Seção colunar esquemática e simplificada do Calcário Esperança, mostrando as relações estratigráficas e características bioestratinômas internas das 3 unidades microestratigráficas identificadas na fácies carbonática estudada. Uma tentativa de representação da variação da taxa de sedimentação ao longo da deposição dessa unidade é apresentada à esquerda.

5.2 RESOLUÇÃO TEMPORAL DAS CONCENTRAÇÕES

Mistura temporal ou *time-averaging* é o processo pelo qual eventos que ocorreram em diferentes períodos de tempo parecem sincrônicos no registro geológico (Kowalewski, 1996a). Essa definição é similar, porém mais geral do que as definições propostas por Fürsich e Aberhan (1990) e Kidwell e Behrensmeier (1993).

A mistura temporal é um fenômeno natural, inerente ao registro geológico e não pode ser evitada por coletas cuidadosas (Kowalewski, 1996a). Desse modo, um dos principais desafios da análise tafonômica é reconhecer e quantificar o grau de mistura temporal das concentrações fossilíferas (Kidwell e Bosence, 1991). Uma das maneiras de quantificá-la é através da datação absoluta dos restos esqueléticos por meio de métodos como o do radiocarbono (Flessa e Kowalewski, 1994) e da racemização de aminoácidos (Powell *et al.*, 1989; Powell e Davies, 1990). Todavia, tais metodologias só podem ser aplicadas para um pequeno intervalo de tempo da coluna geológica, abrangido pelo limite do método do carbono 14. Quando a datação absoluta dos bioclastos não for possível, critérios ecológicos, sedimentológicos e tafonômicos podem ser utilizados para reconhecê-la e estimá-la (Fürsich e Aberhan, 1990; Kidwell e Bosence, 1991; Flessa, 1993).

Tais critérios, citados anteriormente durante a descrição do modelo deposicional do Calcário Esperança (item 5.1), sugerem que os bioclastos presentes nas unidades microestratigráficas que o compõe devem ter sido submetidos à mistura temporal. A variação na qualidade de preservação dos restos esqueléticos das unidades 2 e 3, bem como os sinais de retrabalhamento da biofábrica daquela unidade, são indicadores da ocorrência desse processo. Porém, esse fenômeno não deve ter sido muito intenso entre as acumulações fossilíferas estudadas, uma vez que os espécimes pertencentes às três unidades não apresentam evidências de prolongada exposição na interface água/sedimento e há indícios de que a sedimentação iniciou-se rapidamente após cada intervalo de retrabalhamento e erosão.

Carrol *et al.* (2000) desenvolveram um estudo com o intuito de realizar a primeira estimativa quantitativa de mistura temporal para braquiópodes vivos. Esse trabalho foi realizado no litoral do Estado São Paulo, no Município de Ubatuba, o qual representa um local de plataforma tropical e de baixa latitude e, portanto, proporciona um local análogo ao registro marinho paleozóico onde camadas de conchas de braquiópodes eram comuns. As amostras foram coletadas em três locais, localizados entre as profundidades 9,6m e 22m

e as datações foram obtidas através do método de racemização de aminoácidos. Os resultados mostraram que concentrações de braquiópodes vivos apresentam substancial mistura temporal. As acumulações são constituídas por conchas, cujas idades variam de 0 a 2000 anos. Esse padrão é muito similar ao encontrado previamente para moluscos (*e.g.*, Flessa e Kowalewski, 1994; Kowalewski *et al.*, 1998).

Um outro aspecto digno de nota é que Kowalewski *et al.* (2002) observaram que esses braquiópodes da região de Ubatuba não estão distribuídos de maneira homogênea por todo o hábitat por eles colonizados. Tais organismos formam agrupamentos naturais denominados “*patches*” e são raros, ou mesmo ausentes, em regiões fora desses. Além disso, esses agrupamentos parecem ser estáveis ao longo do tempo, uma vez que espécimes de organismos adultos vivos podem ser encontrados somente em acumulações de conchas mortas. Essa observação representa mais um indicativo da ocorrência de mistura temporal significativa entre as concentrações de braquiópodes do Recente.

A aplicação de critérios atualísticos reitera a afirmação feita anteriormente de que as concentrações fóssilíferas preservadas no Calcário Esperança não representam um único evento de deposição. Porém, o intervalo de tempo compreendido por tais acumulações não deve ter sido muito intenso, talvez centenas de anos.

Além disso, as unidades 1, 2 e 3 certamente apresentam diferentes graus de mistura temporal, uma vez que a taxa de sedimentação inferida variou ao longo de suas deposições. A unidade 3, por exemplo, deve apresentar o menor grau de mistura, uma vez que há evidências de que os bioclastos nela preservados foram rapidamente soterrados e, portanto, permaneceram pouco tempo na zona tafonomicamente ativa. Contudo, mistura de elementos não contemporâneos também deve ter ocorrido, pois as assinaturas tafonômicas dos bioclastos de braquiópodes sugerem que esses sejam mais antigos que os de bivalves (item 4.3.2). Portanto, a unidade 3 possui mais de uma comunidade preservada, embora represente um depósito de sufocamento. Essas observações confirmam a hipótese aventada por Simões *et al.* (1998) de que os depósitos de *obrutition*, apesar de sua origem catastrófica, podem representar horizontes submetidos à mistura temporal e registrar múltiplos eventos episódicos e de fundo. Por outro lado, as unidades 1 e 2 apresentam pavimentos depositados em intervalos nos quais a taxa de sedimentação foi baixa, o que possibilitou a concentração de restos esqueléticos não contemporâneos e, portanto, a ocorrência de mistura temporal. As comunidades resultantes desse processo fornecem um registro fiel das condições ambientais gerais, embora não registrem flutuações ambientais de pequena escala (Fürsich *et al.*, 2001).

Além disso, devido à variação de fatores intrínsecos e à seletividade dos fatores extrínsecos, diferentes categorias de objetos podem apresentar diferentes graus de mistura temporal em uma mesma unidade geológica. Esse fenômeno foi denominado de mistura temporal desarmônica por Kowalewski (1996a). De fato, os gêneros preservados nas unidades 2 e 3 variam notavelmente quanto ao grau de articulação e ao modo de orientação. Na unidade 3, por exemplo, os espécimes de *Solemya* e *Aviculopinna* estão todos preservados articulados e perpendiculares em relação aos estratos. Por outro lado, os espécimes de *Linoproductus* estão todos desarticulados e preservados tanto com a convexidade para cima como para baixo em relação ao plano de estratificação das rochas.

Por fim, há evidências de transporte lateral principalmente entre os espécimes da unidade 2. Segundo Kidwell e Bosence (1991), o transporte para fora do hábitat é raro em ambientes sublitorâneos; contudo, o movimento lateral de conchas dentro de um mesmo hábitat é comum. É difícil, entretanto, avaliar a escala de transporte ocorrida.

Para finalizar, é importante salientar que a mistura temporal e a mistura espacial, em menor grau, exercem importantes impactos nos parâmetros da paleocomunidade, tais como composição taxonômica, abundância relativa e diversidade (Staff *et al.*, 1986; Fürsich e Aberhan, 1990). Portanto, o reconhecimento desses processos é pré-requisito para análises de paleocomunidades e, desconsiderá-los, certamente conduzirá a conclusões errôneas.

5.3 COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA E SUAS IMPLICAÇÕES

A fauna de invertebrados do Calcário Esperança é dominada por braquiópodes. Dentre eles, destacam-se os organismos articulados. De fato, braquiópodes articulados constituíram a fauna conchífera predominante nos ambientes marinhos paleozóicos (Ziegler *et al.*, 1968; Thayer, 1975; Cooper e Grant, 1976; Sepkoski, 1981; Brett e Bordeaux, 1990; Patzkowski, 1995; Harper e Moran, 1997; Leighton, 1999; Kowalewski *et al.*, 2002). De modo geral, há uma preponderância dos organismos da epifauna suspensívora. Isso pode refletir uma real ausência de organismos pertencentes a outros grupos alimentares ou representar um artefato tafonômico. Segundo Schopf (1978), esse tendenciamento pode ocorrer uma vez que os organismos filtradores sésseis têm uma maior probabilidade de apresentarem um esqueleto rígido e, conseqüentemente, têm mais chances de serem preservados do que os espécimes detritívoros da infauna e os vágeis. O mesmo padrão de preservação de guildas foi observado por Staff *et al.* (1985), Davies *et al.* (1989b) e Parsons e Brett (1991).

Um outro aspecto digno de nota no Calcário Esperança é a ocorrência de variação faunística ao longo da sua deposição. Conforme apresentado no item 4.3.1, a unidade 1 é constituída exclusivamente por organismos suspensívoros da epifauna pedunculada. As unidades 2 e 3 são dominadas por esses organismos e por suspensívoros da epifauna livre, os quais representam, respectivamente, 98,1% e 56% da fauna de tais unidades. Entretanto, a proporção de organismos detritívoros da infauna intermediária e suspensívoros da semi-infauna bissada na fauna da unidade mais superior é notável (42%).

A estrutura taxonômica de uma acumulação de restos esqueléticos pode estar relacionada a três fatores (Kidwell *et al.*, 1986; Kowalewski *et al.*, 1994): **a)** a composição taxonômica dos ecossistemas bentônicos que a originaram; **b)** processos tafonômicos pré-deposicionais (*e.g.*, fragmentação diferencial; transporte, retrabalhamento) e/ou **c)** processos tafonômicos pós-deposicionais (*e.g.*, joeiramento, intemperismo e diagênese). Todavia, as assinaturas tafonômicas (*e.g.*, ausência de fragmentação e abrasão; preservação de estruturas delicadas) e a biofábrica (*e.g.*, espécimes *in situ*), preservadas nas unidades do Calcário Esperança não evidenciam a ocorrência de alterações tafonômicas significativas (veja item 5.1). Portanto, a estrutura taxonômica dessas unidades deve refletir a estrutura biológica dos ecossistemas que as originaram. Analogamente, é plausível supor que as mudanças faunísticas

que ocorreram ao longo da deposição do Calcário Esperança estejam relacionadas com variações em parâmetros físicos e bióticos que caracterizaram esses ecossistemas.

Diversos fatores físicos foram aventados para elucidar o padrão de distribuição de grupos tróficos em ambientes marinhos, tais como a batimetria, o tipo de substrato, o regime hidráulico, a disponibilidade de alimentos, a taxa de sedimentação, a salinidade e/ou o nível de oxigênio do meio (veja quadro 7 para discussão mais detalhada). Nos ambientes marinhos paleozóicos, as tempestades parecem ter sido o agente mais efetivo, influenciando não apenas a distribuição, mas também o modo de vida dos organismos (Miller *et al.*, 1988).

Conforme comenta Fürsich (1976), desses parâmetros, apenas o substrato pode ser diretamente avaliado pelos paleoecólogos, embora inferências sobre os demais fatores possam ser feitas indiretamente (Brett *et al.*, 1993).

A mudança na composição taxonômica das unidades constituintes do Calcário Esperança parece estar relacionada a flutuações do nível do mar, com concomitante mudança no tipo de substrato, na energia do meio, na taxa de sedimentação e no nível de oxigênio. Isso demonstra uma atuação conjunta dos fatores anteriormente mencionados e reforça a importância de uma abordagem sistêmica no estudo de (paleo) comunidades.

Um enfoque nas guildas preservadas nessas unidades certamente auxiliará na elucidação dessa questão, uma vez que permitem entender a dinâmica dos atributos funcionais das comunidades (Aberhan, 1994). Portanto, essa será a abordagem adotada nesta discussão. Outrossim, Aberhan (1994), em um estudo com comunidades marinhas bentônicas do Mesozóico da América do Norte, América do Sul, Europa e Índia, relacionou associações de guildas com ambientes específicos. Desse modo, o autor obteve cinco ambientes distribuídos ao longo do gradiente de águas rasas e profundas. Este trabalho procurará identificar alguns desses ambientes a partir dos agrupamentos de guildas identificados.

Quadro 7: Principais trabalhos que se referem aos parâmetros ambientais responsáveis pela distribuição dos grupos tróficos. Obs.: O símbolo * representa livros didáticos.

Referência	Parâmetro(s) ambiental(ais)	Localidade	Período	Grupos estudados
Wanless, 1958	Batimetria, aporte de sedimento	Beardstown, Glasford, Havana e Vermont Quadrangles	Carbonífero (Pensilvaniano)	<i>Orbiculoidea</i> , <i>Lingula</i> , Spiriferida (e.g., <i>Crurithyris</i>), Strophomenida (e.g., <i>Linoproductus</i>), bivalve, fusulinídeo
Ferguson, 1962b	Batimetria, aporte de sedimento	Lower Limestone Group of Fife, Escócia	Carbonífero Inferior (Viseano)	Braquiópodes productídeos e esperiferídeos (e.g., <i>Crurithyris</i>), bivalves, gastrópodes, corais, briozoários, ostracódeos, restos vegetais
Ziegler, 1965	Batimetria	Wales e Welsh Borderland, Reino Unido	Siluriano (Llandoveryano)	Braquiópodes, corais, crinóides, trilobitas
Cocks, 1967	Batimetria	Wales e Welsh Borderland, Reino Unido	Siluriano (Llandoveryano)	Braquiópodes, corais, crinóides, trilobitas
Graham, 1972	Substrato	Escócia	Carbonífero	<i>Orbiculoidea</i>
Hoare e Sturgeon, 1972	Substrato	Brush Creek, Ohio, Estados Unidos	Carbonífero (Pensilvaniano)	Bivalves (e.g., <i>Solemya</i> , <i>Wilkingia</i> , <i>Aviculopecten</i>)
Fürsich e Hurst, 1974	Batimetria, substrato, disponibilidade de nutrientes	Reino Unido	Siluriano e Holoceno	<i>Lingula</i> , <i>Orbiculoidea</i> , Spiriferida, Pentameridina, Orthida, Strophomenida e Rhynchonellida
Hancock <i>et al.</i> , 1974	Batimetria	Sawdde Gorge e Hamra-Sudre Beds, Reino Unido	Siluriano (Wenlock e Ludlow)	Braquiópodes, corais, crinóides

Johnson, 1977	Batimetria	Iowa, Estados Unidos	Siluriano	Algas, corais, braquiópodes
Ramsbottom, 1978	Substrato, batimetria	Estados Unidos, Europa e parte da Ásia	Carbonífero	Speriferida (<i>e.g.</i> , <i>Crurithyris</i>), Strophomenida (<i>e.g.</i> , <i>Buxtonia</i> e <i>Schelwienella</i>), Rhynchonellida, bivalve (<i>e.g.</i> , <i>Pinna</i>), gastrópode, cefalópode, triolobita, coral, briozoário (<i>e.g.</i> , <i>Fenestella</i>), crinóide, estromatólito
Boucot, 1981*	Batimetria			
Dodd e Stanton, 1981*	Substrato, energia			
Fürsich, 1981	Salinidade	Bacia Lusitaniana, Portugal	Jurássico Superior	Bivalves, gastrópodes, serpulídeos, equinóides e braquiópodes (<i>Lingula</i>)
Fürsich e Kauffman, 1984	Salinidade, substrato	Formação Bear River, Wyoming, Estados Unidos	Cretáceo Inferior	Bivalves, gastrópodes
Fürsich e Kirkland, 1986	Salinidade, substrato, aporte de sedimento	Formação Dakota, Arizona, Estados Unidos	Cretáceo	Bivalves, gastrópodes, braquiópodes (<i>e.g.</i> , <i>Lingula</i>), artrópodes e anelídeos
Fürsich e Flessa, 1987	Substrato, energia, disponibilidade de nutrientes	Ambiente de planície de maré, Golfo da Califórnia, México		Bivalves, gastrópodes, equinóides
Miller <i>et al.</i> , 1988	Tempestade, energia, nível de oxigênio, disponibilidade de nutrientes	Grupo Hamilton, Nova York, Estados Unidos	Devoniano Médio (Givetiano)	Braquiópodes, bivalves, corais, ostracódeos, crinóides, nautilóides
Davies <i>et al.</i> , 1989b	Energia	San Luis Pass, Texas, Estados Unidos	Recente	Bivalves e gastrópodes
Meldahl e Flessa, 1990	Substrato, energia	Ambiente intermaré e plataforma rasa, Massachussetts	Recente	Bivalves e gastrópodes

Aberhan, 1994	Substrato, energia	Europa, América do Norte e do Sul, Índia	Mesozóico	Principalmente bivalves, mas também braquiópodes, gastrópodes, serpulídeos e equinóides
Simões e Kowalewski, 1998a, b	Substrato	Formação Corumbataí, Bacia do Paraná	Permiano Superior	Bivalves
Ghilardi e Simões, 2000	Energia, aporte de sedimento	Formação Corumbataí, Bacia do Paraná	Permiano	Bivalves
Machado e Kotzian, 2000*	Substrato, energia, batimetria			
Butts-Matheson, 2001	Batimetria	Formação Arco Hills, Idaho	Mississipiano Superior	<i>Orbiculoidea</i> , <i>Speriferida</i> e <i>Productida</i>
Dominici, 2001	Substrato, batimetria, aporte de sedimento	Mar Paleo-Adriático, Itália	Plioceno Superior-Pleistceno Inferior	Bivalves (<i>e.g.</i> , <i>Pinna</i>), briozoários, braquiópodes, corais, algas calcárias, serpulídeos e poliquetas.
Fürsich <i>et al.</i> , 2001	Substrato, energia, salinidade, nível de oxigênio	Barranco de la Puta (Espanha) e Causses (França)	Jurássico	Braquiópodes, bivalves (<i>e.g.</i> , <i>Pinna</i>), gastrópodes, amonóides, corais
Holland <i>et al.</i> , 2001	Batimetria	Formação Kope, Cincinnati, Ohio (Estados Unidos)	Ordoviciano Superior	Braquiópodes inarticulados e articulados, bivalves, gastrópodes, cefalópodes, briozoários, anelídeos, crinóides, trilobitas
Butts-Matheson e Isaacson, 2002	Batimetria	Formação Arco Hills, Idaho	Mississipiano Superior	<i>Orbiculoidea</i> , <i>Speriferida</i> e <i>Productida</i>
Kowalewski <i>et al.</i> , 2002	Substrato	Província marinha brasileira, sudeste do Brasil	Recente	Rhynchonellida
Zhan <i>et al.</i> , 2002	Batimetria, substrato	Formações Xiazhen e Changwu, China	Ordoviciano Superior	Braquiópodes

Implicações das características paleoecológicas da unidade 1

Conforme mencionado anteriormente, a unidade 1 é caracterizada pela presença de um único grupo ecológico: os organismos suspensívoros da epifauna pedunculada, representados pelo gênero *Orbiculoidea*. As assinaturas tafonômicas e a biofábrica sugerem que a concentração de bioclastos presente é parautóctone e, portanto, a estrutura biológica preservada reflete a estrutura original da comunidade. Essa baixa diversidade específica, juntamente com um grande número de indivíduos pertencentes a um mesmo táxon, sugere condições físicas rígidas e estressantes (Ramsbottom, 1978; Fürsich, 1981; Jones e Desrochers, 1992; Fürsich *et al.*, 2001; Thiel e Droser, 2001). Tais condições podem estar associadas a um ambiente deposicional, no qual a deficiência de oxigênio é o principal fator controlador da composição e estrutura da vida bentônica (Lewy e Samtleben, 1979; Griffing, 1987; Wignall e Myers, 1988; Fürsich *et al.*, 1991; Wignall, 1993; Aberhan, 1994; Brenchley e Harper, 1998; Brett, 1998; Butts-Matheson, 2001; Dominici, 2001) ou mesmo a condições de salinidade anormais (Hudson, 1963a, b, 1980; Jordan, 1971 *apud* Fürsich 1981; Fürsich, 1981; Fürsich e Kauffman, 1984; Fürsich *et al.*, 1995).

Alguns autores (*e.g.*, Rudwick, 1970; Fürsich e Sykes, 1977; Steele-Petrovic, 1979) afirmam que espécimes suspensívoros pedunculados são incomuns nesses ambientes. Contudo, bioclastos de *Orbiculoidea wyomingensis* preservados em posição de vida foram identificados em lamitos escuros, pobres em siliciclásticos, do Mississipiano Superior da Formação Arco Hills, Idaho (Estados Unidos). Tais sedimentos foram relacionados com condições deposicionais anóxicas, principalmente devido à ausência de outra fauna associada (Butts-Matheson, 2001; Butts-Matheson e Isaacson, 2002). Ademais, exemplares autóctones de *Orbiculoidea missouriensis* foram encontrados em folhelhos negros com concreções piríticas, pertencentes a depósitos pensilvanianos do oeste de Illinois (Estados Unidos). Analogamente, tais sedimentos foram associados a um ambiente redutor (Wanless, 1958). De fato, o sedimento no qual os espécimes estudados estão preservados é substancialmente mais escuro que os demais sedimentos do Calcário Esperança. Essa coloração pode estar associada à presença de matéria orgânica, possível somente sob baixa concentração de oxigênio dissolvido. Além disso, análises de microfácies revelaram uma grande quantidade de óxido de

ferro nos sedimentos dessa unidade. Esse óxido pode ser proveniente da dissolução de pirita, o que também sugere um ambiente deposicional anóxico.

Por fim, a presença de um único exemplar de *Paracalamites* preservado juntamente com esses braquiópodes inarticulados corrobora a hipótese de um ambiente com baixa concentração desse gás. Esse caule, assim como as *Orbiculoidea*, apresenta grande quantidade de carbono na sua composição e sua fossilização é favorecida nesse tipo de ambiente.

Portanto, a baixa concentração de oxigênio dissolvido deve ter sido o principal parâmetro responsável pela estrutura dessa comunidade, uma vez que há evidências de que o ambiente deposicional da unidade 1 tenha sido redutor.

É interessante salientar que uma das tendências notadas nas bacias com deficiência em oxigênio é a relativa ausência de táxons fortemente calcificados nas regiões disaeróbicas (Rhoads e Morse, 1971). Portanto, a presença de acumulações esqueléticas constituídas unicamente por organismos providos de esqueleto quitino-fosfático, tais como as observadas nesta unidade, é compatível com essa tendência. Segundo Rhoads e Morse (1971), esse fenômeno não está relacionado com a deficiência de cálcio nas águas dessas regiões ou com a dissolução dos carbonatos, uma vez que a preservação completa ou parcial de organismos planctônicos em bacias disaeróbicas ou anaeróbicas indica que a dissolução *post-mortem* não é um mecanismo eficiente para a destruição total de restos de conchas calcárias. Os autores sugerem que esse fenômeno esteja relacionado com a inabilidade dos metazoos de secretarem ou reterem esqueletos calcários em ambientes com baixa concentração de oxigênio. Extensos períodos de respiração anaeróbica nesses ambientes resultam na acumulação dos produtos ácidos da glicólise e de agentes de quelação que, por sua vez, promovem a dissolução do carbonato de cálcio, impedindo que este se acumule.

As condições de anoxia verificadas na unidade 1 podem estar relacionadas tanto a um ambiente deposicional *offshore*, abaixo do nível de base de ondas de tempestade (Cocks, 1967; Weidner e Feldmann, 1985; Owen, 1988; Brett, 1998; Malinko e Heckel, 1998), quanto a um ambiente marinho mais proximal, porém protegido da ação de ondas e/ou com circulação de água restrita (Enos, 1983; Wilson e Jordan, 1983; Kraft e Chrzastowski, 1985; Fürsich e Kirkland, 1986). Essas condições, por exemplo, são comumente encontradas nas partes mais profundas de uma laguna, onde a estratificação da coluna d'água, em virtude de variações de

salinidade (Fürsich e Kirkland, 1986), dificulta a circulação. A ocorrência de sedimentos finos é compatível com esses dois ambientes (Dodd e Stanton, 1981).

Adicionalmente, o hábitat de vida desses braquiópodes não é um consenso na literatura. Alguns autores associam esses espécimes a ambientes marinhos profundos (*e.g.*, Ferguson, 1962b; Kobayashi e Igo, 1965; Butts-Matheson, 2001; Butts-Matheson e Isaacson, 2002; Ghilardi *et al.*, 2002) enquanto outros consideram-nos indicativos de águas extremamente rasas (Wanless, 1958; Peou e Engel, 1979; Popp *et al.*, 1981; Gibson, 1984; Gibson e Gastaldo, 1984, 1987; Weidner e Feldman, 1985; Pody e Dewey, 1986; Zonneveld, 2001) (quadro 8).

Desse modo, a elucidação do ambiente reinante durante a deposição dessa unidade do Calcário Esperança não é uma tarefa fácil, uma vez que não há estruturas sedimentares associadas e, conforme já mencionado, o hábito de vida de *Orbiculoidea* é incerto. As assinaturas tafonômicas dos bioclastos estudados são compatíveis com ambos os ambientes acima descritos (veja discussão em Fürsich e Oschmann, 1993).

Contudo, a sequência permo-pensilvaniana da Bacia do Parnaíba, na qual a Formação Piauí está incluída, foi depositada em um contexto costeiro/marinho raso (Lima Filho, 1991; 1999). O mar Piauí foi um mar que foi gradativamente secando. A Formação Pedra do Fogo, sobrejacente à Formação Piauí, foi depositada em um ambiente marinho restrito e raso e apresenta depósitos de planície de maré e lagunar (Lima Filho, 1999). Portanto, embora a unidade litoestratigráfica estudada represente a última transgressão marinha ocorrida na bacia, o mar não deveria estar muito afastado da costa. Além disso, a ausência de um talude deposicional na Bacia do Parnaíba sugere que a lâmina d'água não deve ter atingido profundidades extremas, mesmo sob condições de máxima inundação. É difícil imaginar, portanto, a ocorrência de regiões muito profundas para que as condições redutoras identificadas no Calcário Esperança estivessem associadas à batimetria.

A presença de organismos da semi-infauna bissada, preservados em posição de vida abaixo do nível de base de ondas de tempestade corrobora a hipótese de uma bacia não muito profunda. Por fim, o único tronco encontrado na unidade I também pode ser um indicativo de águas rasas, uma vez que restos vegetais são principalmente encontrados em ambientes costeiros. Porém, é importante lembrar que o referido tronco não está preservado *in situ* e, portanto, a ocorrência de transporte para fora do hábitat original não pode ser descartada.

Quadro 8: Ambiente de vida de *Orbiculoidea*, segundo dados obtidos na literatura.

Ambiente de vida	Litótipo encontrado	Local	Período	Referência(s)
Marinho profundo (<i>Offshore</i>)	Folhelhos negros	Tailândia	Ordoviciano Médio -Siluriano Inferior	Kobayashi e Igo, 1965
Marinho profundo	Lamitos escuros, calcários ricos em ferro	Escócia	Carbonífero	Graham, 1972
Marinho profundo (condições anóxicas)	Lamitos escuros, pobres em siliciclásticos	Formação Arco Hills (Idaho, Estados Unidos)	Carbonífero (Mississipiano Superior) (Chesteriano)	Butts-Matheson, 2001 e Butts-Matheson e Isaacson, 2002
Marinho profundo (abaixo do NBOT)	Siltitos muito bioturbados, com <i>hummocky</i>	Formação Ponta Grossa (Bacia do Paraná)	Devoniano	Ghilardi <i>et al.</i> (2002)
Marinho, com profundidade intermediária	Folhelho	Lower Limestone Group, Escócia	Carbonífero (Mississipiano Superior) (Viseano Médio)	Ferguson, 1962
Marinho extremamente raso, associado com inundações que culminaram na formação de pântanos (ambiente redutor)	Folhelho negro com concreções piríticas	Beardstown, Glasford, Havana e Vermont Quadrangles, Illinois, Estados Unidos	Carbonífero (Pensilvaniano)	Wanless, 1958
<i>Nearshore</i>	Arenito	Formação Faulkner, Rawdon Vale	Carbonífero (Namuriano)	Peou e Engel, 1979
Marinho raso, abaixo do NBN		Formação Vila Maria	Landoveriano Inferior	Popp <i>et al.</i> , 1981
Depósito de canal interdistributário (água rasa, salobra a marinha)	Folhelho, silito e arenito	Upper Cliff Coal Interval, Formação Pottsville, Alabama, Estados Unidos	Carbonífero (Pensilvaniano Inferior)	Gibson, 1984; Gibson e Gastaldo, 1984, 1987
<i>Nearshore</i> (plataforma marinha rasa)	Folhelho	Chagrin Shale, Ohio, Estados Unidos	Devoniano Superior (Fameniano)	Weidner e Feldman, 1985
Ambiente deltáico proximal (baía interdistributária e restrita)	Arenito fino, muito bioturbado	Formação Pottsville, Alabama, Estados Unidos	Carbonífero (Pensilvaniano Inferior)	Pody e Dewey, 1986
Marinho raso (<i>Shoreface</i>)	<i>Grainstone</i>	Formação Liard, British Columbia, Canadá	Triássico Médio	Zonneveld, 2001

Considerando a deposição do Calcário Esperança em uma análise de segunda ordem, veremos que as unidades mais superiores representam um aprofundamento progressivo da coluna d'água. Conforme demonstrado no item 5.1, as características tafonômicas e a biofábrica indicam que a unidade 2 foi depositada logo acima do nível de base de onda de tempestade e a unidade 3 abaixo deste. Se considerarmos a unidade 1 como representativa de condições marinhas profundas, assumiremos a ocorrência de um raseamento entre as unidades 1 e 2 e, posteriormente, um retorno a um ambiente profundo. Todavia, essa situação é difícil de ser explicada, uma vez que não há evidências da ocorrência de hiatos deposicionais e, além disso, a sedimentação parece ter sido contínua.

Um outro aspecto digno de nota é a maior porcentagem de siliciclásticos nos carbonatos da unidade 1 em relação aos sedimentos das demais unidades. Essa quantidade expressiva de elementos terrígenos sugere que esses elementos não foram trazidos pelo vento. Outrossim, isso pode indicar um ambiente mais próximo do continente e, portanto, mais raso.

Portanto, as características geológicas, principalmente, sugerem que a unidade em questão represente um ambiente plataformal raso e restrito, que posteriormente evoluiu para um ambiente marinho aberto. A ausência de estruturas sedimentares indicativas de ambiente de alta energia, a natureza parautóctone da fauna, a baixa diversidade faunística e a presença de sedimentos finos corroboram essa interpretação (Fürsich, 1981).

A ocorrência de *Orbiculoidea* nesse tipo de ambiente já foi registrada na literatura (Wanless, 1958; Gibson, 1984; Gibson e Gastaldo, 1984, 1987). Além disso, esses organismos estão muitas vezes associados a um outro gênero de braquiópode inarticulado, *Lingula* (Wanless, 1958; Bretski, 1969; Weidner e Feldmann, 1985; Gibson e Gastaldo, 1987; Zonneveld, 2001), o qual também pode habitar ambiente raso (Craig, 1952; Ferguson, 1963; Paine, 1963, 1970; Rudwick, 1970; Chems, 1979), bem como tolerar condições salobras e de baixa concentração de oxigênio dissolvido (Craig, 1952; Ferguson, 1963; Paine, 1963; Emig, 1981a,b, 1984, 1986; Hammond, 1983).

É importante salientar que a formação de ambientes restritos não necessariamente implica em uma barreira física significativa, tais como barras e recifes. Grandes extensões de águas rasas, como as existentes em mares epicontinentais, também podem atuar como uma barreira por não permitirem uma circulação de água adequada (Enos, 1983; Wilson e Jordan, 1983). De fato, McAlester e Rhoads (1967) sugeriram que muitos mares epicontinentais do

passado tenham tido circulação de água restrita, similar ao que ocorre atualmente no mar Báltico. Portanto, a ausência de estruturas sedimentares representativas de barreiras, associadas aos sedimentos do Calcário Esperança, não enfraquece a hipótese da ocorrência de um ambiente restrito nessa unidade. Apenas não se pode afirmar se essas condições de circulação de água inadequadas estavam ou não relacionadas com a ocorrência de um ambiente lagunar ou de uma baía, conforme sugerido por Lima Filho (1991), uma vez que não há evidências sedimentológicas para tal.

Implicações das características paleoecológicas da unidade 2

Por outro lado, a unidade 2 é caracterizada pela presença de seis guildas: organismos suspensívoros da epifauna livre, pedunculada, bissada e colonial, da semi-infauna bissada e da infauna rasa. Todavia, há um predomínio absoluto dos dois primeiros grupos ecológicos, os quais representam, conjuntamente, 98,1% da fauna. Os espécimes suspensívoros da epifauna livre constituem, sozinhos, 82,9% dos organismos preservados (item 4.3.1).

Os grupos ecológicos presentes, bem como a dominância de guildas específicas sugerem que essa unidade foi depositada em ambiente de plataforma rasa com substrato de granulometria fina, entre o nível de base de onda de bom tempo e o nível de base de onda de tempestade. As características tafonômicas apontam para o mesmo ambiente deposicional (veja item 5.1 da discussão).

De acordo com Fürsich e Hurst (1974), a distribuição dos braquiópodes parece estar relacionada com a profundidade da água, devido à diminuição do suprimento de alimentos em direção às regiões mais profundas. Desse modo, a distribuição desses espécimes é determinada por suas habilidades de coletar comida, a qual está relacionada com a área superficial do lofóforo e por adaptações morfológicas que assistem a alimentação (*e.g.*, largos sulcos e asas, desenvolvimento de *plicae*). A distribuição espacial é modificada por adaptações morfológicas secundárias, que são respostas ao ambiente físico (*e.g.*, espessura da concha, tamanho da área de repouso). Assim, os Spiriferida e Pentamerida, os quais apresentam o lofóforo mais complexo, predominam em regiões mais profundas. Orthida, Strophomenida e Rhynchonellida, que são mais comuns em águas rasas e de profundidades intermediárias, apresentam o lofóforo mais simples. Esse padrão de preservação foi observado em sedimentos

silurianos (Fürsich e Hurst, 1974), devonianos (Winter, 1971), jurássicos (Tchoumatchenco, 1972) e holocênicos (Rudwick, 1962b; Cooper, 1972). Desse modo, o predomínio de estrofomenídeos (*Linoproductus* e *Buxtonia*) nessa unidade sugere que a sua deposição ocorreu em profundidades intermediárias.

Adicionalmente, os organismos pertencentes a esse táxon apresentam adaptações morfológicas sugestivas de águas calmas e de substrato mole e lamoso. A presença de um grande sulco mediano e de asas, responsáveis pela separação da corrente inalante e exalante, o fato de as conchas serem finas e a redução do forâmen pedicular, aventam para um ambiente deposicional de baixa energia (Rudwick, 1970; Fürsich e Hurst, 1974). Já a forma côncavo-convexa da concha e a ressupinação das valvas são adaptações a um substrato lamoso e mole (Rudwick, 1970; Fürsich e Hurst, 1974; Thayer, 1975; Lehman e Pope, 1989; Alexander e Gibson, 1993; Angiolini e Bucher, 1999).

Um outro aspecto digno de nota sobre os estrofomenídeos é que esses apresentam, na sua grande maioria, cavidade do manto pequena. Desse modo, eles provavelmente tinham que abrir suas valvas amplamente para se alimentar, visando à maximização da atividade do lofóforo (Rudwick, 1962a). Assim, estariam correndo o risco da entrada de partículas não desejadas na cavidade do manto, principalmente em ambientes rasos e turbulentos. Além disso, esses productídeos não eram fixos e tiveram o pedículo atrofiado durante a ontogenia, o que é evidenciado pela retração e tamponamento do forâmen e pelo progressivo encurvamento do umbo ventral, bloqueando-o (Muir-Wood e Williams, 1965). Essa característica, juntamente com a mencionada anteriormente, corrobora a hipótese de que esses organismos tenham vivido em um ambiente calmo. Por fim, a presença de espinhos finos também é um indicativo dessas condições energéticas, pois trata-se de adaptações que impedem o afundamento em substrato mole (Harper e Moran, 1997).

Portanto, o ambiente deposicional da unidade 2 apresentava, provavelmente, profundidade intermediária, substrato mole e era calmo, tendo sido ocasionalmente afetado por ondas de tempestades. Suaves correntes deveriam também estar presentes, conforme sugerido pela abundância de organismos suspensívoros (Fürsich *et al.*, 2001).

Um outro aspecto notável desta unidade é a ocorrência de pavimentos de conchas dominados por bioclastos de organismos suspensívoros da epifauna livre, representados, principalmente, pelo gênero *Linoproductus*. As implicações do predomínio desses organismos

já foram discutidas anteriormente. Há, contudo, um pavimento (subunidade 9) em que espécimes suspensívoros da epifauna pedunculada, principalmente *Crurithyris*, são igualmente numerosos. A morfologia desses espiriferídeos sugere que esses eram organismos adaptados a ambientes de águas calmas (*e.g.*, desenvolvimento de asas e conchas finas e lisas) e a substratos lamosos (*e.g.*, a presença de uma grande interárea e de finos espinhos) (Fürsich e Hurst, 1974; Cooper e Grant, 1975; Ramsbottom, 1978; Grossman *et al.*, 1991; Leighton, 2000). A presença de um grande forâmen e, conseqüentemente, de um pedículo largo não representa uma contradição e não é indicativa de um ambiente turbulento. Richardson (1981), com base em um estudo envolvendo seis famílias de braquiópodes viventes, afirmou que o tamanho do forâmen não está necessariamente relacionado ao tamanho e à força do pedículo. Por outro lado, a força de fixação está relacionada à área coberta pela superfície distal do pedículo e ao número de fibras que ele contém. Assim, após comparar organismos de duas espécies viventes, *Notosaria nigricans* e *Magellania flavesceus*, o autor constatou que aquela, embora tenha um pequeno forâmen, fixa-se ao substrato com mais força que *Magellania*. Isso ocorre uma vez que o pedículo de *Notosaria* apresenta uma ampla área de fixação e numerosas fibras. Não se sabe o tipo de pedículo apresentado pelos *Crurithyris*. Entretanto, espécies atuais demonstram que a presença desse órgão não é obrigatoriamente uma adaptação a ambientes com alta energia, por proporcionar forte junção ao substrato. Além disso, há organismos, como *Neothyris lenticularis*, que apresentam uma área de fixação tão pequena, que só são encontrados em ambiente de baixa energia. O autor afirma ainda que, dependendo do tipo de órgão apresentado, o organismo pedunculado pode viver em substrato lamoso, fixo à pequenas áreas de fixação, tais como cascalhos e fragmentos de conchas.

Cyrtia (Siluriano-Permiano), a qual pertence juntamente com *Crurithyris* à família Cyrtiacea, também estava adaptada a ambientes calmos e com substrato lamoso. Esse espiriferídeo é encontrado em sedimentos associados a um (paleo) ambiente de plataforma média, com substrato fino (Cocks, 1967; Fürsich e Hurst, 1974). Portanto, comparações filogenéticas e a presença de um lofóforo mais complexo que o dos estrofomenídeos sugerem que *Crurithyris* tenha habitado locais um pouco mais profundos que o desses organismos. Esse mesmo padrão de distribuição foi sugerido por Ramsbottom (1978), Ferguson (1962a), Butts-Matheson (2001) e Butts-Matheson e Isaacson (2002). Desse modo, pequenas oscilações da profundidade podem ter ocorrido durante a deposição dos pavimentos de concha preservados

na unidade 2 do Calcário Esperança. No entanto, é importante relembrar que tais oscilações ocorreram entre o nível de base de onda normal e o nível de base de onda de tempestade.

Ademais, embora *Linoproductus* seja o organismo predominante, há um pavimento em que um outro gênero pertencente a essa mesma guilda predomina: *Buxtonia*. Curiosamente, esse é o pavimento que apresenta o maior número do espiriferídeo *Neospirifer* preservado. Esse gênero de espiriferídeos apresenta características morfológicas indicativas de adaptações a ambientes de alta energia e com substrato de granulometria grossa. Tais caracteres são: comissura anterior fortemente plicada, o que aumenta a resistência da concha e impede a entrada de partículas, bico largo e espesso e concha pesada, espessa e de grande tamanho (Cooper e Grant, 1975; Dood e Stanton, 1981; Archbold e Thomas, 1984; Adlis *et al.*, 1988; Hogeboom e Archbold, 1999; Shen *et al.*, 2001). Os sedimentos em que *Neospirifer* foi encontrado foram interpretados como indicativos de ambiente plataformar raso, com ação de ondas (Kennedy e Yancey, 1985; Ottone *et al.*, 1998; Shen *et al.*, 2001). Portanto, o predomínio de *Buxtonia* em detrimento de *Linoproductus*, nesse pavimento, pode estar relacionado com variações no substrato associadas às condições batimétricas um pouco mais rasas.

As explicações feitas até o momento demonstram que a grande maioria dos organismos preservados estava adaptada a substrato mole. Desse modo, além da profundidade, a litologia parece ser uma variável importante na distribuição da fauna dessa unidade. De fato, essa fauna é constituída, principalmente, por organismos bentônicos sésseis, os quais são fortemente influenciados pela natureza do sedimento onde vivem (Purdy, 1964; Farrow, 1971; Boucot, 1981; Dood e Stanton, 1981). O tipo de substrato de fundo foi postulado como o principal fator responsável pelo controle da distribuição da fauna bentônica em algumas associações epicontinentais paleozóicas (Graham, 1972; Meldahl e Flessa, 1990; Simões e Kowalewski, 1998a, b), mesozóicas (Fürsich, 1976) e recentes (Zenkevich, 1957; Kowalewski *et al.*, 2002).

A influência do substrato na distribuição da fauna de braquiópodes também foi ressaltada por Ramsbottom (1978). O autor estudou depósitos carboníferos provenientes de diferentes partes do mundo e definiu 15 comunidades, as quais estão associadas a litologias e profundidades específicas. Os lamitos calcários, por exemplo, representam os depósitos mais profundos e estão associados a espiriferídeos lisos e briozoários. Estratigraficamente acima, há

calcários bioclásticos escuros associados a productídeos com espinhos. A seguir, há calcários bioclásticos claros associados a productídeos com costelas e *Spirifer*.

Um outro aspecto que pode ter influenciado na distribuição da fauna preservada é a taxa de sedimentação. Essa deve ter sido baixa durante a colonização do substrato, uma vez que suspensívoros não toleram alta taxa de decantação de finos, pois isso ocasiona o entupimento da cavidade interna do corpo (Grant, 1968; Brett, 1998; Ghilardi, 1999; Ghilardi e Simões, 2000).

Por outro lado, o nível de oxigênio dissolvido já não deve ter sido um fator limitante durante a colonização da fauna desta unidade, uma vez que só há organismos estenotópicos preservados, a fauna bentônica é diversificada e constituída por organismos cujas carapaças eram calcárias e os sedimentos apresentam evidências de bioturbação. Comparações com bacias atuais indicam que a concentração desse gás deve ter sido superior a 1,0 ml O₂/L H₂O (Rhoads e Morse, 1971).

Implicações das características paleoecológicas da unidade 3

Finalmente, ocorreu a deposição da unidade 3, que é a unidade deposicional mais superior do Calcário Esperança e que possui algumas particularidades. Primeiramente, essa é a única unidade que apresenta organismos detritívoros preservados, representados pelo gênero *Solemya*. Um outro aspecto notável é que tais organismos estão fossilizados articulados e em posição de vida. O mesmo padrão de preservação foi observado para os organismos suspensívoros da semi-infauna bissada (*Aviculopinna*) (veja item 4.3.2). A fauna dessa unidade apresenta, ainda, organismos suspensívoros da epifauna livre (*Linoproductus* e *Buxtonia*) e pedunculada (*Crurithyris* e *Neospirifer*), além de raros organismos da infauna rasa (*Lingula*).

De acordo com o que foi discutido no item 5.1, as assinaturas tafonômicas dos bioclastos dessa unidade, bem como a biofábrica das concentrações nela preservadas, sugerem que sua deposição ocorreu abaixo do nível de base de onda de tempestade. Assim, a unidade 3 é a mais distal do Calcário Esperança e, portanto, a mais profunda comparativamente.

Além disso, as guildas presentes e a sua abundância relativa também indicam um ambiente deposicional de plataforma média a externa abaixo do nível de base de onda de tempestade (Aberhan, 1994).

A abundância de detritívoros na fauna sugere, ainda, a ocorrência de águas calmas e de substrato lamoso, rico em matéria orgânica (McAlester e Rhoads, 1967; Stanley, 1970; Fürsich, 1981; Fürsich e Kirkland, 1986; Simões, 1992; Aberhan, 1994; Machado e Kotzian, 2000). Os organismos do gênero *Solemya* não apresentam sifão e agregam partículas alimentares diretamente do sedimento, utilizando extensões dos palpos labiais (Stanley, 1968). Portanto, é necessário um ambiente de baixa energia para que essas partículas possam se depositar e acumular-se no fundo oceânico. Os fósseis de *Aviculoppina* corroboram essa interpretação. Diversos autores (Stanley, 1968; Kauffman, 1969; Hoare e Sturgeon, 1972) associam-nos a substrato mole e lamoso, contendo mais finos que os substratos habitados por Pinnidae modernos (Hoare e Sturgeon, 1972; Hollingworth e Wignall, 1992). Esses, os quais necessitam de substrato estável para a fixação do bisso, podem utilizar conchas de outros organismos para fixação sob tais condições de substrato síltico/argiloso (Kondo e Kikuchi, 1995).

Contudo, o ambiente de vida desses organismos não deve ter sido muito profundo, embora haja predominância de sedimentos finos. Há exemplos de ocorrências de detritívoros em ambientes marinhos do Recente, que apresentam águas rasas e calmas (McAlester e Rhoads, 1967; Stanton e Dood, 1976). De fato, *Solemya* (Drew, 1900; Morse, 1913; Yonge, 1939; Stanley, 1970) e *Aviculopinna* (Kauffman, 1969; Hoare e Sturgeon, 1972; Gibson, 1984; Gibson e Gastaldo, 1984; 1987) são freqüentemente associadas a ambientes deposicionais rasos. Isso reforça a hipótese de o Calcário Esperança ter sido depositado em um ambiente marinho raso (*sensu* Walker e Plint, 1992).

A ausência de organismos detritívoros na unidade inferior pode ser um artefato tafonômico ou estar relacionada a condições de substrato inadequado (Fürsich *et al.*, 2001). A segunda possibilidade é mais plausível. *Solemya* é um animal da infauna e, portanto, apresenta maiores chances de preservação que os organismos da epifauna encontrados nessa unidade. Desse modo, a distribuição restrita desses espécimes parece estar associada à composição dos sedimentos do fundo (Hoare e Sturgeon, 1972). A abundância de organismos da epifauna sugere substrato um pouco mais firme, embora também lamoso, para a unidade 2 (Fürsich,

1981). Tal variação no substrato oceânico deve estar relacionada ao aumento progressivo da distância da costa e à conseqüente diminuição na energia da água e no aporte de sedimentos.

Portanto, as características tafonômicas, autoecológicas e sedimentológicas, a sucessão estratigráfica e a comparação com comunidades modernas sugerem que o ambiente de deposição do Calcário Esperança tornou-se gradativamente mais profundo ao longo do tempo. Esse parece ter sido, portanto, o principal fator responsável pela variação faunística observada entre as unidades. A energia do meio, o tipo de substrato, o nível de oxigênio e a taxa de sedimentação também exerceram grande influência na estrutura trófica da comunidade e estão relacionados à variação batimétrica ocorrida.

Conforme apresentado no quadro 7, a batimetria também foi postulada por muitos autores como o principal fator ecológico responsável pela distribuição de braquiópodes (Wanless, 1958; Ziegler, 1965; Cocks, 1967; Fürsich e Hurst, 1974; Hancock *et al.*, 1974; Ramsbottom, 1978; Butts-Matheson, 2001; Butts-Matheson e Isaacson, 2002; Holland *et al.*, 2001; Zhan *et al.*, 2002). Todavia, análises resultantes da observação de braquiópodes articulados vivos diferem dramaticamente dessa constatação. Kowalewski *et al.* (2002) verificaram que braquiópodes rinconeliformes da costa sudeste do Brasil apresentam uma ampla tolerância batimétrica, a qual pode atingir centenas de metros. Esse dado contrasta com as recentes análises de rinconeliformes paleozóicos. Holland *et al.* (2001), por exemplo, estimaram que os braquiópodes da Formação Kope (Ordoviciano de Cincinnati, Ohio) apresentam uma tolerância de profundidade de apenas 4 a 6 metros. Por outro lado, a distribuição dos braquiópodes vivos estudados parece estar fortemente relacionada ao tipo de substrato. Esses organismos estão limitados a sedimentos dominados por carbonatos biogênicos. De acordo com Kowalewski *et al.* (2002), as diferenças observadas podem representar indícios de mudanças notáveis na ecologia dos braquiópodes ao longo do Fanerozóico. As conclusões obtidas nesse trabalho oferecem evidências adicionais para o esclarecimento dessa importante e intrigante questão.

Por fim, é interessante salientar que a ocorrência de um controle ambiental na distribuição dos fósseis do Calcário Esperança foi sugerida, embora não haja indicações de mudanças litológicas óbvias. A ausência de evidências é notória, principalmente se compararmos as unidades 2 e 3. Isso pode estar relacionado à ocorrência de neomorfismo, o que dificulta a classificação litológica das amostras ou, ainda, refletir uma real ausência de

variação nos sedimentos estudados. De fato, Holland *et al.* (2001) constataram que a profundidade era o fator ecológico responsável pela distribuição da fauna dos organismos ordovicianos da Formação Kope (Ohio, Estados Unidos). Todavia, variações litológicas entre os sedimentos estudados não eram evidentes. Os autores verificaram que isso é mais comum do que o de fato registrado na literatura e concluíram que a fauna pode ser um registro mais sensível de variação ambiental do que as litofácies.

Portanto, as explanações feitas até o momento reiteram a importância da tafonomia e da paleoecologia como ferramentas na reconstrução de mudanças ambientais que ocorreram no passado e na reconstrução da dinâmica deposicional (Dominici, 2001).

5.4 O AMBIENTE DEPOSICIONAL DO CALCÁRIO ESPERANÇA

O ambiente deposicional do Calcário Esperança foi pioneiramente descrito por Lima Filho (1991). Segundo o autor, os sedimentos pertencentes a essa fácies carbonática foram depositados em ambiente lagunar. As evidências para essa interpretação foram a abundância de lama calcária, a forma de leito ondulada de alguns corpos carbonáticos e a grande quantidade de fósseis reunidos em porções localizadas da rocha aflorante. Portanto, Lima Filho utilizou, principalmente, informações sedimentológicas em seu estudo. Os fósseis foram pouco utilizados, embora possam fornecer evidências fundamentais para a interpretação da dinâmica deposicional e do próprio ambiente de sedimentação (Brett, 1998; Ghilardi e Simões, 2000; Dominici, 2001; Holland *et al.*, 2001).

A utilização de dados sedimentológicos, estratigráficos, tafonômicos e paleoecológicos no presente estudo, através da realização de uma análise estratigráfica de alta resolução (*sensu* Simões e Kowalewski, 1998a, b) mostrou que a interpretação de Lima Filho para o ambiente deposicional do Calcário Esperança pode ser aprimorada.

Conforme discutido no item 5.3, há, de fato, evidências de sedimentos depositados em ambiente marinho restrito na porção mais basal da fácies carbonática estudada (unidade 1). A presença de uma fauna pouco diversificada constituída unicamente por espécimes de *Orbiculoidea*, os quais são, provavelmente, euritópicos, bem como as características bioestratinômicas dos bioclastos preservados (*e.g.*, ausência de seleção de tamanho, ausência de seleção entre valvas opostas, ausência de fragmentação ou abrasão e presença de espécimes com a convexidade para cima e para baixo, em relação aos estratos, em igual proporção) (item 5.1) sugerem que esses sedimentos foram depositados em um local de baixa energia deposicional, tal como um ambiente marinho proximal com circulação de água diminuta. O aspecto micrítico dos sedimentos, a provável presença de matéria orgânica nos mesmos e a ocorrência de óxido de ferro associado com a dissolução de pirita corroboram essa interpretação (Enos, 1983). Porém, a ausência de estruturas sedimentares impossibilita a classificação desse sistema em uma laguna, conforme já mencionado anteriormente.

Contudo, os sedimentos da porção superior do Calcário Esperança foram, provavelmente, depositados em ambiente marinho aberto do tipo plataforma carbonática (*sensu* James e Kendal, 1992). A fauna desses sedimentos é relativamente mais diversificada e constituída por organismos estenotópicos (*e.g.*, *Linoproductus*, *Buxtonia*,

Crurithyris, *Neospirifer*, *Fenestella*), característicos de ambientes francamente marinhos (Muir-Wood e Cooper, 1960; Ager, 1967; Rudwick, 1970; Gibson e Gastaldo, 1984, 1987). Não há evidências de que tais organismos tenham habitado ambientes restritos. As assinaturas tafonômicas e a biofábrica sugerem, ainda, que os sedimentos da porção intermediária do Calcário Esperança, os quais foram denominados neste estudo de unidade 2, foram depositados acima do nível de base de onda de tempestade, enquanto os sedimentos da porção mais superior (unidade 3) foram depositados abaixo desse nível (veja item 5.1 da discussão). As principais evidências utilizadas para a interpretação do ambiente deposicional da unidade 2 foram a ocorrência de pavimentos, a predominância de espécimes desarticulados na posição hidrodinamicamente instável, isto é, com a convexidade para cima em relação ao plano de estratificação da rocha e a evidente seleção entre valvas opostas. Por outro lado, o predomínio de bioclastos articulados e preservados em posição de vida na unidade 3 representa forte indício de que essa unidade depositou-se em local que não foi afetado pela ação de ondas associadas a eventos de tempestades.

A presente dissertação reiterou, portanto, a importância dos fósseis para uma interpretação mais fidedigna dos paleoambientes e dos parâmetros ambientais a eles relacionados, tais como profundidade do ambiente de deposição, salinidade, consistência dos substrato, taxa de sedimentação e oxigenação do fundo oceânico. Embora a importância dos fósseis como ferramenta na análise de seqüências estratigráficas seja fortemente propagada na literatura (Kauffman e Sageman, 1992; Sageman, 1992; Gomes e Fernandez-López, 1994; Brett, 1998; Martin, 1999; Holland *et. al.*, 2001), muitas vezes as informações paleoecológicas e tafonômicas são negligenciadas ou subutilizadas. Todavia, essa atitude pode levar à perda de informações importantes, comprometendo uma compreensão mais acurada do registro geológico. Desse modo, o Calcário Esperança foi interpretado unicamente como um depósito lagunar por mais de uma década.

A utilização das informações advindas dos fósseis é ainda mais fundamental quando as variações litológicas são pouco significativas ou inexistentes. Esta é a situação reinante no Calcário Esperança. No campo, foi muito difícil observar qualquer variação litológica entre as rochas aflorantes. A mesma dificuldade repetiu-se no laboratório. Análises de microfácies revelaram que o material estava neomorfizado, o que promoveu a homogeneização quase total das rochas. Contudo, a análise das assinaturas tafonômicas dos bioclastos preservados, a análise da biofábrica e de informações paleoecológicas (*e.g.*, guildas presentes) permitiram a divisão dessa fácies carbonática em três unidades microestratigráficas distintas, com diferentes histórias deposicionais (ver fig. 50). Da

mesma forma, Simões e Kowalewski (1998a,b) subdividiram o arenito bioclástico de Ferraz, preservado em sedimentos permianos da Formação Corumbataí (Bacia do Paraná), em 4 unidades distintas. Anteriormente ao trabalho realizado por esses autores, esse arenito era considerado uma única unidade.

A ausência de variações litológicas óbvias não pode, portanto, ser utilizada como uma evidência de condições ambientais constantes ao longo do tempo (Holland *et al.*, 2001). A fauna pode ser um registro mais sensível de variações no ambiente do que a litofácies (Springer e Bambach, 1986; Brett, 1998; Miller, 1988; Holland *et al.*, 2001) e, em muitos casos, é a única fonte de informação possível. Em ambientes *offshore* e profundos, por exemplo, onde as fácies são amplas e envolvem uma grande faixa de profundidade da água, mudanças litológicas podem não ser facilmente detectadas. Contudo, pode haver controle de fácies na distribuição dos fósseis. Essa situação foi descrita por Holland *et al.* (2001) para sedimentos da Formação Kope, Ordoviciano Superior, Ohio.

Um estudo das características tafonômicas e paleoecológicas dos demais níveis calcários altamente fossilíferos preservados na porção superior da Formação Piauí (*e.g.*, Mucambo, Meruóca, Contendas), os quais já foram estudados do ponto de vista sedimentológico por Lima Filho (1991), certamente auxiliará na compreensão das relações estratigráficas entre os níveis e, conseqüentemente, em um maior entendimento da história geológica dessa formação.

5.5 ORBICULOIDEA: AS ENIGMÁTICAS CRIATURAS DO PALEOZÓICO

Orbiculoidea (d'Orbigny, 1847) é um gênero de braquiópode inarticulado da família Discinidae (Gray, 1840) e da subfamília Orbiculoideinae (Schuchert e Le Vene, 1929). A espécie tipo desse gênero é *Orbiculoidea forbesi* (Davidson, 1860), um organismo siluriano. Esses braquiópodes apresentam concha quitino-fosfática, com ornamentações concêntricas em ambas as valvas. A valva ventral é subcônica a côncava e a valva dorsal é cônica, com ápice submarginal (Cocks, 1985a) (figuras 51-52).

Figura 51: Exterior de uma valva dorsal de um espécime de *Orbiculoidea* (retirado de Graham, 1972).

Figura 52: Exterior de uma valva ventral de um espécime de *Orbiculoidea* (retirado de Graham, 1972).

Esse gênero de braquiópode foi um elemento conspícuo do registro sedimentar do Paleozóico (Holmer e Popov, 2000 *apud* Zonneveld, 2001), apresentando ampla distribuição geográfica e cronológica (Ordoviciano - Permiano) (Zonneveld, 2001).

Há referências sobre a ocorrência de *Orbiculoidea* nas principais bacias paleozóicas brasileiras. Bioclastos desses braquiópodes inarticulados foram identificados em sedimentos silurianos (Popp *et al.*, 1981), devonianos (Ghilardi *et al.*, 2002) e permocarboníferos (Mezzalana, 1956) da Bacia do Paraná, em sedimentos devonianos (Kegel, 1952) e carboníferos (Anelli, 1999) da Bacia do Parnaíba e em sedimentos silurianos

(Clarke, 1899), devonianos (Rathbun, 1874, 1879) e carboníferos (Mendes, 1977) da Bacia do Amazonas. Há, ainda, uma menção sobre a ocorrência desses braquiópodes em sedimentos devonianos da Bacia do Parecis (Boucot *et al.*, 2001).

Contudo, estudos sobre esses organismos são escassos e enfocaram, principalmente, seus aspectos taxonômicos. Há raros trabalhos de cunho tafonômico (Graham, 1972; Butts-Matheson, 2001; Butts-Matheson e Isaacson, 2002) e paleoecológico (Ferguson, 1962; Graham, 1972; Gibson, 1984; Gibson e Gastaldo, 1984, 1987; Moffet e Langenheim, 1986; Pody e Dewey, 1986; Zonneveld, 2001), os quais são, além disso, superficiais e controversos. Assim, vários aspectos da vida desses braquiópodes permanecem pouco ou inadequadamente explicados. Não há, por exemplo, um consenso na literatura sobre o seu hábito de vida, bem como sobre o ambiente em que eles viveram. Desse modo, é possível afirmar que esses braquiópodes inarticulados permanecem como uma das criaturas mais enigmáticas do Paleozóico.

O presente estudo visa, portanto, preencher uma importante lacuna no estudo das *Orbiculoidea*, tanto em termos geográficos, como bioestratigráficos. As análises tafonômicas realizadas podem fornecer importantes evidências sobre o modo de vida e as condições ambientais presentes nos ambientes de vida e fossilização desses invertebrados. Adicionalmente, tais análises auxiliam em uma compreensão mais acurada da história evolutiva desse grupo, uma vez que o registro fóssil é, em parte, consequência de processos bioestratigráficos e diagenéticos que obscurecem ou mesmo alteram os sinais evolutivos (Greenstein, 1992).

Hábitat de vida

Conforme discutido no item anterior (item 5.3), o hábitat de vida de *Orbiculoidea* não é um consenso na literatura. Alguns autores associam-na a ambientes marinhos profundos (*e.g.*, Ferguson, 1962b; Kobayashi e Igo, 1965; Butts-Matheson, 2001; Butts-Matheson e Isaacson, 2002; Ghilardi *et al.*, 2002), enquanto outros consideram-na indicativa de águas extremamente rasas (*e.g.*, Wanless, 1958; Peou e Engel, 1979; Popp *et al.*, 1981; Gibson, 1984; Gibson e Gastaldo, 1984, 1987; Weidner e Feldman, 1985; Pody e Dewey, 1986; Zonneveld, 2001). Características estratigráficas, sedimentológicas e paleontológicas sugerem que os espécimes preservados nos sedimentos do Calcário Esperança foram depositados em um ambiente marinho restrito, raso e com baixas concentrações de oxigênio dissolvido (veja item 5.3).

Portanto, os dados disponíveis até o momento indicam que esses organismos apresentaram uma ampla distribuição batimétrica. A ampla tolerância às variações de profundidade observada para *Orbiculoidea* não é algo difícil de ser compreendida. Os lingulídeos atuais, por exemplo, os quais também são braquiópodes inarticulados, estão distribuídos desde a zona intermaré até profundidades plataformais, isto é, 160m no caso de *Lingula* e 470m, no caso de *Glottidia* (Emig *et al.*, 1978). Entretanto, são usualmente encontrados em profundidades menores que 40m (Craig, 1952; Ferguson, 1963; Paine, 1963, 1970; Cherns, 1979). A maior parte das língulas vive entre 5 e 50m de profundidade; *Glottidia*, por outro lado, vive entre 15 e 70m (Emig *et al.*, 1978). No que se refere às espécies fósseis, essas foram mais abundantes em sedimentos depositados em águas rasas (Rudwick, 1970; Cherns, 1979). Assim, é possível que *Orbiculoidea*, assim como *Lingula*, seja um organismo fisiologicamente generalista, o que a permite viver em diferentes profundidades. Ressalte-se, contudo, que esses invertebrados estão freqüentemente preservados em sedimentos finos (Wanless, 1958; Ferguson, 1962b; Kobayashi e Igo, 1965; Beus e Lane, 1969; Graham, 1972; Gibson, 1984; Gibson e Gastaldo, 1984, 1987; Weidner e Feldman, 1985; Pody e Dewey, 1986; Butts-Matheson, 2001; Butts-Matheson e Isaacson, 2002), independentemente da batimetria. Tais sedimentos estão associados a ambientes, cujos níveis energéticos foram baixos. Isso sugere que *Orbiculoidea* tenha habitado, preferencialmente, paleoambientes calmos.

A ocorrência desses invertebrados em ambientes com baixa concentração de oxigênio dissolvido é um aspecto notável da sua ecologia. Todos os organismos eucariontes vivos conhecidos dependem desse gás para sobreviver e estão excluídos de ambientes bentônicos que apresentam valores de oxigênio menores que 0,1-0,2 ml O₂ / L H₂O próximo ou no interior do substrato, durante a maior parte do ano (Rhoads e Morse, 1971; Oschmann, 1993). A tolerância às condições disaeróbicas inclui inúmeras adaptações, tais como a redução da taxa metabólica, a preferência pelo metabolismo do succinato, a presença de um sistema circulatório eficiente (o que permite adquirir quantidades adequadas desse gás e eliminar gás carbônico), a presença de pigmentos para transportar ácido sulfídrico, o qual é comum em ambientes redutores, e a sincronização do ciclo de vida individual com o ciclo de flutuação do oxigênio (Oschmann, 1993). Contudo, é difícil sugerir qual ou quais dessas adaptações estavam presentes entre os espécimes de *Orbiculoidea*, uma vez que o gênero não apresenta representantes atuais.

Estratégia reprodutiva

É provável que esses discinídeos tenham sido organismos oportunistas. De acordo com Levinton (1970), comunidades de ambientes fisicamente estressantes são comumente constituídas exclusivamente por oportunistas. De fato, há evidências de que a unidade 1 do Calcário Esperança, a qual é constituída unicamente por espécimes de *Orbiculoidea*, tenha sido depositada em um local de alto estresse ambiental. Tal fato também foi observado em sedimentos carboníferos das formações Arco Hills, Idaho (Butts-Matheson e Isaacson, 2002) e Pottsville, Alabama (Pody e Dewey, 1986). Desse modo, podemos afirmar que a abundância desses organismos nos sedimentos das unidades acima referidas deve-se ao fato de tais organismos serem r-estrategistas, isto é, apresentarem uma alta taxa de fecundidade e um curto período de vida. Assim, colonizam rapidamente o substrato em que vivem. Realmente, todos os organismos estudados apresentam pequeno tamanho (0,7 a 1,9cm), o que é compatível com a possibilidade de possuírem esse comportamento. Gibson e Gastaldo (1987) também sugeriram que esses braquiópodes apresentavam esse tipo de estratégia. É importante salientar, contudo, que a presença de espécies não transportadas em densidade elevada também pode ser consequência da ocorrência de baixas taxas de sedimentação, as quais permaneceram por períodos prolongados. As assinaturas tafonômicas e a biofábrica sugerem que a taxa de sedimentação realmente deve ter sido baixa durante a formação dos pavimentos de *Orbiculoidea*. Por outro lado, também indicam que essa situação não permaneceu por longos períodos (veja item 5.1 para discussão mais detalhada). Portanto, as *Orbiculoidea* devem realmente ter sido abundantes enquanto vivas.

Levinton (1970) cita, ainda, outras características que, em conjunto, auxiliam no reconhecimento de espécies oportunistas no registro paleontológico, tais como: a) orientação randômica e ausência de seleção; b) distribuição por uma área limitada, acima da qual o horizonte é afossilífero; c) formação de agrupamentos (“clusters”) e d) concentração esquelética constituída por um único gênero, o qual representa 85-100% da fauna preservada. Todas essas características foram observadas na unidade 1 do Calcário Esperança, o que reforça a hipótese de *Orbiculoidea* ser, de fato, um organismo oportunista.

De forma semelhante, acumulações fósseis representativas de recrutamento de espécies com essa mesma estratégia de vida, em ambiente fisicamente estressante, foram

identificadas em sedimentos ordovicianos das formações Kanosh e Lehman (Utah, Estados Unidos) por Thiel e Droser (2001).

Modo de vida: evidências tafonômicas e morfofuncionais

O modo de vida de *Orbiculoidea* também é algo polêmico. A grande maioria dos autores (Rowell, 1965; Beus e Lane, 1969; Graham, 1972; Peou e Engel, 1979; Popp *et al.*, 1981; Richardson, 1986; Gibson e Gastaldo, 1987; Doyle, 1996; Fonseca, 2000; Zonneveld, 2001) consideram-na um organismo pertencente a epifauna pedunculada e essa foi a abordagem adotada neste trabalho. Dentre esses autores, muitos afirmam que esses braquiópodes inarticulados fixavam-se em substrato duro, o qual poderia ser o próprio sedimento (Graham, 1972; Richardson, 1986; Doyle, 1996; Butts-Matheson e Isaacson, 2002) ou mesmo conchas de outros organismos (Zonneveld, 2001). Todavia, há autores que afirmam que *Orbiculoidea* vivia fixa em detritos orgânicos flutuantes e, portanto, seria um organismo epiplanctônico (Tasch, 1973; Cocks e McKerrow, 1978; Gibson e Gastaldo, 1987). Por outro lado, Clarkson (1986), Harper e Moran (1997) e Brenchley e Harper (1998) afirmam que *Orbiculoidea* não foi um organismo pedunculado, mas sim incrustador. De acordo com esses autores, tais invertebrados fixavam-se diretamente ao substrato duro, através da valva ventral.

As diferentes interpretações sobre o modo de vida desses braquiópodes inarticulados estão sintetizadas no quadro 9.

Quadro 9: Diferentes interpretações sobre o modo de vida de *Orbiculoidea*, a partir de dados da literatura.

Hábito de vida	Sedimento ao qual está fixa	Posição de vida inferida	Evidências	Referências
Epifauna pedunculada	Fixa em substrato duro.	Plano de comissura vertical, com valva ventral para baixo.	<ul style="list-style-type: none"> - valva ventral com abertura estreita e alongada, a qual parte do ápice em direção à margem posterior; - espécimes piritizados com pedículo de 1,5 cm preservado; - espécimes <i>in situ</i>, fixos no próprio substrato ou em conchas de outros braquiópodes. 	- Beus e Lane, 1969; Graham, 1972; Peou e Engel, 1979; Popp <i>et al.</i> , 1981; Richardson, 1986; Doyle, 1996; Fonseca, 2000; Zonneveld, 2001.
Epifauna pedunculada (epiplanctônico)	Fixa em detritos orgânicos flutuantes.		<ul style="list-style-type: none"> - espécimes preservados juntamente com graptólitos em folhelhos negros; - superfícies inteiramente cobertas com detritos de plantas, associados à <i>Orbiculoidea</i> (Upper Cliff Coal Interval, Alabama). 	Tasch, 1973; Cocks e McKerrow, 1978; Gibson e Gastaldo, 1987.
Incrustante	Fixa em concha de outros organismos, diretamente através da valva ventral.	Plano de comissura vertical, com valva ventral para baixo.	- espécimes fixos em conchas de <i>Schizophoria resupinata</i> (Orthida, Brachiopoda) (Lower Limestone Group Of Fife, Escócia).	- Ferguson, 1962b; Clarkson, 1986; Harper e Moran, 1997; Brenchley e Harper, 1998.

Evidências morfofuncionais e tafonômicas sugerem que *Orbiculoidea* não foi um organismo incrustante, mas sim provido de um pedículo curto e funcional.

Os espécimes juvenis desses braquiópodes apresentam uma larga fenda na valva ventral, a qual constitui a abertura pedicular. Todavia, essa fenda estreita-se e funde-se antes de atingir a margem posterior, à medida que a valva cresce. Conforme a abertura pedicular migra posteriormente, sua abertura anterior é fechada por uma placa, o *listrium*. Esse é produzido pelo crescimento de material da concha em ambos os lados da fenda e funde-se na base de uma depressão localizada na superfície externa da valva. Somente uma abertura pequena e oblíqua permanece, permitindo a passagem do pedículo através da concha (Rowell, 1965; Graham, 1972) (figura 53). Tais características demonstram que *Orbiculoidea* possuiu pedículo durante todas as fases do desenvolvimento ontogenético. Adicionalmente, a presença de espécimes de *Orbiculoidea mediorhenana* preservados em sedimentos devonianos de Hunsrück Slate, Alemanha (Südkamp, 1997) (figuras 54 e 55), representa uma evidência incontestável de que esses braquiópodes foram organismos da epifauna pedunculada.

Figura 53: Interior da valva pedicular de um espécime de *Orbiculoidea*, mostrando a área pedicular e o forâmen (retirado de Graham, 1972).

Figura 54: Valva dorsal de um espécime de *Orbiculoidea mediorhenana*, com o pedículo preservado (retirado de Südkamp, 1997).

Figura 55: Valva ventral de um espécime de *Orbiculoidea mediorhenana*, com o pedículo preservado (retirado de Südkamp, 1997).

As assinaturas tafonômicas dos bioclastos de *Orbiculoidea* preservados no Calcário Esperança também não são condizentes com esse hábito de vida. Organismos incrustantes fixam-se no substrato duro através de pequenas áreas umbonais, marcadas por uma cicatriz em uma das valvas (Brenchley e Harper, 1998). *Crania* e *Schuchertella* são exemplos de braquiópodes que apresentam esse modo de vida (Brenchley e Harper, 1998). Conseqüentemente, é de se esperar que a proporção de valvas opostas preservadas em acumulações esqueléticas de organismos incrustantes, que não foram preservados *in situ*, não seja a mesma. É provável que a valva que estava fixa fosse proporcionalmente mais numerosa. De fato, estudos realizados com formas incrustantes do Jurássico de Langenberg Hillrange (Lower Saxonian Basin, Alemanha) (Delecat *et al.*, 2001) e do Cretáceo das formações Korycany e Bíla Hora (República Tcheca) (Zitt e Nekvasilova, 1996) confirmaram a ocorrência dessa assinatura tafonômica. Contudo, ambas as valvas desses braquiópodes estão preservadas em proporções semelhantes nas acumulações esqueléticas estudadas.

Além disso, Zitt e Nekvasilova (1996) constataram que os bioclastos dos organismos que apresentam esse hábito de vida distribuem-se caoticamente no substrato, tanto lateral como verticalmente. Segundo os autores, esses bioclastos nunca formam horizontes conchíferos. Tais características diferem das observadas na unidade 1 do Calcário Esperança. Conforme já mencionado, há pavimentos bem definidos de restos esqueléticos de *Orbiculoidea* nessa unidade, enfraquecendo a hipótese de *Orbiculoidea* ser um organismo incrustante.

Não há, ainda, evidências de cicatrizes em nenhuma das valvas dos espécimes estudados, o que seria esperado caso alguma delas estivesse fixa a um objeto. Além disso, é comum que a valva que estava fixa adquira o contorno do substrato. Tal característica é ordinária entre os espécimes de *Crania*, os quais apresentam esse hábito de vida (Clarkson, 1986). Todavia, essa característica não foi observada entre os bioclastos do Calcário Esperança. Todas as valvas ventrais encontradas são planas e apresentam as ornamentações bem preservadas. É importante salientar, ainda, que nenhum dos braquiópodes tidos como incrustantes tem pedículo, diferentemente do organismo em questão.

A presença de pedículo não significa que esses braquiópodes necessariamente habitaram locais com alta energia ambiental, conforme já sugerido pela granulometria dos sedimentos nos quais estão preservados. Dependendo do tipo de órgão apresentado, o organismo pode viver em substrato lamoso, fixo à pequenas áreas estáveis, tais como cascalhos e fragmentos de conchas (Richardson, 1981). Ademais, a presença de uma

grande área de repouso (conferida pela valva ventral plana) e de conchas finas e lisas sugere que *Orbiculoidea* tenha vivido em ambientes, cujo substrato era mole (Fürsich e Hurst, 1974; Dood e Stanton, 1981).

Ademais, há a possibilidade aventada por alguns autores de que *Orbiculoidea*, embora tenha apresentado pedículo, fixava-se em detritos orgânicos flutuantes, ou seja, de que teria sido um organismo epiplancônico, semelhantemente a outros poucos táxons de braquiópodes inarticulados (*e.g.*, *Obolus rugosus*; *Sericoidea restricta*) (Bergström, 1968) e articulados (*e.g.*, membros da Superfamília Chonetidae) (Burton e Curry, 1985; Racheboeuf e Garcia, 1996). Entretanto, são raros os pesquisadores que acreditam nessa hipótese (Tasch, 1973; Cocks e McKerrow, 1978; Gibson e Gastaldo, 1987). A teoria desses estudiosos baseia-se, principalmente, na ocorrência de *Orbiculoidea* em folhelhos negros, graptolíticos, associados às condições redutoras. De acordo com Tasch (1973) e Cocks e McKerrow (1978), braquiópodes necessitam de águas bem oxigenadas para viver e, portanto, a ocorrência desses organismos em sedimentos indicativos de condições anóxicas sugere que eles viveram acima do substrato, fixos na vegetação marinha presente na superfície da água. Entretanto, alguns componentes desse filo podem ter habitado ambientes com baixas concentrações de oxigênio dissolvido (Rhoads e Morse, 1971; Doyle, 1986; Brett, 1998). A presente dissertação, bem como outros trabalhos já publicados (*e.g.*, Wanless, 1958; Butts-Matheson, 2001; Butts-Matheson e Isaacson, 2002) sugerem que *Orbiculoidea* possa ter sido um desses componentes. Assim, a ocorrência desses invertebrados em folhelhos negros estaria preferencialmente relacionada a uma característica ecológica dos organismos pertencentes ao gênero *Orbiculoidea* e não a ocorrência de processos tafonômicos.

Tasch (1973) também encontrou bioclastos de *Lingula* preservados juntamente com *Orbiculoidea* e, de modo semelhante, interpretou-os como organismos epiplancônicos. Porém, é sabido que os lingúlideos apresentam hábito verdadeiramente da infauna, vivendo no interior de orifícios em forma de U (Paine, 1970; Rudwick, 1970; Cherns, 1979; Emig, 1981a, b). Ademais, podem habitar locais temporariamente redutores (Paine, 1970).

Por outro lado, Gibson e Gastaldo (1987) atribuíram o hábito de vida epiplancônico de *Orbiculoidea* à ocorrência de espécimes desse gênero em superfícies inteiramente cobertas com detritos de plantas, na Formação Pottsville (Alabama, Estados Unidos). Porém, é possível que esses organismos e os vegetais tenham sido preservados juntos simplesmente por habitarem o mesmo ambiente.

Além disso, todos os discinídeos vivos fixam-se permanentemente ao substrato através de um pedículo curto (Rowell, 1965). Os espécimes de *Orbiculoidea* também apresentam um pedículo pouco comprido (Richardson, 1986; Südkamp, 1997), o que é típico de espécies que viveram fixas ao substrato (Richardson, 1986). Tal característica sugere que eles apresentaram o mesmo hábito de vida de espécies aparentadas atuais e, portanto, não deveriam viver fixos em detritos flutuantes.

Características preservacionais também são contrárias à hipótese desses autores. Espera-se que espécies verdadeiramente pelágicas sejam independentes do tipo de substrato e, conseqüentemente, sejam encontradas em uma ampla variedade de fácies (Burton e Curry, 1985; Racheboeuf e Garcia, 1996). Todavia, bioclastos de *Orbiculoidea* são freqüentemente encontrados em fácies de sedimentos finos, conforme já mencionado no início deste item. O mesmo padrão de distribuição foi identificado no Calcário Esperança. Pode-se argumentar que a ocorrência desse táxon, o qual apresenta conchas finas, em substratos de granulometria silte / areia fina seja um artefato tafonômico. Esse tendenciamento preservacional estaria relacionado a um melhor potencial de fossilização em ambientes de baixa energia, os quais estão associados a essa granulometria de sedimento. Porém, conchas igualmente frágeis de formas juvenis de bivalves e amonóides são comumente encontradas em sedimentos grossos (Wignall, 1993). Ademais, as características morfológicas desses braquiópodes (*e.g.*, presença de uma ampla área de repouso; conchas finas e lisas) são indícios de que eles tenham, de fato, vivido em substratos moles e, portanto, finos (Fürsich e Hurst, 1974; Dood e Stanton, 1981). Assim, a restrição de *Orbiculoidea* a certos folhelhos e micritos provavelmente registra a distribuição original do grupo e não padrões de preservação tafonômicos.

Além disso, espécimes de *Orbiculoidea* foram encontrados fixos em conchas de outros organismos, em sedimentos triássicos da Formação Liard (British Columbia, Canadá) (Zonneveld, 2001). Tais bioclastos não exibiam assinaturas tafonômicas indicativas de transporte significativo e, portanto, devem ter sido soterrados *in situ*, registrando o hábito de vida original desses invertebrados.

As evidências contrárias ao hábito de vida incrustante e epiplanctônica para espécimes de *Orbiculoidea* estão sintetizadas no quadro 10.

Para concluir, características tafonômicas, morfológicas e sedimentológicas indicam que os representantes do gênero *Orbiculoidea* foram organismos epifaunais e que viviam fixos diretamente no substrato, em cascalhos ou em restos esqueléticos, presentes no fundo oceânico. Esses invertebrados devem ter sido organismos fisiologicamente

generalistas e oportunistas, podendo habitar locais fisicamente estressantes. Por fim, é possível afirmar que apresentaram uma ampla tolerância batimétrica. Porém, habitaram, preferencialmente, ambientes de baixa energia, os quais estão frequentemente associados a sedimentos finos.

Quadro 10: Evidências contrárias a dois diferentes hábitos de vida, citados na literatura para descrever o modo de vida de *Orbiculoidea*.

Hábito de vida	Evidências contrárias		Referências
	Evidências ecológicas	Evidências tafonômicas	
Incrustante	<ul style="list-style-type: none"> - abertura presente na valva ventral indica que <i>Orbiculoidea</i> possuiu pedículo em todas as fases do desenvolvimento ontogenético; - espécimes piritizado com pedículo preservado. 	<ul style="list-style-type: none"> - ausência de cicatriz em qualquer uma das valvas; - ausência de seleção entre valvas opostas; - pavimentos constituídos exclusivamente por restos de <i>Orbiculoidea</i>. 	Beus e Lane, 1969; Graham, 1972; Peou e Engel, 1979; Popp <i>et al.</i> , 1981; Richardson, 1986; Doyle, 1996; Südkamp, 1997; Fonseca, 2000; Zonneveld, 2001, este trabalho.
Epiplanctônico	<ul style="list-style-type: none"> - algumas espécies de braquiópodes podem tolerar ambientes com baixa concentração de oxigênio. Assim, a ocorrência em folhelhos negros pode não ser um artefato de preservação; - a preservação de espécimes de <i>Orbiculoidea</i> juntamente com detritos orgânicos pode ser resultante de co-habitação. 	<ul style="list-style-type: none"> - bioclastos frequentemente associados a sedimentos de granulometria fina. Contudo, espera-se que organismos verdadeiramente pelágicos sejam independentes das fácies presentes; - espécimes em posição de vida, fixos em restos de conchas. 	<ul style="list-style-type: none"> - Wanless, 1958; Doyle, 1986; Butts-Matheson, 2001; Zonneveld, 2001; Butts-Matheson e Isaacson, 2002; este trabalho.

6. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos no presente estudo permitiram concluir que:

- 1) A fauna de invertebrados do Calcário Esperança é dominada por espécimes de braquiópodes. Bivalves, briozoários e vegetais ocorrem subsidiariamente;
- 2) Os seguintes gêneros de braquiópodes foram encontrados na área de estudo: *Lingula*, *Orbiculoidea*, *Buxtonia*, *Linoproductus*, *Crurithyris*, *Neospirifer* e *Schelwienella*. Além dos referidos braquiópodes, os seguintes gêneros de bivalves foram identificados: *Solemya*, *Aviculopinna*, *Septimyalina* e *Aviculopecten*. Por fim, um gênero de briozoário (*Fenestella*) e um morfogênero vegetal (*Paracalamites*) também ocorrem no Calcário Esperança;
- 3) Os fósseis estão representados, principalmente, na forma de moldes e contra moldes externos. Somente os espécimes de *Orbiculoidea*, *Lingula* e *Paracalamites* estão preservados na forma de restos incarbonizados;
- 4) Todos os macrofósseis identificados no Calcário Esperança encontram-se preservados em camadas de dolomito, localizadas abaixo do *datum*;
- 5) A realização de análise de agrupamento no modo Q permitiu identificar 3 unidades microestratigráficas sobrepostas, preservadas no Calcário Esperança. Tais unidades diferem uma das outras em suas composições taxonômicas e ecológicas, em seus padrões tafonômicos e na distribuição de frequência de tamanho das guildas que as compõe;
- 6) As conchas acumuladas nas 3 unidades supracitadas não foram significativamente afetadas por processos tafonômicos biológicos, tais como incrustação e bioerosão;
- 7) As conchas acumuladas nas 3 unidades do Calcário Esperança foram moderadamente alteradas por processos mecânicos, tal como desarticulação;
- 8) As valvas ventrais predominam nas acumulações de braquiópodes. Não houve um desvio significativo na proporção 50:50 entre as valvas opostas, preservadas em concentrações de bivalves.
- 9) A história deposicional do Calcário Esperança iniciou-se com a unidade 1. Essa é constituída por um pacote dolomítico afossilífero, com dois pavimentos do braquiópode inarticulado *Orbiculoidea* intercalados;

10) As características bioestratinômicas dos fósseis dessa unidade (*e.g.*, presença de bioclastos com a convexidade para cima e para baixo, em relação aos estratos, com porcentagens muito semelhantes; proporção de valvas opostas próxima a 50:50; ausência de seleção de tamanho) sugerem que o transporte dos fósseis não foi significativo e que a energia do ambiente de deposição dessa unidade foi baixa;

11) Os pavimentos de *Orbiculoidea* encontrados apresentam origem mista, isto é, sedimentológica e biológica (*sensu* Kidwell *et al.*, 1986). As concentrações preservadas são provavelmente autóctones e/ou parautóctones;

12) A baixa diversidade faunística sugere que a unidade mais basal do Calcário Esperança tenha sido depositada sob condições físicas estressantes. Características sedimentológicas e diagenéticas, bem como as análises de microfácies realizadas, apontam para condições deposicionais disaeróbicas, as quais parecem estar associadas a um ambiente marinho proximal, porém protegido da ação de ondas. As características tafonômicas são compatíveis com essa interpretação;

13) Características tafonômicas, morfológicas e sedimentológicas indicam que os representantes do gênero *Orbiculoidea* foram organismos epifaunais e pedunculados, que viviam fixos diretamente no substrato ou em cascalhos e restos esqueléticos presentes no fundo oceânico. Esses invertebrados devem ter sido organismos fisiologicamente generalistas e oportunistas, podendo habitar locais fisicamente estressantes. Por fim, é possível afirmar que apresentaram uma ampla tolerância batimétrica. No entanto, habitaram, preferencialmente, ambientes de baixa energia, os quais estão freqüentemente associados a sedimentos finos;

14) A unidade 2 é representada por um dolomito cinza claro, no qual fósseis de braquiópodes, bivalves e briozoários estão dispersos na matriz sedimentar. Ademais, cinco pavimentos descontínuos constituídos principalmente por braquiópodes articulados foram identificados no interior dessa unidade;

15) As assinaturas tafonômicas dos bioclastos (*e.g.*, predominância de espécimes desarticulados e de valvas ventrais, em detrimento das valvas dorsais) e a biofábrica (*e.g.*, elevada porcentagem de espécimes na posição hidrodinâmica estável) sugerem que as concentrações dessa unidade sejam parautóctones e que representem um tempestito distal, depositado acima do nível de base de onda de tempestade;

16) Os grupos ecológicos presentes na unidade 2 (*e.g.*, organismos suspensívoros da epifauna livre, pedunculada, bissada e colonial, da semi-infauna bissada e da infauna

rasa), bem como a dominância específica de determinadas guildas, apontam para o mesmo ambiente deposicional inferido a partir das características tafonômicas;

17) As características paleoautoecológicas dos organismos preservados nessa unidade (*e.g.*, presença de um grande sulco mediano e de asas, o fato de apresentarem conchas finas e redução do forâmen pedicular) são sugestivas de um ambiente deposicional de águas calmas e com substrato mole e lamoso, o qual foi ocasionalmente afetado por ondas de tempestades;

18) Por fim, ocorreu a deposição da unidade 3. Bivalves da infauna intermediária (*Solemya*) e da semi-infauna bissada (*Aviculopinna*) são proporcionalmente muito numerosos nessa unidade e estão preservados articulados e em posição de vida. Essas características são indícios de que a unidade em questão também represente um tempestito distal, porém depositado abaixo do nível de base de onda de tempestade e de que a assembléia de bivalves aí preservada seja autóctone;

19) A abundância de detritívoros na fauna da unidade 3 sugere, ainda, a ocorrência de águas calmas e de substrato lamoso, rico em matéria orgânica, durante a sua deposição;

20) A utilização de dados sedimentológicos, estratigráficos, tafonômicos e paleoecológicos no presente estudo, através da realização de uma análise estratigráfica de alta resolução ampliou o conhecimento sobre o ambiente deposicional do Calcário Esperança. Os sedimentos da unidade 1 devem ter sido depositados em um ambiente marinho restrito, enquanto os sedimentos da porção superior dessa unidade da Formação Piauí foram, provavelmente, depositados em ambiente marinho aberto do tipo plataforma carbonática, diferentemente do modelo proposto por Lima Filho (1991);

21) A ocorrência de eventos de tempestade parece ter tido uma importância fundamental na gênese das concentrações preservadas no Calcário Esperança, principalmente naquelas presentes nas unidades 2 e 3, as quais são tempestitos distais;

22) Todas as concentrações fossilíferas preservadas na unidade litoestratigráfica estudada apresentam complexidade interna simples e estilo bioestratinômico arcaico;

23) As características tafonômicas, autoecológicas e sedimentológicas, a sucessão estratigráfica e a comparação com comunidades modernas sugerem que o ambiente de deposição do Calcário Esperança tornou-se gradativamente mais profundo ao longo do tempo. Esse parece ter sido, portanto, o principal fator responsável pela variação faunística observada entre as unidades. A energia do meio, o tipo de substrato, o nível de oxigênio e a taxa de sedimentação também exerceram grande influência na estrutura trófica da comunidade e estão relacionados à variação batimétrica ocorrida;

24) Critérios tafonômicos, ecológicos, sedimentológicos e atualísticos sugerem que as unidades preservadas no Calcário Esperança apresentam mistura temporal da ordem de centenas de anos;

25) As unidades 1, 2 e 3 certamente apresentam diferentes graus de mistura temporal, uma vez que a taxa de sedimentação inferida variou ao longo da deposição de tais unidades;

26) Observou-se a ocorrência de mistura temporal desarmonica entre os bioclastos das unidades 2 e 3;

27) A presente dissertação reitera a importância da bioestratigrafia e da paleoecologia para uma interpretação mais fidedigna dos paleoambientes e dos parâmetros ambientais a eles relacionados, tais como profundidade do ambiente de deposição, salinidade, consistência dos substratos, taxa de sedimentação e oxigenação do fundo oceânico. Essas informações são obtidas com um nível de detalhe superior ao fornecido por tradicionais análises sedimentológicas e estratigráficas. A bioestratigrafia é, ainda, um pré-requisito para qualquer análise paleoecológica, uma vez que proporciona ferramentas para medir distorções *post-mortem* da comunidade;

28) Um estudo das características tafonômicas e paleoecológicas dos demais níveis calcários altamente fossilíferos preservados na porção superior da Formação Piauí (*e.g.*, Mucambo, Meruoca, Contendas), os quais já foram estudados do ponto de vista sedimentológico por Lima Filho (1991) e taxonômico por Anelli (1999), certamente auxiliará na compreensão das relações estratigráficas entre os referidos níveis e, conseqüentemente, em um maior entendimento da história geológica dessa formação.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABERHAN, M. (1994). Guild-structure and evolution of Mesozoic benthic shelf communities. **Palaios**, 9(6): 516-545.
- ABREU, F.A.M., SILVA, J.M.R., FARIA Jr., L.E.C., RODRIGUES, M.D.R., TRUCKENBRODT, W. (1977). **Projeto Balsas**. Belém: Relatório final, Convênio DNPM/UFGA. 47p.
- AB'SABER, A.N., TUNDISI, J.G., FORNERIS, L., MARINO, M.C., ROCHA, O. TUNDISI, T., SCHAEFFER-NOVELLI, Y., VUONO, Y.S., WATANABE, S. (1987). **Glossário de ecologia**. 1. São Paulo: ACIESP. 271p.
- ADLIS, D.S., GROSSMAN, E.L., YANCEY, T.E., McLERRAN, R.D. (1988). Isotope stratigraphy and paleodepth changes of Pennsylvanian cyclical sedimentary deposits. **Palaios**, 3(5): 487-506.
- AGER, D.V. (1967). Brachiopod palaeoecology. **Earth Science Reviews**, 3: 157-179.
- AGUIAR, G.A. (1971). Revisão Geológica da Bacia paleozóica do Maranhão. In: XXV CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, São Paulo, **Anais...**, p. 113-122.
- AIGNER, T. (1982). Calcareous tempestites: storm-dominated stratification in Upper Muschelkalk (Middle Trias, SW-Germany). In: EINSELE, G., SEILACHER, A. (eds.). **Cyclic and Event Stratification**. Berlin: Springer-Verlag. p. 180-198.
- AIGNER, T. (1985). Storm depositional systems: dynamic stratigraphy in modern and ancient shallow-marine sequences. **Lecture notes in Earth Sciences**. Berlin: Springer-Verlag, 3. 174p.
- ALEXANDER, R.R. (1984). Comparative hydrodynamic stability of brachiopod shells on current scoured substrates. **Lethaia**, 17: 17-32.
- ALEXANDER, R.R. (1986). Life orientation and *post-mortem* reorientations of Chesterian brachiopod shells by paleocurrents. **Palaios**, 1: 303-311.
- ALEXANDER, R.R., GIBSON, M.A. (1993). Paleozoic brachiopod autecology based on taphonomy example from the Devonian Ross Formation of Tennessee. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 100: 25-35.
- ALLMON, R.A. (1985). "Butterflied" bivalve as a paleoenvironmental indicator. In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Orlando, **Abstracts with Programs**, 17: 512.
- ANDRADE, S.M., DAEMON, R.F. (1974). Litoestratigrafia e bioestratigrafia do flanco sudoeste da Bacia do Parnaíba (Devoniano e Carbonífero). In: XXVIII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Porto Alegre, **Anais...**, p.17-21.

- ANDRADE, S.M., CAMARÇO, P.E.N. (1984). Geologia do Carbonífero dos flancos nordeste da Bacia do Paraná e sudoeste da Bacia do Parnaíba e suas possibilidades uraníferas. *In: XXXIII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA*, Rio de Janeiro, **Anais...**, p. 17-21.
- ANELLI, L.E. (1994). **Pelecípodes da Formação Piauí (Pensilvaniano Médio), Bacia do Parnaíba, Brasil**. Universidade de São Paulo, São Paulo (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências), 148p.
- ANELLI, L.E. (1999). **Invertebrados neocarboníferos da Formação Piauí (Bacia do Parnaíba) e Formação Itaituba (Bacia do Amazonas): taxonomia, análise cladística das subfamílias Oriocrassatellinae (Crassatellacea, Bivalvia) e Neospiriferinae (Spiriferoidea, Brachiopoda)**. Universidade de São Paulo, São Paulo (Tese de Doutorado – Instituto de Geociências), 184p.
- ANELLI, L.E., ROCHA-CAMPOS, A.C., LIMA FILHO, F.P. (1992). Paleoecologia dos bivalves da Formação Piauí (Neocarbonífero), Bacia do Parnaíba. *In: XXXVII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA*, São Paulo, **Boletim de resumos expandidos**, 1, Sessões Temáticas, p.502.
- ANELLI, L.E., SIMÕES, M.G., LIMA FILHO, F.P. (1993). Análise tafonômica da assembléia de bivalves do Calcário Mocambo, Formação Piauí (Neocarbonífero), Bacia do Parnaíba. *In: 13º CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA*, São Leopoldo, **Resumos**, p.108.
- ANELLI, L.E., SIMÕES, M.G., ROCHA-CAMPOS, A.C. (1998). Life mode of some brazilian Upper Paleozoic Anomalodesmatans. *In: JOHNSTON, P.A., HAGGART, J.W. (eds.). Bivalves- An Eon of evolution- paleobiological studies honoring Norman D. Newell*. Calgary: University of Calgary Press, p.69-74.
- ANELLI, L.E., ROCHA-CAMPOS, A.C., SIMÕES, M.G. (2002). Protobranch bivalves from the Piauí Formation (Middle Pennsylvanian), Parnaíba Basin, Brazil. **Revista Española de Paleontología**, 17(2): 165-176.
- ANELLI, L.E., ROCHA-CAMPOS, A.C., SIMÕES, M.G. (submetido). Pennsylvanian Pteriomorphian bivalves from the Piauí Formation, Parnaíba Basin, Brazil. **Journal of Paleontology**.
- ANELLI, L.E., ROCHA-CAMPOS, A.C., SIMÕES, M.G. (em preparação). Pennsylvanian Heteroconchia from Piauí Formation, Parnaíba Basin, Brazil.
- ANGIOLINI, L., BUCHER, H. (1999). Taxonomy and quantitative biochronology of Guadalupian brachiopods from the Khuff Formation, southeastern Oman. **Géobios**, 32(5): 665-699.
- ARCHBOLD, N.W. THOMAS, G.A. (1984). *Neospirifer* Fredericks, 1924 (Spiriferida, Brachiopoda): a review. **Journal of Paleontology**, 58(3): 626-635.

- ASSIS, J.F.P. (1979). Sobre uma fáunula de moluscos bivalves do Calcário Mocambo, Carbonífero da Bacia do Maranhão. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 52: 201-202.
- BAMBACH, R.K. (1983). Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. *In*: TEVESZ, M.J.S., McCALL, P.L. (eds.). **Biotic interactions in recent and fossil benthic communities**. New York: Plenum Press, p.719-746.
- BANERJEE, I., KIDWELL, S.M. (1991). Significance of molluscan shell beds in sequence stratigraphy: an example from the Lower Cretaceous Mannville Group. **Sedimentology**, 38: 913-934.
- BENTON, M.J., WALKER, A.D. (1981). The use of flexible synthetic rubbers for casts of complex fossils from natural moulds. **Geological Magazine**, 118(5): 551-556.
- BERGSTRÖM, J. (1968). Some Ordovician and Silurian brachiopods assemblages. **Lethaia**, 1(3): 230-237.
- BEST, M.M.R., KIDWELL, S.M. (2001a). Bivalve taphonomy in tropical mixed siliclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition. **Paleobiology**, 26: 80-102.
- BEST, M.M.R., KIDWELL, S.M. (2001b). Bivalve taphonomy in tropical mixed siliclastic-carbonate settings. II. Effect of bivalve life habitats and shell types. **Paleobiology**, 26: 80-102.
- BEUS, S.S., LANE, N.G. (1969). Middle Pennsylvanian fossils from Indian Springs, Nevada. **Journal of Paleontology**, 43 (4): 986-1000.
- BOUCOT, A.J. (1953). Life and death assemblages among fossils. **American Journal of Science**, 251: 25-40.
- BOUCOT, A.J. (1981). **Principles of benthic marine paleoecology**. Nova York, Academic Press. 463p.
- BOUCOT, A.J., BRACE, W., DeMAR, R. (1958). Distribution of brachiopods and pelecypod shells by currents. **Journal of Sedimentary Petrology**, 28(3): 321-332.
- BOUCOT, A.J., JOHNSON, J.G., PITRAT, C.W., STANTON, R.D. (1965). Spiriferida. *In*: MOORE, R.C. (ed.). **Treatise on Invertebrate Paleontology**, Part H, Brachiopoda 2. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press. p. 632-728.
- BOUCOT, A.J., ROWELL, A.J., RACHEBOEUF, P.R., PEREIRA, E., GONÇALVES, J.H.D.M., De-SIQUEIRA, L.P. (2001). Position of the Malvinokaffric Realm's northern boundary (Early Devonian) based on newly discovered brachiopods from the Parecis Basin (Brazil). **Journal of the Czech Geological Society**, 46(3-4): 109-120.
- BRANDT, D.S. (1989). Taphonomic grades as a classification for the fossiliferous assemblages and implications for paleoecology. **Palaos**, 4: 303-309.

- BRECHLEY, P.J., HARPER, D.A.T. (1998). **Palaeoecology: ecosystems, environments and evolution**. London: Chapman & Hall. 402p.
- BRENNER, R.L., DAVIES, D.K. (1973). Storm-generated coquinoid sandstone: genesis of high-energy marine sediments from the Upper Jurassic of Wyoming and Montana. **Geological Society of America Bulletin**, 84: 1685-1698.
- BRETSKI, P.J. (1969). Evolution of Paleozoic benthic marine invertebrate communities, **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 6: 45-59.
- BRETT, C.E. (1995). Sequence stratigraphy, biostratigraphy and taphonomy in shallow marine environments. **Palaaios**, 10: 597-616.
- BRETT, C.E. (1998). Sequence stratigraphy, paleoecology and evolution: biotic clues and responses to sea-level fluctuations. **Palaaios**, 13: 241-262.
- BRETT, C.E., BAIRD, G.C. (1986). Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. **Palaaios**, 1: 207-227.
- BRETT, C.E., BAIRD, G.C. (1993). Taphonomic approaches to temporal resolution in stratigraphy: examples from Paleozoic marine mudrocks. *In*: KIDWELL, S.M., BEHRENSMEYER, A.K. (eds.). **Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages**, Short Course in paleontology, 6: 250-274.
- BRETT, C.E., BAIRD, G.C. (1997). Epiboles, outages and ecological evolutionary bioevents: taphonomy, ecology and biogeographic factors. *In*: BRETT, C.E., BAIRD, G.C. (eds.). **Paleontological Events: stratigraphic, ecological and evolutionary implications**. New York: Columbia University Press, p.249-284.
- BRETT, C.E., BORDEAUX, Y.L. (1990). Taphonomy of brachiopods from a Middle Devonian shell bed: implications for the genesis of skeletal accumulations. *In*: McKINNON, D.I., LEE, D.E., CAMPBELL, J.D. (eds.). **Brachiopods through time**. Rotterdam, Netherlands: Balkema, Rotterdam, Brookfield, p.219-226.
- BRETT, C.E., BOUCOT, A.J., JONES, B. (1993). Absolute depths on Silurian benthic assemblages. **Lethaia**, 26: 25-40.
- BRETT, C.E., SEILACHER, A. (1991). Fossil lagerstätten; a taphonomic consequence of event sedimentation. *In*: EINSELE, G. RICKEN, W., SEILACHER, A. (eds.). **Cycles and Events in Stratigraphy**. Berlin: Springer Verlag, p.283-297.
- BRITO, I.M. (1980). Estratigrafia da Bacia do Parnaíba, II – As seqüências sedimentares superiores. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 52(4): 904.
- BRUNTON, C.H.C., LAZAREN, S.S., GRANT, R.E. (1995). A review and new classification of the brachiopod order Productida. **Paleontology**, 38: 915-936.
- BURTON, C.J., CURRY, G.B. (1985). Pelagic brachiopods from the Upper Devonian of east Cornwall (UK). **Proceedings, Ussher Society**, 6(2): 191-195.

- BUTTS-MATHESON, S.H. (2001). Paleoecological implications of brachiopod communities, Arco Hills Formation, (Chesterian), east-central Idaho. *In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Boston, Abstracts with Programs*, A-9.
- BUTTS-MATHESON, S.H., ISAACSON, P. (2002). Paleoecological implications of brachiopod communities, Arco Hills Formation, (Chesterian), east-central Idaho. *In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Denver, Abstracts with Programs*, 34(4): 47.
- CAMPANHA, V.A., ROCHA-CAMPOS, A.C. (1979). Alguns microfósseis da Formação Piauí (Neocarbonífero), Bacia do Parnaíba. **Boletim IG**, 10: 57-67.
- CAMPBELL, D.F., SILVA, S.O., ALVES, L. (1949). Relatório preliminar sobre a geologia da Bacia do Maranhão. **Boletim do Conselho Nacional do Petróleo**, 1.
- CAPUTO, M.V. (1984). **Stratigraphy, Tectonics, paleoclimatology and paleogeography of northern basins of Brazil**. Universidade da Califórnia, Santa Bárbara, Estados Unidos (Tese de Doutorado), 583p.
- CARROL, M., KOWALEWSKI, M., SIMÕES, M.G., GOODFRIEND, G.A. (2000). Quantitative estimates of time-averaging in articulate brachiopod accumulations from a holocene tropical shelf (Southern Brazil). *In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Reno, Abstracts with Programs*, 32(7): 13-14.
- CATE, A.S., EVANS, I. (1992). Life histories and population structure of Pennsylvanian brachiopods from north-central Texas as determined from size-frequency analysis. **Journal of Paleontology**, 66 (6): 868-880.
- CHERNS, L. (1979). The environmental significance of *Lingula* in Ludlow Series of the Welsh Borderland and Wales. **Lethaia**, 12: 35-46.
- CLARKE, J.M. (1899). A fauna superior do rio Trombetas, estado do Pará, Brasil. **Archivos do Museu Nacional**, 10: 2-48.
- CLARKSON, E.N.K. (1986). **Invertebrate Paleontology and evolution**. London: Chapman & Hall. 3 ed. 434p.
- CLIFTON, H.E., BOGGS Jr., S. (1970). Concave-up pelecypod (Psephidia) shells in shallow marine sand, Elk River beds, Southwestern Oregon. **Journal of Sedimentary Petrology**, 40: 888-897.
- COCKS, L.R.M. (1967). Depth patterns in Silurian marine communities. **Marine Geology**, 5: 379-382.
- COCKS, L.M.R. (1985a). Brachiopoda. *In: MURRAY, J.W. (eds.). Atlas of invertebrate macrofossils*. London: Longman, 241p.
- COCKS, R. (1985b). Fossil explained I: Brachiopods. **Geology Today**, 1 (1): 25.

- COCKS, L.M.R., McKERROW, W.S. (1978). *In*: McKERROW, W.S. (eds.). **The ecology of fossils: an illustrated guide**. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press. p.93-124.
- COOPER, G.A. (1972). Homeomorphy in Recent Deep-sea brachiopods. **Smithsonian Contributions to Paleobiology**, 11: 1-25.
- COOPER, G.A., GRANT, R.E. (1975). Permian brachiopods of West Texas III. **Smithsonian Contributions to Paleobiology**, 19: 795-1920.
- COOPER, G.A., GRANT, R.E. (1976). Permian brachiopods of West Texas IV. **Smithsonian Contributions to Paleobiology**, 21: 1923-2285.
- CRAIG, G.Y. (1952). A comparative study of the ecology and paleoecology of *Lingula*. **Transection of the Geological Society of Edimburgh**, 15: 110-120.
- CUMMINS, DOWELL, N.H., STANTON Jr., R.J., STAFF, G. (1986). The size-frequency distribution in paleoecology: effects of taphonomic process during formation of molluscan death assemblages in Texas Bays. **Paleontology**, 29: 495-518.
- CUNHA, F.M.B. (1986). **Evolução paleozóica da Bacia do Parnaíba e seu arcabouço tectônico**. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (Dissertação de Mestrado – Instituto de Geociências), 107p.
- DAEMON, R.F. (1974). Palinomorfos guias do Devoniano Superior e Carbonífero Inferior das bacias do Amazonas e Parnaíba. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 26(3/4): 549-587.
- DAVIDSON, T. (1860). The Carboniferous system in Scotland characterized by its Brachiopoda. **The Geologist**, 3: 219-240.
- DAVIES, D.J., POWELL, E.N., STANTON JR, R.J. (1989a). Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 72: 317-356.
- DAVIES, D.J., POWELL, E.N., STANTON JR, R.J. (1989b). Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shells beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 72: 317-356.
- DAVIS, J.C. (1986). **Statistics and data analysis in geology**. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2. 646p.
- DELECAT, S., PECKMANN, J., REITNER, J. (2001). Non-rigid cryptic sponges in oyster patch reefs (Lower Kimmeridgian, Langenberg / Oker, Germany). **Facies**, 45: 231-254.
- DELLA FÁVERA, J.C. (1984). Eventos de sedimentação episódica nas bacias brasileiras. Uma contribuição para atestar o caráter pontuado do registro sedimentar. *In*: XXXIII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Rio de Janeiro, **Anais...**, p. 489-501.

- DELLA FÁVERA, J.C. (1990). **Tempestito da Bacia do Parnaíba**. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (Tese de Doutorado – Instituto de Geociências), 2v. 400p.
- DEQUECH, V. (1949). **Diário do Congresso Nacional**, ano 4, 63: 2646.
- DEQUECH, V. (1950). Trabalho de pesquisa de carvão e água subterrânea no Piauí. **Boletim DNPM**, 87: 43-59.
- DOLIANITE, E. (1972). Relações entre as floras paleozóicas do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 441 (supl.): 113-117.
- DOMINICI, S. (2001). Taphonomy and paleoecology of shallow marine macrofossil assemblages in a collisional setting (Late Pliocene-Early Pleistocene, Western Emilia, Italy). **Palaos**, 16(4): 336-353.
- DOOD, J.R., STANTON Jr., R.J. (1981). **Paleoecology; concepts and applications**. New York, John Wiley & Sons. 2. 559p.
- DOYLE, P. (1996). **Understanding fossils: an introduction to invertebrate paleontology**. John Wiley & Sons. 409p.
- DNPM. (1977). Avaliação regional do setor mineral. Maranhão. **Boletim DNPM**, 44. 144p.
- DREW, G.A. (1900). Locomotion in *Solenomya* and its relatives. **Anatomischer Anzeiger**, 17: 257-266.
- DUARTE, A. (1936). Fósseis da sondagem de Therezina, estado do Piauí. **Notas Preliminares e Estudos. Divisão de Geologia e Mineralogia. DNPM.**, 2: 1-3.
- DUNHAM, R.J. (1962). Classification of carbonate rocks according to depositional structure. In: HAM, W.E. (eds.). Classification of carbonate rocks. Tulsa: **American Association of Petroleum Geologists Memoir**, 1. p. 108-121.
- EMERY, K.O. (1968). Position of empty pelecypod valves on the continental shelf. **Journal of Sedimentary Petrology**, 38(4): 1264-1269.
- EMIG, C.C. (1981a). Implications des données récentes sur les Lingules actuelles dans les interprétations paleoecologiques. **Lethaia**, 14: 151-156.
- EMIG, C.C. (1981b). Observations sur l'écologie de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda, Inarticulata). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 52: 47-61.
- EMIG, C.C. (1984). Importance du sediment dans la distribution des Lingules. **Lethaia**, 17: 115-123.

- EMIG, C.C. (1986). Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléoécologiques. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 53:245-253.
- EMIG, C.C., GALL, J.C., PAJAUD, D., PLAZIAT, J.C. (1978). Réflexions critiques sur l'écologie et la systématique des lingules actuelles et fossiles. **Géobios**, 11: 573-609.
- ENOS, P. (1983). Shelf environment. In: SCHOLLE, P.A., BEBOUT, D.G., MOORE, C.H. (eds.). Carbonate depositional environments. Tulsa, Oklahoma: **American Association of Petroleum Geologists Memoir 33**. p. 267-295.
- FAGERSTROM, J.A. (1964). Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance. **Geological Society of America Bulletin**, 75: 1197-1216.
- FARRIS, J.S. (1969). On the cophenetic correlation coefficient. **Systematic Zoology**, 18: 279-285.
- FARROW, G.E. (1971). Back-reef and lagoonal environments of alibaba Atoll distinguished by their crustacean burrows. **Symposium of the Zoological Society of London**, 28: 455-500.
- FERGUSON, L. (1962a). Distortion of *Crurithyris uri* (Fleming) from the Viséan rock of Fife, Scotland, by compactation of the containing sediment. **Journal of Paleontology**, 36: 115-119.
- FERGUSON, L. (1962b). The paleoecology of Lower Carboniferous marine transgression. **Journal of Paleontology**, 36(5): 1090-1107.
- FERGUSON, L. (1963). The paleoecology of *Lingula squamiformis* Phillips during a Scottish Mississippian marine transgression. **Journal of Paleontology**, 37: 669-681.
- FERNANDEZ-LOPES, S. (1995). Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements. **Géobios**, 18: 137-154.
- FIGUEIREDO, A.M., GABAGLIA, G.P. (1986). Sistema classificatório aplicado às bacias sedimentares brasileiras. **Revista Brasileira de Geociências**, 16(4): 350-369.
- FLESSA, K.W. (1993). Time-averaging and temporal resolution in recent marine shelly faunas. In: Kidwell, S.M., Behrensmeier, A.K. (eds.). **Taphonomic Approaches to Time Resolution in Fossil Assemblages**. Short Courses in Paleontology, v.6, p.9-33.
- FLESSA, K.W., KOWALEWSKI, M. (1994). Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimates the radiocarbon literature. **Lethaia**, 27: 153-165.
- FOLK, R.L. (1959). Practical petrographic classification of limestones. **American Association of Petroleum Geologists Bulletin**, 43: 1-38.

- FOLK, R.L. (1962). Spectral subdivision of limestone types. *In*: HAM, W.E. (eds.). **Classification of carbonate rocks**. Tulsa: **American Association of Petroleum Geologists Memoir**, 1. p. 62-84.
- FONSECA, V.M.M. (2000). Braquiópodes. *In*: CARVALHO, I.S. (eds.). **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Editora Interciência. p.365-385.
- FÜRSICH, F.T. (1976). Fauna-substrate relationship in the Corallian of England. **Lethaia**, 9: 343-356.
- FÜRSICH, F.T. (1981). Salinity-controlled benthic associations from the Upper Jurassic of Portugal. **Lethaia**, 14: 203-223.
- FÜRSICH, F.T., HURST, J.M. (1974). Environmental factors determining the distribution of brachiopods. **Palaeontology**, 17(4): 879-900.
- FÜRSICH, F.T., SYKES, R.M. (1977). Paleobiogeography of the European boreal realm during Oxfordian (Upper Jurassic) times: a quantitative approach. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**, 155: 137-161.
- FÜRSICH, F.T., HEINBERG, C. (1983). Sedimentology, biostratigraphy and paleoecology of an Upper Jurassic offshore sand bar complex. **Bulletin of the Geological Society of Denmark**, 32: 67-95.
- FÜRSICH, F.T., KAUFFMAN, E.G. (1984). Paleocology of marginal marine sedimentary cycles in the Albian Bear River Formation of south-western Wyoming. **Palaeontology**, 27(3): 501-536.
- FÜRSICH, F.T., KIRKLAND, J.I. (1986). Biostratigraphy and paleoecology of a Cretaceous brackish lagoon. **Palaos**, 1: 543-560.
- FÜRSICH, F.T., OSCHMANN, W. (1986). Storm shell beds of *Nanogyra virgula* in Upper Jurassic of France. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, 172: 141-161.
- 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. **Palaos**, 2: 543-559.
- FÜRSICH, F.T., ABERHAN, M. (1990). Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. **Lethaia**, 23: 143-152.
- FÜRSICH, F.T., FLESSA, K.W. (1991). Ecology, taphonomy and paleoecology of recent and Pleistocene molluscan fauna of Bahia La Choya, northern Gulf of California. **Zitteliana**, 18: 1-180.
- FÜRSICH, F.T., OSCHMANN, W. (1993). Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. **Journal of the Geological Society, London**, 150: 169-185.

- FÜRSICH, F.T., OSCHMANN, W., JAITLEY, A.K., SINGH, I.B. (1991). Faunal response to transgressive-regressive cycles: example from the Jurassic of western India. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 85: 149-159.
- FÜRSICH, F.T., FREYTAG, S., RÖHL, J., SCHMID, A. (1995). Palaeoecology of benthic associations in salinity-controlled marginal marine environments: examples from the Lower Bathonian (Jurassic) of the Causses (southern France). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 113: 135-172.
- FÜRSICH, F.T., BERNDT, R., SCHEUE, R.T., GAHR, M. (2001). Comparative ecological analysis of Toarcian (Lower Jurassic) benthic faunas from southern France and east-central Spain. **Lethaia**, 34: 169-199.
- FUTTERER, E. (1982). Experiments on the distinction of wave and current-influenced shell accumulations. In: EINSELE, G., SEILACHER, A. (eds.). **Cyclic and event stratification**. Berlin: Springer-Verlag, p. 175-179.
- GHILARD, R.P. (1999). **Paleoautoecologia dos bivalves do Grupo passa Dois (Neopermiano) no estado de São Paulo**: bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar. Universidade de São Paulo, São Paulo (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências), 160p.
- GHILARD, R.P., SIMÕES, M.G. (2000). Bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar: um estudo de casos do paleozóico Superior da Bacia do Paraná, Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia**, XXIII(51): 3-20.
- GHILARD, R.P., SIMÕES, M.G., SALES, A.F., RODRIGUES, S.C., LEME, J., HOLZ, M. (2002). Roteiro paleontológico da seção geológica na estrada de ferro (Jaguariaíva-Arapoti), PR, Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil: variações faunísticas e tafonômicas no contexto da estratigrafia de seqüências. In: 1º SIMPÓSIO DE ROTEIROS GEOLÓGICOS DO PARANÁ, Ponta Grossa, **Anais...**, p.53-65.
- GIBSON, M.A. (1984). *In situ* and transported invertebrate assemblages from the Upper Cliff Coal Interval, Plateau Coal Field, northern Alabama. **Southeastern Geology**, 25(2): 71-78.
- GIBSON, M.A., GASTALDO, R.A. (1984). Biofacies-lithofacies relationships of invertebrate assemblages with the Upper Cliff Coal (Pennsylvanian), northern Alabama. In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Reno, **Abstracts with Programs**, 16(3): 140.
- GIBSON, M.A., GASTALDO, R.A. (1987). Invertebrate paleoecology of the Upper Cliff Coal (Pennsylvanian), Plateau Coal Field, northern Alabama. **Journal of Paleontology**, 61(3): 439-450.
- GLENN-SULLIVAN, E.C., EVANS, I. (2001). The effects of time-averaging and taphonomy on the identification of reefal sub-environments using larger Foraminifera: Apo Reef, Mindoro, Philippines. **Palaios**, 16: 399-408.

- GÓES, A.M.O. (1995). **A Formação Poti (Carbonífero Inferior), da Bacia do Parnaíba**. Universidade de São Paulo, São Paulo (Tese de Doutorado – Instituto de Geociências), 171p.
- GÓES, A.M.O., FEIJÓ, F.J. (1994). Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências PETROBRÁS**, 8 (1): 57-67.
- GÓES, A.M.O., SOUZA, J.M.P., TEIXEIRA, L.B. (1989). Estágio exploratório e perspectivas petrolíferas da Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências PETROBRÁS**, 4 (1): 55-64.
- GÓES, A.M.O., TRAVASSOS, W.A., NUNES, K.C. (1992). Projeto Parnaíba-Reavaliação da bacia e perspectivas exploratórias. Belém, PETROBRÁS, **Relatório interno**. 62p.
- GÓES, A.M.O., COIMBRA, A.M., NOGUEIRA, A.C.R. (1996). Faciologia da Formação Poti (Carbonífero Inferior) e das unidades adjacentes (formações Longá e Poti), da Bacia do Parnaíba. In: V SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DA AMAZÔNIA, Belém, **Anais...**, p. 212-213.
- GÓMEZ, J.J., FERNANDEZ-LÓPEZ, S. (1994). Condensation processes in shallow platforms. **Sedimentary Geology**, 92: 147-159.
- GORDON Jr., M., POJETA Jr., J. (1975). Pelecypoda and Rostroconchia of the Amsden Formation (Mississippian and Pennsylvanian) of Wyoming. **United States Geological Service, Professional Paper**, 848. 24p.
- GRAHAM, D.K. (1972). A review of the brachiopod genus orbiculoidea in the Scottish Carboniferous. **Bulletin of the Geological Survey of Great Britain**, 38: 43-58.
- GRANT, R.E. (1966). Spine arrangement and life habitats of the productoid brachiopod *Waagenoconcha*. **Journal of Paleontology**, 40: 1063-1069.
- GRANT, R.E. (1968). Structural adaptation in two Permian brachiopod genera, Salt Range, West Pakistan. **Journal of Paleontology**, 42: 1-32.
- GRAY, J.E. (1840). **Synopsis of the contents of the British Museum**. 42nd edition. 370p.
- GREENSTEIN, B.J. (1992). Taphonomic bias and the evolutionary history of the family Cidaridae (Echinodermata: Echinoidea). **Paleobiology**, 10: 50-79.
- GRIFFING, D.H. (1987). **Petrography, stratigraphy, and depositional environments of the Arco Hills Formation (Chesterian) of east-central Idaho**. University of Idaho, Moscow (Dissertação de mestrado), 116p.
- GROSSMAN, E.L., CHUANLUN, Z., YANCEY, T.E. (1991). Stable-isotope stratigraphy of brachiopods from Pennsylvanian shales in Texas. **Geological Society of America Bulletin**, 103(7): 953-965.

- HALLMANN, D.P., MARCOT, J.D., FLESSA, K.W. (1996). Experimental taphonomy: the effect of shell size and shape on transport within the intertidal zone. *In*: SIXTH NORTH AMERICAN PALEONTOLOGICAL CONVENTION. **Abstracts of Paper**. p.157.
- HAMMOND, L.S. (1983). Experimental studies of salinity tolerance, burrowing behavior and pedicle regeneration in *Lingula anatina*. **Journal of Paleontology**, 57: 1311-1316.
- HANCOCK, N.J., HURST, J.M., FÜRSICH, F.T. (1974). The depths inhabited by silurian brachiopod communities. **Journal of the Geological Society of London**, 130: 151-156.
- HARPER, D.A.T., MORAN, R. (1997). Brachiopod life styles. **Geology Today**, 13(6): 235-238.
- HART, B.S., LONG, B.F. (1990). Storm deposits from the Quaternary Outardes Delta, Quebec, Canada. **Sedimentary Geology**, 67: 1-5.
- HOARE, R.D., STURGEON, M.T. (1972). *Pteronites americana* (Meek) from Brush Creek (Conemaugh), Southeastern Ohio. **The Compass**, 49(2): 61-64.
- HOARE, R.D., STURGEON, M.T., KINDT, E.A. (1979). Pennsylvanian marine bivalvia and Rostroconchia of Ohio. **Bulletin of Ohio Division of Geological Survey**, 67. 77p.
- HOGEBOM, T., ARCHBOLD, N.W. (1999). Additional specimens of Early Permian brachiopods from the Callytarra Formation, Carnarvon Basin, western Australia: new morphological data. **Proceedings of the Royal Society of Victoria**, 111(2): 255-269.
- HOLLAND, S.M. (1988). Taphonomic effects of sea-floor exposure on a Ordovician brachiopod assemblage. **Palaios**, 3: 588-597.
- HOLLAND, S.M. (1995). The stratigraphic distribution of fossils. **Paleobiology**, 21: 92-109.
- HOLLAND, S.M., MILLER, A.I., MEYER, D.L., DATILLO, B.F. (2001). The detection and importance of subtle biofacies within a single lithofacies: the Upper Ordovician Kope Formation of the Cincinnati, Ohio Region. **Palaios**, 16: 205-217.
- HOLLINGWORTH, N.T.J., WIGNALL, P.B. (1992). The Callovian-Oxfordian boundary in Oxfordshire and Wiltshire based in two new temporary sections. **Proceedings of the Geologist's Association**, 103: 15-30.
- HOLZ, M., SIMÕES, M.G. (2002). **Elementos fundamentais da tafonomia**. Porto Alegre: Editora da Universidade/UFRGS. 231p.
- HUDSON, J.D. (1963a). The recognition of salinity-controlled molluscs assemblages in the Great Estuarine Series (Middle Jurassic) of the Inner Hebrides. **Palaeontology**, 6: 318-326.
- HUDSON, J.D. (1963b). The ecology and stratigraphic distribution of the invertebrate fauna of the Great Estuarine Series. **Palaeontology**, 6: 327-348.

- HUDSON, J.D. (1980). Aspects of brackish-water facies and faunas from the Jurassic of north-west Scotland. **Proceedings of the Geologist's Association** 91: 99-105.
- IANUZZI, R. (1994). **Reavaliação da flora carbonífera da Formação Poti, Bacia do Parnaíba**. Universidade de São Paulo, São Paulo (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências), 233 p.
- IBGE, (1979). **Carta internacional do mundo ao 1000 000. Folha SB-23 (Folha Teresina)**: 3 eds.
- JAMES, N.P., KENDAL, A.C. (1992). Introduction to carbonate and evaporite facies models. *In*: WALKER, N.P., JAMES, N.P. (eds.). **Facies models: response to sea level change**. St. John's, Newfoundland: Geological Association of Canada. p.265-275.
- JOHNSON, M.E. (1977). Succession and replacement in the development of Silurian brachiopod populations. **Lethaia**, 10: 83-93.
- JONES, B., DESROCHERS, A. (1992). Shallow platform carbonates. *In*: WALKER, R.G., JAMES, N.D. (eds.). **Facies Models: response to sea level change**. St. John's Newfoundland: Geological Association of Canada. p. 277-301.
- KAESLER, R.L. (1997). Brachiopoda, Revised, v.1, part H. *In*: KAESLER, R.L. (eds.). **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas Press, 539p.
- KAMMER, T.W. (1985). Basinal and prodeltaic communities of the early Carboniferous Borden Formation in Northern Kentucky and Southern Indiana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 49: 79-121.
- KAUFFMAN, E.G. (1969). Form, function and evolution. *In*: MOORE, R.C. (ed.). **Treatise on Invertebrate Paleontology**, Part N, Mollusca, 6. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press. p. 129-205.
- KAUFFMAN, E.G., SAGEMAN, B.B. (1992). Biological patterns in sequence stratigraphy: Cretaceous of the Western Interior Basin, North America. *In*: LIDGARD, S., CRANE, P.R. (eds.). **FIFTH NORTH AMERICA PALEONTOLOGICAL CONVENTION, Abstracts with programs**, p.158.
- KEGEL, W. (1951). Sobre alguns trilobitas carboníferos do Piauí e Amazonas. **Boletim DNPM**, 135, 1-38.
- KEGEL, W. (1952). Contribuição ao estudo do Devoniano da Bacia do Parnaíba. **Boletim DNPM**, 141: 1-48.
- KEGEL, W. (1956). As inconformidades da Bacia do Parnaíba e zonas adjacentes. **Boletim DNPM**, 160: 1-59.
- KEGEL, W., COSTA, M.T. (1951). Espécies neopaleozóicas do Brasil da família Aviculopectnidea, ornamentadas com costelas finas fasciculadas. **Boletim DNPM**, 137: 1-48.

- KENCHINGTON, R.A., HAMMOND, L.S. (1978). Population structure, growth and distribution of *Lingula anatina* (Brachiopod) in Queensland, Australia. **Journal of Zoology**, 184: 63-81.
- KENDAL, M.G., STUART, A. (1967). **Advanced theory of statistics**. London: Charles Griffin & Co. 2 eds. v.2. 690p.
- KENNEDY, N.L., YANCEY, T.E. (1985). Depth-gradient analysis and biotic succession in Colony Creek Cycle (Late Pennsylvanian) of north Texas. **American Association of Petroleum Geologists Bulletin**, 69(1): 146.
- KIDWELL, S.M. (1982). Time scales of fossil accumulation: patterns from Miocene benthic assemblages. *In*: THIRD NORTH AMERICAN PALEONTOLOGICAL CONVENTION, **Proceedings**, 1: 295-300.
- KIDWELL, S.M. (1990). Phanerozoic evolution of macroinvertebrate shell accumulations: preliminary data from the Jurassic of Great Britain. *In*: MILLER III, W.W. (eds.). **Paleocommunity Temporal Dynamics**. Paleontol. Soc. Spec. Publ., 5: 309-327.
- KIDWELL, S.M. (2001). Preservation of species abundance in marine death assemblages. **Science**, 294/5544: 1091-1094.
- KIDWELL, S.M., JABONSKI, D. (1983). Taphonomic feedback: ecological consequences of shell accumulation. *In*: TEVESZ, M.J.S., McCALL, P.L. (eds.). **Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities**. New York: Plenum Press, p.195-248.
- 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**. New York: Plenum Press, p.115-209.
- KIDWELL, S.M., HOLLAND, S.M. (1991). Field description of coarse bioclastic fabrics. **Palaios**, 6: 426-434.
- KIDWELL, S.M., BEHRENSMEYER, A.K. (1993). **Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages**. Paleontological Society, Short Courses in Paleontology, n.6.
- KIDWELL, S.M., BRECHLEY, P.J. (1996). Evolution of the fossil record: thickness trends in marine skeletal accumulations and their implications. *In*: JABLONSKI, D.H., LIPPIS, J.H., BRECHLEY, P.J. (eds.). **Evolutionary Paleobiology**. Chicago: University of Chicago Press, p.290-336.
- KIDWELL, S.M., FÜRSICH, F.T., AIGNER, T. (1986). Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. **Palaios**, 1: 228-238.
- KIDWELL, S.M., ROTHFUS, F.T., BEST, M.M.R. (2001). Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system and target taxa. **Palaios**, 16: 26-52.

- KOBAYASHI, T., IGO, H. (1965). On the occurrence of graptolite shales in north Thailand; contribution to the geology and paleontology of southeast Asia, XVIII. **Japanese Journal of Geology and Geography**, 36(2-4): 37-44.
- KONDO, Y., KIKUCHI, N. (1995). "Shelly softground" colonized by an endobryssate bivalve *Modiolus kurulensis*: an example of taphonomic feedback from the Pleistocene of Kanazawa. **Transactions and Proceedings, Paleontological Society of Japan**, 180: 290-302.
- KONDO, Y., ABBOTT, S.T., KITAMURA, A., KAMP, P.J.J., NAISH, T.R., KAMATAKI, T., SAUL, G.S. (1998). The relationship between shell bed type and sequence architecture; examples from Japan and New Zealand. **Sedimentary Geology**, 122: 109-127.
- KOVACK COMPUTING SERVICE. (2000). MVSP – **Multivariate statistical package**. Version 3.12 Anglesey (Wales, UK). KCS. Web: <http://www.kovcomp.co.uk>
- KOWALEWSKI, M. (1996a). Time-averaging, Overcompleteness, and the Geological Record. **The Journal of Geology**, 104: 317-326.
- KOWALEWSKI, M. (1996b). Taphonomy of a living fossil: The lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico. **Palaios**, 11: 244-265.
- KOWALEWSKI, M., FLESSA, K.W., AGGEN, J.A. (1994). Taphofacies analysis of Recent shelly cheniers (beach ridge), northeastern Baja California, Mexico. **Facies**, 31: 209-242.
- KOWALEWSKI, M., GOODFRIEND, G.A., FLESSA, K.W. (1998). High-resolutions estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time-averaging. **Paleobiology**, 24: 287-304.
- KOWALEWSKI, M., SIMÕES, M.G., CARROL, M., RODLAND, D.L. (2002). Abundant brachiopods on a tropical upwelling-influenced shelf (southeast Brazilian bight, South Atlantic). **Palaios**, 17: 277-286.
- KRAFT, J.C., CHRZASTOWSKI, M.J. (1985). Coastal Stratigraphic sequences. In: DAVIS, R.A., Jr. (eds.). **Coastal Sedimentary Environments**. Nova York: Springer-Verlag. p. 625-663.
- KREISA, R.D. (1981). Storm-generated sedimentary structures in subtidal marine facies with examples from the Middle and Upper Ordovician of southwestern Virginia. **Journal of Sedimentary Petrology**, 51: 823-848.
- LAVINA, E.L.C. (1992). Evolução paleoclimática do Permiano e estabelecimento da sedimentação continental Mesozóica no Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia**, 36: 123-124.
- LEHMAN, D., POPE, J.K. (1989). Upper Ordovician tempestites from Swatara Gap, Pennsylvania: depositional processes affecting the sediments and paleoecology of the fossil faunas. **Palaios**, 4(6): 553-564.

- LEIGHTON, L.R. (1999). Possible latitudinal predation gradient in Midle Paleozoic oceans. **Geology**, 27: 47-50.
- LEIGHTON, L.R. (2000). Environmental distribution of spinose brachiopods from the Devonian of New York; test of the soft-substrate hypothesis. **Palaios**, 15: 184-193.
- LEVINTON, J.S. (1970). The paleoecological significance of opportunistic species. **Lethaia**, 3: 69-78.
- LEWY, Z., SAMTLEBEN, C. (1979). Functional morphology and paleontological significance of the conchiolin layer in corbulid pelecypods. **Lethaia**, 12: 341-351.
- LIMA, E.A.M., LEITE, J.F. (1978). **Projeto Estudo Global dos Recursos Minerais da Bacia Sedimentar do Araripe. Integração Geológica Metalogenética**. Recife, DNPM-CPRM, 16v.
- LIMA FILHO, F.P. (1991). **Fácies e Ambientes deposicionais da Formação Piauí (Pensilvaniano), Bacia do Parnaíba**. Universidade de São Paulo, São Paulo (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências), 137 p.
- LIMA FILHO, F.P. (1999). **A seqüência permo-pensilvaniana da Bacia do Parnaíba**. Universidade de São Paulo, São Paulo (Tese de Doutorado - Instituto de Geociências), 155 p.
- LIMA FILHO, F.P., ANELLI, L.E. (1997). Contribution to the Late Paleozoic stratigraphy of the Parnaíba Basin. **Newsletter on Carboniferous Stratigraphy**. IUGS Subcomission on Carboniferous Stratigraphy, 15: 36-37.
- LIMA FILHO, F.P., MACHADO, M.F., CÓRDOBA, M.F., SOUZA, D.C. (1995). O Permo-Pensilvaniano na porção nordeste da Bacia do Parnaíba: exemplo de sedimentação costeira. *In*: 16º SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO NORDESTE, Recife, **Anais...**, p. 370-373.
- MABESOONE, J.M. (1977). Paleozoic – Mesozoic deposits of the Piauí – Maranhão syncline (Brasil): geologic history of a sedimentary basin. **Sedimentary Geology**, 19: 7-38.
- MACHADO, D.M.C., KOTZIAN, C.B. (2000). Moluscos. *In*: CARVALHO, I.S. (eds.). **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. p.387-414.
- MALINKI, J.M., HECKEL, P.H. (1998). Paleogeography and taphonomy of faunal assemblages in gray core (offshore) shales in Midcontinent Pennsylvanian cyclothems. **Palaios**, 13(4): 311-334.
- MANDIC, O., PILLER, W.E. (2001). Pectinid coquinas and their paleoenvironmental implications – examples from the early Miocene of northeastern Egypt. . **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 172: 171-191.
- MARTIN, R.M. (1999). **Taphonomy: a process approach**. Cambridge: Cambridge University Press, 508p.

- MARTIN, R.M., PATTERSON, R. GOLDSTEIN, S., KUMAR, A. (1999). Taphonomy as a tool in paleoenvironmental assessment. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Special Issue, 149, 429p.
- McALESTER, A.L., RHOADS, D.C. (1967). Bivalves as bathymetric indicators. **Marine Geology**, 5: 383-388.
- McFARLAND, S., WESTROP, S.R., CHELL, R.J. (1999). Allogenic versus autogenic processes in the genesis of Middle Ordovician brachiopod – rich shell beds, Verulam Formation, Ontario. **Palaaios**, 14: 282-297.
- MELDAHL, K.H., FLESSA, K.W. (1990). Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a Recent intertidal/shallow shelf. **Lethaia**: 23: 43-60.
- MENDES, J.C. (1957^a). Rhynchonellacea, Rostrospiracea e Terebratulacea do Carbonífero do Rio Tapajós, Brasil. **Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia**, 6: 15-34.
- MENDES, J.C. (1957^b). A série Itaituba (Carbonífero) no Vale do Rio Tapajós, Estado do Pará. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 29: 567-577.
- MENDES, J.C. (1959). Chonetacea e Productacea carboníferos da Amazônia. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras**, Universidade de São Paulo, 236: 1-83.
- MENDES, J.C. (1961). Notas suplementares sobre os braquiópodes carboníferos da Amazônia. **Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia**, 10: 5-24.
- MENDES, J.C. (1966). Moluscos da Formação Itaituba (Neocarbonífero), Estado do Pará, Brasil. **Caderno da Amazônia**, 9: 1-56.
- MENDES, J.C. (1977). **Paleontologia Geral**. LTC- Livros Técnicos e Científicos Editora S.A., 342p.
- MENDES, J.C. (1988). **Paleontologia Básica**. São Paulo: T.A. Queiroz & Editora da Universidade de São Paulo. 347p.
- MESNER, J.C., WOOLDRIDGE, L.C.P. (1964). Maranhão Paleozoic Basin and cretaceous coastal basins, north Brazil. **Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists**, 48(9): 1475-1512.
- MEZZALIRA, S. (1956). Novas ocorrências de camadas marinhas permo-carboníferas no estado de São Paulo. **Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia**, 5(1): 61-69.
- MILLER, A.I. (1988). Spatial resolution in subfossil molluscan remains: implications for paleobiological analysis. **Paleobiology**, 14: 91-103.
- MILLER, M.F., SMAIL, S.E. (1997). A semi quantitative field method for evaluation bioturbation on bedding planes. **Palaaios**, 12: 391-396.

- MILLER, K.B., BRETT, C.E., PARSONS, K.M. (1988). The paleoecologic significance of storm-generated disturbance within a Middle Devonian Muddy Epeiric Sea. **Palaios**, 3; 35-52.
- MOFFETT, D.L., LANGENHEIM Jr., R.L. (1986). Biostratigraphy and paleoecology of Desmoinesian (Pennsylvanian) brachiopods, Bird Spring Group, Arrow Canyon, Clark County, Nevada. **American Association of Petroleum Geologists Bulletin**, 70(5): 622.
- MONTEIRO, R.C., BERNARDES, E.S., MASSON, M.R., LANDIM, P.M.B. (2000). Análise estatística multivariada aplicada à avaliação de jazidas para materiais cerâmicos. **Geociências, UNESP**, 19(1): 133-140.
- MORSE, E.S. (1913). Observations on living *Solenomya*. **Biological Bulletin**, 25: 261-281.
- MUIR-WOOD, H.M. (1962). On the morphology and classification of the brachiopod suborder Chonetacea. **British Museum of Natural History, Mon.**, 132p + 16pl.
- MUIR-WOOD, H.M., COOPER, G.A. (1960). Morphology, classification and life habitats of Productoidea (Brachiopoda). **The Geological Society of America, Memoir**, 81. 447p + 135pl.
- MUIR-WOOD, H.M., WILLIAMS, A. (1965). Strophomenida. In: MOORE, R.C. (ed.). **Treatise on Invertebrate Paleontology**, Part H, Brachiopoda 2. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press. p. 361-521.
- NAGLE, J.S. (1967). Wave and current orientation of shells. **Journal of Sedimentary Petrology**, 37(4): 1124-1138.
- NEALL, V.E. (1970). Notes on the ecology and paleoecology of *Neothyris*, an endemic New Zealand brachiopod. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, 4: 117-125.
- NOBLE, J.P.A., LOGAN, A. (1981). Size-frequency distribution and taphonomy of brachiopods: a recent model. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 36: 87-105.
- NORRIS, R.D. (1986). Taphonomic gradients in shelf fossil assemblages: Pliocene, Purisima Formation, California. **Palaios**, 1: 256-270.
- NUNES, J.R.S. (1999). **Análise tafonômica dos braquiópodes inarticulados (Lingulida) do Membro Jaguariaíva, Formação Ponta Grossa (Devoniano) e suas implicações paleoambientais**. Universidade Estadual Paulista – câmpus de Botucatu, Botucatu (Monografia de conclusão de curso - Instituto de Biociências), 62 p.
- OBOH, F.E. (1992). Multivariate statistical analysis of palynodebries from the Middle Miocene of the Niger Delta and their environment significance. **Palaios**, 7: 559-573.

- OLIVEIRA, E. (1934). Ocorrência de plantas carboníferas da flora cosmopolita no Estado do Piauí. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 6: 113-118.
- OLIVEIRA, R.G. (1988). **Arcabouço geotectônico da região na faixa Riacho do Pontal, nordeste do Brasil; dados aeromagnéticos e gravimétricos**. Universidade de São Paulo, São Paulo (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências), 157 p.
- OLIVEIRA, A.I., LEONARDOS, O.H. (1943). **Geologia do Brasil**. 2 eds. Rio de Janeiro; Serv. Inf. Agric. (série didática), 472p.
- OLIVEIRA, A.M., WOOD, W.L. (1997). Hydrodynamics of bivalve shell entrainment. **Journal of Sedimentary Research**, 67A: 514-526.
- ORBIGNY, A.D'. (1847). Considérations zoologiques et géologiques sur les brachiopodes ou palliobranches. **Academie des Sciences de Paris**, 25: 193-195 e 266-269.
- OSCHMANN, W. (1993). Environmental oxygen fluctuations and the adaptive response of marine benthic organisms. **Journal of the Geological Society of London**, 150: 187-191.
- OTTONE, E.G., ROSSELO, E.A., SIMANAUSKAS, T., VACHARD, D. (1998). Paleontology and biostratigraphy of the Late Palaeozoic Copacabana Group at the Angosto del Beu, Bolívia. **Ameghiniana**, 35(1): 87-96.
- OWEN, L.A. (1988). The paleontology and geochemistry of the *Gastrioceras cancellatum* marine band, on the Glyn Neath bank, North Crop of the South Wales Coalfield. **Mercian Geology**, 11(3): 161-170.
- PAINE, R.T. (1963). Ecology of the Brachiopod *Glottidia pyramidata*. **Ecological Monographs**, 33: 187-213.
- PAINE, R.T. (1970). The sediment occupied by Recent lingulid brachiopods and some paleoecological implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 7: 21-31.
- PAIVA, E., MIRANDA, J. (1937). Carvão mineral do Piauí. **Boletim DNPM**, 20: 1-92.
- PARSLEY, R.L. (1989). Latex casting of macroinvertebrates fossils. In: FELDMAN, R.M., CHAPMAN, R.E., HANNIBAL, J.T. **Paleotechniques**. The Paleontological Society Special Publication, nº 4.
- PARSONS, K.M., BRETT, C.E. (1991). Taphonomic processes and biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblages. In: DONOVAN, S.K. (eds.). **The processes of Fossilization**. New York: Columbia University Press, p.22-65.
- PARSONS, K.M., BRETT, C.E., MILLER, K.B. (1988). Taphonomy and depositional dynamics shell-rich mudstones. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 63(1): 109-139.

- PARSONS-HUBBARD, K.M., POWELL, E.N., STAFF, G.M., CALLEDAR, W.R., BRETT, C.E., WALKER, S.E. (1999). The effect of shallow burial and sediment type on shell preservation from self to slope environments. *In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Denver, Abstracts with Programs*, A-419.
- PATZKOWSKY, M.E. (1995). Gradient analysis of Middle Ordovician brachiopod biofacies: biostratigraphic, biogeographic and macroevolutionary implications. *Palaios*, 10: 154-179.
- PEOU, S., ENGEL, B.A. (1979). A Carboniferous fauna from Rawdon Vale, New South Wales. *Alcheringa*, 3(2): 141-157.
- PETRI, S., FÚLFARO, V.J. (1983). **Geologia do Brasil**. São Paulo: T.A. Queiroz. 631p.
- PICKERRIL, R.K., BRENCHLEY, P. (1991). Benthic macrofossils as paleoenvironments indicators in marine siliciclastic facies. *Geoscience Canada*, 18(3): 119-138.
- PLUMMER, F.B., PRICE, L.I., GOMES, F.A. (1948). Estados do Maranhão e Piauí (Geologia), Brasil. Rio de Janeiro, **Conselho Nacional do Petróleo**: 87-134 (Relatório, 1946).
- PODY, R., DEWEY, C. (1986). Marine facies in Upper Pottsville; new data from Black Warrior Basin in northern Alabama. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 70(5): 633.
- POPP, M.T.B., BURACK, M.I.A., ESTEVES, I.R.F. (1981). Estudo preliminar sobre o conteúdo paleontológico da Formação Vila Maria (pré-Devoniano) da Bacia do Paraná. *Pesquisas*, 14: 169-180.
- POWELL, E.N., DAVIES, D.J. (1990). When is an "old" shell really old? *Journal of Geology*, 98: 823-844.
- POWELL, E.N., LOGAN, A., STANTON Jr., J., DAVIES, D.J., HARE, P.E. (1989). Estimating time-since-death from the free amino acid content of mollusc shell: a measure of time-averaging in modern death assemblages? Description of technique. *Palaios*, 4: 16-31.
- PURDY, E.G. (1964). Sediments as substrates. *In: IMBRIE, J., NEWELL, N. (eds.). Approaches to paleoecology*. Nova York: John Wiley & Sons. p.238-271.
- RACHEBOEUF, P.R., GARCIA, J.P. (1996). Spine asymmetry in chonetoid brachiopods: an example of reiterated heterochronies linked to intra-Devonian events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123: 323-342.
- RAMSBOTTOM, W.H.C. (1978). Carboniferous. *In: MCKERROW, W.S. (eds.). The ecology of fossils: an illustrated guide*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press. p.146-183.
- RATHBUN, R. (1874). On the Devonian Brachiopoda of Ereré, Province of Pará, Brazil. *Bulletin of Buffalo Society of Natural Science*, 1: 236-261.

- RATHBUN, R. (1879). The Devonian Brachiopoda of the Province of Pará, Brazil. **Proceedings of the Boston Society of Natural History**, 20: 14-39.
- RHOADS, D.C., MORSE, J.W. (1971). Evolutionary and ecologic significance of oxygen-deficient marine basins. **Lethaia**, 4: 413-428.
- RIBEIRO, J.A.P., MELO, F. (1996). Os sistemas deposicionais da Bacia do Parnaíba a norte de Teresina, Piauí. **Revista de Geologia**, 9: 53-73.
- RICHARD, R.P., BAMBACH, R.K. (1975). Population dynamics of some paleozoic brachiopods and their paleoecological significance. **Journal of Paleontology**, 49(5): 775-799.
- RICHARDSON, J.R. (1981). Brachiopods and pedicles. **Paleobiology**, 7: 87-95.
- RICHARDSON, J.R. (1986). Brachiopods. **Scientific American**, 255: 100-106.
- ROHLF, F. (1970). Adaptive hierarchical clustering schemes. **Systematic Zoology**, 19: 58-82.
- ROMESBURG, H.C. (1990). **Cluster analysis for researchers**. Malabar, Florida: Robert C. Krieger Publishing Company. 333p.
- RÖSLER, O. (1986). Manual de coleta de amostras em Geociências. **Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Geologia, Núcleo São Paulo**, 2: 15-21.
- ROWELL, A.J. (1965). Inarticulata. In: MOORE, R.C. (ed.). **Treatise on Invertebrate Paleontology**, Part H, Brachiopoda 2. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press. p. 260-297.
- RUDWICK, M.J.S. (1962a). Filter feeding mechanisms in some brachiopods from New Zealand. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 44: 592-615.
- RUDWICK, M.J.S. (1962b). Notes on the ecology of brachiopods from New Zealand. **Transactions of the Royal Society of New Zealand**, 1: 327-335.
- RUDWICK, M.J.S. (1970). **Living and fossils brachiopods**. Londres: Hutchinson University Library, 199p.
- RUNNEGAR, B. (1974). Evolutionary history of the bivalves. Subclass Anomalodesmata. **Journal of Paleontology**, 48(50): 904-939.
- SAGEMAN, B.B. (1992). Paleoecology – A cure for sequence syndrome? **Palaaios**, 7: 485-486.
- SALAZAR-JIMÉNEZ, A., FREY, R.W., HOWARD, J.D. (1982). Concavity orientations of bivalve shells in estuarine and nearshore shelf sediments, Georgia. **Journal of Sedimentary Petrology**, 52(2): 565-586.

- SCHOPF, T.J.M. (1978). Fossilization potential of intertidal fauna: Friday Harbor, Washington. **Paleobiology**, 4(3): 261-270.
- SCHUCHERT, C., LE VENE, C.M. (1929). New names for brachiopods homonyms. **American Journal of Science**, 17: 119-122.
- SEPKOSKI Jr., J.J. (1981). A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. **Paleobiology**, 7: 36-53.
- SHEN, S., ARCHBOLD, W., SI, G.R. CHEN, Z.Q. (2001). Permian brachiopods from the Selong Xishan Section, Xizang (Tibet), China. Part 2. Paleobiogeographical and paleoecological implications: Spiriferida, Athridida and Terebratulida. **Geobios**, 34(2): 157-182.
- SHI, J.R. (1993). Multivariate data analysis in paleoecology and paleobiogeography – a review. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology**, 105: 199-234.
- SIMÕES, M.G. (1992). **Pelecípodes da Formação Palermo (Permiano) de São Sepé (RS) e Guiratinga (MT): implicações na evolução da fauna neopaleozóica da Bacia do Paraná, Brasil**. Universidade de São Paulo, São Paulo (Tese de Doutorado), 286p.
- SIMÕES, M.G. (1998). **Tafonomia, “time-averaging” e resolução espacial de concentrações internamente complexas: um estudo de casos do Permiano da Bacia do Paraná e suas implicações paleoecológicas**. Universidade Estadual Paulista – câmpus de Botucatu, Botucatu (Tese de Livre Docência – Instituto de Biociência). 160p.
- SIMÕES, M.G., FITTIPALDI, F.C. (1992). Fósseis da região de Rio Claro, S.P. Rio Claro: **Arquivo do Município**, 77p.
- SIMÕES, M.G., ROCHA-CAMPOS, A.C. (1994). An autochthonous Late Paleozoic pelecypod assemblage from the Rio do Sul Formation (Permian), Paraná Basin, Brazil. *In*: 38º Congresso Brasileiro de Geologia, **Boletim de Resumos Expandidos**, p.206-207.
- SIMÕES, M.G., KOWALEWSKI, M. (1998a). Shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Permian of the Paraná Basin, Brazil. **Facies**, 38: 175-196.
- SIMÕES, M.G., KOWALEWSKI, M. (1998b). Genetic complexity and geobiological implications of simple shell beds: an example from the Upper Permian of the Paraná Basin, Brazil. **Journal of African Earth Sciences**, 27: 179-180.
- SIMÕES, M.G., GHILARDI, R.P. (2000). Protocolo tafonômico / paleoautoecológico como ferramenta nas análises paleossinecológicas de invertebrados: exemplos da aplicação em concentrações fossilíferas do Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. **Pesquisas em Geociências**, 27(2): 3-13.
- SIMÕES, M.G., HOLZ, M. (2000). Tafonomia: processos e ambientes de fossilização. *In*: CARVALHO, I.S. (eds.). **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. p.19-45.

- SIMÕES, M.G., KOWALEWSKI, M. (2002). Taphonomy of recent articulate brachiopods from subtropical, siliciclastic-carbonate environments of southern Brazil. *In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Denver, Abstracts with Programs*, A-357.
- SIMÕES, M.G., KOWALEWSKI, M., TORELLO, F.F., ANELLI, L.E. (1998). Long-term time-averaging despite abrupt burial Paleozoic obrution deposits from epeiric settings of Paraná Basin, Brazil. *In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Torono, Abstracts with Programs*, 30(7): 384.
- SIMÕES, M.G., KOWALEWSKI, M., TORELLO, F.F., GHILARDI, R.P., MELLO, L.H.C. (2000). Early onset of modern style beds in the Permian sequences of the Paraná Basin: implications for the Phaeozoic trend in bioclastic accumulations. *Revista Brasileira de Geociências*, 30(3): 499-503.
- SMALL, H.L. (1914). Geologia e suprimento de água subterrânea no Piauí e parte do Ceará. *Inspetoria Federal de Obras contra as Secas*, série 1-D, pub. 32.146p.
- SNEATH, P., SOKAL, R. (1973). **Numerical Taxonomy**. São Fracisco: W.H. Freeman & Co. 573p.
- SOKAL, R., ROHLF, F. (1962). The comparision of dendograms by objective methods. *Taxon*, 11: 33-40.
- SPEYER, S.E., BRETT, C.E. (1985). Clustered trilobite assemblages in the Middle Paleozoic examples. *Lethaia*: 18: 85-103.
- SPEYER, S.E., BRETT, C.E. (1986). Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaios*, v.1, p.312-327.
- SPEYER, S.E., BRETT, C.E. (1988). Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 63: 223-262.
- SPEYER, S.E., BRETT, C.E. (1991). Taphonomic 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*. New York: Plenum Press, p.501-545.
- SPRINGER, D.A., BAMBACH, R.K. (1986). Gradient versus cluster analysis of fossils assemblages: a comparision from the Ordovician of southwestern Virginia. *Lethaia*, 18: 181-198.
- STAFF, G.M., POWELL, E.N. (1990). Local variability of taphonomic attributes in a parautochthonous assemblage: can taphonomicsignature distinguish a heterogeneous environment? *Journal of Paleontology*, 64(4): 648-658.
- STAFF, G., POWELL, E.N., STANTON Jr., R.J., CUMMINS, H. (1985). Biomass: is it a useful tool in paleocommunity reconstruction? *Lethaia*, 18(3): 209-232.

- STAFF, G., STANTON Jr., R.J., CUMMINS, H. (1986). Time-averaging, taphonomy and their impact on paleocommunity reconstruction: death assemblage in Texas bays. **Geological Society of America Bulletin**, 97: 428-443.
- STANLEY, S.M. (1968). Post-Paleozoic adaptive radiation on infaunal mollusks – a consequence of mantle fusion and siphon formation. **Journal of Paleontology**, 42(1): 214-229.
- STANLEY, S.M. (1970). Relation of shell form to life habitats of the Bivalvia (Mollusca). **Geological Society of American Memoir**, 125. 296p.
- STANLEY, S.M. (1972). Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve molluscs. **Journal of Paleontology**, 46(2): 165-212.
- STANTON Jr., R.J., DOOD, J.R. (1976). The application of trophic structure of fossil communities in paleoenvironmental reconstruction. **Lethaia**, 9: 327-342.
- STEELE-PETROVIC, M.H. (1979). The physiological differences between articulate brachiopods and filter-feeding bivalves as a factor in the evolution of marine level-bottom communities. **Palaeontology**, 22: 101-134.
- SÜDKAMP, W. (1997). Discovery of soft parts of a fossil brachiopod in the “Hunsrückschiefer” (Lower Devonian, Germany). **Paläontologische Zeitschrift**, 71: 91-95.
- TANG, C. (2000). Ugly fossil syndrome. **Palaaios**, 15: 3.
- TASCH, P. (1973). **Paleobiology of the invertebrates**: data retrieval from the fossil record. New York: John Wiley & Sons. 1 eds. 945p.
- TCHOUMATCHENCO, P. (1972). Thanatocoenoses and Biotopes of Lower Jurassic Brachiopods in Central and Western Bulgaria. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 8: 56-66.
- THAYER, C.W. (1975). Size-frequency and population structure of brachiopods. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 17: 139-148.
- THAYER, C.W. (1977). Recruitment, growth and mortality of living articulate brachiopod with implications for the interpretation of survivorship curves. **Paleobiology**, 3: 98-109.
- THIEL, D.L., DROSER, M.L. (2001). Ordovician monotypic fossil concentrations: an example of an opportunistic response to stressed environments. *In*: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Boston, **Abstracts with Programs**, 33(6): 30-31.
- THIELE, J. (1935). **Handbuch der systematischen Weichtierkunde**. Jena: Gustav Fischer. 2. 1154p.

- TORELLO, F.F. (1999). **Bioestratinomia de concentrações fossilíferas da assembléia de *Pinzoella neotropica* (Reed), da Formação Corumbataí (Permiano), Tambaú, S.P.** Universidade de São Paulo, São Paulo (Dissertação de Mestrado - Instituto de Geociências), 121p.
- TORELLO, F.F., SIMÕES, M.G. (1994). Características tafonômicas da assembléia de *Pinzoella illusa* Reed, Formação Corumbataí (Neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia**, 39(1): 159-173.
- TORELLO, F.F., SIMÕES, M.G. (1997). Concentrações fossilíferas da Formação Corumbataí (Permiano), Bacia do Paraná, na região de Tambaú, SP. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 69: 282.
- VALENTIN, J.L. (1995). Agrupamento e ordenação. *In*: NETO, P.R.P., VALENTIN, J.L., FERNANDEZ, F. **Oecologia brasiliensis**. Rio de Janeiro: Publicação seriada do programa de pós-graduação em ecologia do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- VALENTINE, J. (1973). **Evolutionary paleoecology of the marine biosphere**. Prentice-Hall, Inc. 511p.
- WALKER, S.E. (2001). Below the sediment-water interface: a new frontier in taphonomic research. **Palaos**, 16(2), *on line*.
- WALKER, K.R., BAMBACH, R.K. (1971). The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments; time-averaged communities. *In*: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Washington, **Abstracts with Programs**, 3: 783-784.
- WALKER, R.G., PLINT, A.G. (1992). Wave-and storm-dominated shallow marine systems. *In*: WALKER, R.G., JAMES, N.D. (eds.). **Facies Models: response to sea level change**. St. John's Newfoundland: Geological Association of Canada. p.219-238.
- WANLESS, H.R. (1958). Pennsylvanian faunas of the Beardstown, Glasford, Havana and Vermont Quadrangles. **Illinois State Geological Survey of Investigations**, 205. 59p.
- WARD, P.D. (1985). Upper Cretaceous (Santonian-Maastrichtian) molluscan faunal associations, British Columbia. *In*: BAER, U., SEILACHER, A. (eds.) **Sedimentary and Evolutionary Cycles**. Berlin: Springer-Verlag. p.397-420.
- WATERHOUSE, J.B., MUTCH, A.R. (1978). Description and paleoecology of Permian brachiopods from the Nemo Formation near Ohai, South Island, New Zealand. **New Zealand Journal of Geology and Geophysics**, 21(4): 517-530.
- WEIDNER, W.E., FELDMANN, R.M. (1985). Paleocological interpretation of echinocaris arthropod assemblages in the Late Devonian (Famennian), Chagrin Shale, northeastern Ohio. **Journal of Paleontology**, 59(4): 986-1004.
- WIGNALL, P.B. (1993). Distinguishing between oxygen and substrate control in fossil benthic assemblages. **Journal of the Geological Society, London**, 150: 193-196.

- WIGNALL, P.B., MYERS, J. (1988). Interpreting benthic oxygen levels in mudrocks: a new approach. **Geology**, 16: 452-455.
- WILSON, J.L., JORDAN, C. (1983). Middle Shelf Environment. *In*: SCHOLE, P.A., BEBOUT, D.G., MOORE, C.H. (eds.). Carbonate depositional environments. Tulsa, Oklahoma: **American Association of Petroleum Geologists Memoir**, 33: 297-343.
- WINTER, J. (1971). Brachiopoden-morphologie und biotope-ein Vergleich quantitativer Brachiopoden-Spektren aus Ahrdorf-Scincte (Eifelium) der Eifel. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**: 102-132.
- YONGE, C.M. (1939). The protobranchiate Mollusca: a functional interpretation of their structure and evolution. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, 230: 79-147.
- ZANG, R., DAOPING, Y. (1993). Stratigraphic and paleobiogeographic summary of carboniferous marine bivalves of China. **Journal of Paleontology**, 67(5): 850-855.
- ZHAN, R., RONG, J., JIN, J., COCK, L.R.M. (2002). Late Ordovician brachiopod communities of southeast China. **Canadian Journal of Earth Sciences**, 39(4): 445-468.
- ZENKEVICH, L.A. (1957). Caspian and Aral seas. **Geological Society of America Memoir**, 67: 891-916.
- ZIEGLER, A.M. (1965). Silurian marine communities and their environmental significance. **Nature**, 207: 270-272.
- ZIEGLER, A.M., COCKS, L.R.M., BAMBACH, R.K. (1968). The composition and structure of lower marine communities. **Lethaia**, 1: 1-27.
- ZITT, J., NEKVASILOVA, O. (1996). Epibionts, their hard-rock substrates and phosphogenesis during Cenomanian-Turonian boundary interval (Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic). **Cretaceous Research**, 17(6): 715-739.
- ZONNEVELD, J.D. (2001). Middle Triassic biostromes from the Liard Formation, British Columbia, Canada. Oldest examples from the Mesozoic of NW Pangea. **Sedimentary Geology**, 145(3-4): 317-341.

Tabela de assinaturas tafonômicas

[illegible]

Anexo 1 : Tabela de assinatura tafonômica, utilizada na descrição das concentrações fossilíferas. Abreviaturas: L.datum=localização dos espécimes, em relação ao datum; L.pc= ponto em que o espécime estava localizado; Pav.= pavimento em que o bioclasto estava localizado; P.cima= para cima; P.baixo= para baixo; Ind= indeterminada; Artic.= articulado; A.aberto= articulado aberto; A.fechado= articulado fechado; VV= valva ventral; VD= valva dorsal; VR= valva direita; VL= valva esquerda; VI= valva indeterminada; C= comprimento; L=largura; H= altura; Int.= intermediária; Braq.= braquiópode; Biv.= bivalve; Frag.= grau de fragmentação; Qual.Preser.= qualidade de preservação.

	SUB 1	SUB 2	SUB 3	SUB 4	SUB 5	SUB 7	SUB 8	SUB 9	SUB 10	SUB 11	SUB 12	SUB 13	SUB 15	SUB 16
GUILDA														
SEL (%)	0	0	40	50	92	93,9	84	51,6	76	84	94	75,7	74,4	67
SEP (%)	100	100	6	22	8	5,6	16	48	24	13	6	5,4	11,6	0
SSFBS (%)	0	0	16	22	0	0	0	0	0	1	0	10,8	11,6	33
DII (%)	0	0	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SIR (%)	0	0	0	6	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
SEBS (%)	0	0	0	0	0	0,4	0	0,4	0	2	0	5,4	0	0
SEC (%)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,7	2,4	0
n	70	159	32	18	50	732	49	254	26	220	16	37	42	12
ORIENTAÇÃO														
Perp (%)	0	0	59,4	27,8	2	1,9	8,2	3,9	7,7	3,7	6,3	0	0	0
Oblíquo (%)	0	0	0	0	8	4,8	10,2	8,7	15,4	10,6	12,5	0	0	0
C. cima (%)	52,9	58,5	15,6	44,4	72	65,9	30,6	61,4	30,8	50,7	50	44,4	38,09	41,7
C. baixo (%)	47,1	41,5	25	27,8	18	27,4	51	26	46,1	35	31,2	55,6	61,91	58,3
n	70	159	32	18	50	728	49	254	26	217	16	36	40	12
ARTICULAÇÃO														
Art. (%)	0	0	53,1	44,4	16	1,7	12,3	5,9	15,4	2,3	0	2,8	2,4	8,3
Des. (%)	85,7	83	46,9	50	74	89	40,8	57,1	38,5	76	100	63,9	71,4	58,3
Ind. (%)	14,3	17	0	5,6	10	9,3	46,9	37	46,1	21,7	0	33,3	26,2	33,4
n	70	159	32	18	50	728	49	254	26	217	16	36	40	12
VALVAS														
vv/T	0,57	0,57	1	0,78	0,89	0,91	0,98	0,87	0,87	0,96	0,94	0,93	0,89	0,88
n (T)	70	159	15	18	56	744	49	258	30	214	16	30	37	8
vr/T			0,5	0,5		0,67				0,5		0,71	0,7	0,6
n (T)			22	8		3				6		7	4	5

Anexo 2: Sumário dos dados tafonômicos e paleoecológicos utilizados nas análises multivariadas. Legenda: **SEL**= suspensívoro da epifauna livre; **SEP**= suspensívoro da epifauna pedunculada; **SSFBS**= suspensívoro da semi-infauna bissada; **DII**= detritívoro da infauna intermediária; **SIR**= suspensívoro da infauna rasa; **SEBS**= suspensívoro da epifauna bissada; **SEC**= suspensívoro da epifauna colonial; **Perp**= orientação perpendicular, em relação aos estratos; **C.cima**= orientado com a convexidade para cima; **C.baixo**= orientado com a convexidade para baixo; **Art.**= articulado; **Des.**= desarticulado; **Ind.**= articulação indeterminada; **vv/T**= proporção de valvas ventrais; **vr/T**= proporção de valvas direitas.

ESTAMPA 1

- 1 Vista lateral direita de um molde interno de *Aviculopinna*.
- 2 Vista lateral esquerda de um molde interno de *Septimyalina Lanei*.
- 3 Vista lateral de um molde interno de *Solemya (Janeia) radiata*.
- 4 Moldes internos das valvas ventral e dorsal parcialmente desarticuladas de *Orbiculoidea*.
- 5 Vista lateral de um contra-molde externo de uma valva ventral de *Linoproductus*.
- 6 Vista ventral de um contra-molde externo de *Buxtonia*.
- 7 Vista ventral de um contra-molde externo de *Crurithyris*.
- 8 Vista dorsal de um contra-molde externo de *Neospirifer*.

ESTAMPA 1