UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**TAFONOMIA DE MOLUSCOS BIVALVES E
BRAQUIÓPODES DAS ENSEADAS DE UBATUBA E
PICINGUABA, NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO:
IMPLICAÇÕES DO USO DE ASSINATURAS
TAFONÔMICAS NO RECONHECIMENTO DE
GRADIENTES AMBIENTAIS**

Sabrina Coelho Rodrigues

Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

TESE DE DOUTORAMENTO

Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar

SÃO PAULO
2006

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**TAFONOMIA DE MOLUSCOS BIVALVES E BRAQUIÓPODES DAS
ENSEADAS DE UBATUBA E PICINGUABA, NORTE DO ESTADO
DE SÃO PAULO: IMPLICAÇÕES DO USO DE ASSINATURAS
TAFONÔMICAS NO RECONHECIMENTO DE GRADIENTES
AMBIENTAIS**

SABRINA COELHO RODRIGUES

Orientador: Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

TESE DE DOUTORAMENTO

COMISSÃO JULGADORA

	Nome	Assinatura
Presidente:	Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões
Examinadores:	Prof ^a . Dr ^a . Carla Bender Kotzian
	Prof. Dr. Luiz Eduardo Anelli
	Prof. Dr. Michael Holz
	Prof. Dr. Paulo César Fonseca Giannini

SÃO PAULO
2006

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**TAFONOMIA DE MOLUSCOS BIVALVES E BRAQUIÓPODES
DAS ENSEADAS DE UBATUBA E PICINGUABA, NORTE DO
ESTADO DE SÃO PAULO: IMPLICAÇÕES DO USO DE
ASSINATURAS TAFONÔMICAS NO RECONHECIMENTO DE
GRADIENTES AMBIENTAIS**

Sabrina Coelho Rodrigues

Orientador: Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões

TESE DE DOUTORAMENTO

Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar

DEDALUS - Acervo - IGC

30900018223

SÃO PAULO, SP
2006

SUMÁRIO

I. Lista de figuras	i
II. Lista de tabelas	viii
III. Resumo	x
IV. Abstract	xii
V. Apresentação	xii
VI. Agradecimentos	xv
 1. INTRODUÇÃO	 1
1.1. HIPÓTESE DE TRABALHO E OBJETIVOS	7
 2. MATERIAL E MÉTODOS	 8
2.1. CONTEXTO GEOLÓGICO	8
2.2. CONTEXTO CLIMATOLÓGICO.....	10
2.3. CONTEXTO OCEANOGRÁFICO	11
2.4. CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	13
2.5. COLETA E PROCESSAMENTO DAS AMOSTRAS	15
2.6. PROTOCOLO DE ANÁLISE TAFONÔMICA	21
2.7. TAFONOMIA EXPERIMENTAL	41
 3. DISCUSSÃO	 42
3.1. PROTOCOLO DE ANÁLISE TAFONÔMICA: IMPLICAÇÕES METODOLÓGICAS PARA O RECONHECIMENTO DE TAFOFÁCIES	42
3.2. TAFONOMIA DE MOLUSCOS BIVALVES E BRAQUIÓPODES DAS ENSEADAS DE UBATUBA E PICINGUABA, LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO.....	52
3.3. COMPORTAMENTO DE DECANTAÇÃO DE CONCHAS DE BRAQUIÓPODES: IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS, ESTRATIGRÁFICAS E TAFONÔMICAS À GÊNESE DE COQUINAS.....	84
3.4. PREDACÃO EM ACUMULAÇÕES RECENTES DE BRAQUIÓPODES (<i>BOUCHARDIA ROSEA</i>) E MOLUSCOS BIVALVES DO LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO.....	86

3.5. PARASITISMO/ COMENSALISMO EM CONCHAS DE BRAQUIÓPODES (<i>BOUCHARDIA ROSEA</i>) DA REGIÃO DE UBATUBA, LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO.....	91
4. CONCLUSÃO	96
4.1. PROTOCOLO DE ANÁLISE TAFONÔMICA: IMPLICAÇÕES METODOLÓGICAS PARA O RECONHECIMENTO DE TAFOFÁCIES	96
4.2. TAFONOMIA DE MOLUSCOS BIVALVES E BRAQUIÓPODES DAS ENSEADAS DE UBATUBA E PICINGUABA, LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO.....	97
4.3. COMPORTAMENTO DE DECANTAÇÃO DE CONCHAS DE BRAQUIÓPODES: IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS, ESTRATIGRÁFICAS E TAFONÔMICAS NA GÊNESE DE COQUINAS.....	99
4.4. RELAÇÕES BIÓTICAS: PREDÇÃO, COMENSALISMO E PARASITISMO EM BRAQUIÓPODES (<i>BOUCHARDIA ROSEA</i>).....	100
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	103
 <u>ANEXO 1:</u> Simões, M.G.; Rodrigues, S.C.; Leme, J.M. & Bissaro, M.C.Jr. 2005. The settling pattern of brachiopod shells: stratigraphic and taphonomic implications to shell bed formation and paleoecology. <i>Revista Brasileira de Geociências</i> , 35(3), xxx-yyy, setembro, 2005.	
 <u>ANEXO 2:</u> Simões, M.G.; Rodrigues, S.C. & Kowalewski, M. em revisão. Comparative Analysis of drilling frequencies in recent brachiopod-mollusk associations from the Southern Brazilian Shelf. <i>Palaios</i> , setembro, 2005.	
 <u>ANEXO 3:</u> Rodrigues, S.C.; Simões, M.G.; Kowalewski, M.; Petti, M.A.V. & Nonato, D.F. submetido. Intense biotic interactions affecting a Late Holocene Rhynchonelliform brachiopod from the South Brazilian Bight. <i>Ichnos</i> , fevereiro, 2006.	

I. LISTA DE FIGURAS

- Figura 1- Tanatocenoses de moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), provenientes da plataforma interna, enseadas de Ubatuba e Picinguaba, norte do Estado de São Paulo. Escala gráfica, 10mm.....5
- Figura 2- Mapa geral de localização das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, bem como plataforma interna adjacente, no norte do Estado de São Paulo. Os pontos referem-se às estações de coleta, localizadas nos ambientes de praia (em vermelho), de enseada de fundo argiloso (em cinza), de enseada de fundo arenoso (em amarelo) e de plataforma interna (em laranja).....6
- Figura 3- Assinaturas tafonômicas *Articulação e Tipo de valva*, ilustradas para moluscos bivalves (A-E) e braquiópodes (F-I). A-B: articulada fechada; C: articulada aberta; D: desarticulada, valva direita; E: desarticulada, valva esquerda; F-G: desarticulada, valva dorsal; H-I: desarticulada, valva ventral. Escala gráfica, 5mm.....24
- Figura 4- Assinatura tafonômica *Fragmentação*, ilustrada para moluscos bivalves (A-D, G-K) e braquiópodes (E-F, L). Note sinais de abrasão (A-C), de bioerosão (D-F), de corrosão (G-I), ou mesmo de mistura de bioerosão e corrosão (J-L). Escala gráfica, 5mm.....26
- Figura 5- Assinatura tafonômica *Modificação da margem*, ilustrada para moluscos bivalves (A-B) e braquiópodes (C-D). A,C: margem irregular; B,D: margem arredondada. Escala gráfica, 5mm.....27

- Figura 6- Assinatura tafonômica Perióstraco, ilustrada para moluscos bivalves (A-D). A,B: natural em *Anomalocardia*; C: natural em *Anadara*; D: perdido em *Anadara*. Escala gráfica, 5mm.....29
- Figura 7- Assinatura tafonômica Brilho, ilustrada para moluscos bivalves (A-B, E-G) e braquiópodes (C-D). A,C,E: natural; D,F: perdido; G: secundário. Escala gráfica, 5mm.....30
- Figura 8- Assinatura tafonômica Alteração da cor, ilustrada para moluscos bivalves (A-D) e braquiópodes (E-G). A,E: natural; B,F: alterada para o branco; C: alterada para o marrom; D,G: alterada para o cinza. Escala gráfica, 5mm.....31
- Figura 9- Assinatura tafonômica Abrasão, ilustrada para moluscos bivalves (A-B) e braquiópodes (C-F). A,C,E: natural; B: estado 1 de abrasão; D,F: estado 2 de abrasão. Escala gráfica, 5mm.....33
- Figura 10- Assinatura tafonômica Corrosão, ilustrada para moluscos bivalves (A-B) e braquiópodes (C-F). A: estado 1 de corrosão; B-F: estado 2 de corrosão. Escala gráfica, 5mm.....34
- Figura 11- Assinatura tafonômica Bioerosão, ilustrada para moluscos bivalves (A, C-D) e braquiópodes (B). A: ataque por alga e/ou fungo e esponjas; B: ataque por tubos de poliquetas; C-D: ataque por esponjas. Escala gráfica, 5mm.....36
- Figura 12- Assinatura tafonômica Incrustação, ilustrada para moluscos bivalves (C,F,H-I) e braquiópodes (A-B,D-E,G). Note as infestações por briozoários (A,E), anelídeos (B-E,H), crustáceos (E-G), bivalves (G-H) e algas (C,I). Escala gráfica, 5mm.....37

- Figura 13- Assinatura tafonômica Predação, ilustrada para moluscos bivalves (A-D) e braquiópodes (E-H). Note as perfurações perpendiculares à concha, de contorno regular e diâmetro externo maior que o interno, similares a *Oichnus paraboloides*. Escala gráfica, 2mm.....38
- Figura 14- Assinatura tafonômica Textura superficial das conchas, ilustrada para braquiópodes. A: Textura natural; B: Textura em galeria; C: Textura em cratera; D: Textura perfurada; E: Textura em etching; F: Textura granular; G: Textura fosca. Escala gráfica em vermelho, 1mm; em branco, 200µm.....40
- Figura 15- Dendrograma obtido através de análise de agrupamento, por ligação simples e distância média euclidiana, para os dados de moluscos bivalves, considerando-se as frações totais de cada estação de coleta.....46
- Figura 16- Dendrograma obtido através de análise de agrupamento, por ligação simples e distância média euclidiana, para os dados de moluscos bivalves, considerando-se as frações 8mm de cada estação de coleta.....47
- Figura 17- Dendrograma obtido através de análise de agrupamento, por ligação simples e distância média euclidiana, para os dados de moluscos bivalves, considerando-se as frações 6mm de cada estação de coleta.....48
- Figura 18- Dendrograma obtido através de análise de agrupamento, por ligação simples e distância média euclidiana, para os dados de moluscos bivalves, considerando-se as frações 2mm de cada estação de coleta.....49

- Figura 19- Mapa de distribuição dos índices de desarticulação, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....56
- Figura 20- Mapa de distribuição dos índices de corrosão, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....58
- Figura 21- Mapa de distribuição dos índices de margem modificada, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....59
- Figura 22- Mapa de distribuição dos índices de abrasão, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....60
- Figura 23- Mapa de distribuição dos índices de fragmentação, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....63
- Figura 24- Mapa de distribuição dos índices de bioerosão, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....68

Figura 25- Mapa de distribuição dos índices de incrustação, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....69

Figura 26- Mapa de distribuição dos índices de predação, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....70

Figura 27- Mapa de distribuição dos índices de alteração da cor, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....71

Figura 28- Mapa de distribuição dos índices de perda do brilho original, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....72

Figura 29- Mapa de distribuição dos índices de perda do perióstraco, para moluscos bivalves, por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....73

Figura 30- Mapa de distribuição dos índices de textura superficial natural, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....75

Figura 31- Mapa de distribuição dos índices de textura superficial fosca, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....76

Figura 32- Mapa de distribuição dos índices de textura superficial granular, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....77

Figura 33- Mapa de distribuição dos índices de textura superficial biogênica, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.....78

Figura 34- Marcas de predação em moluscos bivalves das enseadas de Ubatuba e Picinguaba.....87

Figura 35- Perfurações em conchas de *Bouchardia rosea*. A-G: Perfurações completas em valvas dorsais. H: Perfuração incompleta em valva dorsal. I-P: Perfurações completas em valvas ventrais. Q-S: Perfurações incompletas em valvas ventrais. Escala gráfica, 1mm.....88

Figura 36- Conchas de *Bouchardia rosea*, naturais e infestadas. A-B: Vista dorsal do espécime vivo, mantido em aquário; B: Mesmo espécime, em vista anterior. C: Vista ventral de concha sem alteração tafonômica; D: Detalhe do espécime ilustrado em C. Note a abertura do tubo. E: Valva ventral, vista externa; F: valva dorsal, vista externa; G: Vista interna da mesma valva em E; H: Vista interna da mesma valva em H. Escala gráfica, 5mm.....92

Figura 37- Conchas infestadas de *Bouchardia rosea*, com sinais de abrasão e corrosão. A-B: Valvas ventrais com galeria única, com exposição da elevação central; C: Valva ventral mostrando galerias múltiplas; D: Valva dorsal, com galerias múltiplas. E-G: Conchas fragmentadas; E-F: valvas ventrais; G: Valva dorsal. Note que a galeria corresponde ao plano de fratura das conchas. Escala gráfica, 5mm.....93

II. LISTA DE TABELAS

Tabela 1- Dados das estações de coleta nas enseadas de Ubatuba e Picinguaba, município de Ubatuba, SP.....	18
Tabela 2- Total de conchas de moluscos bivalves analisados (sub-amostras), indicado por fração granulométrica e por tipo de amostrador.....	19
Tabela 3- Total de conchas de braquiópodes, indicado por fração granulométrica e por tipo de amostrador.....	20
Tabela 4- Assinaturas tafonômicas investigadas para conchas de moluscos bivalves braquiópodes e seus estados (condição).....	22
Tabela 5- Distribuição das assinaturas tafonômicas para braquiópodes, por estação de coleta (dados apenas para enseada de Ubatuba) e por fração granulométrica.....	43
Tabela 6- Distribuição das porcentagens de corrosão, bioerosão e incrustação para moluscos bivalves de infauna, de epifauna e braquiópodes (epifauna), por estação de coleta.....	66

III. RESUMO

A presente tese trata da Tafonomia de tanatocenoses compostas por conchas de moluscos bivalves e braquiópodes [*Bouchardia rosea* (Mawe)], variando em idade, desde recentes até 23.820 anos A.P. A abordagem envolveu a tafonomia comparada, a tafonomia experimental e a paleobiologia de *B. rosea*, a fim de cumprir os seguintes objetivos: (1) estabelecer um protocolo metodológico comparável aos disponíveis na literatura; (2) investigar comparativamente a tafonomia das tanatocenoses analisadas, (3) compreender o comportamento de decantação de conchas de *B. rosea*; (d) reconhecer e entender as interações bióticas (e.g., predação e parasitismo), registradas em *B. rosea*, comparando-as com as dos moluscos bivalves simpátricos. As tanatocenoses provêm das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, na costa norte do Estado de São Paulo e da plataforma interna adjacente. Trinta estações de coleta, com fundo siliciclástico ou bioclástico foram amostradas (e.g., Van Veen com 31 x 40cm), em gradiente batimétrico, desde a praia até 45 metros de profundidade. Quatro ambientes sedimentares foram informalmente reconhecidos: (a) ambiente praiar, (b) enseada de fundo argiloso, (c) enseada de fundo arenoso e (d) plataforma de fundo arenoso. As coletas forneceram 5204 conchas de braquiópodes e 9137 de moluscos bivalves. Os resultados das análises tafonômicas indicaram que, quando realizadas para cada fração granulométrica (frações •8mm, •6mm e •2mm), independentemente, os bioclastos de diferentes frações registram, de maneira complexa e não uniforme, a atuação de processos bioestratinômicos distintos e, portanto, o tamanho da partícula tem influência na distribuição das assinaturas tafonômicas. Análises de agrupamentos para distribuição das assinaturas tafonômicas das assembléias de bivalves mostraram que o grau de similaridade é distinto, entre as estações, segundo as frações consideradas, sugerindo que concentrar as análises tafonômicas na fração granulométrica maior (•8mm) não é, necessariamente, a melhor estratégia metodológica a ser adotada. Desse modo, a metodologia mais adequada é aquela fundamentada na fração total. Diversos exemplos de generalizações e modelos tafonômicos, disponíveis na literatura, não são aplicáveis aos dados tafonômicos obtidos para os bioclastos das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, contribuindo para a convicção de que, em Tafonomia, cada caso é um caso. Assinaturas como *articulação*, *fragmentação*, *corrosão*, *modificação da margem*, *bioerosão*, *incrustação*, *alteração da cor*, *perda do brilho* e *perióstraco* apresentaram-se homogeneamente distribuídas entre os ambientes estudados, indicando que, no caso desse estudo, essas não são sensíveis às condições ambientais, sendo pouco informativas à caracterização ambiental ou paleoambiental. A assinatura textura superficial da concha mostrou potencialidade para interpretações ambientais mais fidedignas e utilização na definição de tafofácies. Quanto à Tafonomia Experimental, a velocidade e o padrão de decantação de conchas de *B. rosea* foram experimentalmente estudadas, para entendimento de seu comportamento hidrodinâmico e potencial para seleção por processos hidráulicos. Vinte valvas (10 dorsais e 10 ventrais) e três conchas articuladas, compreendendo a variação de tamanho de *B. rosea*, foram selecionadas. A média de velocidade de decantação foi de 15,35 cm/s, 16,65 cm/s, e 26,48 cm/s, para as valvas ventrais, dorsais e articuladas, respectivamente. Velocidade de decantação mais baixa para valvas ventrais indica que essas permanecem por tempo mais prolongado em suspensão na coluna d'água, estando mais susceptíveis ao transporte. As dorsais, com seu formato menos convexo e velocidade de decantação mais rápida, estão menos sujeitas ao transporte, podendo formar depósitos residuais. Assim sendo,

fragmentação diferencial das valvas não é o único processo responsável pela proporção desigual de valvas dorsais/ventrais, em depósitos sedimentares atuais ou nas assembléias fósseis. Mais de 14.000 espécimes de bivalves e braquiópodes foram analisados quanto à predação. Perfurações parabólicas, circulares a sub-circulares ocorrem nas conchas de bivalves e braquiópodes. Essas são comparáveis entre si, quanto à morfologia e o diâmetro médio, indicando decorrem de ataques de um mesmo organismo perfurador. Perfurações nos braquiópodes são raras (0,4%), embora nos moluscos bivalves a frequência seja de até cinquenta vezes maior. Contudo, as taxas de perfuração nos bivalves das enseadas de Ubatuba e Picinguaba são baixas, se comparadas às frequências típicas cenozóicas. As baixas frequências de perfuração nos braquiópodes estão de acordo com as obtidas em estudos recentes, tanto em ambientes atuais, como no registro sedimentar. As perfurações podem sugerir predação: (a) por gastrópodes naticídeos/muricídeos, (b) por outros predadores, (c) predação accidental ou decorrerem de parasitismo. Finalmente, observações em braquiópodes vivos permitiram identificar traços de bioerosão do tipo *Caulostrepsis* Clarke (1908) e identificar o organismo produtor do traço. Das 1616 conchas examinadas (vivas e mortas), 292 mostraram traços de *Caulostrepsis* (18%). As frequências dos traços variaram, segundo as estações de coleta, o tamanho dos bioclastos e o tipo de valva. *Caulostrepsis* não foi encontrado nos moluscos bivalves simpátricos. Todos os braquiópodes vivos com *Caulostrepsis* apresentaram-se infestados por *Polydora* (Polychaeta, Spionidae). Portanto, *Caulostrepsis* resulta do parasitismo por essas poliquetas.

IV. ABSTRACT

In this study, the taphonomy of bivalve mollusks and brachiopod shells [*Bouchardia rosea* (Mawe)], ranging from Recent to 23,820 years B.P. was analyzed. The main goals are: (1) the establishment of a methodological protocol comparable to the previously available in the literature; (2) the comparative taphonomy between brachiopod and bivalve mollusk shells; (3) the understandings of the settling behavior of *B. rosea* shells, and the (d) identification of the biotic relationships (e.g., predation and parasitism), recorded on *B. rosea* shells, comparing them with the occurrences in the sympatric bivalve shells. The studied thanathocoenosis were sampled in the Ubatuba Bay and Picinguaba Bay, northern coast of São Paulo State, and in the inner platform, as well. Thirty collecting stations, characterized by siliciclastic or bioclastic bottoms were sampled via Van Veen grab sampler (31 x 40cm), along a bathymetric gradient, ranging from zero (beach) to 45 meters of depth. Four sedimentary environments were informally recognized: (a) beach, (b) muddy bottom bay, (c) sandy bottom bay, and (d) inner shelf with sandy bottom. Bulk samples yielded 5204 brachiopod and 9137 bivalve mollusk shells. The results indicate that, when independently analyzed to each sieve (• 8mm, • 6mm e • 2mm), shells of different sieve sizes record the biostratinomic processes in a complex and non-random way. Thus, the sieve size plays a role in the taphonomic analysis. Cluster analysis performed for the distribution of the taphonomic signatures on bivalve shells showed that the similarity among the clusters vary according to the considered sieve size. This suggests that concentrating the taphonomic analysis in one class (e.g., the largest sieve size, • 8mm) is not, necessarily, the better methodological decision. Hence, the total data (all sieves included) is more accurate in the taphonomic analysis. Several examples of taphonomic generalizations and models, available in the literature, are neither applicable nor comparable to our results. This enhances the conviction that, in taphonomy we may avoid generalizations to seek laws and models that are applicable to all cases without restrictions. Taphonomic signatures such as *articulation, fragmentation, corrosion, edge modification, bioerosion, encrustation, color alteration, luster, and lost of periostracum* were homogeneously distributed, among the studied sedimentary environments, indicating that these taphonomic signatures are not sensible to the environmental conditions. On the other hand, shell texture showed high potential to environmental interpretations and seems to be useful as a tool in taphofacies analysis. The settling velocity and falling patterns of *B. rosea* shells, were experimentally performed to understand the hydrodynamic behavior and potential for sorting by hydraulic processes. Twenty valves (10 dorsals and 10 ventrals) and three articulated shells were selected, encompassing the size range of *B. rosea* shells. The obtained average settling velocities are: 15.35 cm/s, 16.65 cm/s, and 26.48 cm/s, respectively, for ventral, dorsal and articulated valves. The lower average settling velocities of ventral shells indicate that they can be transported to greater distances, than the less convex dorsal valves. This can be explained, in part, by the fact that ventral valves have greater cross-sectional areas than dorsal ones of the same weight. Hence, differential fragmentation of brachiopod valves is not the unique process likely to produce bias between dorsal and ventral valves, observed in some modern deposits, and many fossil concentrations. Over 14,000 bivalve and brachiopod specimens were studied for predation. Beveled (countersunk) circular-to-subcircular borings were found in bivalve and brachiopod shells that are comparable in their morphology, and average diameter, indicating attacks by a single type of a drilling organism. Drill holes in brachiopods were rare

(0.4%). Drilling frequency in bivalves was up to 50 times as high as in brachiopods. However, the average drilling frequency was low on bivalves from the Ubatuba Bay and Picinguaba Bay, comparing to the frequencies typically observed in Cenozoic mollusks. Low drilling frequency in brachiopods is consistent with other recent reports, both in the fossil record as well as in recent habitats. Drilling may record (a) naticid/muricid predation, (b) predation by some other drillers, (c) mistaken and/or opportunistic attacks, and (c) parasitic drillings. Finally, the observations of infested live specimens of brachiopods allowed identifying one type of common bioerosional traces, named *Caulostrepsis* Clarke (1908). The identity of the trace producer was also recorded. Out of 1616 examined shells (both living and dead brachiopod shells), 292 shells showed traces referable to *Caulostrepsis* (18%). Infestation rates vary by collecting site, shell size, and valve type. None of sympatric bivalve shells showed similar traces. All shells collected alive yielding *Caulostrepsis* traces were infested by *Polydora* (Polychaeta, Spionidae), indicating a parasitic relationship between spionids and brachiopods.

V. APRESENTAÇÃO

O presente documento está estruturado de acordo com o modelo alternativo para apresentação de tese de doutorado, previsto na Portaria que regulamenta os programas de pós-graduação do Instituto de Geociências, USP. Nesses novos moldes, as problemáticas estudadas podem ser apresentadas no documento final da tese, segundo textos elaborados na forma de artigos científicos. Esses deverão estar submetidos ou aprovados para publicação ou, até mesmo, publicados em revistas científicas indexadas e arbitradas, até o momento da defesa. Cumpre ressaltar que, de acordo com as normas da Portaria regulamentar, o pós-graduando que pretende defender sua tese na forma de artigos científicos deve participar como primeiro autor em, pelo menos, um deles. Desse modo, são aceitas participações em co-autoria nos demais trabalhos científicos. Em adição, o documento final da tese deve conter os capítulos introdução, discussão, conclusões e os artigos científicos anexados.

Além dos capítulos recomendados pela Portaria, optou-se por incluir a seção de material e métodos, como capítulo independente. Essa decisão foi tomada visando (a) evitar a presença de textos repetitivos, com relação à caracterização da área de estudo, dado que todas as problemáticas foram investigadas a partir de um único conjunto de amostras (*i.e.*, tanatocenoses de moluscos bivalves e braquiópodes), coletado na mesma área de estudo (*i.e.*, enseadas de Ubatuba e Picinguaba) e (b) detalhar o protocolo metodológico estabelecido para análise tafonômica, a partir do qual a maior parte dos resultados derivam. Ainda quanto à estrutura, vale lembrar que o capítulo discussão inclui resultados mínimos, indispensáveis ao desenvolvimento e compreensão da discussão. Resultados na íntegra estão presentes nos anexos correspondentes aos artigos científicos, elaborados no âmbito dessa tese. Até o momento, dois artigos científicos foram submetidos (anexos 2 e 3, *Palaos* e *Ichnos*, respectivamente), um publicado (anexo 1, *Revista Brasileira de Geociências*) e dois encontram-se em fase de preparação (referentes aos itens 3.1 e 3.2).

As problemáticas que compõem essa tese inserem-se em duas seções temáticas, quais sejam: (a) análise tafonômica e (b) relações bióticas. Na análise tafonômica, as questões discutidas apresentam conotação predominantemente ambiental e sedimentológica, visando identificar os principais processos responsáveis pelas alterações tafonômicas nos bioclastos em questão e, assim, melhor compreender a gênese dos depósitos e os tendenciamentos no registro sedimentar. Para tal, essa

seção engloba estudos tafonômicos experimentais e atualísticos, incluindo contribuições metodológicas, apresentados da seguinte maneira: **(a) Item 3.1:** Importância das decisões metodológicas para o estabelecimento do protocolo de análise tafonômica e como essas alteram as interpretações obtidas, a partir do dado tafonômico; **(c) Item 3.2:** Caracterização tafonômica das tanatocenoses de moluscos bivalves e braquiópodes, com implicações para o estudo de tafofácies, a partir do reconhecimento de assinaturas tafonômicas ambientalmente sensíveis; **(b) Item 3.3:** Estudo de parâmetros físicos que atuam na gênese de acumulações recentes e fósseis, com ênfase no comportamento de decantação de conchas de braquiópodes.

Finalmente, na seção temática relações bióticas, as questões discutidas são de cunhos maiormente paleoecológico e evolutivo, destacando-se: **(a) Item 3.4:** Análise comparativa entre as ocorrências de predação em conchas de braquiópodes e bivalves; **(b) Item 3.5:** Estudo das interações entre braquiópodes e poliquetas (*i.e.*, comensalismo/parasitismo), a partir de traços de bioerosão deixados nas conchas de braquiópodes.

V. AGRADECIMENTOS

A pós-graduanda gostaria de manifestar os mais sinceros agradecimentos às diversas pessoas e instituições que contribuíram, com grande esforço, para a realização desta Tese de Doutorado, dentre esses:

Ao orientador, Prof. Dr. Marcello G. Simões (IB, UNESP, Botucatu, SP), pelo exemplo profissional, incentivo, orientação e credibilidade em mim depositada, também por viabilizar o trabalho em equipe e pela contribuição ao meu crescimento acadêmico e, principalmente, pessoal;

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelos financiamentos concedidos na forma de bolsa de Iniciação Científica (Proc. 99/10823-5), bolsa de Mestrado (Proc. 00/14903-2) e bolsa de Doutorado (Proc. 02/13552-7);

Ao Instituto de Geociências e ao Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, pela infra-estrutura disponibilizada, em especial, às equipes dos laboratórios LabMev, LabPetro e LabSed, pelos auxílios prestados;

Ao Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências (UNESP, Botucatu, SP), especialmente ao Laboratório de Paleozoologia Evolutiva, por permitir o uso de suas instalações, equipamentos e coleções;

Ao CebiMar (USP, São Sebastião, SP), por facultar o uso de suas instalações, durante a realização de experimentos em tafonomia;

Ao Friday Harbor Laboratories, The University of Washington, pelo auxílio financeiro concedido para realização do curso "Predator-Prey Interactions: Experimental and Field Approaches in Biology and Paleontology";

Ao Prof. Dr. Michal Kowalewski (Virginia Tech, Virginia, USA) e Prof. Dr. Lindsey R. Leighton (San Diego State University, California, USA), pela orientação durante o curso realizado nas dependências do Friday Harbor Laboratories e pelas discussões de temas relacionados a essa pesquisa;

Ao Prof. Dr. Moysés G. Tessler (IO, USP, SP), Profa. Dra. Sílvia Helena Souza (IO, USP, SP), Prof. Dr. Michel M. de Mahiques (IO, USP, SP) e Prof. Dr. Kenitiro Suguio (IGc, USP, SP) pelas sugestões e empréstimos de referências bibliográficas, bem como pelas discussões pertinentes a essa pesquisa;

Ao Prof. Dr. Adilson Fransozo (IB, UNESP, Botucatu SP) e Profa. Dra. Lúcia M. Negreiros-Fransozo (IB, UNESP, Botucatu, SP), pelo apoio durante as atividades de campo;

À estudante de pós-graduação (IGc- USP) Juliana de Moraes Leme, ao biólogo Marcos César Bissaro Jr. e aos alunos de graduação do curso de Ciências Biológicas (IBB- Unesp) Marília de Oliveira e Silva, Larissa Giorgeti Veiga e Jacqueline Peixoto Neves, pelos auxílios com trabalhos de campo, preparação das amostras e elaboração de planilhas de dados;

À Profa. Dra. Lígia Barrozo (Departamento de Geografia, Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, USP, SP), pelos auxílios com digitalização de mapas, elaboração de perfis e serviços fotográficos;

Ao técnico do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências (Unesp, Botucatu, SP), Sr. Hamilton Antônio Rodrigues;

Às secretárias Juliana Ramos (Departamento de Zoologia, IB, Unesp, Botucatu), Magali Poli Fernandes Rizzo (Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, IGc, USP, SP) e Ana Paula Cabanal (Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, IGc, USP, SP), pela pronta ajuda, durante esses anos;

À Juliana de Moraes Leme, pelo apoio, amizade e sua participação em minha carreira científica;

Aos meus familiares, em especial, meus pais e minha irmã, pelo imenso apoio, incentivo, motivação e compreensão, sem os quais esse trabalho não seria possível.

1. INTRODUÇÃO

Fácies tafonômicas (*sensu* Speyer & Brett, 1986; Brett & Baird, 1986), como o próprio nome indica, são corpos de rochas identificados com base em suas características tafonômicas quantificáveis (Speyer & Brett, 1988), particularmente bioestratinômicas. Esses corpos de rochas refletem histórias de acumulação distintas, especialmente pré-soterramento, o que permite a interpretação dos processos e ambientes de fossilização (Speyer & Brett, 1988). Estudos atualísticos (e.g., Kowalewski *et al.*, 1994; Kidwell *et al.*, 2001) e em depósitos marinhos paleozóicos (e.g., Speyer & Brett, 1988, 1991; Simões *et al.*, 2000) demonstraram a utilidade do conceito de fácies tafonômicas na discriminação de gradientes ambientais. Essas, na maioria dos casos, podem ser reconhecidas com base em critérios lito- e biofaciológicos. Sob essa óptica, a análise de tafofácies pode ampliar a resolução e adicionar evidências importantes (e.g., taxas de sedimentação, resolução temporal), complementares às análises de litofácies e biofácies.

Diversos grupos de invertebrados marinhos recentes têm sido alvos de estudos tafonômicos, por exemplo, equinóides (e.g., Nebelsick, 1999), crinóides (e.g., Llewellyn & Messing, 1993), corais (e.g., Pandolfi & Greenstein, 1997; Perry, 2000), foraminíferos (e.g., Martin & Liddell, 1991), briozoários (e.g., Smith & Nelson, 1994), crustáceos (e.g., Stempien, 2005), braquiópodes (e.g., Simões & Kowalewski, 2003; Tomašových & Rothfus, 2005) e, mais exaustivamente, moluscos (e.g., Fürsich & Flessa, 1987; Davies *et al.*, 1989; Best & Kidwell, 2000a, b; Kidwell *et al.*, 2001; Callender *et al.*, 2002; Parsons-Hubbard, 2005). Dentre os diferentes tipos de esqueletos dos invertebrados marinhos (maciço, arborescente, univalve e multielemento, Holz & Simões, 2002), as conchas bivalves destacam-se, pois apresentam ampla gama de assinaturas tafonômicas que podem ser quantificadas (e.g., abrasão, desarticulação, fragmentação, bioerosão, incrustação, corrosão) (Speyer & Brett, 1988).

Embora número crescente de estudos tafonômicos tenha surgido nas duas últimas décadas (veja Kidwell *et al.*, 2001, para revisão desse assunto), nenhum consenso metodológico emergiu, de modo a guiar as pesquisas no âmbito do reconhecimento das tafofácies. Nos estudos tafofaciológicos, tanto de acumulações esqueletais atuais como do registro geológico, as disparidades metodológicas são observadas nas mais variadas etapas, incluindo fases de amostragem do material (e.g., tipo de amostrador), coleta (e.g., fração granulométrica considerada, número de

observadores) e análise do dado (e.g., análises restritivas). Além disso, similaridade entre as assinaturas tafonômicas utilizadas nos diversos estudos é baixa e pouca atenção tem sido dispensada às questões como estabelecimento e quantificação do grau de alteração tafonômica (Kidwell *et al.*, 2001). Assim, enorme quantidade de dados foi gerada para fácies tafonômicas, do Paleozóico ao Moderno, mas esses dados não são comparáveis entre si.

Recentemente, porém, protocolos para análise tafonômica têm sido tema de discussões na literatura (Kidwell *et al.*, 2001; Kowalewski & Hoffmeister, 2003; Rothfus, 2004; Yesares-García & Aguirre, 2004), devido à necessidade de melhor compreender os efeitos que as decisões metodológicas podem exercer sobre os resultados. Desse modo, o estabelecimento do protocolo metodológico para análise tafonômica requer bastante cuidado e constitui importante fase inicial de todo e qualquer estudo tafonômico (veja **itens 2.2 e 3.1**, para apresentação do protocolo tafonômico adotado e discussão da importância das decisões metodológicas, bem como isso afeta as interpretações dos dados tafonômicos).

Diversos estudos atualísticos de tafofácies, realizados com depósitos gerados em ambientes deposicionais variados (e.g., plataforma rasa siliciclástica, Fursich & Flessa, 1987; talude carbonático, Llewellyn & Messing, 1993), têm indicado o potencial das tafofácies como ferramenta para interpretações (paleo)ambientais e (paleo)ecológicas. Por exemplo, estudos de tafofácies em acumulações de moluscos geradas em ambientes de intermarés e plataforma rasa do Recente (e.g., Meldhal & Flessa, 1990) mostram que cada litofácies indica as condições de energia do ambiente e, desse modo, as assinaturas tafonômicas das acumulações esqueletais associadas refletem a história pós-morte dos organismos. Assim, concentrações caracterizadas por bioerosão e incrustação são, no geral, encontradas em ambientes de baixa energia e/ou águas mais profundas, particularmente marcadas por baixa taxa de sedimentação (Brett & Baird, 1986). Já acumulações esqueletais geradas em ambiente de alta energia, sob condições de águas rasas, caracterizam-se por altos índices de abrasão e fragmentação (Brett & Baird, 1986).

As idéias acima permearam a literatura tafonômica da década de 1990, quando o edifício conceitual de fácies tafonômicas estava sendo erguido. Entretanto, estudos tafonômicos mais recentes com acumulações esqueletais de moluscos (Best & Kidwell, 2000a, b; Callender *et al.*, 2002; Staff *et al.*, 2002; Parsons-Hubbard, 2005) e

braquiópodes vivos (Simões & Kowalewski, 2002) indicam que as relações acima não são tão evidentes, nem previsíveis, quando examinadas em ambientes variados (e.g., plataforma de água rasa e profunda). Em adição, nem toda assinatura tafonômica é igualmente sensível às condições do ambiente, por vezes, ocorrendo de modo generalizado, ao longo de determinado gradiente batimétrico (veja **item 3.2**, para caracterização tafonômica das acumulações de moluscos bivalves e braquiópodes recentes, provenientes de praia, enseadas e plataforma interna adjacente).

Ainda, no contexto de estudos tafonômicos, é fundamental compreender a atuação dos processos na gênese das acumulações de conchas, bem como os possíveis tendenciamentos introduzidos pelos agentes bioestratinômicos e diagenéticos. Acumulações ricas em conchas são feições notáveis no registro sedimentar do Fanerozóico e constituem fonte de informações paleoecológicas e evolutivas. Por sua vez, a gênese de tais acumulações é governada por fatores tafonômicos (e.g., suscetibilidade ao transporte e destruição diferencial) e ambientais (e.g., nível do mar, taxa de sedimentação) complexos (veja exemplos paleozóicos e mesozóicos em Speyer & Brett, 1988, 1991; Brett, 1995; Brett & Baird, 1997; Brett *et al.*, 1997; McFarland *et al.*, 1999; Tomašových, 2004) que, nem sempre, ocorrem de maneira intuitiva. Nesse sentido, estudos tafonômicos atualísticos e experimentais, tanto de laboratório como de campo (e.g., Lever *et al.*, 1961; Savarese, 1994; Lescinsky *et al.*, 2002; Messina & LaBarbera 2004; Torello, 2004), contribuem para a compreensão da gênese das acumulações, sejam essas atuais ou fósseis (veja **item 3.3** e **anexo 1**, para apresentação e discussão dos experimentos de velocidade e comportamento de decantação de conchas de braquiópode). Esse ramo da tafonomia (*i.e.*, tafonomia experimental) permite aos geólogos e tafônomos simular a atuação dos processos bioestratinômicos e diagenéticos (e.g., transporte, abrasão, dissolução), auxiliando, inclusive, no entendimento dos agentes que atuam na zona tafonomicamente ativa (TAZ, Davies *et al.* 1989), sob condições ambientais diversas.

As assinaturas tafonômicas, além úteis ao reconhecimento das condições ambientais, são interessantes de serem investigadas sob o ponto de vista biológico e evolutivo. Isso porque, em muitos casos, resultam de interações bióticas estabelecidas entre organismos vivos (e.g., predação, parasitismo, comensalismo, competição), as quais afetaram a estrutura das comunidades em tempos passados e ainda o fazem nos dias de hoje. Perfurações e outras marcas deixadas nos esqueletos biomineralizados

estão entre as evidências de interações biológicas mais confiáveis, preserváveis no registro fóssil dos metazoários (e.g., Hoffman *et al.*, 1974; Vermeij *et al.*, 1980; Kitchell *et al.*, 1981; Vermeij, 1987; Allmon *et al.*, 1990; Anderson *et al.*, 1991; Bengtson & Zhao, 1992; Kelley & Hansen, 1993, 1996; Harper *et al.*, 1998; Leighton, 2001; Kowalewski & Kelley, 2002; Kelley *et al.*, 2003).

Estudos de predação são numerosos, mas tal interação biótica não é igualmente conhecida para todos os grupos de organismos e suas implicações evolutivas ainda são controversas (Kelley *et al.*, 2003). Apesar de grande parte das pesquisas em predação enfocarem os moluscos (veja revisões em Kowalewski & Kelley, 2002; Kelley *et al.*, 2003), marcas de predação em braquiópodes são também encontradas no registro fóssil (e.g., Sheehan & Lesperance, 1978; Ausich & Gurrola, 1979; Smith *et al.*, 1985; Kowalewski *et al.*, 2002) e em ecossistemas atuais (e.g., Paine, 1963; Witman & Cooper, 1983; Kowalewski & Flessa, 1994). Embora pouco numerosas, pesquisas recentes (Baumiller *et al.*, 2003; Harper & Peck, 2003; Baumiller & Bitner, 2004; Delance & Emig, 2004) têm demonstrado que as evidências de predação em braquiópodes são mais amplamente distribuídas, tanto em termos taxonômicos, geográficos, como estratigráficos, do que o suposto anteriormente. Nesse sentido, ocorrências de marcas de predação em braquiópodes são interessantes de serem investigadas, sob o ponto de vista paleoecológico e evolutivo, pois braquiópodes (a) ocorrem preservados ao longo de todo registro Fanerozóico; (b) são comuns em acumulações atuais, especialmente na plataforma brasileira (Kowalewski *et al.*, 2002; Simões *et al.*, 2004); (c) são considerados presas pouco nutritivas, se comparados a outros grupos de invertebrados (e.g., moluscos bivalves; Leighton, 2003), (d) apresentam aumento de toxicidade, após o Paleozóico, sendo considerados como um grupo não (ou pouco) palatável (Thayer, 1985) (veja item 3.4 e anexo 2, para apresentação e discussão das evidências de predação em *Bouchardia rosea*, braquiópode atual da plataforma brasileira).

Também, outras interações bióticas, tais como parasitismo e comensalismo, podem deixar marcas nos esqueletos. Entretanto, sua identificação no registro fóssil ou mesmo nos sistemas atuais constitui, muitas vezes, tarefa difícil e especulativa. Isso se deve ao fato de a maioria das documentações atribuídas a relações de comensalismo e/ou parasitismo (veja Baumiller & Gahn, 2002, para revisão das ocorrências de parasitismo no registro fóssil) serem estabelecidas através de evidências indiretas, não

se considerando questões relativas (a) à identificação do organismo infestante e (b) ao benefício para o infestante, em detrimento do hospedeiro, quando houver. Nesse contexto, o estudo das relações de parasitismo e/ou comensalismo nos sistemas atuais pode contribuir para o reconhecimento dessas relações em tempos passados, especialmente nas condições em que são identificados tanto hospedeiro e parasita (ou comensal), como o traço resultante dessa interação. Isso porque essas feições são potencialmente preserváveis no registro sedimentar Fanerozóico (veja item 3.5 e anexo 3, para apresentação e discussão de evidências de interação biológica, de origem parasítica ou comensal, entre braquiópodes e poliquetas).

Nesta tese, as questões apresentadas acima são investigadas para as tanatocenoses de moluscos bivalves (Fig. 1A) e braquiópodes articulados (*Bouchardia rosea*) (Fig. 1B), da costa norte do Estado de São Paulo (23° - 24°S e 44° - 46° W). As amostras são provenientes de fundos siliciclásticos ou com predomínio de partículas biogênicas, em profundidades variando de 0 a 45 metros, coletadas nos domínios das enseadas de Ubatuba e Picinguaba (Ubatuba, SP) (Fig. 2).

Figura 1- Tanatocenoses de moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), provenientes da plataforma interna, enseadas de Ubatuba e Picinguaba, norte do Estado de São Paulo. Escala gráfica, 10mm.

Figura 2- Mapa geral de localização das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, bem como plataforma interna adjacente, no norte do Estado de São Paulo. Os pontos referem-se às estações de coleta, localizadas nos ambientes de praia (em vermelho), de enseada de fundo argiloso (em cinza), de enseada de fundo arenoso (em amarelo) e de plataforma interna (em laranja).

1.1. HIPÓTESE DE TRABALHO E OBJETIVOS

Inserida no campo da actuopaleontologia, esta tese visa estudar as características tafonômicas das tanatocenoses de moluscos bivalves e braquiópodes nas enseadas de Ubatuba e Picinguaba, norte do Estado de São Paulo. O desenvolvimento do trabalho fundamenta-se na hipótese central de que as assinaturas tafonômicas não se distribuem de maneira uniforme e previsível ao longo de gradientes ambientais (e.g., batimétricos) e, portanto, não são igualmente úteis ao reconhecimento de tafofácies. Com esse intuito, objetiva-se: **(a) estabelecimento do protocolo metodológico** para análise tafonômica, aplicável aos moluscos bivalves e braquiópodes, a partir do qual se obtenham dados tafonômicos fidedignos, evitando-se os tendenciamentos gerados por artifícios metodológicos. Também, adquirir dados comparáveis aos disponíveis na literatura, contribuindo para a compreensão dos processos tafonômicos atuantes nos diferentes ambientes, em escala global; **(b) caracterização tafonômica** das tanatocenoses de moluscos bivalves e braquiópodes, ao longo de gradientes batimétricos (i.e., ambientes raso protegido e profundo aberto), em duas enseadas hidrodinamicamente distintas (Ubatuba e Picinguaba) no norte do Estado de São Paulo e da plataforma interna adjacente, visando compreender quais assinaturas tafonômicas são sensíveis às variações ambientais e, desse modo, úteis às análises paleoambientais, **(c) realização de experimentos em tafonomia**, a fim de compreender o comportamento de bioclastos (conchas de braquiópodes, *Bouchardia rosea*) frente aos processos bioestatinômicos, responsáveis pela gênese das tanatocenoses e tafocenoses.

Adicionalmente, hipóteses de trabalho secundárias, porém não menos importantes, derivaram da hipótese central, as quais resultam em estudos de cunho biológico. As hipóteses derivadas, levantadas a partir da análise tafonômica, referem-se a questões de interação biológica, cujos objetivos são **(a)** reconhecimento de evidências de **predação, parasitismo e/ou comensalismo**, registradas nas conchas de braquiópodes; **(b)** comparação das ocorrências de tais interações bióticas nos moluscos bivalves das mesmas acumulações, **(c)** estudo da potencialidade de preservação e reconhecimento das interações no registro fóssil, visando compreender seu significado (paleo)ecológico e evolutivo.

2. MATERIAL E MÉTODO

2.1. CONTEXTO GEOLÓGICO

A região costeira do Estado de São Paulo situa-se no Escudo Atlântico da Plataforma Sul-Americana, integrando a região de Dobramentos do Sudeste. As rochas mais antigas são de idade transamazônica (2,2 b.a.), ou mesmo anteriores, que foram remobilizadas, migmatizadas e granitizadas, durante o Ciclo Brasileiro, há 600 m.a. (Almeida, 1976). Tal conjunto é cortado por intrusões de rochas básicas e alcalinas, relacionadas à reativação tectono-magmática da Plataforma Sul-Americana (Brasileira), a partir do Jurássico (150 m.a.).

Esse fenômeno de reativação relaciona-se com a conformação atual da região costeira do sudeste brasileiro e está ligado aos processos de separação dos continentes americano e africano, com a abertura do Atlântico Sul (129 m.a.). As movimentações originaram falhas normais e profundas, geradas ao longo de linhas de fraqueza do Pré-Cambriano, orientadas segundo ENE. A presença dessas falhas proporcionou condições para a formação de bacias sedimentares ao longo da margem continental brasileira (Asmus, 1984), dentre elas a Bacia de Santos, na qual se insere a região estudada.

Desse modo, a margem continental, na região do Estado de São Paulo, caracteriza-se por arcabouço tectono-estrutural pretérito, coberto e modificado por sedimentação de natureza progradacional, cuja possível interpretação de sua evolução geológica é apresentada por Almeida (1976). Segundo esse autor, no Cretáceo Superior, ocorreu elevação da proto-Serra do Mar, seguida de duas fases de atividade tectônica, no Terciário. A primeira, no Oligoceno, foi responsável pela geração de falhamentos do *graben* do Paraíba do Sul e formação do *rift* da Guanabara, com importantes movimentos de blocos de falhas na Serra do Mar. A segunda, no Plioceno, caracterizou-se por elevação epirogenética generalizada que afetou a Serra do Mar, sendo responsável pela instalação da Bacia de São Paulo e aumento nas taxas de subsidência nas bacias de Resende e Taubaté (Almeida, 1976; Riccomini, 1989; Riccomini *et al.*, 1996).

A área emersa das enseadas de Ubatuba e Picinguaba é caracterizada por série de planícies costeiras reduzidas e descontínuas, separadas por afloramentos de rochas do embasamento cristalino Pré-Cambriano, com invasão do mar. Tal conformação forma afogamento de rios, indentações irregulares, lagunas e enseadas.

A costa, ainda, projeta protuberâncias do continente mar adentro, como cabos e ilhas, apresentando-se recortada (Zembruski, 1979). Nessa região, os esporões da Serra do Mar e os pequenos maciços e morros isolados atingem diretamente o mar, dominando costas altas e jovens (Ponçano *et al.*, 1981). As planícies são formadas por depósitos continentais e marinhos, registrando eventos transgressivos, durante o Pleistoceno e o Holoceno (Martin & Suguio, 1976; Suguio & Martin, 1976; Suguio *et al.*, 1993; Martin *et al.*, 1996; Suguio, 1999).

Ao longo do Quaternário, eventos geológicos modificaram sensivelmente a configuração da região costeira, cujas planícies ganharam a geometria em sua conformação atual. Variações do nível do mar, nesse período, levaram Suguio & Martin (1976) a definirem dois eventos transgressivos (*i.e.*, Transgressão Cananéia, com idade atribuída de 120.000 anos A.P. e a Transgressão Santos, com idade atribuída de 5.100 anos A.P.). Além disso, os fenômenos geológicos relacionados ao último evento glacio-eustático de rebaixamento do nível do mar (18.000 anos A.P.), juntamente com as oscilações marinhas pós-glaciais, são de grande importância para a compreensão dos processos atuais nas regiões costeiras (Ponçano, 1985). Alguns autores (*e.g.*, Vicalvi *et al.*, 1978; Suguio & Martin, 1981) destacam, pelo menos, quatro eventos principais atuantes na costa brasileira, durante os processos de sedimentação do Quaternário Superior. São eles: (a) máximo regressivo do Pleistoceno Superior (18.000 anos A.P.); (b) estabilização do nível do mar, relacionado a eventos de mudanças climáticas globais (10.000 anos A.P.); (c) máximo da transgressão holocênica (5.100 anos A.P.) e (d) estabilização do nível do mar em valores próximos ao atual (últimos 2.500 anos A.P.).

Segundo Almeida (1976), o compartimento litorâneo paulista integra a Província Costeira, definida como a área do Estado drenada diretamente para o oceano. A Província Costeira é subdividida em Serrania Costeira (Serra do Mar) e Baixada Litorânea (planícies costeiras) (Ponçano *et al.*, 1981). A Serrania Costeira condiciona o alinhamento NE-SW da costa paulista.

O domínio da Serrania Costeira é representado por relevos do tipo escarpas abruptas e festonadas, exibindo espigões que avançam para as baixadas e escarpas com espigões digitados. As escarpas festonadas apresentam declividades acima de 30%, amplitudes altimétricas de 100 metros e drenagens com padrão subparalelo a dendrítico, de alta densidade e comportamento bidirecional. O domínio da Baixada

Litorânea é composto por terrenos baixos e próximos ao nível do mar atual, com baixa densidade de drenagem (Ponçano *et al.*, 1981). As planícies costeiras são compostas por sedimentos marinhos e continentais quaternários, abrindo-se para várias enseadas que, devido às suas configurações, apresentam características de semi-confinamento. Desse modo, os processos de troca de água e material sedimentar, cuja principal contribuição é terrígena, entre a região costeira e a plataforma adjacente são bastante restritos (Mahiques, 1995; Rodrigues *et al.*, 2002).

Na área da plataforma brasileira, propriamente dita, ao longo da costa norte do Estado de São Paulo, há presença de diferentes tipos de sedimentos, com predomínio das areias finas a muito finas. A ocorrência de sedimentos mais grossos e melhor selecionados, nas porções externas às enseadas, está associada a feições de fundo geradas em condições dinâmicas de maior energia, através de processos que incidem na área, originários de sul-sudeste. É provável que essas ocorrências tenham relação com retrabalhamento de sedimentos relíquias, que sejam concentrados nessas feições de fundo, explicando a presença desse tipo de sedimento, em função da ausência de fontes de sedimentos grossos nessa região (Rodrigues *et al.*, 2002).

2.2. CONTEXTO CLIMATOLÓGICO

Segundo Fonsar (1994), dois sistemas de massa de ar predominantes (Anticiclone Tropical Atlântico e Anticiclones Polares Migratórios) condicionam a circulação atmosférica da região da plataforma continental sudeste brasileira e, conseqüentemente, controlam os sistemas de ondas que se propagam para o litoral paulista, a partir de centros de geração localizados no Atlântico Sul. O Anticiclone Tropical Atlântico (ATA) localiza-se a leste da costa e gera ventos alísios, os quais tomam direção NE e NW entre 10° e 40° de latitude sul. Sua ação favorece as temperaturas elevadas e a estabilidade do tempo. Os sistemas de ondas gerados pelos ventos anti-horários, originados do ATA, atingem a linha de costa, cuja orientação é NE-SW, ocasionando a formação de deriva litorânea para SW. Contudo, essa situação é modificada pelo deslocamento das frentes polares, relacionadas aos Anticiclones Polares Migratórios (APM). Além de intensas precipitações pluviométricas, esses sistemas frontais provocam frentes frias que ocasionam mudanças na direção dos ventos predominantes, que passam a vir do quadrante sul, com rotação horária. Tal condição é responsável pela incidência de trens de ondas de SW e SE, gerando

correntes de deriva litorânea que percorrem a costa no rumo NE. As ondas vindas de SW-SE são relativamente mais energéticas e estão associadas à passagem de frentes frias, as quais são mais intensas durante o inverno, porém ocorrem ao longo de todo o ano. Essas ondas são importantes no que diz respeito ao retrabalhamento dos sedimentos previamente depositados (Tessler & Mahiques, 1994). Já as ondas vindas de E-NE estão associadas às fases pós-frontais, contribuindo para a dinâmica de fundo apenas nesse período (Tessler & Mahiques, 1994). Enquanto a enseada de Ubatuba apresenta desembocadura voltada para E, a abertura da enseada de Picinguaba apresenta-se voltada para SW. Assim, sendo essa enseada é atingida frontalmente pelas ondas mais energéticas, vindas de SSW-S-SSE.

2.3. CONTEXTO OCEANOGRÁFICO

A costa paulista apresenta regime de micromarés do tipo semi-diurno com desigualdades diurnas. Esse tipo de regime de maré exerce pouca influência como processo físico nas praias ou mudanças de correntes (Souza, 1997). Segundo Furtado & Mahiques (1990), o efeito hidrodinâmico mais expressivo, responsável pelos processos sedimentares de fundo, tanto na região costeira como na plataforma adjacente, é a ação das ondas. A quebra das ondas na zona costeira gera correntes de deriva litorânea, um dos principais fenômenos responsáveis pelo transporte e ressuspensão de sedimentos, nessa região (Thurman, 1991). Os trens de ondas gerados em oceano aberto que incidem no litoral paulista são condicionados pelos mecanismos de circulação atmosférica. Em outras palavras, os trens de ondas estão associados à passagem das frentes frias e ventos alísios (Tessler, 1988; Tessler & Mahiques, 1994). Desse modo, compreender o padrão de circulação atmosférica e oceânica torna-se fundamental para o conhecimento da hidrodinâmica costeira.

Quanto às correntes oceânicas, a corrente de contorno que atua nessa região é a Corrente do Brasil (CB). Essa se origina ao sul de 10° S e flui para o sudoeste, bordejando a margem continental atlântica, transportando a Água Tropical (AT), nos níveis superficiais (temperatura= 25,0 °C e salinidade= 37,1‰) e a Água Central do Atlântico Sul (ACAS), nos níveis picnoclínicos (temperatura= 14,0 °C e salinidade= 35,5‰) (Silveira *et al.*, 2000; Mahiques *et al.*, 2002). Uma característica oceanográfica marcante do litoral norte paulista é penetração da Água Central do Atlântico Sul (ACAS), mais fria, sobre a plataforma continental interna, durante o verão (Castro-Filho

et al., 1987; Silveira *et al.*, 2000). Nesse período, a ACAS move-se junto ao fundo, em direção à costa, enquanto que as águas costeiras, menos densas, são deslocadas em direção ao oceano. Assim, a AT atinge porções relativamente distantes da costa. Em adição, o verão corresponde à estação chuvosa no sudeste brasileiro, contribuindo para o aumento do aporte de terrígenos nas águas costeiras. O deslocamento das águas costeiras apresenta grande relevância para o transporte de terrígenos em suspensão para as porções mais profundas da plataforma (Mahiques *et al.*, 1999). Após o verão, com o recuo da ACAS, a AT volta a ter maior influência nos processos da plataforma interna (Castro-Filho *et al.*, 1987; Silveira *et al.*, 2000). Além disso, são descritos vórtices ciclônicos, cuja origem está relacionada aos meandros da CB e à penetração da ACAS, na plataforma interna (Castro-Filho *et al.*, 1987; Campos *et al.*, 1995). Tal fenômeno apresenta grande importância para a produtividade local, pois provê nutrientes às águas pobres sobre a plataforma (Silveira *et al.*, 2000).

A região de Ubatuba apresenta-se exposta diretamente às influências do mar aberto e, portanto, sujeita a hidrodinamismo acentuado, principalmente durante o inverno, com a passagem das frentes frias, acima referidas. Nesse período, o fundo da região de Ubatuba é revolvido, pois a velocidade das correntes de fundo atinge de 20 a 24 cm/s (Furtado & Mahiques, 1990; Tessler & Mahiques, 1994). Nessa velocidade, as correntes de fundo apresentam competência suficiente para a remobilização e transporte de sedimentos arenosos finos, na plataforma interna. Para a enseada de Picinguaba, os valores de velocidade de correntes de fundo estão entre 19 e 23cm/s, o que indica também a possibilidade de ocorrer movimentação de partículas arenosas finas, depositadas nas superfícies de fundo (Rodrigues, 1996). Ainda, análise do comportamento das isóbatas, perfis sonográficos e observações diretas por mergulho autônomo revelaram feições de escala variada nos sedimentos. Tais feições indicam ocorrência de agentes dinâmicos efetivos no transporte e conformação do relevo de fundo das enseadas (Petti *et al.*, 1995). Entretanto, os mapas de distribuição de areia e argila, obtidos por Rodrigues *et al.* (2002), indicam ambiente de baixo a médio grau de energia. Esses autores atribuem caráter eventual à atuação dos processos mais energéticos nessa região.

Na enseada de Picinguaba, o sistema de ilhas, em seu extremo leste (e.g., Ilha Comprida e Ilha das Couves), interage com a atuação de ondas e correntes. A análise de perfis de temperatura e salinidade revelou a predominância de padrão geral de

circulação interna de águas oceânicas no sentido anti-horário, com entrada preferencial de água no sistema pela porção leste (Rodrigues *et al.*, 2002). Entretanto, foi observada também a existência de células de circulação interna, com sentido horário, próximas à linha de costa. Essas células estão associadas à realimentação dos ambientes praias, uma vez que o sentido de deriva litorânea é para leste (Rodrigues *et al.*, 2002).

2.4. CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

As tanatocenoses de moluscos bivalves e braquiópodes aqui estudadas (Fig. 1) são provenientes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba (Ubatuba, SP) (Fig. 2). Para a presente tese, o termo enseada é empregado num contexto mais amplo, englobando não apenas as águas protegidas (enseada *stricto sensu*), como também as áreas expostas, em direção aos domínios da plataforma. A área situa-se na costa norte do Estado de São Paulo (23° - 24°S e 44° - 46° W, Fig. 2), incluindo o município de Ubatuba. A região constitui zona de transição entre clima subtropical e tropical, úmido, controlado por massas tropicais e equatoriais, com menor participação das massas polares e, portanto, menos frio. É marcada por acentuada pluviosidade (efeito orográfico), mesmo no inverno, devido à maior proximidade da Serra do Mar em relação à costa (Sant'ana Neto, 1994).

A enseada de Ubatuba possui oito pequenas praias, delimitadas por promontórios, constituídos por rochas ígneas e metamórficas. A abertura da enseada é voltada para E, com área total de aproximadamente 8 km² e largura total de 4,5 km, a qual decresce no sentido do continente. Quatro pequenos rios (Indaiá, Grande, Lagoa e Acaraú) drenam a costa ao redor da enseada, carreando nutrientes e contribuindo para diminuição da salinidade da mesma, junto às desembocaduras. A profundidade média da enseada é de aproximadamente 9,3 metros, sendo os seguintes valores médios para os parâmetros da água (Mantelatto & Fransozo, 1999): temperatura de 23,8°C, salinidade de 33,2‰ e oxigênio dissolvido de 5,11 mg.l⁻¹.

Dentre as estações amostradas para esse estudo, fundos argilosos estão restritos à enseada de Ubatuba (Tab. 1). De acordo com Mahiques (1995), Mahiques *et al.* (1998) e Mantelatto & Fransozo (1999), o fundo da enseada de Ubatuba é caracterizado por sedimentos terrígenos, argilosos, com conteúdo de matéria orgânica da ordem de 11,8%. Porém, conforme dados apresentados na tabela 1, sedimentos

arenosos são também freqüentes, na enseada de Ubatuba. Em ambas as enseadas, predominam os sedimentos litoclásticos, contudo, áreas específicas associadas à proximidade de ilhas e costões rochosos apresentam sedimentos ricos em bioclastos.

A enseada de Picinguaba apresenta geometria retangular, com abertura voltada para SW. Possui cinco pequenas praias, sendo internamente delimitada pela maior delas, a praia da Fazenda, com 3,5 quilômetros de extensão (Rodrigues, 1996). É a área de menor ocupação e atividade antrópica da região. Apresenta, em suas porções mais externas, padrão irregular de distribuição de isóbatas, condicionado pela presença de vários parcéis, lajes e ilhas (e.g., ilhas Comprida e das Couves), principalmente em seu limite leste (Rodrigues *et al.*, 2002).

Segundo Rodrigues (1996), a enseada de Picinguaba apresenta predomínio de sedimentação arenosa (geralmente maior que 70%), constituída por areias finas e, secundariamente, muito finas com baixa porcentagem de argila (menor que 10%), devido à ausência de área fonte com contribuição efetiva. A porção argilosa está restrita à parte abrigada das ilhas das Couves e Comprida (Fig. 2), que constitui a porção central da enseada, onde os teores são significativos, atingindo até 20 % do conteúdo em peso. Nessa mesma porção da enseada, são observados altos teores de carbono e nitrogênio orgânicos, o que indica predomínio de influência continental, na composição dos sedimentos da área (Rodrigues, 1996).

Na área de estudo, considerando-se o tipo de substrato, a profundidade, a energia do meio e a ocorrência das tanatocenoses estudadas, quatro ambientes foram reconhecidos: (a) praias, incluindo a praia de Itamambuca (12 km ao norte de Ubatuba), caracterizada pelo estado dissipativo, ao sul e reflexivo, ao norte. Seus sedimentos são constituídos por areia grossa (33,3%), média (55,6%) e fina (11,1%), sendo esses bem (22,2%) a moderadamente (77,8%) selecionados (Souza, 1997). A estação UBA 14 localiza-se nesse ambiente (Fig. 2); (b) enseada, de baixa energia e fundo argiloso, correspondente a porção interna da enseada de Ubatuba. Esse ambiente é caracterizado por profundidades em torno de 5 metros. As estações UBA 11 e UBA 12 (Fig. 2) estão localizadas nesse ambiente; (c) enseada, de baixa energia e fundo arenoso, os quais correspondem, nos domínios das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, à região compreendida entre 10 até 20 metros de profundidade. As estações UBA 9 e PIC 4, por exemplo, situam-se nesse ambiente, o qual, especialmente no caso da enseada de Picinguaba, sofre influência das ilhas (Fig. 2);

Finalmente, (d) plataforma interna, de fundo arenoso, adjacente às enseadas de Ubatuba e Picinguaba. Estações localizadas a profundidades maiores que 20 metros estão situadas nesse ambiente, tais como UBA 1 e PIC 2 (Fig. 2).

2.5. COLETA E PROCESSAMENTO DAS AMOSTRAS

As coletas envolveram estações localizadas em ambiente praiar (praia de Itamambuca), bem como em condições de águas rasas protegidas e locais fora da área de influência das enseadas, ou seja, a partir dos 20 metros de profundidade. Todas as coletas foram realizadas em locais de águas não superiores a 45 metros (Fig. 2), devido: (a) às limitações impostas pela embarcação disponível e (b) ao intuito de examinar ambientes de águas rasas (onde comumente concentrações densas de material bioclástico estão preservadas no registro geológico).

Em decorrência dos objetivos desta tese (veja item 1.1), um radial de aproximadamente 30km foi feito para a enseada de Ubatuba. Esse incluiu transectos de cerca de 2 km, com estações de coleta estabelecidas a profundidades de 5, 10, 15, 20, 25, 30 e 35 metros (Tab. 1, Fig. 2). Devido à influência das ilhas, na enseada de Picinguaba não foi possível estabelecer um radial. Nesse caso, áreas protegidas e não protegidas foram amostradas, determinando-se estações de coleta a profundidades equivalentes às da enseada de Ubatuba. Eventualmente, sedimentos a 45 metros de profundidade na enseada de Picinguaba (Fig. 2) foram também amostrados. A posição geográfica dos transectos e das estações de coleta foi obtida por GPS e ecobatímetro, ambos acoplados ao barco.

O fundo das estações de coleta foi amostrado usando draga, com 30 x 40cm, malha de 5 mm entre-nós e pegador de fundo do tipo Van Veen, com 31 x 40cm ($=0,12m^2$ ou $1/8m^2$). Para cada estação, três conjuntos de amostras foram obtidos, isso é: (a) amostra de fundo, para análise sedimentológica (pegador Van Veen, 5 litros); (b) amostra de fundo, para análise tafonômica (pegador Van Veen, 10 litros) e (c) amostra de fundo, para análise tafonômica (draga, volume variável). Em razão das condições locais (e.g., fundo consolidado, velocidade das correntes de fundo), em alguns casos, a draga forneceu maior quantidade de material, em outros, o pegador Van Veen (Tabs. 2 e 3).

Adicionalmente, amostras de água para cada estação foram coletadas com auxílio de garrafas de Nansen, permitindo registrar simultaneamente a temperatura da água, a

salinidade e a quantidade de oxigênio dissolvido (veja Mantellato & Fransozo, 1999). A salinidade foi determinada utilizando-se um refratômetro óptico, marca Atago S/1000.

A escolha do ambiente de praia deu-se em função da ocorrência freqüente de conchas de braquiópodes nos sedimentos da praia de Itamambuca (Simões & Kowalewski, 2002). Os bioclastos foram amostrados na zona de estirâncio, através de quadrículas com cerca de 1 m², aleatoriamente distribuídas sobre as ocorrências. Com auxílio de uma pá, as camadas superficiais (até 3 cm) que continham os bioclastos foram coletadas. Nessa fase, tomou-se o cuidado para que todos os bioclastos da quadrícula fossem obtidos, independentemente de seu estado tafonômico (e.g., concha fragmentada). Além disso, cerca de 5 quilos de sedimentos das quadrículas foram coletados para o processamento das análises sedimentológicas. No total, 30 estações foram amostradas, sendo 14 na enseada de Ubatuba (incluindo a estação da praia de Itamambuca) e 16 na enseada de Picinguaba (Tab. 1).

As análises sedimentológicas de granulometria, teor de CaCO₃ e de matéria orgânica foram realizadas no Laboratório de Sedimentologia, IGc/USP, cujos resultados estão sumarizados na tabela 1, juntamente com os dados físicos, obtidos durante a coleta. Entretanto, algumas estações (e.g., UBA 13 e PIC 8, Tab. 1) não apresentam dados sedimentológicos, pois: (a) sedimentos não foram obtidos via pegador, devido ao fato de os substratos serem duros; (b) condições climáticas e de correntes de fundo desfavoráveis impediram a obtenção das amostras, durante as coletas e (c) apenas bioclastos foram pegos.

Após a coleta, os sedimentos de cada estação foram peneirados, via úmida, com peneiras granulométricas de malhas de 8mm, 6mm e 2mm e secos ao ar livre. A fração biogênica do sedimento, ora é dominada por moluscos bivalves (Fig. 1A), ora por braquiópodes articulados (*Bouchardia rosea*, Fig. 1B), os quais foram selecionados. Desse modo, o volume de sedimento amostrado forneceu conchas de moluscos bivalves e de braquiópodes, na maioria das vezes, em quantidades suficientes (n=150 espécimes, veja abaixo), tanto para a análise tafonômica como para a investigação dos demais temas abordados nessa tese.

Sub-amostras foram obtidas por quarteamento, quando necessárias (i.e., caracterização tafonômica das tanatocenoses e implicações das decisões metodológicas na análise tafonômica, itens 3.2 e 3.1, respectivamente). Para tal, as

amostras foram aleatoriamente repartidas, a fim de se obter 150 bioclastos, número amostral adotado com base nos resultados de Kidwell *et al.* (2001).

Em adição, as conchas foram digitalizadas e analisadas em Microscópio Eletrônico de Varredura, especialmente nos casos em que os espécimes exibiram assinaturas tafonômicas de interesse particular, como marcas de predação (veja **item 3.4** e **anexo 2**) e de parasitismo/comensalismo (veja **item 3.5** e **anexo 3**). Também, cortes seriados (veja Sandy, 1989) em conchas de braquiópodes foram utilizados, a fim de se obter a espessura das conchas, considerando-se os espessamentos internos. Nesse caso, conchas de braquiópodes foram impregnadas com resina epóxi e cortadas em seções sucessivas e finas (variando de 0,2 a 0,5mm). Os cortes seriados auxiliaram na preparação de desenhos esquemáticos (**Anexo 2**, fig. 9). Demais medidas de comprimento, largura, altura e espessura das conchas foram obtidas com auxílio de paquímetro digital, com acuracidade de 0,1mm.

Cálculos de frequências e porcentagens foram realizados, sendo os testes estatísticos analisados com auxílio do *Statistical Analysis System* (SAS, versão 8), considerando-se intervalo de significância de 5% ($\alpha=0.05$). Além disso, aplicou-se técnica exploratória de agrupamento, com ligações simples e coeficiente de similaridade de distância média euclidiana (80%) (veja Miller, 1988; Kowalewski *et al.*, 1994; Yesares-García & Aguirre, 2004; Parsons-Hubbard, 2005, para exemplos similares).

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

Tabela 1- Dados das estações de coleta nas enseadas de Ubatuba e Picinguaba, município de Ubatuba, SP.

Local	Est.	Latitude	Longitude	Prof. (m)	Temp (°C)	Sal. (‰)	Teor CaCO ₃ (%)	Teor Mat. Org.	Sed.
Enseada de Ubatuba	1	23°28'53"	44°55'21"	30	21,2	35,0	25	3	Areia grossa
	2	23°29'20"	44°56'42"	30	21,2	35,0	11	2	Areia grossa
	3	23°28'49"	44°58'09"	25	21,3	34,0	11	2	Areia muito fina
	4	23°29'39"	44°59'16"	25	21,3	34,0	11	3	Areia média
	5	23°28'13"	45°00'03"	20	21,3	35,0	17	1	Areia grossa
	6	23°28'37"	45°00'29"	20	21,3	35,0	22	6	Areia muito fina
	7	23°27'06"	45°01'03"	15	21,4	35,0	10	8	Areia muito fina
	8	23°26'20"	45°00'18"	15	21,4	35,0	8	9	Areia muito fina
	9	23°26'41"	45°02'07"	10	21,4	34,0	25	7	Areia grossa
	10	23°26'05"	45°02'14"	10	21,4	34,0	22	14	Argila
	11	23°26'49"	45°03'21"	5	21,4	35,0	21	8	Argila
	12	23°26'11"	45°03'28"	5	21,4	35,0	24	37	Argila
	13	23°31'53"	44°57'40"	35	17,5	35,0	---	---	---
	14	23°58'84"	45°29'02"	0	---	---	---	---	Areia média
Enseada de Picinguaba	1	23°32'52"	44°44'20"	45	20,5	34,6	23	7	Areia muito fina
	2	23°25'35"	44°46'24"	35	22,1	35,0	50	8	Areia grossa
	3	23°23'54"	44°48'01"	25	23,8	35,0	7	5	Areia muito fina
	4	23°23'32"	44°51'05"	15	23,8	35,0	63	3	Areia média
	5	23°21'44"	44°51'39"	5	24,8	35,0	25	13	Areia muito fina
	6	23°24'15"	44°50'42"	25	24,1	34,0	78	2	Areia grossa
	7	23°23'38"	45°52'24"	17	24,4	33,6	14	3	Areia muito fina
	8	23°22'88"	44°52'95"	15	21,0	34,0	----	----	----
	9	23°35'54"	44°47'20"	35	19,8	35,0	----	----	----
	10	23°24'36"	44°50'57"	20	21,0	33,6	----	----	----
	11	23°22'88"	44°52'95"	15	21,0	34,0	----	----	----
	12	23°21'83"	44°52'20"	10	22,0	34,0	43	3	Areia fina
	13	23°23'44"	44°49'64"	10	21,2	33,3	42	1	Areia grossa
	14	23°27'19"	44°48'52"	35			----	----	Areia fina
	15	23°26'32"	44°51'38"	30			----	----	Areia grossa
	16	23°25'44"	44°57'54"	20			----	----	Areia muito fina

Tabela 2- Total de conchas de moluscos bivalves analisados (sub-amostras), indicado por fração granulométrica e por tipo de amostrador. Legenda: (--) bioclastos disponíveis, acima de 150 espécimes, porém não utilizados na análise tafonômica; (*) bioclastos amostrados por coletas manuais por quadrículas.

Estações de coleta		Amostragem pegador Van Veen			Amostragem com draga		
Local	Estação	Fração • 8mm	Fração • 6mm	Fração • 2mm	Fração • 8mm	Fração • 6mm	Fração • 2mm
UBA	1	213	155	150	--	--	--
UBA	2	228	163	150	--	--	--
UBA	3	Bioclastos ausentes			177	146	150
UBA	4	138	161	150	--	--	--
UBA	5	269	164	150	--	--	--
UBA	6	119	150	150	--	--	--
UBA	7	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
UBA	8	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
UBA	9	236	150	150	--	--	--
UBA	10	Bioclastos ausentes			0	0	125
UBA	11	Bioclastos ausentes			204	150	150
UBA	12	127	150	150	--	--	--
UBA	13	Bioclastos ausentes			96	150	150
UBA	14	150*	150*	150*	--	--	--
PIC	1	150	150	150	--	--	--
PIC	2	150	150	150	--	--	--
PIC	3	0	0	150	150	150	--
PIC	4	150	150	150	--	--	--
PIC	5	Bioclastos ausentes			0	0	150
PIC	6	Bioclastos ausentes			150	150	150
PIC	7	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	8	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	9	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	10	0	0	150	Bioclastos ausentes		
PIC	11	150	150	150	--	--	--
PIC	12	150	150	150	--	--	--
PIC	13	Bioclastos ausentes			150	150	150
PIC	14	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	15	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	16	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		

Tabela 3- Total de conchas de braquiópodes, indicado por fração granulométrica e por tipo de amostrador. Legenda: (*) bioclastos amostrados por coletas manuais por quadriculas.

Estações de coleta		Amostragem pegador Van Veen			Amostragem com draga		
Local	Estação	Fração • 8mm	Fração • 6mm	Fração • 2mm	Fração • 8mm	Fração • 6mm	Fração • 2mm
UBA	1	3	214	722	0	0	0
UBA	2	13	69	497	13	29	65
UBA	3	0	0	2	13	17	156
UBA	4	11	25	77	0	1	2
UBA	5	0	5	170	0	2	0
UBA	6	0	0	2	1	1	7
UBA	7	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
UBA	8	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
UBA	9	179	164	439	83	54	179
UBA	10	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
UBA	11	Bioclastos ausentes			0	0	1
UBA	12	Bioclastos ausentes			1	0	0
UBA	13	Bioclastos ausentes			1	2	68
UBA	14	106*	150*	150*	--	--	--
PIC	1	0	2	35	0	0	0
PIC	2	1	5	135	0	0	2
PIC	3	0	0	1	0	0	0
PIC	4	156	164	439	1	1	12
PIC	5	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	6	43	30	80	0	0	12
PIC	7	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	8	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	9	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	10	0	0	1	0	0	1
PIC	11	Bioclastos ausentes			Bioclastos ausentes		
PIC	12	2	5	392	0	0	0
PIC	13	0	0	0	11	19	118
PIC	14	0	0	0	0	0	0
PIC	15	0	0	0	0	0	0
PIC	16	0	1	1	0	0	0

2.6. PROTOCOLO DE ANÁLISE TAFONÔMICA

Conforme discutido no item 3.1, a seguir, o estabelecimento do protocolo metodológico constitui fase fundamental de toda e qualquer análise tafonômica. Esse deve ser adequado aos objetivos da pesquisa tafonômica, fornecendo dados comparáveis aos disponíveis na literatura. Trabalhos, tais como, Davies *et al.* (1989), Best & Kidwell (2000a), Callender *et al.* (2002), Staff *et al.* (2002) fundamentam a metodologia para análise tafonômica aqui empregada.

O protocolo contém 13 atributos tafonômicos (assinaturas tafonômicas, *sensu* Fürsich & Oschmann, 1993), no caso dos moluscos bivalves, em seus diferentes estados (condição), conforme apresentado na tabela 4. Dentre as assinaturas investigadas, incluem-se ainda variáveis ecológicas referentes ao modo de fixação, modo de vida e estratégia alimentar dos espécimes. As 13 assinaturas tafonômicas são: (1) articulação, (2) tipo de valva, (3) fragmentação, (4) modificação da margem da concha, (5) perióstraco, (6) brilho/lustro, (7) alteração da cor da concha, (8) abrasão, (9) corrosão, (10) bioerosão, (11) incrustação, (12) predação e (13) textura superficial da concha.

Para os braquiópodes, o protocolo tafonômico contém 12 assinaturas tafonômicas, que são as mesmas estabelecidas para os moluscos bivalves, exceto pelo atributo perióstraco, uma vez que esse não se aplica aos braquiópodes. Além disso, as variáveis relacionadas ao modo de fixação, modo de vida e estratégia alimentar mantêm-se constantes, pois os braquiópodes são representados por uma única espécie (*Bouchardia rosea*, Fig. 1B). Portanto, a maioria das assinaturas tafonômicas estudadas para os bivalves, bem como seus estados, são as mesmas estudadas para os braquiópodes, as quais também coincidem com as investigadas por Davies *et al.* (1989), Kowalewski *et al.* (1994), Best & Kidwell (2000a), Callender *et al.* (2002) e Staff *et al.* (2002), para as acumulações de moluscos atuais e por autores que investigaram a tafonomia de bivalves paleozóicos e mesozóicos (Brett & Baird, 1986).

Todas as assinaturas tafonômicas, em seus diferentes estados (Tab. 4), foram investigadas independentemente, para cada espécime (total de 9238 conchas de moluscos bivalves e 2401 de braquiópodes, Tabs. 2 e 3), sob estereomicroscópio. Os bioclastos da fração granulométrica ϕ 8mm foram estudados com aumento de 10x. Já as conchas das frações granulométricas ϕ 6mm foram examinadas com aumento de 12x e as da fração granulométrica ϕ 2mm, com aumento de 20x.

Tabela 4- Assinaturas tafonômicas investigadas para conchas de moluscos bivalves braquiópodes e seus estados (condição). Veja o texto para explicação da atribuição das condições tafonômicas.

ASSINATURA TAFONÔMICA	CONDIÇÃO TAFONÔMICA
Articulação	0= desarticulada 1= articulada 1.1= fechada 1.2= aberta
Tipo de Valva	0= esquerda (ou dorsal) 1= direita (ou ventral) 2= indeterminada
Fragmentação	0= completa 1= fragmentada
Modificação da Margem	0= natural 1= irregular 2= arredondada
Perióstraco	0= natural 1= parcialmente perdido (até 50% da concha) 2= perdido
Brilho	0= natural 1= perdido 2= secundário
Alteração da Cor	0= natural 1= alterada para branco 2= alterada para cinza 3= alterada para marrom e preto
Abrasão	0= natural 1= esculturas parcialmente erodidas, sem orifícios 2= esculturas perdidas, com orifícios
Corrosão	0= natural 1= esculturas parcialmente corroídas, sem orifícios 2= esculturas perdidas, com orifícios
Bioerosão	0= ausente 1= presente 1.1= $\leq 10\%$ da concha 1.2= entre 10% e 50% da concha 1.3= $\geq 50\%$ da concha 1.4= por alga e/ou fungo 1.5= por esponja 1.6= por anelídeos

Incrustação	0= ausente 1= presente 1.1= $\leq 10\%$ da concha 1.2= entre 10% e 50% da concha 1.3= $\geq 50\%$ da concha 1.4= por briozoários 1.5= por anelídeos (serpulídeos e espirobídeos) 1.6= por crustáceos (cracas) 1.7= por bivalves 1.8= por gastrópodes 1.9= por foraminíferos 1.10= por algas
Predação	0= ausente 1= presente
Textura superficial da concha	0= natural 1= perfurada 2= em crateras 3= em galeria 4= <i>ecthing</i> 5= fosca 6= granular

No geral, as tanatocenoses incluem conchas inteiras e fragmentadas, identificadas ao nível genérico (moluscos bivalves) ou específico (braquiópodes). Para o reconhecimento taxonômico das acumulações estudadas, trabalhos com listas de espécies de macroinvertebrados bentônicos da região (Abbott & Dance, 1982; Migotto *et al.*, 1993; Pires-Vanin, 1993; Rios, 1994; Gomes, 1997) foram consultados. A análise inclui, ainda, os fragmentos de bivalves que não puderam ser atribuídos a gêneros, os quais são identificados como indeterminados. Já no caso dos braquiópodes, todos os fragmentos analisados puderam ser identificados ao nível de espécie.

A atribuição dos estados de cada uma das assinaturas tafonômicas que constituem o protocolo de análise (Tab. 4) é descrita a seguir.

O grau de articulação de cada bioclasto foi identificado considerando-se a presença de uma (estado desarticulado) ou duas valvas (estado articulado) (Fig. 3). No caso do bioclasto apresentar ligamento preservado e ser constituído pelas duas valvas, observou-se a condição dessas, se abertas ou fechadas. Conchas articuladas consideradas abertas foram aquelas cujas valvas apresentaram-se paralelas entre si (Fig. 3C).

Figura 3-Assinaturas tafonômicas *Articulação e Tipo de valva*, ilustradas para moluscos bivalves (A-E) e braquiópodes (F-I). A-B: articulada fechada; C: articulada aberta; D: desarticulada, valva direita; E: desarticulada, valva esquerda; F-G: desarticulada, valva dorsal; H-I: desarticulada, valva ventral. Escala gráfica, 5mm.

As demais articuladas foram consideradas fechadas, mesmo se parcialmente abertas. Para os espécimes isolados, foi identificado o tipo de valva (valva esquerda ou direita, para bivalves; valva dorsal ou ventral, para braquiópodes, Fig. 3 D-I), quando possível.

O grau de fragmentação das conchas foi estabelecido através do reconhecimento de quebras, independente de sua origem, que pode ser tanto devido à atuação de processos físicos, químicos e/ou biológicos (veja itens 3.2, 3.5 e anexo 3, para discussão da origem das assinaturas estudadas). A condição fragmentada refere-se aos bioclastos com menos que 90% de sua concha preservada (Fig. 4).

Durante a triagem do material, particular cuidado foi tomado para que conchas articuladas não se separassem por causa do manuseio, evitando-se também novas quebras. Esse artefato, porém, não pode ser ignorado. Bioclastos reconhecidamente isolados devido ao manuseio (e.g., valvas de mesmo tamanho, com encaixe perfeito) foram considerados como um único espécime, no estado articulado. Do mesmo modo, fragmentação analítica, identificada através das superfícies irregulares das fraturas, com saliências angulosas e frescas, foi desconsiderada na análise.

Tanto bioclastos inteiros, como fragmentos, tiveram seu tamanho medido, com o auxílio de escala milimetrada de precisão de 0,5mm, acoplada ao estereomicroscópio. As medidas de tamanho para as conchas inteiras são referentes à sua largura. Nos fragmentos, embora os eixos de comprimento e largura, muitas vezes, pudessem ser reconhecidos, padronizou-se utilizar a medida do eixo maior.

Vale ressaltar que conchas inteiras, porém com margem alterada devido à abrasão ou bioerosão, por exemplo, foram consideradas como não fragmentadas, sendo o estado da margem atributo tafonômico estudado independentemente do grau de fragmentação (Tab. 4). A alteração da margem dos bioclastos é similar àquela observada nos trabalhos que fundamentaram esse protocolo. Ou seja, as margens apresentam-se arredondadas ou com lascas angulosas de variados tamanhos, identificados como margem irregular (Fig. 5). O estado da margem foi atribuído observando o bioclasto como um todo, considerando-se todas as suas extremidades.

Figura 4- Assinatura tafonômica *Fragmentação*, ilustrada para moluscos bivalves (A-D, G-K) e braquiópodes (E-F, L). Note sinais de abrasão (A-C), de bioerosão (D-F), de corrosão (G-I), ou mesmo de mistura de bioerosão e corrosão (J-L). Escala gráfica, 5mm.

Figura 5- Assinatura tafonômica *Modificação da margem*, ilustrada para moluscos bivalves (A-B) e braquiópodes (C-D). A,C: margem irregular; B,D: margem arredondada. Escala gráfica, 5mm.

Com relação ao perióstraco, nem todas as espécies o apresentam e, quando presente, não ocorre de maneira naturalmente similar entre as espécies. Em *Anomalocardia*, por exemplo, o perióstraco representado por uma fina camada de cor amarelada. (Fig. 6A-B) O mesmo não ocorre em *Anadara*, cujo perióstraco é constituído por uma camada espessa de textura aveludada e cor marrom (Fig. 6C-D). Portanto, para o exame do estado de alteração dessa estrutura é necessário, obviamente, conhecer seu estado natural para cada espécie. Dessa maneira, perióstraco quando presente foi analisado segundo seu estado de preservação, que pode ser natural, parcial ou totalmente perdido (Tab. 4, Fig. 6).

Assim como o perióstraco, o brilho (ou lustro) das conchas é uma feição variável entre as espécies. Na presente análise, as porções interna e externa da concha foram investigadas, para as quais se atribuíram intensidades de preservação do brilho original dos espécimes (Tab. 4, Fig. 7). Best & Kidwell (2000a), ao investigarem esse atributo tafonômico para as acumulações atuais de bivalves, no Panamá, sugerem que essa feição seja atribuída com base na porção interna da concha, na extremidade além da linha palial, pois condições anaeróbicas do manto podem alterar naturalmente o brilho da concha, ainda viva, fato notado no material estudado. Através desse procedimento, é possível garantir que essa feição foi adquirida no período pós-morte. Outra característica aqui notada foi ocorrência de brilho intenso nos bioclastos, adquirido secundariamente (Fig. 7G).

Embora a coloração nos moluscos bivalves vivos seja diversificada, durante a necrólise, conchas mortas apresentam perda de seus pigmentos orgânicos, os quais fornecem a coloração natural. Os padrões de alteração na cor das conchas de moluscos bivalves e braquiópodes (Tab. 4, Fig. 8) são os mesmos daqueles descritos na literatura (e.g., Cutler, 1995; Callender *et al.*, 2002; Staff *et al.*, 2002).

A atribuição do estado desse atributo foi realizada observando-se a porção externa da concha. Nos casos em que a cor apresentou-se alterada também na porção interna, segundo um padrão diferente daquele observado externamente, esse foi indicado. Além disso, nas situações em que se observou alteração da cor tendendo para dois (ou mais) dos estados propostos, padronizou-se indicar apenas o de maior abrangência, para as porções externa e interna da concha.

Figura 6- Assinatura tafonômica *Perióstraco*, ilustrada para moluscos bivalves (A-D). A,B: natural em *Anomalocardia*; C: natural em *Anadara*; D: perdido em *Anadara*. Escala gráfica, 5mm.

Figura 7- Assinatura tafonômica *Brilho*, ilustrada para moluscos bivalves (A-B, E-G) e braquiópodes (C-D). A,C,E: natural; D,F: perdido; G: secundário. Escala gráfica, 5mm.

Figura 8- Assinatura tafonômica *Alteração da cor*, ilustrada para moluscos bivalves (A-D) e braquiópodes (E-G). A,E: natural; B,F: alterada para o branco; C: alterada para o marrom; D,G: alterada para o cinza. Escala gráfica, 5mm.

Para o reconhecimento da abrasão, presença de orifícios e estado da ornamentação da concha foram considerados. Isso porque experimentos de tamboreamento, realizados com conchas de braquiópodes (*Bouchardia rosea*), em meio abrasivo (Torello, 2004), mostram que após 26 horas de tamboreamento, os bioclastos adquirem orifícios na porção central das valvas ventrais, região mais proeminente da concha. Do mesmo modo, estruturas elevadas das conchas são mais facilmente erodidas, devido ao atrito decorrente do retrabalhamento *in situ* ou intenso transporte por tração, quando submetidas à abrasão. Assim, o grau de abrasão (Tab. 4, Fig. 9) foi reconhecido por meio de estágios: natural, sem abrasão (estado 0); feições morfológicas sobressalentes parcialmente erodidas, sem orifícios na concha (estado 1) (Fig. 9B) e, finalmente, o grau mais intenso de abrasão, com feições muito erodidas, dentição e ornamentação perdidas e orifícios presentes (estado 2) (Fig. 9D-F).

Assim como para a assinatura abrasão, o grau de corrosão (Fig. 10) foi investigado segundo estados de alteração das estruturas morfológicas, de acordo com a intensidade do processo (Tab. 4), ou seja: natural ou sem corrosão (estado 0); estruturas parcialmente corroídas, com pontos de dissolução isolados, nas camadas mais superficiais, porém não chegando a perfurar toda a concha (estado 1) e, finalmente, o grau mais intenso de corrosão, onde estruturas proeminentes como dentes e ornamentação estão perdidas, podendo haver orifícios na concha (estado 2). Preferiu-se utilizar o termo corrosão, não apenas dissolução, pois os processos de alteração tafonômica de origem puramente química são difíceis de serem reconhecidos, uma vez que a componente biológica é bastante efetiva nessas acumulações.

Cumprе ressaltar que o exame dos atributos abrasão e corrosão introduziram dificuldades na análise tafonômica. Embora essas feições sejam distintas em sua origem, a alteração produzida por ambos os processos é similar. Em outras palavras, tanto abrasão (processo físico, agentes mecânicos) como corrosão (processo químico/biológico) são capazes de perfurar a concha, arredondar feições irregulares e alterar o relevo de estruturas proeminentes. Por exemplo, charneira com dentes desgastados pode ser decorrente do processo físico (*i.e.*, estado 2 de abrasão) ou químico (*i.e.*, estado 2 de corrosão). Desse modo, distinguir assinaturas de abrasão das de corrosão nem sempre é uma tarefa fácil.

Figura 9- Assinatura tafonômica *Abrasão*, ilustrada para moluscos bivalves (A-B) e braquiópodes (C-F). A,C,E: natural; B: estado 1 de abrasão; D,F: estado 2 de abrasão. Escala gráfica, 5mm.

Figura 10- Assinatura tafonômica *Corrosão*, ilustrada para moluscos bivalves (A-B) e braquiópodes (C-F). A: estado 1 de corrosão; B-F: estado 2 de corrosão. Escala gráfica, 5mm.

Em muitos casos duvidosos, a distinção entre as assinaturas abrasão e corrosão foi possível utilizando-se a análise combinada de outras assinaturas. Nesse sentido, alteração da cor e textura superficial mostraram-se úteis ao reconhecimento da abrasão e corrosão (veja **item 3.2**, para discussão da origem das assinaturas tafonômicas).

Tanto a feição bioerosão como a incrustação (Figs. 11 e 12, respectivamente) foram examinadas em termos de organismos (causadores da bioerosão ou incrustantes) e porcentagem de área afetada (Tab. 4). Optou-se por investigar essas assinaturas para as porções interna e externa das conchas, embora não haja padronização metodológica para esse aspecto. Em termos de taxa de bioerosão e incrustação (porcentagem da área do bioclasto atingida por esses processos), Kidwell *et al.* (2001) sugerem três estados, que são: nenhuma; baixa, isso é, <10% ou intensa, ou seja, >10%. Nesse protocolo, estado intermediário foi adotado, pois dentre os bioclastos exibindo tal condição, muitos mostraram mais que 10% da concha atingida, porém não se apresentam totalmente tomados pela bioerosão e incrustação, como é o caso de outros (Figs. 11 e 12). As taxas de bioerosão e incrustação (<10% da concha, entre 10% e 50% e >50%, Tab. 4) foram estabelecidas com base na área total disponível para cada bioclasto, uma vez que a área total original nem sempre pôde ser recuperada, como é o caso dos bioclastos fragmentados.

Marcas de predação (e.g., perfurações parabólicas) (Fig. 13) foram identificadas (veja **item 3.4** e **anexo 2**, para detalhamento das relações de predação nos braquiópodes e moluscos bivalves das tanatocenoses estudadas). Apenas as perfurações que atingiram a concha de fora para dentro, com diâmetro externo relativamente maior que o interno, perpendicular à superfície da mesma, apresentando contorno regular (circular a sub-circular) foram consideradas como resultado de interação biológica, de origem predatória (veja Carriker & Yokelson, 1968; Kowalewski *et al.*, 2000; Leighton, 2001; Kowalewski, 2002, para discussão sobre identificação das perfurações).

Figura 11-Assinatura tafonômica *Bioerosão*, ilustrada para moluscos bivalves (A, C-D) e braquiópodes (B). A: ataque por alga e/ou fungo e esponjas; B: ataque por tubos de poliquetas; C-D: ataque por esponjas. Escala gráfica, 5mm.

Figura 12-Assinatura tafonômica *Incrustação*, ilustrada para moluscos bivalves (C,F,H-I) e braquiópodes (A-B,D-E,G). Note as infestações por briozoários (A,E), anelídeos (B-E,H), crustáceos (E-G), bivalves (G-H) e algas (C,I). Escala gráfica, 5mm.

Figura 13- Assinatura tafonômica *Predação*, ilustrada para moluscos bivalves (A-D) e braquiópodes (E-H). Note as perfurações perpendiculares à concha, de contorno regular e diâmetro externo maior que o interno, similares a *Oichnus paraboloides*. Escala gráfica, 2mm.

As camadas superficiais, interna e externa, das conchas de moluscos bivalves e braquiópodes podem adquirir novas conformações, devido à atuação de processos biológicos (e.g., bioerosão), físicos (e.g., abrasão) e químicos (e.g., corrosão e maceração), dentre outros. Essa assinatura é aqui referida como textura superficial das conchas. De acordo com sua origem, os estados descritos para essa feição (Tab. 4, Fig. 14) são agrupados em textura natural, texturas biogênicas, texturas físicas, texturas químicas e texturas palimpsestas.

Obviamente, a textura natural é aquela em que não se observaram modificações superficiais na concha (Fig. 14A). Dentre as texturas biogênicas, ou seja, resultantes da atividade biológica, pôde-se reconhecer: (a) textura em galeria, referida aos bioclastos com perfurações horizontais, tais como tubos produzidos nas conchas, geralmente retilíneos, com elevação central (Fig. 14B); (b) textura perfurada (Fig. 14C), atribuída aos espécimes que apresentaram diversos orifícios verticais, os quais atravessam as camadas da concha; (c) textura em crateras, descrita para os bioclastos com os orifícios verticais, numerosos e grandes (>2mm) (Fig. 14D), (d) textura em *etching* ocorre nos bioclastos com perdas, pontuais ou não, de partes das camadas mais superficiais das conchas, apresentando aspecto de filamentos sinuosos, ramificados, no geral, radialmente distribuídos (Fig. 14E). Aparentemente, essas texturas são produzidas pelo ataque ou infestação de espongiários (*Cliona*, possivelmente responsável pelas texturas perfurada e em cratera; veja Cutler, 1995 para exemplos semelhantes), poliquetas (*Polydora*, responsável pela textura em galeria; veja **item 3.5** e **anexo 3** para apresentação e discussão dessa interação biótica), algas e fungos (pontos de fixação sobre a concha, provavelmente, resultam na textura em *etching*; veja Cutler, 1995 para exemplos semelhantes).

A textura de origem química refere-se à textura granular, que é caracterizada pela perda do aspecto maciço do bioclasto, ocorrendo individualização dos minerais constituintes das conchas, produzindo um aspecto esponjoso (Fig. 14F). Já a textura fosca (Fig. 14G) refere-se aos bioclastos com perda de porções não pontuais, mas placóides, das camadas mais superficiais da concha, expondo as internas, preferencialmente nas regiões mais altas da concha. Finalmente, texturas palimpsestas correspondem a superfícies com sobreposição de texturas (Fig. 14G).

Figura 14- Assinatura tafonômica *Textura superficial das conchas*, ilustrada para braquiópodes. A: Textura natural; B: Textura em galeria; C: Textura em cratera; D: Textura perfurada; E: Textura em *etching*; F: Textura granular; G: Textura fosca. Escala gráfica em vermelho, 1mm; em branco, 200µm.

Ainda como parte desse protocolo, destaca-se que os dados tafonômicos foram adquiridos por um único observador, de forma que não foram necessários aplicar testes para avaliar o "erro do observador". Segundo Kidwell *et al.* (2001), dados tafonômicos adquiridos por mais de um observador podem resultar em avaliações tafonômicas super ou sub-estimadas. De fato, os resultados obtidos com exercícios para identificação de alterações tafonômicas em conchas, aplicados a múltiplos operadores, (curso em Tafonomia, verão 2002, Friday Harbor Laboratories, University of Washington), indicam que o uso de múltiplos operadores para aquisição dos dados tafonômicos introduz inconsistência na análise tafonômica (Rothfus, 2004).

2.7. TAFONOMIA EXPERIMENTAL

Experimentos em tafonomia foram realizados para o estudo dos padrões e velocidades de decantação de conchas de *Bouchardia rosea* (item 3.3 e anexo 1). A fim de obter resultados comparáveis aos de moluscos, o delineamento experimental realizado para as conchas de braquiópodes é similar ao de A.M., McKittrick, 1987.

No caso dos braquiópodes, foram utilizados 3 espécimes articulados, 10 conchas dorsais e 10 conchas ventrais, englobando diferentes classes de tamanho, todos em seu estado natural, ou seja, sem alteração tafonômica.

As velocidades de decantação foram obtidas através de arremessos dos espécimes em um tanque de vidro, com 35 cm de largura e 56 cm de profundidade (~70 litros), preenchido com água salgada, natural. A fase de arremessos das conchas de braquiópodes seguiu o seguinte padrão: (a) cada concha foi arremessada a partir da interface água/ar, sob condições de água calma; (b) novo arremesso só foi realizado após alguns minutos (~5 minutos) sucederem o arremesso anterior; (c) bolhas de ar nas conchas, quando presentes, foram retiradas antes de cada arremesso; (d) cada partícula foi arremessada por, pelo menos, dez vezes consecutivas e o tempo de decantação foi anotado com o uso de cronômetro digital, com valor aproximado até 0,1s para o cálculo da velocidade de decantação.

Finalmente, durante a decantação das conchas, os padrões de queda foram observados e identificados a partir das categorias reconhecidas McKittrick (1987, p.156, fig.8) para os moluscos (veja item 3.3 e anexo 1, para apresentação e discussão das implicações sedimentológicas, estratigráficas, tafonômicas e paleoecológicas desses resultados experimentais).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. PROTOCOLO DE ANÁLISE TAFONÔMICA: IMPLICAÇÕES METODOLÓGICAS PARA O RECONHECIMENTO DE TAFOFÁCIES

Compreender como estão distribuídas as assinaturas tafonômicas das acumulações de restos esqueléticos fornece dados auxiliares para o entendimento das condições ambientais, em que as mesmas foram geradas. Isso tanto em termos de energia do meio, de transporte ou de retrabalhamento prolongado, como de exposição dos organismos aos processos químicos e biológicos (e.g., predação e durofagia). Inúmeros são os estudos tafonômicos que confirmam a utilidade das tafofácies, na distinção de gradientes ambientais (e.g., Brett & Baird, 1986; Fürsich & Flessa, 1987; Speyer & Brett, 1988; Davies *et al.*, 1989; Best & Kidwell, 2000a, b; Parsons-Hubbard, 2005), todos fundamentados em análises robustas. Entretanto, não há padronização metodológica entre os variados estudos tafonômicos existentes (Kidwell *et al.*, 2001) e, ainda, o efeito que variáveis, tais como tamanho do bioclasto, exercem na análise não é, ainda, totalmente compreendido (Kowalewski & Hoffmeister, 2003).

Conforme será discutido neste item, decisões metodológicas referentes à escolha da fração granulométrica (*i.e.*, tamanho dos bioclastos) podem gerar padrões artificiais (*i.e.*, tendenciamento analítico), afetando as interpretações (paleo)ambientais e o reconhecimento de fácies tafonômicas. A distribuição quantitativa das assinaturas (a) tipo de valva, (b) fragmentação, (c) abrasão, (d) corrosão e, (e) articulação, nas diferentes frações granulométricas (*i.e.*, 8mm, 6mm, 2mm e total), de cada estação de coleta (apenas enseada de Ubatuba), é apresentada para os braquiópodes (*Bouchardia rosea*) (Tab. 5).

Tabela 5- Distribuição das assinaturas tafonômicas para braquiópodes, por estação de coleta (dados apenas para enseada de Ubatuba) e por fração granulométrica. A condição tafonômica predominante de cada assinatura está indicada de acordo com os índices utilizados na tabela 4, seguida de sua frequência, entre parênteses.

Estação (prof.)	Fração	N	Assinatura tafonômica				
			Tipo de valva	Fragmentação	Abrasão	Corrosão	Articulação
UBA 1 (30 m)	≥8mm	3	0 (67%)	0 (67%)	0 (100%)	2 (100%)	0 (100%)
	8-6mm	214	0 (92%)	0 (81%)	0 (97%)	2 (82%)	0 (100%)
	6-2mm	234	0 (72%)	0 (72%)	0 (67%)	2 (48%)	0 (96%)
	Total	451	0 (81%)	0 (76%)	0 (82%)	2 (65%)	0 (98%)
UBA 4 (25 m)	≥8mm	11	1 (100%)	0 (100%)	0 (73%)	2 (45%)	0 (100%)
	8-6mm	25	0 (56%)	0 (56%)	0 (44%)	1 (76%)	0 (100%)
	6-2mm	77	0 (62%)	1 (51%)	0 (64%)	1 (40%)	0 (100%)
	Total	113	0 (54%)	0 (56%)	0 (60%)	1 (46%)	0 (100%)
UBA 5 (20 m)	≥8mm	0	----	----	----	----	----
	8-6mm	5	1 (100%)	0 (80%)	1 (60%)	1 (80%)	0 (100%)
	6-2mm	150	1 (74%)	0 (65%)	0 (79%)	2 (65%)	0 (100%)
	Total	155	1 (75%)	0 (66%)	0 (79%)	2 (63%)	0 (100%)
UBA 9 (10 m)	≥8mm	179	0 (67%)	0 (89%)	0 (44%)	0 (54%)	0 (100%)
	8-6mm	153	0 (52%)	1 (59%)	0 (85%)	1 (42%)	0 (100%)
	6-2mm	150	0 (65%)	0 (62%)	0 (83%)	1 (47%)	0 (100%)
	Total	482	0 (62%)	0 (65%)	0 (69%)	0 (42%)	0 (100%)
UBA 14 (praia)	≥8mm	106	1 (92%)	0 (92%)	1 (65%)	1 (49%)	0 (100%)
	8-6mm	150	1 (96%)	0 (78%)	1 (47%)	0 (65%)	0 (100%)
	6-2mm	150	1 (94%)	0 (58%)	2 (44%)	0 (43%)	0 (100%)
	Total	406	1 (95%)	0 (71%)	1 (44%)	0 (52%)	0 (100%)

Se a assinatura *tipo de valva* fosse investigada somente para os braquiópodes da fração >8mm, segundo recomendações metodológicas da literatura (*i.e.*, exame da maior fração, Best & Kidwell, 2000a, b; Kidwell *et al.*, 2001), acumulações formadas apenas por valvas ventrais seriam observadas, por exemplo, a 25 metros de profundidade, indicando tendenciamento em favor dessas. Entretanto, quando essa mesma estação (UBA 4, 25 metros) é analisada considerando-se todas as frações, há proporção semelhante entre as valvas ventrais e dorsais (Tab. 5). Proporção semelhante entre valvas indica ambiente calmo, sem atuação de correntes capazes de transportar as conchas (*e.g.*, Menard & Boucot, 1951; Alexander, 1984) ou ausência de agentes que levem à destruição diferencial das valvas. Esse exemplo mostra que os

resultados variam de acordo com o protocolo adotado, levando a interpretações distintas, pois os resultados obtidos pela análise tafonômica da fração total apontam para condições ambientais contrárias daquelas observadas quando o exame apenas da fração maior é realizado (ϕ 8mm).

Do mesmo modo, a distribuição da assinatura tafonômica *fragmentação* indica que a utilização de apenas uma fração granulométrica pode levar a conclusões diferentes daquelas fundamentadas na análise da fração total. No caso da fração maior (ϕ 8mm) da estação UBA 4 (25 metros), todos os bioclastos encontram-se completos (Tab. 5). Nessa situação, a ausência de fragmentação pode levar à conclusão de que o ambiente deposicional é calmo, ou mesmo que não há atividade biológica (e.g., durofagos) e/ou atuação de agentes químicos. Porém, quando os dados das frações ϕ 6mm e ϕ 2mm são incluídos na análise, há proporção similar entre valvas fragmentadas e completas. Semelhantemente, na estação UBA 9 (10 metros), a porcentagem de valvas completas na fração ϕ 8mm é alta (89%, Tab. 5), sendo que na fração ϕ 6mm a condição valvas fragmentadas é a mais freqüente (59%, Tab. 5). Portanto, se uma dessas frações fosse excluída da análise, fatalmente um tendenciamento seria criado artificialmente (tendenciamento analítico), ora em favor das valvas completas, ora em favor das fragmentadas.

Os comentários acima são válidos também para as feições abrasão e corrosão, isso é, há variação da distribuição da feição tafonômica, segundo a fração granulométrica analisada (Tab. 5). Abrasão (estado 1, veja tabela 4) predomina apenas nos bioclastos da fração ϕ 6mm, da estação UBA 5 (20 metros). Já na estação UBA 14 (praia de Itamambuca), corrosão, está presente em 49% dos bioclastos da fração ϕ 8mm (Tab. 5), sendo baixa nas demais frações. Notavelmente, entretanto, a assinatura articulação não varia significativamente, segundo as classes de tamanho consideradas, uma vez que a condição valva desarticulada é observada na esmagadora maioria dos braquiópodes estudados, independente da fração granulométrica (Tab. 5).

A hipótese de que a distribuição das assinaturas tafonômicas é sensível ao tamanho do bioclasto é também confirmada para as conchas de moluscos bivalves. As assinaturas (a) articulação, (b) tipo de valvas, (c) abrasão, (d) alteração da cor, (e) textura superficial da concha, (f) corrosão, (g) bioerosão e (h) incrustação foram utilizadas em conjunto para análises de agrupamento, considerando-se as frações

granulométricas 8mm, 6mm, 2mm e total, independentemente. Os resultados indicam que os padrões de semelhança entre as estações, obtidos a partir das características tafonômicas das acumulações, diferem quanto à fração considerada (Figs. 15 a 18).

Quando considerados os bioclastos da fração total, bivalves das estações UBA 3, UBA 4, UBA 5 e UBA 13 formam o primeiro grupo de similaridade, sendo os bioclastos de UBA 3 e UBA 4 mais parecidos entre si (Fig. 15). As estações UBA 1 e UBA 2 constituem o próximo conjunto a ser aproximado do primeiro grupo, seguido da estação UBA 6, estabelecidos quanto a sua semelhança. Finalmente, a estação UBA 9 é a última a ser agrupada, dentro do critério de semelhança de 80% (Fig. 15).

Já na fração •8mm (Fig. 16), o grupo reconhecido na fração total (UBA 3, UBA 4, UBA 5, UBA 13) não aparece da mesma forma, sendo que UBA 9 (agrupado a 40%, Fig. 16) está mais próxima do primeiro agrupamento, do que UBA 5 (agrupado a 56%, Fig. 16). O agrupamento entre UBA 11 e UBA 12, embora formado a distâncias diferentes, é reconhecido na análise das três frações, ou seja, •8mm (distância de 30%, Fig. 16), •6mm (distância de 52%, Fig. 17) e •2mm (distância de 70%, Fig. 18), mas não na fração total (Fig. 15).

Outro exemplo para a variação das semelhanças a partir das características tafonômicas das estações, de acordo com a fração granulométrica, é o caso do conjunto UBA 1 e UBA 2. Essas estações aparecem próximas entre si nas frações total e •6mm (Figs. 15 e 17, respectivamente). Nas demais frações, tal padrão não se repete, pois em •8mm, UBA 2 une-se ao grupo na distância de 36% e UBA 1, 48% (Fig. 16). Considerando-se a fração •2mm, UBA 1 e UBA 2 mostram-se ainda menos semelhantes entre si, uma vez que UBA 1 agrupa-se com 46% e UBA 2 com 78% (Fig. 18). Adicionalmente, a estação UBA 14 aparece isolada nas frações total, •8mm e •2mm, mas não na fração •6mm (76%) (Figs. 15 a 18).

Figura 15- Dendrograma obtido através de análise de agrupamento, por ligação simples e distância média euclidiana, para os dados de moluscos bivalves, considerando-se as frações totais de cada estação de coleta.

Figura 16- Dendrograma obtido através de análise de agrupamento, por ligação simples e distância média euclidiana, para os dados de moluscos bivalves, considerando-se as frações 8mm de cada estação de coleta.

Figura 17- Dendrograma obtido através de análise de agrupamento, por ligação simples e distância média euclidiana, para os dados de moluscos bivalves, considerando-se as frações 6mm de cada estação de coleta.

Figura 18- Dendrograma obtido através de análise de agrupamento, por ligação simples e distância média euclidiana, para os dados de moluscos bivalves, considerando-se as frações 2mm de cada estação de coleta.

Diferença notável entre as frações granulométricas é também observada com relação à composição taxonômica e abundância dos bioclastos nas tanatocenoses, uma vez que há enorme diferença no número de braquiópodes obtidos, por fração granulométrica, por estação de coleta (Tab. 3). Por exemplo, apenas nas estações UBA 1 (30 metros) e UBA 9 (10 metros), conchas de braquiópodes estão bem representadas em todas as frações granulométricas. No geral, conchas de *B. rosea* aparecem em grande número na fração $\phi 2$ mm. Portanto, se considerássemos apenas a fração $\phi 8$ mm, conchas de *B. rosea* não estariam representadas em grande número, nas acumulações bioclásticas da região estudada. Além disso, a composição taxonômica dessas acumulações seria modificada, através da baixa representação de braquiópodes, por um artifício metodológico. Tal fato sugere que a decisão metodológica de concentrar a análise na maior fração ($\phi 8$ mm), especialmente quando o táxon é abundante, porém de tamanho naturalmente pequeno, em sua fase adulta, talvez não seja o procedimento mais recomendado.

Os protocolos metodológicos para análise tafonômica (Best & Kidwell, 2000a, b; Kidwell *et al.*, 2001; Callender *et al.*, 2002; Staff *et al.*, 2002; Kowalewski & Hoffmeister, 2003), em sua grande maioria com moluscos bivalves marinhos, foram elaborados com extremo rigor metodológico, tanto no campo, como em laboratório, sustentados por análises estatísticas robustas. Entretanto, comentários relacionados à escolha da fração para estudo (*i.e.*, tamanho dos bioclastos) são dignos de nota.

Estudos realizados com acumulações recentes de moluscos bivalves, provenientes da costa caribenha do Panamá (Best & Kidwell, 2000a) estão fundamentados no exame da fração $\phi 8$ mm. Conforme discussão em Best & Kidwell (2000a), isso decorre de dois motivos principais: (a) nas frações maiores (fração $\phi 8$ mm, por exemplo) o índice de fragmentação por processos naturais (físicos ou biológicos) é supostamente maior, e (b) a identificação taxonômica dos restos bioclásticos é mais fácil, pois feições como denticção e inserções musculares das conchas podem estar ainda, em parte, preservadas (veja, também, Kidwell, 2001). Por outro lado, essa relação entre alteração tafonômica e tamanho do bioclasto não ocorre uniformemente entre as acumulações atuais de bioclastos, conforme inclusive mostram os dados aqui apresentados. Davies *et al.* (1989), por exemplo, investigaram diversos atributos tafonômicos (*e.g.*, fragmentação, articulação, dissolução, abrasão) para bioclastos

provenientes de acumulações de clima temperado, coletados em San Luis Pass, na costa do Texas, EUA. Os autores consideraram tanto bioclastos fragmentados como inteiros, incluindo diferentes classes de tamanho: 2 a 4, 4 a 6, 6 a 8, 8 a 16 e >16mm. Conforme discutido por Davies *et al.* (1989), o atributo dissolução mostrou-se mais efetivo nos bioclastos da maior classe de tamanho (>16mm), ao menos entre os espécimes inteiros. Contudo, essa relação nem sempre pôde ser verificada, uma vez que as assinaturas abrasão e alteração da margem para a condição arredondada apresentaram-se igualmente distribuídas em todas as frações de tamanho estudadas por esses autores.

Kidwell *et al.* (2001) demonstraram que o uso de bioclastos maiores que 8 mm e tamanho amostral entre 120 a 150 espécimes fornece dados robustos para a maior parte das decisões metodológicas em tafonomia de macroinvertebrados. Esses autores notaram que, com exceção da fragmentação, as demais assinaturas tafonômicas estudadas são mais expressivas na fração maior. Diferenças na caracterização tafonômica, segundo o tamanho do bioclasto, foram também identificadas para acumulações de braquiópodes recentes, de ambientes siliciclásticos, temperados, amostrados nas Ilhas San Juan, Washington, EUA (Tomasovych & Rothfus, 2005). Esses autores compararam os índices de articulação, fragmentação, alterações na superfície da concha (investigadas sob grande aumento), macrobioerosão e incrustação para conchas de *Terebratalia transversa* e *Hemithiris psittacea*, os quais não se distribuem homogeneamente entre as frações granulométricas estudadas (total, 12mm, 4mm e 2.3mm).

Além disso, estudos de meta-análises, realizados através da compilação de dados publicados para conchas de bivalves, com relação à fidelidade taxonômica (relação morto-vivo), indicam influência do tamanho dos bioclastos nos resultados finais (Kidwell, 2002). Dentre as variáveis testadas, foi observado que a relação morto-vivo apresenta maior correspondência nas frações maiores. Entretanto, a magnitude do efeito da classe de tamanho não foi quantificada, a qual é pouco compreendida (Kidwell, 2002). De fato, através de simulações computacionais, Kowalewski & Hoffmeister (2003) notaram que assinaturas tafonômicas tais como bioerosão, incrustação, fragmentação e abrasão variam sensivelmente em função da classe de tamanho utilizada. Além disso, dados paleoecológicos e de diversidade de uma dada assembléia ou conjunto de assembléias podem variar, significativamente, dependendo

da fração granulométrica considerada (Kowalewski & Hoffmeister, 2003). Ainda pior, essa variação não é uniforme entre frações granulométricas (Kowalewski & Hoffmeister, 2003). Sendo assim, considerando-se o tamanho dos bioclastos, torna-se difícil propor um protocolo universal para a análise tafonômica, aplicável às acumulações fósseis e atuais, provenientes dos mais variados ambientes deposicionais. Contudo, é recomendável estabelecer um protocolo de análise que permita identificar os possíveis tendenciamentos analíticos, a fim de se evitar falsas interpretações.

3.2. TAFONOMIA DE MOLUSCOS BIVALVES E BRAQUIÓPODES DAS ENSEADAS DE UBATUBA E PICINGUABA, LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO

3.2.1. Padrões tafonômicos: generalizações e aplicabilidade no registro sedimentar Fanerozóico

O termo tafonomia, como inicialmente cunhado por Efremov (1940), refere-se ao estudo das “leis” que governam a transição dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera, incluindo-se a atuação dos processos bioestratinômicos e diagenéticos. Diversos processos bióticos e abióticos atuam, de forma complexa, sobre os restos esqueletais dos mais diferentes grupos de organismos, os quais também interferem nos padrões de preservação, nos variados ambientes sedimentares, alterando, inclusive, a informação contida no registro fóssil. Assim, Behrensmeyer & Kidwell (1985) apresentam definição mais moderna do conceito de tafonomia, a qual se designa ao estudo dos processos de preservação e como eles afetam a informação no registro fossilífero. Reconhecer tais processos, a partir das assinaturas tafonômicas nos bioclastos, é bastante útil às análises (paleo)ambientais e (paleo)ecológicas, pois “em teoria” as assinaturas tafonômicas são produtos de processos sedimentares/biológicos específicos, tais como (a) as taxas de sedimentação, (b) a energia do meio, (c) a profundidade, (d) a produtividade primária e (e) as taxas de bioerosão e incrustação, para citar apenas alguns exemplos (e.g., Fürsich & Oschmann, 1993).

Uma vez que determinada feição tafonômica pode fornecer evidências “inequívocas” para uma série de condições ambientais (bióticas/abióticas), seu reconhecimento implica também na identificação de características ambientais

específicas (Brett & Baird, 1986). Desse modo, grande esforço foi dispensado nas últimas duas décadas, no sentido de desenvolver metodologia para estudos de tafonomia comparada e reconhecimento de tafofácies ou fácies tafonômicas (*i.e.*, corpos de rochas identificados por suas características tafonômicas quantificáveis), tanto para rochas depositadas em ambiente marinho, como para sedimentos do Recente (*e.g.*, Speyer & Brett, 1988, 1991; Kowalewski *et al.*, 1994; Simões *et al.*, 2000; Kidwell *et al.*, 2001). Embora, de fato, algumas assinaturas tafonômicas sejam decorrentes da atuação de condições ambientais específicas, generalizações para aplicação das assinaturas em análises ambientais nem sempre são cabíveis. Isso porque, cada assinatura tafonômica, produzida em determinado bioclasto, num determinado ambiente, em um determinado intervalo de tempo, reflete a história individual do bioclasto na zona tafonomicamente ativa (TAZ), a qual pode ser única daquele ambiente. Ainda, dentre os fatores menos compreendidos em tafonomia de ambientes marinhos estão os efeitos do clima e da latitude para a preservação dos bioclastos, nos diferentes ambientes deposicionais (Best & Kidwell, 2000a; Simões *et al.*, 2005). Ambientes predominantemente siliciclásticos são tipicamente mais abrasivos, com atuação de correntes e, devido à presença de ferro e outros metais, podem apresentar águas intersticiais menos saturadas, em comparação aos ambientes carbonáticos (*e.g.*, Aller, 1982). Entretanto, o modo como atuam os fatores físicos, químicos e biológicos na preservação dos bioclastos é, de certa maneira, pouco compreendido, entre os ambientes das diversas zonas climáticas. Por exemplo, a acidez da água intersticial que promove a dissolução dos bioclastos de carbonato de cálcio em climas temperados (Aller, 1982) é esperada ser mais intensa nos trópicos (Best & Kidwell, 2000a). Também, em ambientes tropicais, a bioerosão está entre os processos tafonômicos mais efetivos (Best & Kidwell, 2000a; Simões & Kowalewski, 2002), sendo rara nos bioclastos de ambientes polares (Cerrano *et al.*, 2001). Por outro lado, estudo recente com braquiópodes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba (*Bouchardia rosea*) e da baía do Almirantado, Antártica (*Liothyrella uva*) indicou que as taxas de incrustação são comparativamente mais altas no ambiente polar, sendo a fauna de incrustantes mais diversificada e abundante nesse ambiente (Simões *et al.*, 2005).

Diversos exemplos de generalizações tafonômicas estão disponíveis na literatura, porém, entre a comunidade de “tafônomos” cresce a convicção de que em Tafonomia

cada caso é um caso (Holz & Simões, 2002, p.189). Na presente tese serão apresentados alguns dados que vão contra as antigas convicções da chamada Tafonomia Comparada (Brett & Baird, 1986), mostrando que o conhecimento tafonômico atual é ainda incipiente para que generalizações e modelos possam ser assumidos, em alguns casos como Leis ou Regras (veja, por exemplo, Martin, 1999). Vale lembrar que não se pretende aqui questionar a validade do uso das assinaturas para as análises ambientais nos variados exemplos de literatura citados. Apenas ressalta-se a importância de se evitar generalizações, as quais muitas vezes só são verdadeiras para o caso específico do ambiente estudado. Do mesmo modo, os padrões tafonômicos encontrados para as acumulações recentes de braquiópodes e moluscos bivalves das enseadas de Ubatuba e Picinguaba não podem ser generalizados aos demais ambientes siliciclásticos sub-tropicais, especialmente porque a história geológica desses ambientes remete a um caso particular.

"... an important caveat to this generalization is that certain brachiopods (e.g., atrypids and rynchonellids), possessed interlocking hinge dentitions which enhanced articulation and increased the period of time during which they remained intact after death. Their disarticulation implies rough water conditions..." (Brett & Baird, 1986, p.211).

Conforme os dados apresentados na figura 19, desarticulação das valvas é uma feição predominante em todos os ambientes estudados, tanto para a enseada de Ubatuba como para a de Picinguaba. Aspecto notável é o de que as conchas de braquiópodes aqui estudadas pertencem a uma espécie com morfologia incomum da charneira (Brunton, 1996; Brunton *et al.*, 1996), isso é, com dentes e fossetas pequenas, mas com espessamento da cardinália da valva dorsal, contendo conjuntos de sulcos profundos, em forma de "V". Essas feições impedem, mesmo em vida, a ampla abertura das valvas, prevenindo a rotação de ambas (Brunton, 1996, p. 234). Portanto, em decorrência dessa condição anatômica, a desarticulação das valvas de *Bouchardia rosea*, mesmo que feita manualmente, é extremamente difícil de ser realizada. Assim, sob condições naturais, a articulação das valvas dessa espécie é favorecida. Contudo, como os resultados mostram, desarticulação é regra para as tanatocenoses estudadas. Esse fato é ainda mais curioso de ser observado, quando as condições ambientais das enseadas são analisadas. Apenas lembrando, a enseada de

Ubatuba apresenta-se protegida da ação dos trens de ondas energéticas, devido ao posicionamento de sua abertura (voltada para E), sendo seu fundo revolvido apenas esporadicamente (Mahiques *et al.*, 1998). Mesmo a enseada de Picinguaba, cuja abertura está voltada para o sentido de propagação dos trens de ondas energéticas (vindas de SW) é caracterizada como ambiente de baixa energia (Rodrigues *et al.*, 2002). Apenas o ambiente praiial (UBA 14) é, dentre os estudados, o mais energético, com predomínio das condições dissipativas, ao sul (Souza, 1997), região de onde provêm as acumulações de braquiópodes. Em outras palavras, em decorrência das características intrínsecas das conchas de *Bouchardia* e extrínsecas, ou seja, dos ambientes investigados, altos índices de desarticulação deveriam ser esperados apenas para o ambiente praiial. Portanto, contrariamente aquilo que correntemente tem sido aceito na literatura tafonômica, a desarticulação das valvas de braquiópodes não é função apenas do nível de energia do ambiente e de sua posição no gradiente batimétrico, mas sim dependente de outros fatores.

No caso do material estudado, o fator tempo de residência na zona de soterramento final e sua exposição ou re-exposição à zona tafonomicamente ativa deve ser fator importante para desarticulação das valvas. Datações realizadas em mais de 100 conchas de braquiópodes (*Bouchardia rosea*) e moluscos bivalves (*Semele casali*, *Glycymeris* sp.) das tanatocenoses estudadas (Barbour Wood *et al.*, 2003; Carroll *et al.*, 2003; Krause *et al.*, 2004; Simões *et al.*, 2004) indicam que a mistura temporal é fenômeno comum, afetando igualmente as acumulações de braquiópodes e de moluscos bivalves, cuja resolução temporal é de centenas a milhares de anos. Ou seja, braquiópodes e moluscos bivalves amostrados na estação UBA 1, apresentam idades que variam desde o Recente até 23.820 anos A.P., enquanto que as conchas de braquiópodes e moluscos bivalves amostradas na estação UBA 9, por exemplo, possuem idades variando do Recente até 3.900 anos A.P. (Simões *et al.*, 2004). As similaridades entre os padrões de mistura temporal para as acumulações de braquiópodes e moluscos bivalves indicam que o modo de vida (braquiópodes de epifauna *versus* moluscos bivalves de infauna) e as características físicas das conchas pouco influenciam na duração da mistura temporal nessas acumulações.

Figura 19- Mapa de distribuição dos índices de *desarticulação*, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Provavelmente, soterramento e exumação dos bioclastos são os fatores que mais contribuem para um prolongado tempo de residência no substrato (Krause *et al.*, 2004), o qual pode contribuir para desarticulação das valvas, em associação com outros fatores físicos (atuação de ondas e correntes) e biológicos (predação).

“...certain preservational features are diagnostic of mechanical abrasion, including roll-, umbo-, and anchor-faceting... roll-faceting and abrasion provide other useful indicators of high and continuous turbulence...” (Brett & Baird, 1986, p.213 e 221).

Embora a atuação constante de processos físicos (e.g., abrasão mecânica) resulte no arredondamento dos bioclastos e alteração do relevo das estruturas mais proeminentes das conchas, essas características podem ser também adquiridas, a partir da ação de outros processos, não apenas físicos (hidráulicos). Os padrões de alteração observados para os bioclastos das enseadas de Ubatuba e Picinguaba indicam que essa feição decorre, principalmente, da atuação de processos químicos e/ou biológicos. Conforme mencionado anteriormente, os ambientes estudados (exceto a praia de Itamambuca) não possuem energia suficiente para causar abrasão mecânica nos bioclastos examinados. Porém, um olhar menos atento ao material bioclástico examinado indicará que altos índices de abrasão estão presentes. A questão aqui é que tipo de abrasão. É essa feição produzida apenas por processos hidráulicos?

Na realidade o que se observa são altos índices de corrosão (Fig. 20), um processo que pode mimificar, nas margens e feições mais proeminentes da concha, por desgaste químico, aquilo que é produzido mecanicamente. Por exemplo, nos bioclastos provenientes das estações em ambiente de plataforma interna e de enseada, ambas de fundo arenoso, conchas com margens arredondadas estão presentes (Fig. 21). Porém, a feição “arredondamento da margem” é comum também no ambiente praiado (UBA 14), cujos bioclastos apresentam evidências de abrasão mecânica (Fig. 22). Qual é a lição aqui?

Figura 20- Mapa de distribuição dos índices de corrosão, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 21- Mapa de distribuição dos índices de margens modificadas, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 22- Mapa de distribuição dos índices de abrasão, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Na realidade, conchas com charneira com dentes desgastados podem ter estado sob a influência de processos distintos, mas que produziram ou imprimiram assinaturas idênticas. Por exemplo, as conchas da Figura 9 (estado 2 de abrasão) foram desgastadas por abrasão mecânica, enquanto as da Figura 10 (estado 2 de corrosão) foram alteradas quimicamente, mas o produto final é muito semelhante.

Adicionalmente, observações das texturas superficiais das conchas em microscópio eletrônico de varredura, sob aumentos maiores, sugerem que margens arredondadas podem estar relacionadas tanto à textura fosca como à granular (Fig. 14). Ou seja, no caso das acumulações de Ubatuba e Picinguaba, mesmas feições tafonômicas (*i.e.*, arredondamento da margem) podem ter origens distintas, não apenas físicas, e, portanto, interpretações das características ambientais responsáveis pela geração de tal feição devem ser realizadas com cautela. No geral, as condições ambientais onde predominam os processos químicos são distintas daquelas onde atuam os agentes físicos.

Adicionalmente, modificação da margem da concha, resultando em seu arredondamento, foi, também, investigado por Best & Kidwell (2000a). Essas autoras examinaram tanatocenoses de moluscos bivalves de acumulações recentes da costa caribenha do Panamá. As amostras são provenientes de profundidades variando de 10 a 37 metros. Semelhantemente ao observado para os bioclastos das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, a assinatura modificação da margem (arredondamento) não varia em função da profundidade do ambiente e espessura da concha, indicando que essa feição independe das condições energéticas do meio ao qual estão submetidas. Além disso, no caso dos bivalves do Panamá, o arredondamento das margens dos bioclastos é possivelmente atribuído ao ataque de algas e outros micro-durofagos e, portanto, de origem biológica (Best & Kidwell, 2000a).

“ ... I realized that taphonomic processes are closely related to the life habit and habitat of bivalves...” (Kondo, 1998, p.377).

Fatores intrínsecos relacionados aos organismos, tais como (a) o modo de vida e (b) o comportamento ecológico, podem contribuir para maior ou menor exposição desses aos diferentes processos tafonômicos, que levam à destruição ou manutenção dos bioclastos em um determinado ambiente sedimentar. Em teoria, por exemplo, conchas de organismos da epifauna estão mais propensas à destruição por processos

hidráulicos, em decorrência de sua exposição natural à interface água/sedimento. Por outro lado, conchas de organismos da infauna, por estarem naturalmente soterradas e incorporadas ao substrato estariam, teoricamente, também, menos sujeitas à atuação dos processos físicos de destruição dos bioclastos. Kondo (1998) ressalta que raramente conchas de moluscos bivalves de infauna desarticulam, quebram ou apresentam abrasão, quando permanecem dentro do substrato. Ou seja, conchas de infauna desarticuladas, fragmentadas ou com índices de abrasão indicam retrabalhamento por processos físicos ou biogênicos. Outros autores sugeriram também que incrustação, bioerosão, arredondamento da margem e alteração da superfície da concha são processos que atuam mais intensamente nas formas de epifauna, em comparação aos de infauna das mesmas acumulações (Best & Kidwell, 2000b). Em razão dessa condição, essas autoras sugeriram, também, que análises tafonômicas fundamentadas em unidades ecológicas, definidas pelo modo de vida, apresentam maior potencial para extrapolações para o registro fóssil, mais do que unidades taxonômicas, pois aquelas registrariam mais fidedignamente as alterações tafonômicas (Best & Kidwell, 2000b).

Novamente, os dados aqui obtidos vão contra as observações previamente divulgadas na literatura. Por exemplo, no caso das acumulações de bivalves das enseadas de Ubatuba e Picinguaba uma comparação entre os estados tafonômicos e os modos de vida (infauna *versus* epifauna) mostra que, no geral, não há distinção entre a condição tafonômica e o comportamento ecológico. Considerando as feições articulação, fragmentação e corrosão (Figs. 19, 20 e 23) não há diferenças para os índices dessas assinaturas tafonômicas em todos os ambientes, quando se comparam bivalves de infauna e de epifauna.

Considerando-se que conchas da epifauna tendem a permanecer na interface água/sedimento, após sua morte, se essas não forem rapidamente soterradas, parece intuitivo supor os bioclastos provenientes de moluscos bivalves da epifauna apresentem maiores alterações tafonômicas. Isso porque bivalves da infauna já se apresentam incorporados no sedimento, enquanto vivos, necessitando serem exumados para que suas conchas estejam à disposição dos organismos incrustantes, por exemplo.

Figura 23- Mapa de distribuição dos índices de *fragmentação*, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Não só os resultados de Best & Kidwell (2000b) confirmam essa hipótese, mas também os estudos de Parsons & Brett (1991), Dent (1995) e Lazo (2004) mostram que conchas da epifauna mostram maiores índices de bioerosão e incrustação do que os organismos da infauna. Entretanto, para os bioclastos das enseadas de Ubatuba, essa relação não é verdadeira. Taxas de bioerosão e incrustação apresentam-se igualmente distribuídas para os bivalves de epifauna e de infauna, na maioria dos ambientes estudados, exceto no caso das estações UBA 9 e PIC 10, ambas de enseada de fundo arenoso (Tab. 6). Nessas estações, a bioerosão é mais intensa nos moluscos bivalves da epifauna. Por outro lado, às vezes, índices de incrustação chegam a ser duas vezes maior nos bivalves de infauna, do que nos bivalves da epifauna de uma mesma acumulação (UBA 14, Tab. 6).

Ainda, no caso das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, considerando-se apenas organismos de epifauna, bioerosão e incrustação podem ser comparados para braquiópodes e bivalves, das mesmas acumulações. Em todos os ambientes, as taxas de bioerosão são relativamente menores para os braquiópodes, o que sugere que os bivalves são mais suscetíveis à bioerosão e, portanto, mais sensíveis a essa assinatura. Os dados das enseadas de Ubatuba e Picinguaba indicam que essa relação biótica é altamente específica e independe do modo de vida do bioclasto. Espongiários (*Cliona* sp.), poliquetas (*Polydora* sp.) e ataque de alga e fungos são os principais organismos causadores de bioerosão dos bioclastos estudados. Entretanto, no geral, parece haver preferência por ataque de espongiários nos moluscos bivalves, sendo as infestações por poliquetas mais frequentes nas conchas de braquiópodes. De fato, traços de bioerosão, com morfologia típica, causados por *Polydora* sp. (poliqueta espionídeo) e descritos como *Caulostrepsis linearis* sp. n. (Rodrigues *et al.*, submetido; veja **item 3.5** e **Anexo 3**) ocorrem apenas em conchas de braquiópodes, denotando a alta especificidade dessa relação.

Os dados acima confirmam e estão de acordo com outros muito recentes (Lazo, 2004), os quais sugerem que a exposição prolongada, na interface água/sedimento, das conchas de moluscos bivalves de infauna pode produzir padrões de alteração da condição tafonômica semelhantes aos observados para os bivalves de epifauna.

“...to identify postmortem damage unambiguously, our analysis focuses exclusively on damage to shell interiors...clionid sponges are followed or matched in frequency by spionid worms ...” (Best & Kidwell, 2000a, p.82 e 91).

Embora a decisão metodológica de concentrar a análise tafonômica para as alterações observadas no interior dos bioclastos decorra do intuito de investigar feições adquiridas após a morte do organismo, tal procedimento metodológico não garante que todas as assinaturas impressas no interior da concha tenham sido adquiridas exclusivamente após a morte do bioclasto. No caso da bioerosão, por exemplo, em que os bioclastos apresentam perda de porções da concha, a partir do ataque de organismos durofagos, as perfurações resultantes podem ocorrer no sentido de fora para dentro, porém atingindo as porções internas das conchas. De fato, as observações de Lazo (2004) para as assinaturas tafonômicas, investigadas em biocenoses de moluscos bivalves, coletadas nas Ilhas San Juan (WA, EUA), indicam que as conchas mostram marcas de bioerosão em seu interior. O autor sugere que essas marcas observadas nas conchas coletadas vivas correspondem à bioerosão na porção externa que atingiu a concha internamente. Desse modo, o fato da assinatura bioerosão estar presente nas porções internas das conchas das tanatocenoses, ou mesmo tafocenoses, não garante que tais feições tenham sido adquiridas durante o tempo de residência do bioclasto na TAZ, após sua morte. Os resultados para bioerosão nos bioclastos das enseadas de Ubatuba e Picinguaba confirmam a observação desse autor. Conforme discutido no item 3.5 (veja também **Anexo 3**), infestação por poliquetas espionídeos (*Polydora* sp.) em conchas de braquiópodes ocorrem ainda em vida. Tal fato é possível de ser afirmado, pois, no caso das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, foram observadas conchas de braquiópodes vivas com infestações por espionídeos também vivos. Essa relação biótica entre braquiópode e espionídeo produz traços de morfologia típica (tubos horizontais, paralelos às superfícies das conchas, em forma de “U”, com elevação central) na concha do hospedeiro que podem ser reconhecidos também nas conchas mortas (Fig. 11B). Adicionalmente, são comuns conchas de braquiópodes com bioerosão por espionídeos mostrarem-se alteradas por corrosão ou abrasão (Fig. 11B). Nesses casos, as paredes dos tubos, decorrentes dessa infestação, apresentam-se expostas, tipicamente exibindo a elevação central, permitindo a exposição do tubo tanto na superfície externa, como interna da concha. Portanto, a identificação de traços

resultantes do ataque de espionídeos, na porção interior da concha, não exclui a possibilidade dessa feição ter sido adquirida em vida.

Tabela 6- Distribuição das porcentagens de corrosão, bioerosão e incrustação para moluscos bivalves de infauna, de epifauna e braquiópodes (epifauna), por estação de coleta. Valores para corrosão referem-se aos estados 1 e 2. Valores para bioerosão e incrustação são restritos à superfície interna da concha e referem-se ao estado 1, conforme tabela 4.

Estação	Grupo ecológico	N	Assinaturas tafonômicas		
			Corrosão (%)	Bioerosão (%)	Incrustação (%)
UBA 1 (30 metros)	Bivalve de infauna	94	81	60	11
	Bivalve de epifauna	81	94	58	12
	Braquiópodes	451	83	7	15
UBA 4 (25 metros)	Bivalve de infauna	170	79	64	42
	Bivalve de epifauna	35	77	63	54
	Braquiópodes	113	80	25	30
UBA 5 (20 metros)	Bivalve de infauna	300	80	69	58
	Bivalve de epifauna	56	73	71	50
	Braquiópodes	155	90	4	50
UBA 9 (10 metros)	Bivalve de infauna	167	71	35	53
	Bivalve de epifauna	110	87	79	65
	Braquiópodes	482	56	27	88
UBA 14 (praia)	Bivalve de infauna	134	15	47	31
	Bivalve de epifauna	95	29	35	15
	Braquiópodes	406	48	51	82
PIC 2 (35 metros)	Bivalve de infauna	250	42	51	14
	Bivalve de epifauna	14	28	50	36
	Braquiópodes	141	89	8	36
PIC 4 (15 metros)	Bivalve de infauna	131	17	43	18
	Bivalve de epifauna	107	21	73	28
	Braquiópodes	341	59	20	32
PIC 6 (25 metros)	Bivalve de infauna	212	51	72	60
	Bivalve de epifauna	87	48	78	70
	Braquiópodes	151	30	27	36
PIC 12 (10 metros)	Bivalve de infauna	165	38	53	20
	Bivalve de epifauna	61	56	56	26
	Braquiópodes	161	79	3	42

3.2.2. Uso de assinaturas tafonômicas para caracterização de processos e produtos sedimentares

Assinaturas como articulação, fragmentação, bioerosão, incrustação, abrasão, corrosão, alteração da cor, perda do brilho, modificação da margem, dentre outras, são tipicamente utilizadas em estudos tafonômicos para reconhecimento das condições bióticas e abióticas do ambiente em que os bioclastos estão acumulados (e.g., Brett & Baird, 1986; Davies *et al.*, 1989; Best & Kidwell, 2000a; Callender *et al.*, 2002; Staff *et al.*, 2002; Parsons-Hubbard, 2005). Conforme pode ser observado nas figuras 19 a 29, onde as distribuições das assinaturas tafonômicas investigadas para os moluscos bivalves e os braquiópodes estão indicadas por estação de coleta e por ambiente amostrado, a maioria das assinaturas mostram distribuição homogênea. Altos índices de desarticulação, por exemplo, ocorrem em todas as estações, tanto para os moluscos bivalves como para os braquiópodes (Fig. 19). O mesmo ocorre para a fragmentação, que se apresenta alta nos ambientes de praia, de enseadas (fundo argiloso e arenoso) e plataforma interna (Fig. 23). Essas observações referentes à articulação e fragmentação sugerem que tais assinaturas não são correlacionáveis à profundidade da água, nem à energia do meio, fato também notado por Best & Kidwell (2000a), para as acumulações de moluscos bivalves provenientes da costa caribenha do Panamá. O mesmo pode ser dito para as assinaturas corrosão, modificação da margem, bioerosão, incrustação, alteração da cor, perda do brilho, alteração do perióstraco dos bivalves e predação. A distribuição dessas assinaturas mostra que as mesmas não estão relacionadas à profundidade da água, nem à posição que os bioclastos ocupam dentro do gradiente batimétrico estudado (0 a 45 metros). Vale lembrar que as enseadas de Ubatuba e Picinguaba apresentam regimes hidrodinâmicos distintos, devido ao posicionamento de suas aberturas, em relação ao alinhamento da costa e ao sentido de propagação dos trens de onda. Desse modo, a enseada de Ubatuba, cuja abertura é voltada para E, está mais protegida da atuação das ondas mais energéticas, vindas de SW, do que a enseada de Picinguaba, a qual é frontalmente atingida pelas mesmas. Entretanto, os índices para as assinaturas tafonômicas apresentadas nas figuras 19 a 29 não refletem tais diferenças hidrodinâmicas, pois não há diferença entre as frequências dessas assinaturas nos moluscos bivalves e braquiópodes das estações amostradas (Figs. 19 a 29).

Figura 24- Mapa de distribuição dos índices de bioerosão, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 25- Mapa de distribuição dos índices de incrustação, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 26- Mapa de distribuição dos índices de predação, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 27- Mapa de distribuição dos índices de alteração da cor, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 28- Mapa de distribuição dos índices de alteração do brilho original, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 29- Mapa de distribuição dos índices de alteração do perióstraco, para moluscos bivalves, por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Isso porque os bioclastos estudados, de ambas as enseadas, estão submetidos a uma complexa história tafonômica, envolvendo prolongado tempo de residência na zona de soterramento final, com exposição ou re-exposição à zona tafonomicamente ativa, exumação e transporte, antes de sua completa, destruição ou provável incorporação final ao substrato. Os dados geocronológicos dos bioclastos dessa área (Barbour Wood *et al.*, 2003; Carroll *et al.*, 2003; Barbour Wood *et al.*, 2004; Simões *et al.*, 2004) indicam idades que variam do Recente até 23.820 anos A.P., denotando que a mistura temporal é fenômeno comum nas acumulações estudadas. Juntamente, nessa região são notadas taxas de sedimentação negligíveis (Maglioca & Kuter, 1965; Sant'Ana Neto, 1994), o que contribui para acentuar a mistura temporal dos bioclastos, os quais são submetidos, de tempos em tempos, a cada retorno à TAZ, aos processos físicos (atuação de ondas e correntes), químicos (acidez da água intersticial) e biológicos (predação) de destruição dos bioclastos.

Dentre as assinaturas tafonômicas estudadas, a textura superficial da concha destaca-se por mostrar potencialidade para interpretações ambientais, pois (a) resultam dos efeitos da bioerosão, corrosão/dissolução/maceração e abrasão das conchas; (b) apresentam distribuição ambiental restrita, (c) podem estar combinadas em uma mesma concha, contribuindo para reconstituir sua história tafonômica.

Conchas naturais, sem alteração da textura, são tipicamente observadas nos bioclastos do ambiente enseada de fundo argiloso (Fig. 30). Já a textura fosca é mais comum nos bioclastos do ambiente praial (UBA 14), sendo rara nos demais ambientes (Fig. 31). Embora presente em todos os ambientes, a textura granular é mais freqüente (acima de 50%) no ambiente de plataforma interna, de fundo arenoso. Altos índices de textura granular são também observados para os bioclastos de enseada de fundo arenoso (acima de 50%, Fig. 32), porém, nesse ambiente, predominam texturas biogênicas (Fig. 33). A distribuição das assinaturas abrasão (Fig. 22), corrosão (Fig. 20) e bioerosão (Fig. 24), entre os diferentes ambientes, correlacionam-se bem com as freqüências das texturas superficiais. No ambiente praial, observam-se os mais altos índices de abrasão, altos índices de bioerosão, sendo baixas as freqüências de corrosão. Nas estações de enseada de baixa energia e fundo argiloso, apenas bioclastos de moluscos bivalves estão presentes, nos quais tanto abrasão como corrosão e bioerosão são raras.

Figura 30- Mapa de distribuição dos índices de textura superficial natural, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 31- Mapa de distribuição dos índices de textura superficial fosca, para moluscos bivalves (A) e braquiópodos (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 32- Mapa de distribuição dos índices de textura superficial granular, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Figura 33- Mapa de distribuição dos índices de textura superficial biogênica, para moluscos bivalves (A) e braquiópodes (B), por estação, por ambientes. Círculos: em vermelho, praia; em cinza, enseada de fundo argiloso; em amarelo, enseada de fundo arenoso e, em laranja, plataforma interna de fundo arenoso.

Por outro lado, nas enseadas de baixa energia e fundo arenoso, a abrasão é pouco expressiva, mas corrosão é observada em altos índices, sendo altos, também, os índices de bioerosão. Semelhantemente, no ambiente de plataforma interna e fundo arenoso, a abrasão é rara e notam-se os mais altos índices de corrosão e expressiva bioerosão.

Textura fosca resulta na perda ou acentuado desgaste da ornamentação e outras estruturas externas (e.g., umbo) e internas (e.g., base do septo, no caso dos braquiópodes) dos bioclastos (Fig. 14). Tal assinatura ocorre nos bioclastos expostos ao retrabalhamento, pois ocorre nas acumulações geradas em águas rasas, no ambiente mais energético, dentre os ambientes estudados (UBA 14). Os padrões acima estão de acordo com os verificados na literatura (veja, por exemplo, Davies *et al.*, 1989).

Textura granular decorrente da dissolução pode ser reconhecida sem o auxílio de instrumentos ópticos, porque, quase que como uma regra, as conchas que possuem esse tipo de textura, não apresentam mais a cor original, tendo perdido o brilho original (superfície da concha pálida) (Fig. 14). É importante lembrar, entretanto, que a dissolução de restos esqueléticos carbonáticos é um processo complexo, com muitas variáveis (área da superfície da concha, volume, porosidade, presença de ornamentação e outras feições morfológicas) desempenhando papéis importantes (Flessa & Brown, 1983). Porém, alguns padrões são interessantes de serem observados.

Observações em ambientes marinhos do Recente e experimentos em laboratório realizados com conchas de *Bouchardia rosea* (projeto em andamento) mostram, por exemplo, que o desenvolvimento da textura *granular* ocorre rapidamente (poucas semanas a meses) nos bioclastos já incorporados ou parcialmente recobertos por sedimentos. De fato, dissolução é um processo que ocorre tipicamente com os bioclastos já soterrados. Em outras palavras, a textura granular é resultado da ação de dissolução das águas intersticiais, nas conchas recobertas ou já incorporadas ao substrato. Do mesmo modo, Hecht (1933) observou, experimentalmente, que significativa perda de peso em conchas de bivalves (*Mytilus edulis*) ocorreu naquelas que estavam incorporadas aos substratos ricos em matéria orgânica. No material estudado, texturas granulares ocorrem em ambientes de fundo arenoso, tanto de plataforma interna como da enseada, porém com maior frequência na plataforma

interna (Fig. 32). Possivelmente, as conchas estão total ou parcialmente incorporadas a esses substratos, não permanecendo expostas na interface água/sedimento, por prolongados períodos de tempo, permitindo a ação efetiva do processo de dissolução. As observações de Cutler (1987, 1995), por sua vez, indicam padrões semelhantes aos observados para os bioclastos das enseadas de Ubatuba e Picinguaba. Em suas observações experimentais, esse autor menciona a ocorrência de conchas de bivalves exibindo perfurações semelhantes às verificadas nas texturas *perfurada* e *em galeria*, para as porções das conchas que ficaram expostas à superfície do substrato, enquanto que as porções recobertas das mesmas apresentariam textura *granular*.

Texturas biogênicas (Fig. 14) são produzidas pelo ataque ou infestação de espongiários, poliquetas e algas. Esponjas da Família Clionidae (gênero *Cliona*) parecem ser responsáveis pelas texturas *em cratera* e *perfurada*. Segundo as classificações etológicas em icnologia, as marcas representativas das texturas *em cratera* e *perfurada* podem ser atribuídas a categoria Domichnia (ichnoespécie *Entobia* sp.) (veja Taddei Ruggiero, 1990). Já a textura *em galeria* é produzida por poliquetas da Família Spionidae (*Polydora* sp.). Curiosamente, essa textura não é freqüente nos moluscos bivalves, apontando para alguma seletividade, ou seja, entre o organismo endolítico e o elemento infestado. Há evidências, a partir da observação de espécimes vivos que foram mantidos em aquário, de que a infestação por esses organismos endolíticos pode ocorrer ainda em vida. De fato, espécimes vivos mostram também a presença do organismo infestante, o qual foi identificado (*Polydora* sp, veja **item 3.5** e **Anexo 3**, para discussões da interação biótica entre braquiópodes e espionídeos). A textura *em etching* parece resultar ou expressar os pontos de fixação de algas ou fungos sobre as conchas. Assim como nos outros casos, são mais freqüentes na região umbonal, aparecendo também nas margens de conchas muito infestadas. Do ponto de vista da classificação etológica em icnologia, as marcas representativas da textura *em etching* são atribuídas aos Cubichnia (Taddei Ruggiero, 1990). Geralmente, as áreas infestadas apresentam perda da cor original da concha, que passa a ser branca, sem brilho.

Alguns autores, a partir de observações em ambientes marinhos rasos e profundos e, em laboratório, sugerem que as infestações podem ocorrer em períodos de tempo muito curtos, isso é, até 9 dias (Cutler, 1995), mostrando a importância do processo de bioerosão na tafonomia dos organismos providos de partes duras,

calcárias, em ambientes de águas rasas, tropicais. Entretanto, as observações experimentais, no Mediterrâneo de Asgaard & Bromley (1990) mostram que para um bioclasto ser infestado há a necessidade desse se manter na interface água sedimento, por um longo lapso de tempo (anos), sem significativo retrabalhamento. De fato, algumas das conchas estudadas estão tão frágeis pelo ataque dos organismos endolíticos que não poderiam permanecer completas (não fragmentadas), se lateralmente transportadas por agentes hidráulicos ou atacadas por organismos durofagos (e.g., crustáceos, peixes, moluscos).

É notável que as texturas biogênicas estejam distribuídas por todos os ambientes estudados, sendo inclusive comuns, mesmo que em menores proporções, no ambiente praial. Essas evidências sugerem que: (a) as conchas de *Bouchardia rosea* encontradas na praia de Itamambuca foram, logo após a morte, transportadas para esse ambiente, não havendo possibilidade de infestação, dado o retrabalhamento, nesse ambiente e (b) as conchas exibindo infestação adquiriram essa feição anteriormente, em outro ambiente.

Ocorrência de texturas sobrepostas (i.e., textura palimpsesta) em um mesmo bioclasto é bastante comum, nos bioclastos estudados, o que resulta na sobreposição de novas texturas sobre as previamente existentes (veja Cutler, 1995, para fenômeno similar em conchas de bivalves recentes do Golfo da Califórnia). Fragmentação, bioerosão, abrasão e dissolução, estão entre os diversos processos que operam sobre os bioclastos na zona tafonomicamente ativa (TAZ, Davies *et al.*, 1989). Embora alguns desses processos possam ocorrer nos bioclastos de um mesmo ambiente, concomitantemente, outros ocorrem preferencialmente sob determinadas condições ambientais (incrustação *versus* dissolução). Por exemplo, nos ambientes de águas rasas, agitadas, onde o retrabalhamento é intenso, abrasão predomina, enquanto bioerosão é supostamente menos freqüente. Essa, por sua vez, atua, caracteristicamente, nos bioclastos que permanecem expostos na interface água/sedimento. Já dissolução ocorre, intensamente, nas conchas incorporadas ao substrato. Dessa forma, conchas apresentando diferentes texturas podem fornecer informações valiosas sobre a sua "biografia tafonômica", até o momento em que são encontradas.

Nas enseadas estudadas, conchas que estão severamente corroídas (textura granular) apresentam o aumento de feições produzidas por agentes biológicos

(texturas biogênicas), devido à ampliação de perfurações ou microperfurações verticais e horizontais causadas pela dissolução. Outras combinações observadas, já ilustradas (Fig 14G, fotos à direita), correspondem a conchas de braquiópodes amostradas na enseada, de fundo arenoso, a 20 metros de profundidade (UBA 5). Essas apresentam textura granular, porém as porções mais proeminentes das conchas (e.g., umbo, dentição, septo) estão perdidas, apresentando suas camadas mais internas, conforme tipicamente ocorre com os bioclastos do ambiente praiado (UBA 14). Em outras palavras, essas conchas hoje encontradas a 20 metros de profundidade, em fase inicial após a morte, estiveram expostas ao fundo em locais de águas rasas, agitadas, onde sofreram intensa abrasão. Posteriormente, essas conchas foram transportadas para locais de águas mais profundas (20 metros) e incorporadas ao substrato onde sofreram corrosão. Desse modo, texturas palimpsestas auxiliam na interpretação da história tafonômica dos bioclastos.

Alguns fatores são, entretanto, complicadores, pois todas as texturas observadas são chamadas de "texturas destrutivas" (Cutler, 1995), o que pode limitar o seu potencial de fossilização, devido ao enfraquecimento dos materiais que compõem as conchas. Apesar disso, porém, parece plausível responder a seguinte questão: São as texturas aqui descritas passíveis de reconhecimento no registro fóssil? Obviamente, conchas fósseis podem estar excelentemente preservadas, retendo, dessa forma, as texturas observadas para *Bouchardia rosea* e para os moluscos bivalves. Por exemplo, Vogel *et al.* (1987) descreveu microperfurações bem preservadas em conchas de braquiópodes devonianos. Taddei Ruggiero (1989, 1990) descreveu microperfurações similares as das texturas *em cratera* e *perfurada*, para conchas de braquiópodes (*Terebratula scillae*) do Pleistoceno inferior do sudeste da Itália. Conchas de *Bouchardia transplatina*, por exemplo, do Mioceno da Argentina, exibem textura *em etching* (Mello & Simões, 2001). Por sua vez, conchas exibindo texturas produzidas por abrasão são amplamente conhecidas na literatura (e.g., Norris, 1986).

Texturas *granulares* são, possivelmente, as mais difíceis de serem identificadas no registro geológico. Em primeiro lugar, porque a perda de cor que caracteriza essas texturas não estará presente. Em segundo lugar, porque o aspecto granular (*chalky*) pode decorrer também de diagênese precoce ou tardia. De qualquer modo, é notável que Bordeaux & Brett (1990), tenham descrito texturas decorrentes de dissolução para

conchas de braquiópodes do Grupo Hamilton (Devoniano), similares às observadas para *Bouchardia rosea*.

Finalmente, conchas fósseis de *Bouchardia transplatina* da Formação Camacho (Mioceno) do Uruguai seriam interessantes de serem investigadas quanto à textura superficial, pois são representantes de *Bouchardia*, o mesmo gênero para o qual as texturas superficiais são aqui descritas. Entretanto, os comentários tecidos a seguir restringem-se ao exame da coleção pequena, pertencente ao IG/USP, além das observações de Mello & Simões (2001) e, portanto, são de caráter preliminares.

As conchas fósseis de *Bouchardia* examinadas não mostram texturas biogênicas, físicas ou químicas semelhantes as aqui descritas, podendo indicar que essas devem ter sido rapidamente incorporadas ao substrato, permanecendo nessa condição até o soterramento final que facultou sua preservação. Entretanto, esses comentários são de caráter especulativo, uma vez que a coleção disponível para estudos (IG/USP) é pouco numerosa e foi produzida por paleontólogos interessados em taxonomia. Em geral, sob essa condição somente as conchas completas e melhor preservadas são coletadas (veja Flessa & Brown, 1983, para observação semelhante), o que pode tendenciar os resultados. Portanto, coleções com tais características são de utilidade limitada para estudos tafonômicos. Apesar disso, entretanto, cabe mencionar que as conchas mostram textura *em etching*, porém, produzidas por pedículos de braquiópodes (*Cubichnia*, segundo Taddei Ruggiero, 1990). Essa situação não foi ainda verificada em nenhuma das conchas estudadas, apontando para diferenças importantes entre as comunidades onde conchas de *Bouchardia transplatina* e *Bouchardia rosea* viveram ou foram acumuladas.

3.3. COMPORTAMENTO DE DECANTAÇÃO DE CONCHAS DE BRAQUIÓPODES: IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS, ESTRATIGRÁFICAS E TAFONÔMICAS A GÊNESE DE COQUINAS

Este item aborda os experimentos realizados com conchas de *Bouchardia rosea*, em laboratório e campo, discutindo as implicações sedimentológicas, estratigráficas, tafonômicas e paleoecológicas dos resultados obtidos (veja **Anexo 1**, para maior detalhamento). Os experimentos foram realizados com intuito de: (a) estudar o comportamento de decantação de conchas de braquiópodes; (b) determinar a velocidade de decantação das conchas de braquiópodes e (c) comparar com os dados disponíveis para conchas de moluscos, segundo a literatura (McKittrick, 1987).

Conforme discutido no **Anexo 1**, água em movimento é um dos principais agentes que afeta o transporte e a seleção de bioclastos incapazes de movimento livre, tais como conchas de invertebrados mortos que permanecem na zona tafonomicamente ativa (TAZ, Davies *et al.*, 1989), sujeitos à seleção e ao transporte por ondas e correntes. Gravidade (força que atua na partícula em queda livre, no sentido do transporte) e empuxo (força que atua na partícula em queda livre, no sentido oposto ao transporte) são as principais forças que atuam nas conchas em decantação, em água calma. Desse modo, a velocidade final de decantação de uma determinada partícula num fluido é dada em função de seu peso e empuxo. Entretanto, além do peso, forma e morfologia da partícula interferem na velocidade final de decantação, bem como no comportamento de decantação (veja **Anexo 1**, para discussão das variáveis envolvidas na velocidade e comportamento de decantação de conchas de braquiópodes, apresentadas em gráficos e tabelas).

As velocidades médias de decantação das conchas dorsais são comparativamente maiores (16,65 cm/s) do que as observadas para as ventrais (15,35 cm/s). Braquiópodes articulados apresentaram a maior velocidade média de decantação (26,48 cm/s). Isso sugere que conchas dorsais apresentam menor resistência ao movimento, permanecendo por menos tempo em suspensão na coluna de água e, portanto, atingem o fundo mais rapidamente. Esses resultados apresentam implicações estratigráficas e tafonômicas importantes, pois durante a decantação, conchas desarticuladas de braquiópodes estabilizam com a concavidade voltada para cima, decantando principalmente através de movimentos planados e de balanço (veja **Anexo 1**, para descrição dos comportamentos de decantação). Sua orientação final na matriz, por sua vez, refletirá, a sua história pós-decantação, como partículas

sedimentares (bioclastos). Uma vez decantadas, as conchas tendem a ajustarem-se às condições locais de ondas e correntes, até atingirem uma postura estável ou serem reorientadas pela atividade biológica no substrato da zona tafonomicamente ativa (TAZ). Entretanto, em alguns casos, a postura final dos bioclastos refletirá seu comportamento hidrodinâmico e orientações preferenciais que são influenciadas pela geometria das conchas e pelas condições de correntes e ondas locais (Savarese, 1994; Tomašových, 2004) (veja **Anexo 1**, para implicações sedimentológicas, estratigráficas e tafonômicas, com discussão de exemplos de acumulações do registro fóssil).

A proporção de valvas dorsais e ventrais em concentrações fósseis de braquiópodes (Brett & Baird, 1986) e em ambientes modernos (Noble & Logan, 1981; Hallman *et al.*, 1996, Simões & Kowalewski, 2003) é empregada para inferir transporte dos bioclastos, energia do meio e tempo de residência na interface água/sedimento. Assim como a proporção de valvas direitas e esquerdas, em moluscos bivalves, não ocorre na razão 50:50 (Martin-Kaye 1951, Lever 1958, Lever *et al.* 1961, Kornicker *et al.* 1963, Lever & Thijssen 1968), acumulações ricas em braquiópodes também exibem proporções tendenciosas em favor de valvas ventrais ou dorsais. Infelizmente, no caso dos braquiópodes, pouco é conhecido sobre os mecanismos responsáveis por tal fenômeno. Em ambientes influenciados por maré e praias, o tendenciamento das valvas parece resultar do transporte diferencial entre as valvas (veja Hallman *et al.*, 1996; Simões & Kowalewski, 2003 e anexo 1, para exemplos em ambiente moderno).

Embora Noble & Logan (1981) tenham notado que destruição preferencial de valvas dorsais ocorre em assembléias de *Terebratulina septentrionalis*, sem transporte lateral significativo das valvas, experimentos de tamboreamento realizados com conchas de *B. rosea* (veja Torello *et al.*, 2002 e Torello, 2004) mostraram que as taxas de destruição não variam significativamente entre valvas dorsais e ventrais. Desse modo, diferentes proporções de conchas dorsais e ventrais, observadas em muitas concentrações fósseis e ambientes modernos (e.g., praias) não podem ser interpretadas como resultado apenas da resistência diferencial à fragmentação e à abrasão. A velocidade média baixa de decantação observada para as valvas ventrais *B. rosea* sugerem que essas podem ser transportadas por distâncias maiores, uma vez que permanecem mais tempo em suspensão na coluna de água. Tal fato contribui para a compreensão das ocorrências modernas de conchas de *B. rosea*, geradas sob

condições de águas rasas, as quais exibem um forte tendenciamento em favor de valvas ventrais convexas. Portanto, a proporção entre as valvas pode ser um importante atributo tafonômico para o reconhecimento de assembléias para autóctones ou alóctones, além de contribuir para traçar a história de uma determinada assembléia fóssil, especialmente se combinada com outras assinaturas tafonômicas. Finalmente, em oposição ao que longamente tem sido advogado para o registro fóssil dos braquiópodes, a discrepância entre proporção de valvas dorsais e ventrais não decorre, necessariamente, apenas da maior ou menor resistência à quebra, mas também de seu comportamento hidrodinâmico (Simões & Kowalewski, 2002; **Anexo 1**).

3.4. PREDÇÃO EM ACUMULAÇÕES RECENTES DE BRAQUIÓPODES (*BOUCHARDIA ROSEA*) E MOLUSCOS BIVÁLVES DO LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO

Relações bióticas podem ser inferidas com base em traços deixados nos esqueletos biomineralizados e, assim, tais relações são potencialmente reconhecíveis no registro geológico. Geralmente, perfurações que são (a) únicas, (b) perpendiculares à superfície da concha, (c) circulares a sub-circulares, em planta, (d) presentes em apenas uma das valvas e (e) com diâmetro externo maior que o interno, são tidas como decorrentes de atividades predatórias (e.g., Baumiller *et al.*, 1999; Kowalewski, 2002). Entretanto, perfurações podem resultar também de processos tafonômicos (e.g., Carriker & Yochelson, 1968) e outras interações bióticas, não predatórias (e.g., Richards & Shabica, 1969). Neste item, ocorrências de perfurações, similares às acima descritas, são discutidas para os braquiópodes (Fig. 34) e moluscos bivalves (Fig. 35), quanto sua freqüência, significado ecológico e provável organismo causador (**Anexo 2**).

Dentre as 30 estações de coleta (Tab. 1), 16 apresentaram braquiópodes em suas tanatocenoses, totalizando 5204 espécimes, dos quais 11 mostraram perfurações (freqüência de perfuração= 0,4%) (veja **Anexo 2**, para maiores detalhes da distribuição das ocorrências de conchas perfuradas, ao longo das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, bem como morfologia e padrões de perfuração nos braquiópodes). No caso dos moluscos bivalves, 22 estações de coleta forneceram 9137 conchas, no total, dentre essas, 255 perfuradas (freqüência de perfuração= 5,6%). Do total de 178 conchas de moluscos gastrópodes, presentes em 16 estações de coleta, apenas uma apresentou perfuração.

Figura 35- Perfurações em conchas de *Bouchardia rosea*. A-G: Perfurações completas em valvas dorsais. H: Perfuração incompleta em valva dorsal. I-P: Perfurações completas em valvas ventrais. Q-S: Perfurações incompletas em valvas ventrais. Escala gráfica, 1mm.

Figura 35- Marcas de predação em moluscos bivalves das enseadas de Ubatuba e Picinguaba. A-C e F-I: Perfurações completas; D-E: Perfurações incompletas. Escala gráfica, 5mm.

Gastrópodes predadores (e.g., naticídeos e muricídeos), embora pouco numerosos, estão presentes nas tanatocenoses (veja **Anexo 2**, para distribuição dos táxons de gastrópodes, especialmente, nas estações com braquiópodes e bivalves predados).

As baixas freqüências de predação nos braquiópodes são consistentes com o notado na literatura. Embora freqüências altas de predação sejam ocasionalmente conhecidas para o Paleozóico (Hoffmeister *et al.*, 2003), Mesozóico (Harper *et al.*, 1998) e Cenozóico (Baumiller & Bitner, 2004), freqüências baixas de predação são típicas em braquiópodes, tanto no registro fóssil (Kowalewski *et al.*, 1998; Harper, 2003) como nos ambientes marinhos atuais (Baumiller *et al.*, 2003; Delance & Emig, 2004).

Os resultados obtidos para os moluscos bivalves indicam que a predação na enseada de Ubatuba é ampla, com freqüência até 23 vezes maior do que nos braquiópodes, principalmente considerando-se bivalves e braquiópodes de mesmo comportamento ecológico (veja **Anexo 2**, para os dados de freqüências de predação, por guilda, e discussão da ecologia de *Bouchardia rosea*). Desse modo, as baixas freqüências de predação em braquiópodes não podem ser explicadas apenas pela falta de organismos predadores na região (veja **Anexo 2**, para listas de gastrópodes, na área de estudo), tampouco por inacessibilidade do predador às conchas calcíticas de epifauna. De fato, esses resultados são bastante similares ao estudo quantitativo de Hoffmeister *et al.* (2004), no qual se comparam padrões de predação em conchas de braquiópodes e bivalves das mesmas assembléias fósseis, coletadas no Oeste do Texas, Permiano. Esses autores observaram que a freqüência de predação nos moluscos bivalves é sete vezes maior do que nos braquiópodes. Outros exemplos do Permiano são interessantes de serem apresentados aqui, como é o caso das baixas freqüências de predação para associações de braquiópodes e moluscos de rochas da Bacia do Paraná, Brasil (Kowalewski *et al.*, 2000). Semelhantemente ao que ocorre nas acumulações recentes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, gastrópodes não são freqüentes nas acumulações permianas da Bacia do Paraná, as quais são dominadas por conchas de moluscos bivalves (Runnegar & Newell, 1971; Simões *et al.*, 1998). Essas comparações sugerem certa estasia ecológica na história evolutiva do sistema de interações braquiópodes-predadores.

Finalmente, as evidências de perfurações nos braquiópodes suscitam questões relacionadas à origem das perfurações. O número reduzido de perfurações nos

braquiópodes, entretanto, dificulta a validação quantitativa de preferências quanto ao tamanho, lugar ou tipo de valva (*i.e.*, estereotipia). Conseqüentemente, mais de uma interpretação parece viável, de acordo com os dados disponíveis (veja **Anexo 2**, para maior detalhamento das quatro hipóteses de interpretação ecológica das perfurações nos braquiópodes): (a) perfurações devido à predação por gastrópodes naticídeos e/ou muricídeos, pois as perfurações apresentam tamanho e morfologia similares ao que tipicamente é conhecido para a atividade predatória desses gastrópodes (*e.g.*, Kowalewski, 1993, 2002). Além disso, esses gastrópodes estão presentes na região, mesmo que em número reduzido. Porém, essa interpretação deve ser vista com cautela, pois naticídeos são reconhecidos como predadores de espécies com altos valores nutritivos (bivalves e gastrópodes), o que parece não ser o caso dos braquiópodes; (b) perfurações devido à ação de outros predadores, uma vez que o comportamento predatório é convergente, especialmente entre os moluscos predadores. A morfologia da perfuração, por si só, não é feição suficientemente confiável para atribuição da identidade do predador (veja Kowalewski, 1993, 2002, para detalhamento desse assunto); (c) perfurações devido à ação de parasitas, os quais também perfuram conchas (*e.g.*, Matsukuma, 1977, 1978; Warén, 1981; Baumiller, 1996). Nesse caso, ausência de cicatrizes de fixação nas conchas não constitui evidência excludente para essa interpretação, pois nem todos os parasitas deixam marcas visíveis de fixação em seus hospedeiros, (d) perfuração por predação acidental, interpretação recentemente postulada como explicação possível para as ocorrências raras de predação em braquiópodes (Kowalewski *et al.*, 2005). Vale lembrar, porém, que baixas frequências de predação podem refletir escassez de predadores, ou mesmo comportamento de predação facultativa (Vermeij, 1980; Taylor *et al.*, 1980; Kabat, 1990; Vermeij & Carlson, 2000; Kowalewski, 2004).

3.5. PARASITISMO/ COMENSALISMO EM CONCHAS DE BRAQUIÓPODES (*BOUCHARDIA ROSEA*) DA REGIÃO DE UBATUBA, LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO

Embora relações bióticas sejam documentadas no registro fóssil, ao longo do Fanerozóico, o reconhecimento da origem dessas relações nem sempre é uma tarefa fácil (Baumiller & Gahn, 2002). As implicações ecológicas e evolutivas das interações bióticas no registro fóssil pode ser questão ainda mais complexa, pois requer a documentação das relações de custo/benefício, o que, muitas vezes, implica em observações das interações entre espécies vivas (Fagerstrom, 1996).

Braquiópodes amostrados vivos (n=10) foram encontrados em duas estações de coleta (UBA 9 e PIC 4, 10 e 15 metros de profundidade), em associação com animais endolíticos, vivos (Fig. 36), os quais puderam ser identificados. As marcas resultantes dessa interação biológica (Fig. 37) são descritas como *Caulostrepsis linearis* sp. n. (veja **Anexo 3**, para descrição e discussão da ichnoespécie proposta por Rodrigues *et al.*, submetido). Os traços são tubos em U, alongados, retos ou pouco curvados, paralelos às superfícies interna e externa da concha, cujas aberturas comunicam-se apenas exteriormente. Os tubos apresentam elevação central bem desenvolvida, ao longo de todo o tubo, resultando na morfologia semelhante à figura 8, em corte transversal (Fig. 37 e **Anexo 3**, para descrições detalhadas e representações esquemáticas).

Graças às observações das infestações *in vivo*, à identificação do animal infestante e ao estudo da morfologia dos tubos, *C. linearis* é atribuído à atividade de *Polydora* sp. (veja **Anexo 3**, para detalhamento e ilustração das feições características de *Polydora*), poliqueta espionídeo perfurador de diversos grupos de invertebrados marinhos (veja revisão em Blake & Evans, 1973) e de ocorrência comum e abundante no litoral norte paulista (Paiva, 1996; Petti, 1997; Santos, 1998; De Léo, 2003; Amaral & Nallin, 2004). Porém, até o momento, não eram conhecidas interações entre braquiópodes e poliquetas espionídeos, nos ecossistemas atuais.

A natureza ecológica dessa associação é difícil de ser acessada, devido ao número reduzido de braquiópodes vivos infestados (n=10). Evidências morfológicas de detrimento para os braquiópodes (e.g., deformação da concha, diferenças nos padrões de crescimento), investigadas também para conchas mortas e infestadas, estão ausentes.

Figura 36- Conchas de *Bouchardia rosea*, naturais e infestadas. A-B: Vista dorsal do espécime vivo, mantido em aquário; B: Mesmo espécime, em vista anterior. C: Vista ventral de concha sem alteração tafonômica; D: Detalhe do espécime ilustrado em C. Note a abertura do tubo. E: Valva ventral, vista externa; F: valva dorsal, vista externa; G: Vista interna da mesma valva em E; H: Vista interna da mesma valva em H. Escala gráfica, 5mm.

Figura 37- Conchas infestadas de *Bouchardia rosea*, com sinais de abrasão e corrosão. A-B: Valvas ventrais com galeria única, com exposição da elevação central; C: Valva ventral mostrando galerias múltiplas; D: Valva dorsal, com galerias múltiplas. E-G: Conchas fragmentadas; E-F: valvas ventrais; G: Valva dorsal. Note que a galeria corresponde ao plano de fratura das conchas. Escala gráfica, 5mm.

Além disso, não se sabe ao certo o custo metabólico decorrente das infestações. Desse modo, essa associação pode constituir tanto exemplo de parasitismo como de comensalismo entre braquiópodes e poliquetas espionídeos.

Traços identificados como *C. linearis* são comuns nos braquiópodes das acumulações estudadas, com frequência média de 18% (mas veja anexo 3, para variações das frequências quanto ao tamanho da concha, tipo de valva e estação de coleta e as implicações ecológicas desses dados). Notavelmente, moluscos bivalves das mesmas tanatocenoses não apresentam *C. linearis*, embora sejam conhecidas infestações por *Polydora* sp. em moluscos bivalves de outras partes do mundo (e.g., Bromley & D'Alessandro, 1983; Pickerill et al., 1998, 2002; Taylor & Wilson, 2003; Lorenzo & Verde, 2004). *Caulostrepsis* são traços comuns em fósseis da América do Sul, ocorrendo em acumulações do Cretáceo e Paleógeno (Casadio et al., 2004). Também, ocorrem em moluscos da Formação Camacho, Mioceno, Uruguai (M. Verde e S. Martinez, comunicação pessoal, 2005), unidade que contém acumulações de conchas dominadas por *Bouchardia* (veja Manceñido & Griffin, 1988, para revisão da distribuição estratigráfica do gênero *Bouchardia*). Entretanto, o exame da literatura em boucardídeos, bem como de representantes fósseis de *Bouchardia* (n=154 espécimes, *B. zitteli*, *B. patagonica* e *B. transplatina*) indicou ausência de *Caulostrepsis* nos braquiópodes fósseis. Embora essa questão careça de maior investigação (e.g., exame de maior coleção fóssil), tais resultados sugerem que essa relação biótica (comensalismo ou parasitismo) é recente na história do grupo (veja **Anexo 3**, para discussão das implicações evolutivas).

Com relação às frequências de infestação aos braquiópodes recentes, cumpre lembrar que essas podem ser ainda maiores, pois as infestações em conchas não alteradas por processos tafonômicos são difíceis de serem identificados (veja **Anexo 3**, para as imagens em Raio-X). Por outro lado, nas conchas com intensa abrasão ou corrosão, quando infestadas, os tubos apresentam-se expostos, tipicamente exibindo a elevação central (Fig. 37). Conforme discutido no **Anexo 3**, a maior frequência de infestação é observada para estações onde as conchas apresentam os maiores índices de alteração tafonômica, incluindo-se níveis altos de fragmentação (e.g., UBA 4, 25 metros de profundidade). Além disso, diversos fragmentos encontrados nas tanatocenoses foram reconhecidos com resultantes de quebra das valvas infestadas. Isso porque, nesses fragmentos, o plano de fratura ocorre ao longo do tubo (*C.*

linearis), principalmente quando localizados na região de maior convexidade da concha. Essas observações sugerem que braquiópodes infestados estão mais propensos à fragmentação e, desse modo, grande contribuição biológica para a fragmentação pode ser atribuída (veja também Zuchin *et al.*, 2003). Obviamente, a presença de *C. linearis* em determinados organismos apresenta implicações tafonômicas importantes, pois pode afetar o potencial de fossilização do grupo infestado, adicionando tendenciamentos no registro fóssil (veja **Anexo 3**, para discussão das implicações tafonômicas das infestações em conchas).

4. CONCLUSÃO

4.1. PROTOCOLO DE ANÁLISE TAFONÔMICA: IMPLICAÇÕES METODOLÓGICAS PARA O RECONHECIMENTO DE TAFOFÁCIES

(1) Análises tafonômicas das acumulações de braquiópodes e moluscos bivalves, quando realizadas independentemente para cada fração granulométrica (frações • 8mm, • 6mm e • 2mm), indicam que bioclastos de diferentes frações registram, de maneira complexa e não uniforme, a atuação de processos bioestratinômicos distintos e, portanto, o tamanho da partícula tem influência na distribuição das assinaturas tafonômicas;

(2) As frequências das assinaturas investigadas (tipo de valva, fragmentação, abrasão, corrosão) não são as mesmas nas frações • 8mm, • 6mm e • 2mm;

(3) Análises de agrupamentos para distribuição das assinaturas tafonômicas das assembléias de bivalves indicam que o grau de similaridade entre as estações diferencia, segundo a fração considerada;

(4) Estudos tafonômicos realizados com base na fração maior (• 8mm), conforme recomendações da literatura, mostram resultados distintos quanto à composição e à abundância taxonômica das assembléias, uma vez que espécies cujos indivíduos adultos são de pequenas dimensões, tendem a ter maior representatividade nas frações menores (e.g., • 2mm);

(5) Os resultados obtidos para as acumulações estudadas indicam que concentrar as análises tafonômicas na fração granulométrica maior (• 8mm) não é, necessariamente, a melhor estratégia metodológica a ser adotada. Desse modo, a metodologia mais adequada, a fim de evitar tendenciamentos analíticos, é aquela fundamentada na fração total, ou seja, incluindo as três frações granulométricas (• 8mm, • 6mm e • 2mm).

4.2. TAFONOMIA DE MOLUSCOS BIVALVES E BRAQUIÓPODES DAS ENSEADAS DE UBATUBA E PINGUABA, LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO

(1) Segundo o tipo de substrato, a profundidade, a energia do meio e a ocorrência das tanatocenoses, quatro ambientes foram informalmente reconhecidos, ou seja, (a) praias, (praia de Itamambuca, UBA 14); (b) enseada, de baixa energia e fundo argiloso (UBA 10, UBA 11 e UBA 12, 5 a 10 metros); (c) enseada, de baixa energia e fundo arenoso (UBA 9 e PIC 4, por exemplo, 10 até 20 metros), e (d) plataforma interna, de fundo arenoso (UBA 1 e PIC 2, por exemplo, profundidades maiores que 20 metros);

(2) Embora as duas enseadas apresentem conformações distintas com relação ao alinhamento da costa (enseada de Ubatuba voltada para E, enseada de Picinguaba voltada para SW), sendo diferentemente atingidas pelos trens de onda (propagados de SW e SE), os bioclastos da porção protegida (até 20 metros), tanto da enseada de Ubatuba, como da enseada de Picinguaba, apresentam características tafonômicas semelhantes. Tais resultados estão de acordo com as características sedimentológicas apresentadas por Rodrigues *et al.* (2002), a partir das quais atribui-se às enseadas ambientes pouco energéticos;

(3) Assinaturas como *articulação, fragmentação, corrosão, modificação da margem, bioerosão, incrustação, alteração da cor, perda do brilho e alteração do perióstraco* apresentam-se homogeneamente distribuídas entre os ambientes estudados, indicando que essas não são sensíveis às variações ambientais e, portanto, pouco informativas para os estudos de reconhecimento das condições ambientais, nos diferentes depósitos sedimentares atuais ou do registro geológico;

(4) A assinatura textura superficial da concha mostra potencialidade para interpretações ambientais e utilização na definição de fácies tafonômicas, pois (a) resultam dos efeitos da bioerosão, corrosão/dissolução/maceração e abrasão das conchas; (b) apresentam distribuição ambiental restrita, (c) podem estar combinadas em uma mesma concha, contribuindo para reconstituir sua história tafonômica;

(5) Textura natural tipicamente ocorre nos bioclastos do ambiente enseada de fundo argiloso, já a textura fosca é específica do ambiente praial, uma vez que é rara nos demais ambientes. As texturas granular e biogênica estão presentes tanto nos bioclastos da enseada de fundo arenoso como da plataforma interna, arenosa, porém a textura granular é mais freqüente (acima de 50%) nesse último ambiente. Ainda, texturas palimpsestas são bastante comuns nos bioclastos estudados, auxiliando na interpretação da história tafonômica dos bioclastos;

(6) Os dados tafonômicos, bem como os resultados geocronológicos, para os braquiópodes e moluscos bivalves sugerem a atuação conjunta de fatores diversos nas tanatocenoses de moluscos bivalves e braquiópodes nas enseadas de Ubatuba e Picinguaba, tais como: (a) longo tempo de residência dessas conchas na zona tafonomicamente ativa; (b) acentuada exposição à ação de correntes e ondas, o que seria verdadeiro para as estações em ambiente praial; (c) intensa exposição aos agentes biológicos (e.g., predação e bioerosão), e (d) baixas taxas de sedimentação. Em consequência de tais condições particulares, diversas generalizações e modelos tafonômicos, disponíveis na literatura, não são aplicáveis aos dados tafonômicos aqui obtidos, contribuindo para a convicção de que em Tafonomia cada caso é um caso.

4.3. COMPORTAMENTO DE DECANTAÇÃO DE CONCHAS DE BRAQUIÓPODES: IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS, ESTRATIGRÁFICAS E TAFONÔMICAS NA GÊNESE DE COQUINAS

(1) Velocidades finais de decantação são comparativamente maiores para as valvas dorsais do que ventrais. Isso sugere que as valvas dorsais apresentam menor resistência e tempo de residência na coluna d'água, enquanto que as ventrais permanecem por mais tempo na coluna d'água, podendo ser transportadas por distâncias maiores;

(2) Diferenças nas velocidades de decantação em valvas dorsais e ventrais de peso semelhantes resultam de diferenças na forma e no peso, não no tamanho. Forma, por si só, permite prever apenas uma aproximação do que seria a velocidade final de decantação;

(3) Assim sendo, fragmentação diferencial das valvas não é o único processo responsável pela proporção desigual de valvas dorsais/ventrais, em depósitos sedimentares atuais ou nas assembléias fósseis;

(4) Movimento planado é mais pronunciado nas valvas ventrais. Valvas dorsais comumente exibem movimento de balanço, durante a queda. A forma menos convexa das valvas dorsais implica em maior turbulência e maior área para atuação da força de resistência (empuxo), durante a queda. Além disso, esse comportamento de decantação é favorecido pelo fato de as valvas dorsais apresentarem seu centro de massa deslocado para a extremidade mais pesada e espessa da concha;

(5) Ambas as valvas decantam segundo atitude estável, isso é, com a porção mais convexa da concha voltada para baixo, independente de sua orientação original (convexidade voltada para cima ou para baixo), no momento do arremesso. Desse modo, concentrações fósseis exibindo conchas com esse padrão de preservação indicam ausência de bioturbação e/ou movimentos tracionais, entre o momento posterior à decantação e o soterramento final;

(6) Conchas articuladas fechadas de braquiópodes decantam mais rapidamente do que valvas desarticuladas (dorsais ou ventrais). Assim, nas concentrações fossilíferas, geradas a partir de processos hidráulicos (sem interferência posterior ao soterramento final), conchas articuladas deverão, supostamente, ocorrer na base das acumulações. De fato, essa conclusão é suportada pela biofábrica de várias concentrações fósseis, dominadas por braquiópodes, ilustradas na literatura.

4.4. RELAÇÕES BIÓTICAS: PREDÇÃO, COMENSALISMO E PARASITISMO EM BRAQUIÓPODES (*BOUCHARDIA ROSEA*)

(1) Perfurações verticais, que atingem a concha no sentido de fora para dentro, perpendicular à superfície da mesma, com contorno regular (circular a sub-circular) e seção parabólica (semelhante ao traço *Oichnus paraboloides*) foram identificadas nas conchas de braquiópodes *Bouchardia rosea* e moluscos bivalves, provenientes dos sedimentos localizados nas enseadas de Ubatuba e Picinguaba (ao longo do gradiente batimétrico de 0 a 45 metros de profundidade);

(2) O estudo comparativo de predação em conchas de braquiópodes e moluscos bivalves indicam que a frequência de predação em bivalves (5,7%) é aproximadamente 14 vezes maior do que em braquiópodes (0,4%). Dados restritos aos bivalves de epifauna mostram que essas diferenças são ainda maiores;

(3) Devido ao número reduzido de conchas de braquiópodes exibindo perfurações, não foi possível averiguar se essas feições ocorrem preferencialmente quanto ao tipo de valva e localização na concha. Entretanto, perfurações completas foram observadas tanto em valvas ventrais, como em braquiaias e tendem a localizar-se próximas ao eixo médio da concha. Do mesmo modo, perfurações incompletas foram identificadas em ambas as valvas e tendem a localizar-se nas porções mais espessas das conchas;

(4) Os dados referentes às perfurações em braquiópodes dão margem a múltiplas interpretações. Nesse sentido, são postuladas quatro hipóteses para explicar a origem dessas feições: (a) predação por gastrópodes naticídeos ou muricídeos; (b) parasitismo; (c) ação de outros predadores, e (d) ataques casuais de predadores;

(5) Perfurações do tipo *Caulostrepsis*, ou seja, horizontais, representadas por tubos em forma de U, com elevação central, retilíneos ou levemente arcados, solitários ou múltiplos, de tamanhos variados e aberturas externas, em seção transversal, vistas como a "figura 8" são comuns e exclusivas às conchas de *Bouchardia rosea*, provenientes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba;

(6) Reconhecimento do organismo infestante como *Polydora* sp., representante da família Spionidae, Classe Polychaeta deveu-se a fatores como (a) observações diretas dos infestantes vivos, nos braquiópodes vivos, permitindo identificações de feições características desse gênero; (b) semelhança entre a morfologia dos traços deixados nas conchas de braquiópodes e outras produzidas em substratos calcáreos, por poliquetas da família Spionidae e (c) ocorrência de membros da família Spionidae, de forma comum e abundante na região estudada;

(7) Os traços de *Caulostrepsis* resultam de relação biótica de alta especificidade entre poliquetas espionídeos e braquiópodes, pois: (a) nenhum traço similar foi encontrado nas conchas de bivalves das mesmas acumulações que forneceram conchas de braquiópodes infestados, (b) nenhum outro traço indicativo de atividade de demais anelídeos foi reconhecido nas conchas dos braquiópodes da espécie *B. rosea*;

(8) As associações bióticas aqui descritas contribuem para ampliar o conhecimento das relações simbióticas entre os poliquetas, incluindo os braquiópodes na lista de possíveis hospedeiros dos poliquetas espionídeos. Até o momento, espionídeos eram conhecidos como perfuradores de conchas de moluscos bivalves (e.g., *Crassostrea virginica*), gastrópodes (e.g. *Littorina littorea*), corais (e.g., *Leptastrea purpurea*) e algas coralinas (e.g., *Lithothamnion* sp.).

(9) A relação biótica entre os braquiópodes e os espionídeos é interpretada como uma relação de parasitismo, porém quantificações do gasto energético para os braquiópodes infestados não foram estabelecidas, devido ao número reduzido de indivíduos vivos;

(10) Dentre os braquiópodes estudados, diversos são os espécimes infestados cujos tubos apresentam porções expostas da parede, com exposição da elevação central. Conchas infestadas com sinais de abrasão e/ou corrosão apresentam as paredes do tubo expostas, o que facilita o reconhecimento dos traços. De fato, as maiores frequências de infestação ocorrem nas estações onde taxas de abrasão e de corrosão são altas;

(11) Finalmente, a ocorrência dos traços nas conchas de braquiópodes facilita a sua fragmentação, feição amplamente distribuída nos braquiópodes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, porém de origem diversa (*i.e.*, física, biológica e/ou química). Uma vez que o traço representa plano de fraqueza para a concha, ao longo do qual essas são fragmentadas, os fragmentos resultantes dessa situação podem ser facilmente reconhecidos (arestas dos fragmentos correspondem às paredes dos tubos). Esse fenômeno é comum aos braquiópodes estudados e constitui um exemplo de fragmentação bio-induzida.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbott, R.T. & Dance, A. 1982. *Compendium of seashells*. N. York; E.P. Dutton Inc.
- Alexander, R.R. 1984. Comparative hydrodynamic stability of brachiopod shells on current-scoured arenaceous substrates. *Lethaia*, 17:17-21.
- Aller, R.C. 1982. Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: the role of physical and biological reworking. *Journal of geology*, 90:98-154.
- Allmon, W.D.; Nieh, J.C. & Norris, R.D. 1990. Drilling and peeling of turritelline gastropods since the Late Cretaceous. *Palaeontology*, 33:595-611.
- Almeida, F.F.M. 1976. The system of continental rifts bordering the Santos Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Geociências*, 48:15-26.
- Amaral, A.C.Z. & Nallin, S.A.H. (Eds.) 2004. *Catálogo das espécies dos Annelida Polychaeta da costa brasileira*. Campinas, 106pp.
- Anderson, L.C.; Geary, D.H.; Nehm, R.H. & Allmon, W.D. 1991. A comparative study of naticid gastropod predation on *Varicorbula caloosae* and *Chione cancellata*, Plio-Pleistocene of Florida, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 85:283-290.
- Asmus, H.E. 1984. Geologia da margem continental brasileira. In: *Geologia do Brasil*. Schobbenhaus, C. et al (Coord.). DNPM, Brasília, 501p.
- Ausich, W.I. & Gurrola, R.A. 1979. Two boring organisms in a Lower Mississippian community of southern Indiana. *Journal of Paleontology*, 53: 335-344.
- Barbour Wood, S.L.; Krause Jr, R.A.; Kowalewski, M.; Wehmiller, J.F. & Simões, M.G. 2003. Time-averaging on a shallow subtropical shelf: the search for a taphonomic clock. In: Geological Society of America, *Abstracts with Program*, 35, p. 273.
- Baumiller, T.K. 1996. Boreholes in Middle Devonian and Mississippian blastoids (Echinodermata). *Journal of Paleontology*, 69: 1084-1089.
- Baumiller, T.K. & Gahn, F.J. 2002. Fossil record of parasitism on marine invertebrates with special emphasis on the Platyceratid-Crinoid interaction. In: Kowalewski M. and Kelley P.H. (eds.) *The fossil record of predation, The Paleontological Society, Papers* 8, New Haven, 195-210.
- Baumiller T. K. & Bitner, M. A. 2004. A case of intense predatory drilling of brachiopods from the Middle Miocene of southeastern Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214:85-95.

- Baumiller, T.K.: Leighton, L.R. & Thompson, D.L. 1999. Boreholes in Mississippian brachiopods and their implications for Paleozoic gastropod drilling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 147: 283-289.
- Baumiller, T.K.; Kowalewski, M.; Deline, B.L.; Hoffmeister, A.P.; Améziane, N.; Eléaume, M. & D'Hondt, J.L. 2003. Drill holes in extant brachiopods and their implications for the history of predation. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, 35:7.
- Behrensmeyer, A.K. & Kidwell, S.M. 1985: Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology* 11, 105-119.
- Bengtson, S. & Zhao, Y. 1992 Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons. *Science*, 257:367-369.
- Best, M.M.R. & Kidwell, S.M. 2000a. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology*, 26:80-102.
- Best, M.M.R. & Kidwell, S.M. 2000b. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. II. Effect of bivalve life habits and shell types. *Paleobiology*, 26:103-115.
- Blake, J.A. & Evans, J.W. 1973. Polydora and related genera as borers in mollusk shells and other calcareous substrates (Polychaeta:Spionidae). *The Veliger*, 15(3):235-249
- Bourdeaux, Y.L. & Brett, C.E. 1990. Substrate specific associations of epibionts on Middle Devonian brachiopods: implications for paleoecology. *Historical Biology*, 4:203-220.
- Brett, C.E. 1995. Sequence, stratigraphy, biostratigraphy, and taphonomy in shallow marine environments. *Palaaios*, 10:597-616.
- Brett, C.E. & Baird, G.C. 1986. Comparative taphonomy: A key for paleoenvironmental reconstruction. *Palaaios*, 1: 207-227.
- Brett, C.E. & Baird, G.C. 1997. Epiboles, outages, and ecological evolutionary bioevents:taphonomy, ecology, and biogeographic factors. In: C.E. Brett & G.C. Baird (eds.) *Paleontological Events: stratigraphic, ecological, and evolutionary implications*. Columbia University Press, pp.:249-284.
- Brett C.E., Baird G.C. & Speyer S.E. 1997. Fossil Lagerstätten: stratigraphic record of paleontological and taphonomic events. In: C.E. Brett & G.C. Baird (eds.)

- Paleontological Events: stratigraphic, ecological, and evolutionary implications*. New York, Columbia University Press, pp.: 3-40.
- Bromley, R.G. & D'Alessandro, A. 1983. Bioerosion in the Pleistocene of southern Italy: ichnogenera *Caulostrepsis* and *Meandropolydora*. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 90(2):227-296.
- Brunton, C.H.C. 1996. The functional Morphology of the Recent brachiopod *Bouchardia rosea*. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 77(3):233-240.
- Brunton, C.H.C.; Alvarez, F. & Mackinnon, D.I. 1996. Morphological terms used to describe the cardinalia of articulate brachiopods: homologies and recommendations. *Historical Biology*, 11:9-42.
- Callender, W.R.; Staff, G.M.; Parsons-Hubbard, K.M.; Powell, E.N.; Rowe, G.; Walker, S.E.; Brett, C.E.; Raymond, A.; Carlson, D.D.; White, S. & Heise, E.A. 2002. Taphonomic trends along a foreereef slope: Lee Stocking Island, Bahamas. I. Location and water depth. *Palaios*, 17:50-65.
- Campos, E.J.D.; Gonçalves, J.E. & Ikeda, Y. 1995. Water mass structure and geostrophic circulation in the South Brazil Bight. *Journal of Geophysical Research*, 100(9):18537-18550.
- Carriker, M.R. & Yochelson, E.L. 1968. Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings. *Geological Survey, Professional Paper*, 593B:1-26.
- Carroll, M.; Kowalewski, M.; Simões, M.G. & Goodfriend, G.A. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology*, 29:382-403.
- Casadío, S.; Griffin, M.; Parras, A. & Hakansson, E. 2004. Boring and encrusting organisms on species of *Pytchodonte* (Ostreina, Gryphaeidae) through the Cretaceous-Paleocene boundary in Patagonia, Argentina. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 36(5): 379.
- Castro-Filho, B.M.; Miranda, L.B. & Myao, S.Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo*, 35(2):135-151.
- Cerrano C., Bavestrello G., Calcini B., Cattaneo-Vietti R., Chiantote M. Guidetti M. & Sarà A. 2001. Bioerosive processes in Antarctic seas. *Polar Biology*, 24:790-792.
- Cutler, A.H. 1987. Surface textures of shells as taphonomic indicators. In: Flessa, K.W. (ed.) *Paleoecology and taphonomy of Recent to Pleistocene intertidal deposits*

- Gulf of California. *The Paleontological Society, Special Publication*, n.2, p. 164-176.
- Cutler, A.H. 1995. Taphonomic implications of shell surface textures in Bahia la Choya, northern Gulf of California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114:219-240.
- Davies, D. J.; Powell, E.N. & Stanton, R. J. Jr. 1989. Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72:317-352.
- De Léo, F. 2003. Estrutura e dinâmica da fauna bêntica em regiões da plataforma e talude superior do Atlântico Sudoeste. Instituto Oceanográfico, USP, Dissertação de Mestrado, 163p
- Delance, J.H. & Emig, C.C. 2004. Drilling predation on *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) off the French Mediterranean coasts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 208:23-30.
- Dent, S.R. 1995. *A taphophacies model of the recent South Florida continental shelf: a new perspective for a classic, exposed carbonate environment*. Unpublished Ph.D. Dissertation, University of Cincinnati, 240p.
- Efremov, J.A. 1940. Taphonomy: new branch of paleontology. *Pam. Am Geol*, 74:81-98.
- Fagestrom, J.A. 1996. Paleozoic brachiopod symbioses: testing the limits of modern analogues in paleoecology. *Geological Society of America, Bulletin*, 108(11):1393-1403.
- Flessa, K. & Brown, T. 1983. Selective solution of macroinvertebrate calcareous hard parts: a laboratory study. *Lethaia*, 16:193-205.
- Fonsar, B.C. 1994. A circulação atmosférica na América do Sul: os grandes sistemas planetários e subsistemas regionais que atingem o continente (localização e trajetórias). *Caderno de Geociências, Rio de Janeiro*, 11:11-33.
- Fürsich, F. T. & Flessa, K. W. 1987. Taphonomy of tidal flat molluscs in the northern Gulf of California: paleoenvironmental analysis despite the perils of preservation. *Palaios*, 2:543-559.
- Fürsich, F.T. & Oschmann, W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic Kachchh, western India. *Journal of Geological Society of London*, 150:169-185.

- Furtado, V.V. & Mahiques, M.M. 1990. Distribuição de sedimentos em regiões costeiras e plataforma continental norte do Estado de São Paulo. *In: Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira, Estrutura, Função e Manejo*, 2. *Academia de Ciências do Estado de São Paulo*, 71(1):20-29
- Gomes, A.S. 1997. *Estrutura das taxocenoses de moluscos bivalves na plataforma continental da região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil*. Instituto Oceanográfico, Universidade São Paulo, (Tese de Doutorado), 141p.
- Hallman, D.P.; Jonathan, D.M. & Flessa, K.W. 1996. Experimental taphonomy: the effect of shell size and shape on transport within the intertidal zone. Sixth North American Paleontological Convention, *The Paleontological Society Special Publication*, 8:157.
- Harper, E.M. 2003. Assessing the importance of drilling predation over the Palaeozoic and Mesozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 201:185-198.
- Harper, E.M. & Peck, L. 2003. Predatory behaviour and metabolic costs in the Antarctic muricid gastropod *Trophon longstaffi*. *Polar Biology*, 26:208-217.
- Harper, E.M.; Forsythe, G.T.W. & Palmer, T. 1998. Taphonomy and the Mesozoic marine revolution: preservation state masks the importance of boring predators. *Palaios*, 13:352–360.
- Hoffman, A.; Pisera, A. & Ryszkiewski, M. 1974. Predation by muricid and naticid gastropods on the Lower Tortonian mollusks from the Korytnica clays. *Acta Geologica Polonica*, 24:249-261.
- Hoffmeister, A.P.; Kowalewski, M.; Bambach, R.K. & Baumiller, T.K. 2003. Intense drilling predation on the brachiopod *Cardiarina cordata* Cooper 1956 from the Pennsylvanian of New Mexico. *Lethaia*, 36:107-118.
- Hoffmeister, A.P.; Kowalewski, M.; Bambach, R.K. & Baumiller, T.K. 2004. Drilling predation in brachiopods and bivalve mollusks from the Permian Strata of the Glass Mountains, West Texas. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49:443-459.
- Holz, M. & Simões, M.G. 2002. *Elementos fundamentais de Tafonomia*. Editora da UFRGS, 240p.
- Kabat, A.R. 1990. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring. *Malacologia*, 32:155-193.
- Kelley, P.H. & Hansen, T.A. 1993. Evolution of the naticid gastropod predator-prey system: an evaluation of the hypothesis of escalation. *Palaios*, 8:358–375.

- Kelley, P.H. & Hansen, T.A. 1996. Recovery of the naticid gastropod predator-prey system from the Cretaceous-Tertiary and Eocene-Oligocene extinctions. *Geological Society Special Publication*, 102:373-386.
- Kelley, P.H.; Kowalewski, M. & Hansen, T.A. (Eds.) 2003. *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*, Topics in Geobiology, 20. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, 464p.
- Kidwell, S.M. 2002. Mesh-size effects on ecological fidelity of death assemblages: a meta-analysis of molluscan live-dead studies. *Geobios*, 35 (Mémoire spécial 24):107-119.
- Kidwell, S.M.; Rothfus, T.A. & Best, M.M.R. 2001. Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system, and target taxa. *Palaios*, 16:25-52.
- Kitchell, J.A.; Boggs, C.H.; Kitchell, J.F. & Rice, J.A. 1981. Prey selection by naticid gastropods: experimental tests and application to the fossil record. *Paleobiology*, 7:533-552.
- Kondo, Y. 1998. Adaptative strategies of suspension-feeding, soft-bottom infaunal bivalves to physical disturbance: evidence from fossil preservation. In: Johnston, P.A. & Haggart, J.W. *Bivalves: an Eon of Evolution*. University of Calgary Press. 377-391p.
- Kornicker, L.S.; Wise, C.D. & Wise, J.M. 1963. Factors affecting the distribution of opposing mollusk valves. *Journal of Sedimentary Petrology*, 33:703-712.
- Kowalewski, M. 1993. Morphometric analysis of predatory drillholes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 102: 69-88.
- Kowalewski, M. 2002. *The fossil record of predation: an overview of analytical methods*. In: Kowalewski, M. & Kelley, P.H. (Eds.) *The Fossil Record of Predation: Paleontological Society Special Papers 8*, Yale Printing Service, New Haven, CT, p. 3-42.
- Kowalewski, M. 2004. Drill holes produced by the predatory gastropod *Nucella lamellosa* (Muricidae). Paleobiological and ecological implications. *Journal of Molluscan Studies*, 70:359-370.
- Kowalewski, M. & Flessa, K.W. 1994. A predatory drillhole in *Glottidia palmeri*, Dall (Brachiopoda; Lingulidae) from Recent tidal flats of northeastern Baja California, Mexico. *Journal of Paleontology*, 68:1403-1405.

- Kowalewski, M. & Kelley, P.H. Eds. 2002. *The Fossil Record of Predation*. Paleontological Society Special Papers 8: Paleontological Society, Yale Printing Service, New Haven, CT, 398p.
- Kowalewski, M. & Hoffmeister, A.P. 2003. Sieves and fossils: effects of mesh size on paleontological patterns. *Palaios*, 18:460-469.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W. & Aggen, J.A. 1994. Taphofacies analysis of Recent shelly cheniers (beach ridges), northeastern Baja California, Mexico. *Facies*, 31:209-242.
- Kowalewski, M.; Dulai, A.; & Fürsich, F.T. 1998. A fossil record full of holes: The Phanerozoic history of drilling predation. *Geology*, 26:1091-1094.
- Kowalewski, M.; Simões, M.G.; Torello, F.F.; Mello, L.H.C. & Ghilardi, R.P. 2000. Drill holes in shells of Permian benthic invertebrates. *Journal of Paleontology*, 74:532-543.
- Kowalewski, M.; Simões, M.G.; Carroll, M. & Rodland, D.L. 2002. Abundant brachiopods on a tropical, upwelling-influences shelf (southeast Brazilian Bight, South Atlantic). *Palaios*, 17: 277-286.
- Kowalewski, M.; Hoffmeister, A.P.; Baumiller, T.K.; & Bambach, R.K. 2005. Secondary evolutionary escalation between brachiopods and enemies of other prey. *Science*, 308:1774-1777.
- Krause, R.A.; Barbour Wood, S.L.; Wehmiller, J.F.; Kowalewski, M. & Simões, M.G. 2004. A comparative analysis of time averaging for bivalves and brachiopods from a modern Tropical Shelf. In: *Geological Society of America Annual Meeting, Abstracts with Programs*, 36:383.
- Lazo, D.G. 2004. Bivalve taphonomy: testing the effect of life habits on the shell condition of the Littleneck Clam *Protothaca* (*Protothaca*) *staminea* (Mollusca: Bivalvia). *Palaios*, 19:451-459.
- Leighton, L.R. 2001. New example of Devonian predatory boreholes and the influence of brachiopod spines on predator success. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165:53-69.
- Leighton, L.R. 2003. Predation on brachiopods. In: Kelley, P.H.; Kowalewski, M. & Hansen, T.A. (Eds.) *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record Topics in Geobiology*, 20: Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York., p. 215-237.

- Lescinsky, H. L., E. Edinger, and M. J. Risk. 2002. Mollusc shell encrustation and bioerosion rates in a modern epeiric sea: Taphonomy experiments in the Java Sea, Indonesia. *Palaaios* 17:171-191.
- Lever, J. 1958. Quantitative beach research I. The "left-right phenomenon": sorting lamellibranch valves on sandy beaches. *Basteria*, 22:21-51.
- Lever, J. & Thijssen, R. 1968. Sorting phenomena during the transport of shell valves on sandy beaches studied with the use of artificial valves. *Symp. Zoological Society of London*, 22:259-271.
- Llewellyn, G. & Messing, C.G. 1993. Compositional and taphonomic variations in modern crinoid-rich sediments from the deep-water margin of a carbonatic bank. *Palaaios*, 8:554-573.
- Lorenzo, N. & Verde, M. 2004. Estructuras de bioerosión en moluscos marinos de la Formación Villa Soriano (Pleistoceno Tardío-Holoceno) de Uruguay. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7:319-328.
- Magliocca, A. & Kurtner, A.S. 1965. Sedimentos de fundo da Enseada do Flamengo, Ubatuba. *Contribuições do Instituto Oceanográfico*, 198:1-15.
- Mahiques, M.M. 1995. Dinâmica sedimentar atual nas enseadas da região de Ubatuba, Estado de São Paulo. *Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo*, 43(2):111-122.
- Mahiques, M.M.; Tessler, M.G. & Furtado, V.V. 1998. Characterization of energy gradient in enclosed bays of Ubatuba region, southeastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47:431-446.
- Mahiques, M.M.; Mishima, Y. & Rodrigues, M. 1999. Characteristics of the sedimentary organic matter on the inner and middle continental shelf between Guanabara Bay and São Francisco do Sul, south-eastern Brazilian margin. *Continental Shelf Research*, 19:775-798.
- Manceñido, M.O. & Griffin, M. 1988. Distribution and palaeoenvironmental significance of the genus *Bouchardia* (Brachiopoda, Terebratulidina): its bearing on the Cenozoic evolution of the South Atlantic. *Revista Brasileira de Geociências*, 18:201-211.
- Mantelatto, F.L.M. & Fransozo, A. 1999. Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 59:23-31.

- Martin, L. & Suguio, K. 1976. O quaternário marinho do litoral do Estado de São Paulo. XXIX Congresso Brasileiro de Geologia, *Anais*, 1:281-293.
- Martin, L.; Suguio, K.; Flexor, J.M.; Dominguez, J.M.L. & Bittencourt, C.S.P. 1996. Quaternary sea-level history and variation in dynamics along the central Brazilian coast: consequences on coastal plain construction. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 68(3):303-354.
- Martin, R.E. & Liddell, W.D. 1991. Taphonomy of foraminifera in modern carbonate environments: implications for the formation of foraminiferal assemblages. In: Donovan, S.K. (Ed.) *The Processes of Fossilization*. Belhaven Press, 179-193.
- Martin, R.E. 1999. *Taphonomy: A Process Approach*. Cambridge University Press, Cambridge, 508 p.
- Martin-Kaye, P. 1951. Sorting of lamellibranch valves on beaches in Trinidad, B.W.I. *Geological Magazine*, 88:432-434.
- Matsukuma, A. 1977. Notes on *Genkaimurex varicosa* (Kuroda 1953) (Prosobranchia: Neogastropoda). *Venus*, 36: 81-88.
- Matsukuma, A. 1978. Fossil boreholes made by shell-boring predators or commensals. I. Boreholes of capulid gastropods. *Venus*, 37:29-45.
- McFarland, S; Westrop, S.R. & Cheel, R.J. 1999. Allogenic versus autogenic processes in the genesis of Middle Ordovician brachiopod-rich shell beds, Verulam Formation, Ontario. *Palaios*, 14:282-287.
- McKittrick, M.A. 1987. Experiments on the settling of gastropod and bivalve shells: biostratigraphic implications. In: K.W. Flessa (ed.) *Paleoecology and taphonomy of Recent to Pleistocene intertidal deposits Gulf of California. The Paleontological Society Special publication*, 2, pp.: 150-163.
- Meldahl, K.H. & Flessa, K.W. 1990. Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a Recent intertidal/ shallow shelf environment. *Lethaia*, 23:43-60.
- Mello, L.H.C. & Simões, M.G. 2001. Drill holes and etching traces in Tertiary shells of *Bouchardia zitteli* Ihering, 1897 (Brachiopoda, Bouchardiidae). In: XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia, SBP, Rio Branco, AC. *Boletim de Resumos*, p.98.
- Menard, H.W. & Boucot, A.J. 1951. Experiments on the movement of shells by water. *American Journal of Science*, 249:131-151.
- Messina, C. & LaBarbera, M. 2004. Hydrodynamic behavior of brachiopod shells: experimental estimates and field observations. *Palaios* 19(5):441-450.

- Migotto, A.E.; Tiago, C.G. & Magalhães, A.R.M. 1993. Malacofauna marinha da região costeira do Canal de São Sebastião, SP, Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo*, 41 (1-2):13-27.
- Miller, A.I. 1988. Spatial resolution in subfossil molluscan remains: implications for paleobiological analysis. *Paleobiology*, 14(1):91-103.
- Nebelsick, J.H. 1999. Taphonomy of Clypeaster fragments: preservation and taphofacies. *Lethaia*, 32:241-252.
- Noble, J.P.A. & Logan, A. 1981. Size-frequency distributions and taphonomy of brachiopods: a recent model. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36:87-105.
- Norris, R.D. 1986. Taphonomic gradients in shelf fossil assemblages: Pliocene Purisma Formation, California. *Palaaios*, 1: 256-270.
- Paine, R.T. 1963. Trophic relationships of 8 sympatric predatory gastropods. *Ecology*, 44:63-73.
- Paiva, P.C. 1996. Variação espacial e temporal da macrofauna bentônica da enseada de Picinguaba, Ubatuba, SP: relevância no planejamento amostral em estudos oceanográficos e de monitoramento ambiental de fundos marinhos inconsolidados. Instituto Oceanográfico, USP, Tese de Doutorado, 102p
- Pandolfi, J.M. & Greenstein, B.J. 1997. Taphonomic alteration of reef corals: effects of reef environment and coral growth form. I. The Great Barrier Reef. *Palaaios*, 12:27-42.
- Parsons, K.M. & Brett, C.E. 1991. Taphonomic processes and biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblage preservation. In: S.K. Donovan (ed.). *The processes of fossilization*. Columbia University Press, 22-65pp.
- Parsons-Hubbard, E.M. 2005. Dissecting post-Palaeozoic arms races. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, available online.
- Perry, C.T. 2000. Factors controlling sediment preservation on a north Jamaica fringing reef: a process-eased approach to microfacies analysis. *Journal of Sedimentary Research*, 70:633-648.
- Petti, M.A.V. 1997. Macrofauna bentônica de fundos inconsolidados das enseadas de Picinguaba e Ubatumirim e plataforma interna adjacente, Ubatuba, São Paulo. Instituto Oceanográfico, USP, Tese de Doutorado, 163p.

- Petti, M.A.V.; Rodrigues, M.; Nonato, E.F. & Mahiques, M.M. 1997. Variability in the benthic macrofauna of the coastal region of Ubatuba (São Paulo State) as a function of small scale sedimentary features. In: LOICZN- Land Ocean Interaction in the Coastal Zone Scientific Meeting, Program and abstract, Abequa:56-58.
- Pickerill, R.K.; Donovan, S.K. & Portell, R.W. 1998. Ichnology of the Late Pleistocene Port Morant Formation of Southeastern Jamaica. *Caribbean Journal of Science*, 34(1-2):12-32.
- Pickerill, R.K.; Donovan, S.K. & Portell, R.W. 2002. Bioerosional trace fossils from the Miocene of Carriacou, Lesser Antilles. *Caribbean Journal of Science*, 38(1-2):106-117.
- Pires-Vanin, A.M.S. 1993. A macrofauna bêntica da plataforma continental ao largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Publicação Especial do Instituto Oceanográfico, São Paulo*, 10:137-158.
- Ponçano, W.L. 1985. *Sedimentação atual aplicada a portos no Brasil*. Instituto de Geociências, Universidade São Paulo, (Dissertação de Mestrado), 2v.
- Ponçano, W.L.; Carneiro, C.D.R.; Bistrichi, C.A.; Almeida, F.F.M. & Prandini, F.L. 1981. Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo. *Instituto de Pesquisas Tecnológicas, São Paulo*. 2v.
- Riccomini, C. 1989. *O Rift continental do sudeste do Brasil*. Instituto de Geociências, Universidade São Paulo, (Tese de Doutorado), 256p.
- Riccomini, C.; Coimbra, A.M.; Sant'ann, L.G.; Neto, M.B. & Valarelli, J.V. 1996. Argilominerais do paleolago Tremembé e sistemas deposicionais relacionados (Paleógeno, Rift Continental do Sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Geociências*, 26(3):167-180.
- Richards, R.P. & Shabica, C.W. 1969. Cylindrical living burrows in Ordovician dalmanellid brachiopod beds. *Journal of Paleontology*, 43:838-841.
- Rios, E.C. 1994. *Coastal Brazilian seashells*. Fundação Cidade do Rio Grande, Museu Oceanográfico de Rio Grande, Segunda edição, 368p.
- Rodrigues, M. 1996. *Sedimentação atual nas enseadas de Ubatumirim e Picinguaba e plataforma interna adjacente, Ubatuba, Estado de São Paulo*. Instituto Oceanográfico, Universidade São Paulo, (Dissertação de Mestrado), 158p.

- Rodrigues, M., Mahiques de, M.M. & Tessler, M.G. 2002. Sedimentação atual nas enseadas de Ubatumirim e Picinguaba, região norte de Ubatuba, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 50:27-45.
- Rothfus, T.A. 2004. Clams and Brachiopods: Chips That Pass Out of Sight. *Palaios*, 19(5):507-513.
- Runnegar, B. & Newell, N.D., 1971, Caspian-like relict molluscan fauna in South American Permian. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 146:1-66.
- Sant'anna Neto, J.L. 1994. Dinâmica atmosférica e o caráter transicional do clima na zona costeira paulista. *Revista do Departamento de Geografia da USP*, 8:34-49.
- Santos, M.F.L. 1998. Estrutura e dinâmica da macrofauna bêntica da enseada de Ubatuba, litoral norte de São Paulo, Brasil. Instituto Oceanográfico, USP, Tese de Doutorado, 155p.
- Savarese, M. 1994. Taphonomic and paleoecologic implications of flow-induced forces on concavo-convex articulate brachiopods: an experimental approach. *Lethaia*, 27:301-312.
- Sheehan, P.M. & Lesperance, P.J. 1978. Effect of predation on the population dynamics of a Devonian brachiopod. *Journal of Paleontology*, 52:812-817.
- Silveira, I.C.A.; Schimidt, A.C.K.; Campos, E.J.D.; Godoi, S.S & Ikeda, Y. 2000. A Corrente do Brasil ao Largo da Costa Leste Brasileira. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 48(2):171-183.
- Simões, M.G. & Kowalewski, M. 2002. Taphonomy of recent articulate brachiopods from subtropical, siliciclastic-carbonate environments of southern Brazil. *In: Geological Society of America, Abstracts with Program*, 34, p. 357.
- Simões, M.G. & Kowalewski, M. 2003. Modern accumulations of brachiopod shells in unconsolidated surficial beach deposits, northern coast of São Paulo State, Brazil: Taphonomic implications for the genesis of skeletal concentration. *In: 3rd Latin American Congress of Sedimentology, Belém, Brazil, Abstracts*, p. 220-223.
- Simões, M.G., Rocha-Campos, A.C. & Anelli, L.E. 1998. Paleoecology and evolution of Permian bivalve faunas (Paraná Basin) in Brazil: *in: Johnston, P.A. & Haggart, J.W.,org., Bivalves - An Eon of Evolution -Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell: 1 ed, Canada, p. 443-452.*
- Simões, M.G.; Kowalewski, M.; Mello, L.H.C.; Rodland, D.L. & Carroll, M. 2000. Present-day terebratulid brachiopods from the southern Brazilian shelf:

- paleontological and biogeographic implications. *Geological Society of America Bulletin*, 32(7):14.
- Simões, M.G.; Kowalewski, M.; Mello, L.H.C.; Rodland, D.L. & Carroll, M. 2004a. Present-day terebratulid brachiopods from the southern Brazilian Shelf: Paleontological and biogeographic implications. *Palaeontology*, 47:515-533.
- Simoes, M.G.; Kowalewski, M.; Carroll, M.; Barbour Wood, S.L.; Krause, R.A.; Rodrigues, S.C. & Wehmiller, J.F. 2004b. Taphonomy and time averaging as a tool in (paleo)oceanography: a case study on a shallow subtropical shelf from Brazil.. In: XLII Congresso Brasileiro de Geologia, Anais, S27-696.
- Simões, M.G.; Rodrigues, S.C.; Petti, M.A.V.; Nonato, V; Kowalewski, M. & Rodland, D. 2005. Patterns of brachiopod shell encrustation: a comparison of tropical (Ubatuba Bay, Brazil) and polar(Admiralty Bay, Antarctica) environments. In: *2nd International Meeting Taphos'05, Abstract Volume*: 147-148.
- Smith, A.M. & Nelson, C.S. 1994. Selectivity in sea-floor processes: taphonomy of bryozoans. In: Hayward, P.J.; Ryland, J.S. & Taylor, P.D. (Eds.) *Biology and Paleobiology of Bryozoans: Proceedings 9th International Bryozoology Conference*, 1992. Olsen and Olsen, 177-180.
- Smith, S.A.; Thayer, C.W. & Brett, C.E. 1985. Predation in the Paleozoic: Gastropod-like drillholes in Devonian brachiopods. *Science*, 230:1033-1035.
- Souza, C.R.G. 1997. *As células de deriva litorânea e a erosão no Estado de São Paulo*. Instituto de Geociências, Universidade São Paulo, (Tese de Doutorado), 2v, 358p.
- Speyer, S.E. & Brett, C.E. 1986. Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaos*, 1:312-327.
- Speyer, S.E. & Brett, C.E. 1988. Taphofacies models for epeiric sea environments: middle paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63:225-262.
- Speyer, S.E. & Brett, C.E. 1991. Taphofacies controls background and episodic processes in fossil assemblage preservation. In: P.A. ALLISON & D.E.G. BRIGGS (Eds.) *Taphonomy: Releasing the data locked in the Fossil Record*. Topics in Geobiology, 9: 501-545.

- Staff, G.M.; Callender, W.R.; Powell, E.N.; Parsons-Hubbard, K.M.; Brett, C.E.; Walker, S.E.; Carlson, D.D.; White, S.; Raymond, A. & Heise, E.A. 2002. Taphonomic trends along a forereef slope: Lee Stocking Island, Bahamas. II. Time. *Palaaios*, 17:66-83.
- Stempien, J.A. 2005. Brachyuran Taphonomy in a Modern Tidal-Flat Environment: Preservation Potential and Anatomical Bias. *Palaaios*, 20:400–410.
- Suguio, K. 1999. Geologia do Quaternário e mudanças ambientais: passado + presente=futuro? Paulo's Editora, São Paulo, 366p.
- Suguio, K. & Martin, L. 1976. Mecanismo de gênese das planícies sedimentares quaternárias do litoral do Estado de São Paulo do Estado de São Paulo. In: XXIX Congresso Brasileiro de Geologia, Anais, 1:295-305.
- Suguio, K. & Martin, L. 1981. Progress in research on Quaternary sea level changes and coastal evolution in Brazil. Symposium: *Variation in sea level in the last 15.000 years*. 30p.
- Suguio, K.; Absy, M.L.; Flexor, J.M.; Ledru, M.P.; Martin, L.; Sifeddine Soubiès, F.; Turcq, B. & Ybert, J.P. 1993. The evolution of the continental and coastal environments during the last climatic cycle in Brazil (120 KY. B.P. to Present). *Boletim IG-USP, Série Científica*, 24:27-41.
- Taddei Ruggiero, E. 1990. A study of damage evidence in brachiopod shells. In: Mackinnon, D.I.; Lee, D.E. & Campbell, J.D. (Eds.). *Brachiopod Through Time*. p. 203-210.
- Taylor, P.D., & Wilson, M.A. 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, 62:1–103.
- Taylor, J.D.; Morris, N.J. & Taylor, C.N. 1980. Food specialization and the evolution of predatory prosobranch gastropods. *Palaeontology*, 23:375–409.
- Tessler, M.G. 1988. *Dinâmica sedimentar quaternário litoral sul paulista*. Instituto de Geociências, Universidade São Paulo, (Tese de Doutorado), 276p.
- Tessler, M.G. & Mahiques, M.M. 1994. Transporte de sedimentos arenosos finos na plataforma interna do Estado de São Paulo. In: XXXVIII Congresso Brasileiro de Geologia, *Boletim de resumos expandidos*, 1: 382-383.
- Thayer, C.W. 1985. Brachiopods vs. mussels: competition, predation, and palatability: *Science*, v. 228, p. 1527-1528
- Thurman, H.V. 1991. *Introductory Oceanography*. Macmillan, 7th ed., New York, 550p.

- Tomašovych, A. 2004. Effect of extrinsic factors on biofabric and brachiopod alteration in a shallow intraplatform carbonate setting (Upper Triassic, West Carpathians). *Palaios*, 19:349-371.
- Tomašovych, A. & Rothfus, T.A. 2005. Differential taphonomy of modern brachiopods (San Juan Islands, Washington State): effect of intrinsic factors on damage and community-level abundance. *Lethaia*, 38:271-292.
- Torello F.F. 2004. *Tafonomia Experimental do Fóssil-Vivo Bouchardia rosea (Brachiopoda- Terebratulidae) e suas implicações paleontológicas*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 143 p.
- Torello, F.F.; Simões, M.G. & Passos, J.R.S. 2002. The taphonomic tumbling barrel - a methodological review to understand preservational biases in the fossil record *In: First International Palaeontological Congress, Sydney. The Geological Society of Australia, Abstracts*. Sydney: McPherson's Printing Group, 68, pp.: 285-286.
- Vermeij, G.J. 1980. Drilling predation of bivalves in Guam: some paleoecological implications. *Malacologia*, 19:329-334.
- Vermeij, G.J. 1987. *Evolution and escalation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 527p.
- Vermeij, G.J. & Carlson, S.J. 2000. The muricid gastropod subfamily Rapaninae: phylogeny and ecological history. *Paleobiology*, 26:19-46.
- Vermeij, G.J., Zipser, E. & Dudley, E.C. 1980. Predation in time and space: peeling and drilling in terebrid gastropod. *Paleobiology*, 6:352-364.
- Vicalvi, M.A.; Costa, M.P.A. & Kowsmann, R.O. 1978. Depressão de abrolhos: uma paleolaguna holocênica na plataforma continental leste brasileira. *Boletim Técnico da Petrobrás*, 21(4):279-286.
- Warén, A. 1981. Eulimid gastropods parasitic on echinoderms in the New Zealand region. New Zealand. *Journal of Zoology*, 8:313-324.
- Witman, J.D. & Cooper, R.C. 1983. Disturbance and contrasting patterns of population structure in the brachiopod *Terebratulina septentrionalis* (Couthouy) from two subtidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 73:57-79.
- Yesares-García, J. & Aguirre, J. 2004. Quantitative taphonomic análisis and taphofacies in Lower Pliocene temperate carbonate-siliciclastic mixed platform deposits (Almería-Níjar basin, SE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207(1-2):83-103.

Rodrigues, S.C. (2006) *Tafonomia de moluscos bivalves e braquiópodes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, norte do Estado de São Paulo: implicações do uso de assinaturas tafonômicas no reconhecimento de gradientes ambientais*.....Tese de Doutorado

Zembruski, S.G. 1979. Geomorfologia da margem continental sul-brasileira e das bacias oceânicas adjacentes. *Série Projeto REMAC*, 7:129-177.

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

ANEXO 1

THE SETTLING PATTERN OF BRACHIOPOD SHELLS: STRATIGRAPHIC AND TAPHONOMIC IMPLICATIONS TO SHELL BED FORMATION AND PALEOECOLOGY

MARCELLO G. SIMÕES¹ & SABRINA COELHO RODRIGUES² & JULIANA DE MORAES LEME² & MARCOS CESAR BISSARO JÚNIOR¹

Resumo Velocidade e padrão de decantação de conchas de *Bouchardia rosea* (Mawe) (Brachiopoda, Rhynchonelliformea), da costa norte do Estado de São Paulo, foram experimentalmente estudadas, para entendimento de seu comportamento hidrodinâmico e potencial para seleção por processos hidráulicos. *B. rosea* é um pequeno braquiópode (epifauna livre), cuja estrutura da concha é similar à de muitos braquiópodes paleozóicos. Coquinas com conchas desse gênero são também comuns no Terciário (Mioceno) marinho da América do Sul. Vinte valvas (10 dorsais e 10 ventrais) e três conchas articuladas, compreendendo a variação de tamanho de *B. rosea*, foram selecionadas para os experimentos. As conchas foram secas e pesadas com acuracidade de 0.01g e as dimensões dos principais eixos de cada concha foram obtidas com paquímetro digital. As velocidades de decantação das conchas foram obtidas em um tanque de 35cm de largura e 56cm de profundidade, contendo água salgada, natural. O tempo de decantação foi estimado com acuracidade de 0.1 segundos, para o cálculo das velocidades de decantação. Para cada concha, 10 lançamentos foram realizados (230 no total). A média da velocidade de decantação, para as ventrais é de 15,35 cm/s e 16,65 cm/s, para as dorsais. Conchas articuladas têm velocidade de decantação média de 26,48 cm/s. As ventrais têm velocidade de decantação mais baixa, permanecendo por tempo mais prolongado na coluna d'água. Assim, essas são mais susceptíveis ao transporte. As dorsais, com seu formato menos convexo e velocidade de decantação mais rápida, estão menos sujeitas ao transporte, podendo formar depósitos residuais. Esse fato pode ser explicado, em parte, porque as ventrais têm maior área, em seção, do que as dorsais de mesmo peso. Assim sendo, fragmentação diferencial das valvas não é o único processo responsável pela proporção desigual de valvas dorsais/ventrais em depósitos praias do Recente e em muitas assembléias fósseis. Finalmente, conchas desarticuladas, de qualquer tamanho e convexidade, decantam sempre com a concavidade para cima. Assim, rochas com biotramas caracterizadas por predomínio de conchas com a concavidade para cima serão comuns quando geradas por fluxos turbulentos, onde as partículas são colocadas em suspensão e, posteriormente, decantadas.

Palavras-chave: Tafonomia Experimental, Bioestratigrafia, Brachiopoda, Padrão de Decantação, *Bouchardia rosea*

Abstract In order to understand the effects of shell morphology on the hydrodynamic behavior and potential for sorting by hydraulic processes, the settling velocities and falling patterns of *Bouchardia rosea* (Mawe) shells (Brachiopoda, Rhynchonelliformea) from the northern coast of São Paulo State, Brazil, were studied under laboratory and field conditions. *B. rosea* is a small, epifaunal, free-lying brachiopod with shells fabric similar to some forms of Paleozoic brachiopods. Bouchardiid-rich shell-beds are also common in many Tertiary (Miocene) rocks of South America. Twenty valves (10 dorsal and 10 ventral) and three closed articulated shells, encompassing the typical size range of *B. rosea* were selected to the experiment. Shells were dried and weighed in air to the nearest 0.01g. The diameters of the three major axes of shells were measured to the nearest 1mm. Hydraulic settling velocities were recorded by releasing shells in a 35 cm wide and 56 cm deep column filled with natural salt water. Settling times were measured to the nearest 0.01 second, but falling durations were rounded to the nearest 0.1 second for calculation of settling velocities. Each shell was released just beneath the water surface for ten consecutive runs (230 releases total). The average settling velocities is 15.35 cm/s for ventral valves and 16.65 cm/s for dorsal ones. Articulated shells have average settling velocities of 26.48 cm/s. The lower average settling velocities of ventral shells indicate that they can be transported to great distances than the less convex dorsal valves. This may be explained, in part, by the fact that ventral valves have greater cross-sectional areas than dorsal ones of the same weight. Hence, differential fragmentation of valves is not the only process likely to produce such bias, observed in some modern beach deposits, and many fossil concentrations. Finally, disarticulated shells settle in a concave-up orientation, regardless the size or degree of concavity of shells. Hence, biofabrics with shells in a preferred concave-up orientation will be common in fossil concentrations generated by turbulent flows with suspension settling of particles.

Keywords: Experimental Taphonomy, Biostratigraphy, Brachiopoda, Settling Pattern, *Bouchardia rosea*

INTRODUCTION Brachiopod shells, as well as their shell-rich concentrations are noteworthy features of the Phanerozoic sedimentary record (see Brett & Baird 1997, Brett *et al.* 1997, Tomašových 2004, for some Paleozoic and Mesozoic examples) and, in many cases, the only source of paleobiologic information.

The genesis and environmental distribution of these biogenic concentrations is controlled by complex taphonomic (e.g., susceptibility to transport and differential destruction) and environmental factors (e.g., sea level) (Speyer & Brett 1988, 1991, Brett 1995, Brett & Baird 1997, Brett *et al.* 1997, McFarland *et al.*

1 - CP 510, Lab. Paleozoologia Evolutiva, IB, UNESP, Rubião Júnior, s/n, btsimoes@ibb.unesp.br, CEP 18.618-000 Botucatu, SP.

2 - Pós-graduação Depto. de Geologia Sedimentar e Ambiental, IGc, USP, Rua do Lago, 562, scoelho@usp.br, CEP 05508-080, São Paulo, SP.

1999, Tomašových, 2004, Holz & Simoes, 2005). In this context, it is crucial to understand the taphonomic processes, and the potential biases introduced by the biostratinomic and/or diagenetic agents involved. Since the manner that these agents operate, and the taphonomic signatures left in the fossil concentrations is not always predictable, only through experimental studies (Lever *et al.* 1961, Savarese 1994, Messina & LaBarbera 2004, and Torello 2004) can the nature, the characteristics and the environmental significance of those bioclastic concentrations be better

understood.

Some laboratory and field experiments of which taphonomic tumbling and flume experiments are the commonest may help geologists and taphonomists to simulate the biostratinomic and diagenetic processes (e.g., transport, abrasion, dissolution, see Lever *et al.* 1961, Savarese 1994, Flessa & Brown 1983, Smith *et al.* 1992, Messina & LaBarbera 2004, Torello 2004, and references therein) affecting the invertebrate skeletal remains at the sediment/water interface. Under shallow water brachiopod shells are susceptible to differential rates of transport, fragmentation/abrasion and sorting so, it is important to examine the hydrodynamic properties of these shells falling through a column of salt water (see McKittrick 1987, to similar approach with mollusk shells). The goal of the present study is to determine the settling velocities and depositional patterns of shells of the terebratulid brachiopod *Bouchardia rosea* (Mawe) (Fig. 1), discussing the taphonomic, paleoecologic and sedimentologic implications of the gathered data.

Conceptual framework Moving water is one of the most important agents affecting the transport (Boyajian & Thayer 1995 and Flessa 1998) and sort of unattached shells or those otherwise incapable of independent movement. *B. rosea* lives in the photic zone (Tommasi 1970, Kowalewski *et al.* 2002, Simões *et al.* 2004), and differently from many burrowing bivalve mollusks (Stanley 1970), just in the sediment/water interface. This means that shells of this brachiopod are prone to be at the sediment/water interface, and sorted and/or transported by waves and flows, behaving as sedimentary particles. Thus, the taphonomic, paleoecologic and sedimentologic studies of these remains should be viewed from that sedimentologic perspective.

A series of studies focusing the terminal settling velocities of bivalve shells, the sorting of valves along beaches, and flume experiments are available to clams (Martin-Kaye 1951, Menard & Boucot 1951, Lever 1958, Lever *et al.* 1961, Kornicker *et al.* 1963, Berthois 1965, Lever & Thijssen 1968, Maiklem 1968, Behrens & Watson 1969, Braithwaite 1973, Futterer 1978, Mehta *et al.* 1980, Allen 1984a, b, McKittrick 1987). However, only few flume and taphonomic tumbling experiments are available for brachiopod shells (Menard & Boucot 1951, Nagle 1967, LaBarbera 1977, Alexander 1984, 1986, Savarese 1994, Rodriguez & Alexander 1996, Messina & LaBarbera 2004, Torello 2004, and references therein). In spite of their importance as sedimentary particles in many Phanerozoic marine sequences and modern environments (Hallman *et al.* 1996, Simões & Kowalewski 2003, Kowalewski & LaBarbera 2004), studies on brachiopod shells sorting and settling pattern are lacking. The present paper is a contribution to the biostratinomy of brachiopod shells, emphasizing the biased proportion of dorsal (brachial) to ventral (pedicle) valves observed on some sedimentary environments, such as sandy beach deposits of the northern coast of São Paulo State, Brazil (Simões & Kowalewski 2003), as well as in some fossil concentrations (Brett & Baird 1986).

EXPERIMENTAL MATERIAL AND METHODS Our experiment is methodologically similar to that published by McKittrick (1987) who studied mollusk shells (bivalves and gastropods). We measured the shell size, weight, and axial dimensions of unpaired (dorsal/ventral) and closed articulated shells of *B. rosea* and contrasted them with the settling velocities of each condition (articulated and disarticulated shells) in order to understand the effects of shell morphology, size, weight and area on the

Figure 1- Ventral (A-B) and dorsal (C-D) valves of *Bouchardia rosea* Mawe. The three main axes of shells are indicated by black arrows. Note the distinct dimension of (c) axis in the ventral valve (B). The thickened hinge of dorsal valve is clear in figure D. Explanation in the text. Scale bar, 2mm.

hydrodynamic properties and potential for sorting by hydraulic processes.

Brachiopod species selection *B. rosea*, the living representative of bouchardiids (a Cenozoic group of austral terebratulid brachiopods), is a small, 1.5cm, pink-colored, biconvex, smooth, punctate brachiopod. In the last few years the marine actualistic taphonomic research (Kowalewski & LaBarbera 2004, p. 423) in Brazil has been centered on shells of *B. rosea*. This is because their shell microstructure, including a thin primary shell layer, a thick secondary shell layer with a fibrous fabric, and no tertiary shell layer is similar to that of many groups of Paleozoic brachiopods (Carroll et al. 2003). In addition, autocological analysis (Richardson 1981a, b), anatomical studies (Brunton 1996) and the direct observation of the pedicle of individuals kept in marine aquariums or captured alive indicate that *B. rosea* is a free-lying brachiopod, at least during the adult stage (Simões et al. 2004). This mode of life was common among adult forms of many Paleozoic brachiopods (Rudwick 1970). Even more important, shells of *B. rosea* are found in beach sediments, providing a good example of out-of-habitat, landward transportation of brachiopod shells as sedimentary particles (Simões & Kowalewski 2003). Finally, *Bouchardia*-dominated shell-beds are common in the Tertiary of South America (Camacho Formation, Miocene). These were generated through hydraulic processes (Martínez 1994). Our experimental results may aid and guide future interpretations of the data entombed in fossil concentrations where smooth, biconvex brachiopod shells are common.

Collecting Shells of *B. rosea* employed in our experiments were

collected in shallow water environments (from 5 to 35 meters of depth) of the Ubatuba bay (23° 26'S and 45° 02'W) in the northern coast of São Paulo State, Brazil. This area was chosen for its persistent occurrence of brachiopod-rich accumulations along an onshore/offshore gradient (Carroll et al. 2003, Rodland et al. 2004, Simões et al. 2004). Bottom sediments contain abundant skeletal material, including various mollusk (mainly bivalves) and brachiopod shells. For this study we collected at least 8 liters (see Best & Kidwell 2000a, b) of bottom sediments in 14 sampling stations using a Van Veen grab sampler (1/40 m²). These sediments (mainly fine to coarse grained siliciclasts, Mahiques et al. 1998) yielded over 4000 shells of *B. rosea*.

Additionally, several beaches of varied granulometry (Souza 1997) and rocky regions (Palacio 1982) are found in the vicinities of the Ubatuba bay. Extensive sampling efforts along these beaches have revealed the rare occurrence of brachiopod shells in the Itamambuca beach (23° 58' 84"S/45° 29' 02" W), 12 kilometers northward from Ubatuba bay (Simões & Kowalewski 2003). Itamambuca beach is mainly characterized by coarse (33,3%) to medium (55,6%) sands, as well as by fine sands (11,1%). Sediments are well (22,2%) to moderately (77,8%) sorted (Souza 1997). Shells on the beach were collected from five squares of 1m² at the foreshore, during low tides. Over 5000 brachiopod shells were collected, being available for a variety of experimental studies.

Apparatus and procedures Prior to the settling experiment, undegraded shells of *B. rosea* were cleaned under tap water and their surface checked under 10x magnification for the presence of bioerosion, encrustation and trapped, small sedimentary particles. Once cleaned, 10 dorsal, 10 ventral, and 3 articulated specimens,

Table 1- Weight, dimension ratios and settling velocities of disarticulated and articulated brachiopod shells.

Specimen (DZP)	Valve type	Area (cm ²)	Nominal diameter (cm)	Weight (g)	Weight/Area (g/cm ²)	Settling velocity (cm/s)	Settling velocity range (cm/s)
17601	Ventral	2.94	1.19	0.69	0.24	17.32	16.67 - 17.95
17602	Ventral	2.57	1.08	0.47	0.18	14.97	14.47 - 15.26
17603	Ventral	2.27	1.07	0.55	0.24	18.84	17.78 - 20.22
17604	Ventral	2.22	1.05	0.53	0.24	18.66	17.50 - 20.51
17605	Ventral	2.02	1.00	0.43	0.21	16.81	16.05 - 17.72
17606	Ventral	1.82	0.95	0.33	0.18	16.06	15.38 - 16.92
17607	Ventral	1.82	0.92	0.28	0.15	13.13	12.81 - 13.37
17608	Ventral	1.51	0.83	0.21	0.14	13.61	13.37 - 13.79
17609	Ventral	1.09	0.72	0.14	0.13	12.54	12.20 - 12.93
17610	Ventral	0.92	0.65	0.10	0.11	11.60	11.20 - 12.10
17611	Dorsal	2.38	1.16	0.77	0.32	21.40	20.59 - 23.14
17612	Dorsal	2.41	1.15	0.69	0.29	19.55	18.36 - 21.13
17613	Dorsal	2.21	1.13	0.81	0.37	24.19	22.76 - 24.78
17614	Dorsal	1.87	0.96	0.44	0.24	16.16	15.56 - 16.82
17615	Dorsal	1.68	0.96	0.39	0.23	16.74	16.28 - 17.28
17616	Dorsal	1.53	0.88	0.30	0.20	15.49	15.26 - 15.86
17617	Dorsal	1.41	0.87	0.30	0.21	15.01	14.55 - 15.26
17618	Dorsal	1.29	0.77	0.22	0.17	13.10	12.81 - 13.76
17619	Dorsal	0.89	0.66	0.14	0.16	12.57	12.25 - 12.81
17620	Dorsal	0.76	0.60	0.10	0.13	12.29	12.10 - 12.56
17621	Articulated	2.75	1.37	1.28	0.47	27.56	25.57 - 30.27
17622	Articulated	2.15	1.17	0.97	0.45	25.00	23.93 - 26.05
17623	Articulated	1.62	1.04	0.71	0.44	26.89	25.23 - 28.43

encompassing the typical range of size of *B. rosea* shells were dried in a stove for 12 hours at 40°C. Next, each shell was weighed to the nearest 0.001g (see Table 1).

Following McKittrick (1987), hydraulic settling velocities were measured by releasing each brachiopod shells in an upright, 35cm wide and 56cm deep (~70 liters), all glass tank, filled with natural, salt water. The standardized size of each shell was estimated by their nominal diameter, that is defined by three mutually perpendicular axis of the shells [shell length (a), height (b) and width (C)], according to the equation (1):

$$\sqrt[3]{axbxc}$$

Measurements of the three major axis of each shell were taken with digital calipers to the nearest 1mm. Settling times were rounded to the nearest 0.1 second for calculation of settling velocities (McKittrick 1987).

Finally, the mode of shell release was standardized, as follow: a- each shell was released just beneath the water/air interface, under calm water conditions; b- a new particle was not introduced into the tank until several minutes (~5 minutes) had elapsed after the settling of the previous one; c- air bubbles were removed from the shells prior to release and, d- each particle was released at least for ten consecutive runs, and the settling times were recorded using a digital chronometer to the nearest 0.1 second for calculation of settling velocities. Terminal settling velocities and falling pattern for 230 consecutive releases were recorded (Table 1)

Attitude during free fall During settling, not only the terminal velocity was recorded, but also the falling pattern of each shell was noted. The falling pattern of unpaired brachiopod valves were categorized according to McKittrick (1987, p. 156, fig. 8) for bivalve mollusk shells, as follows: a- straight fall, b- glide, c- rotate, d- rock and c- oscillate (Fig. 7).

RESULTS Terminal settling velocities Dorsal (brachial) valves have higher average settling velocities (16.65 cm/s) than ventral (pedicle) valves (15.35 cm/s) (Fig. 2). The highest average

Figure 2- Weights of ventral, dorsal and articulated brachiopod valves plotted against the settling velocity. Note the higher settling velocity values for heavier shells. Explanation: black crosses (articulated shells); white dots (ventral valves); black dots (dorsal valves).

settling velocity is shown by articulated shells (26.48 cm/s) (Fig. 2). Dorsal and ventral valves with similar weight have different fall velocities, and heavier shells (disarticulated or articulated) have

Figure 3- Nominal diameters and weights of brachiopod shells, showing the close correspondence between dorsal (black dots) and ventral valves (white dots).

Figure 4- Relationship between cross-sectional area and weight for brachiopod valves, showing the higher cross-sectional areas of ventral valves. Explanation: white dots (ventral valves); black dots (dorsal valves).

Figure 5- The close correspondence between settling velocity and weight-per-area ratio of each valve. Explanation: white dots (ventral valves); black dots (dorsal valves).

Figure 6 - Comparison between settling velocities of two dorsal (black dots) and two ventral (white dots) valves with similar weight per area ratio. Note the greater settling velocities for ventral valves.

faster settling velocities (Fig. 2).

The nominal diameters (a standardized measure of shell size and weight) for all valves were plotted against weight, and show the close correspondence between dorsal and ventral valves (Fig. 3). Figure 4 exhibits the values of maximum projected cross-sectional area plotted against weight for all valves. Note the generally higher cross-sectional areas of ventral valves. However, dorsal valves with smaller cross-sectional area are heavier, because the unusual, strongly thickened hinge area of dorsal valves of bouchardiids (see Brunton 1996 and Simões et al. 2004, for a detailed morphological description of *B. rosea*).

The close correspondence between settling velocity and weight-per-area ratio of each valve is shown in the figure 5. Larger valves settle faster than smaller valves for both shells. In the dorsal valves the relationships between weight and area is strongly influenced by the thickened condition of the hinge of *B. rosea*. This explains why only dorsal valves occur toward the large weight/area values (Fig. 5). Figure 6 compares settling velocities of two dorsal and two ventral valves with similar weight per area ratios (0.21 and 0.24 g/cm², respectively). The faster settling velocities are shown by ventral valves. In other words, dorsal valves with the same weight per area ratio than ventral valves will settle slowly.

Settling behavior of shells during fall No matter their orientation (convex-up or -down) at release, dorsal and ventral valves establish a stable fall orientation. In all 200 observed settling falls for disarticulated valves, both ventral and dorsal valves settled with in concave-up condition. A similar pattern was observed during the 30 releases of articulated shells, which fell with the more convex ventral valve downward.

Tested *B. rosea* shells show a combination of three fall-patterns when settling: straight, gliding and rocking (McKittrick 1987) (Fig. 7). Straight-fall is a steady descent of a dorsal/ventral shell along a vertical axis. Gliding motion is the horizontal translation of the shell, during fall. Rocking motion is a rapid tilting motion about a center fall line (McKittrick 1987). These patterns are equal for ventral and dorsal valves of different sizes and weight. However, gliding is more pronounced in ventral valves.

DISCUSSION Sedimentologic implications Gravity, which acts to transport the particle downward and drag, which act in an opposite direction are two of the fundamental forces affecting

shell falling through calm water. Hence, the terminal settling velocity of a given particle (e.g., shell) in a fluid is determined by both weight and drag. The comparatively faster settling velocities of dorsal valves suggest less resistance (Fig. 2). In contrast, ventral valves have a relatively "longer" period of time in the water column. The difference in the average settling velocities for shells of similar weight is a function of differences in the drag caused by distinct ventral/dorsal valve shapes. However, similarly to mollusk shells (Allen 1984a, McKittrick 1987), the increase in fall velocity of individual brachiopod shell is shown by the heavier shells. This is because the increase in fall velocity of a given shell is a function of

Figure 7- Fall-patterns observed for brachiopod shells during the experiments (see also McKittrick 1987). A- Straight; B- Rocking, and C- Gliding. Dorsal valves (right column) and ventral valves (left column).

the square-root of their mass (Allen 1984a, McKittrick 1987).

Weight and shape are not the only variables that could be the responsible for the terminal settling velocity of a given brachiopod shell. By using the nominal diameter we can standardize the size of the shells with different shapes (Futterer 1978), as in the case of ventral and dorsal valves of brachiopods. Figure 3 shows the nominal diameter of the studied ventral and dorsal valves plotted against weight. Note that this relationship is similar in both valves, indicating that their volume-to-weight ratio is comparable. Thus, the differences in settling velocities between dorsal and ventral valves of similar weight results from differences in shape and not in size (see McKittrick 1987, for similar examples between bivalve mollusk and gastropod shells), but shape alone provides only an approximate means to predicting terminal settling velocities (Fig. 5). The more spherically shaped ventral shells have faster settling velocities, than the less convex dorsal (Fig. 6). However, when weight is considered (Fig. 2) the dorsal valves have faster settling velocities (16.65 cm/s on average), indicating that the weight also plays a role. Hence, considering valves (dorsal/ventral) with similar nominal diameter, the dorsal will settle faster, despite their flatter shape, probably because they are heavier (thickened hinge area) (Table 1, specimens DZP-17606 and 17615, figure 1).

Finally, in spite the terminal settling velocities, gliding motion is more pronounced in ventral valves. This may be explained by the fact that the ventral valve is more rounded, where the center of mass is lower. A similar pattern is also shown by rounded bivalve mollusk shells (Allen 1984b, p. 202, McKittrick 1987, p. 160) that are remarkably stable during the terminal fall. On the other hand, the more flat shape of the dorsal valve of *B. rosea* induces drag and turbulence during the descent. In addition, the center of mass is dislocated to the one extremities of the shell (the thickened hinge portion).

Stratigraphic and taphonomic implications In a single shell-

Figure 8 - Drawing of a bio-floatstone with brachiopod shells from West Carpathians, Upper Triassic (Tomašových 2004). Note the articulated shells in the base, and the concave-up orientation of shells in the top. Drawing based on Tomašových (2004). Scale bar, 1cm.

bed, shell orientation in the biofabric (three-dimensional arrangement of skeletal elements in the matrix, Kidwell *et al.* 1986, Fürsich & Oschmann, 1986, 1993) should reflect sedimentary processes and are important paleoenvironmental indicators (Kidwell & Bosence 1991, Messina & LaBarbera 2004, Sanchez *et al.* 1991, Savarese 1994, Simões *et al.* 1996, Simões & Kowalewski 1998, Tomašových 2004). As shown by results from experiments, no matter the original orientation at release, both dorsal and ventral shells of all studied specimens will quickly roll over. Hence, brachiopod shells will descend and settle in a concave-up orientation (see Allen 1984a, McKittrick 1987, for similar patterns with bivalve mollusk shells). As noted by several authors (Middleton 1967, Futterer 1982, Fürsich & Oschmann 1986, Kidwell & Bosence 1991, Simões *et al.* 1996, Tomašových 2004, among others), concave-up orientations are common in turbulent/vortical flow, including suspension settling, whereas traction-dominated flow conditions can be inferred from biofabrics where concave-down shells predominate. In fact, shells in concave-up orientations (nested or stacked) in the matrix are typical from tempestites (see Kidwell *et al.* 1986, Fürsich & Oschmann 1986, Kidwell & Bosence 1991, Simões *et al.* 1996, for bivalve mollusk examples, and Tomašových 2004, for brachiopod shell examples).

Brachiopod shells tend to settle in a concave-up orientation, preservation of this shell arrangement in a given shell-bed biofabric indicates the absence of bioturbation and tractive movement after settling (but see Clifton & Boggs 1970, for overturning of shells on leesides of migrating bedforms). Hence, combined with other sedimentologic and stratigraphic information, brachiopod orientation in the matrix can be used to distinguish storm versus fair-weather reworking, bathymetric gradients, and brachiopod shell-beds generated by allogenic versus autogenic processes (see McFarland *et al.* 1999, for a detailed Middle Ordovician example, and Tomašových 2004, for Triassic examples with brachiopod concentrations). Since concave-up orientations consistently exhibit higher drag than convex-up orientations, disarticulated brachiopod shells are typically found convex-up in paleoenvironments dominated by traction transport (Savarese 1994). For example, Sanchez *et al.* (1991) described in detail the taphonomy of brachiopod-dominated assemblages of the Silurian of western Argentina, noting that brachiopod proximal storm shell-beds are dominated by shells in a concave-down orientation. Based on the data reported here, the brachiopod shells were re-oriented by tractive currents after the storm, which is also supported by their frequent imbrication in the matrix (Sanchez *et al.* 1991, p. 314).

Data from experiments herein conducted, can also be used to rank the shells (e.g., disarticulated versus articulated) according to their settling velocities. The average settling velocities for *B. rosea* is 15.35 cm/sec. for ventral valves and 16.65 cm/sec. for dorsal ones. Closed articulated shells have faster average settling velocities (26.48 cm/sec). Hence, in shell-beds that accumulated through hydraulic processes and were not disrupted by intrastratal biological activity (see Tomašových 2004, for examples with fossil brachiopods) the articulated shells should occur at the base of the bed, as a result of their greater falling velocities. However, the now well-known biofabric of brachiopod-dominated concentrations containing terebratulids *Rhaetina gregaria* from Frata Formation (Upper Triassic, West Carpathians) (Tomašových 2004) offer some revealing patterns (Fig. 8). Brachiopod-deposits, such as bio-floatstones and biointra-packstones with complex internal structures that were generated by high-energy events (storms) show large closed articulated valves at the base of the deposits

having nested, concave-up brachiopod shells upward (Fig. 8). According to obtained data those fabrics indicate that the shells experienced suspension settling during their deposition. Hence, our data are in strong agreement with the stratigraphical observations of Tomašových (2004). Because bouchardiid-dominated concentrations are common in the Tertiary of South America (see Martínez 1994), our data and assumptions may also be directly tested in the South American geological record.

In synthesis, disarticulated brachiopod shells stabilize in a concave-up fall position, settling mainly by rocking/gliding motions, regardless of size or degree of concavity. However, their final orientation in the matrix will most likely reflect their "post-settling history", as sedimentary particles. Once settle, the shells tend to adjust to local conditions of currents and waves until a stable posture is achieved, or be re-oriented by the biological activity in the substrate. In some cases, however, such final postures will reflect their hydrodynamic behavior and preferred orientations that are also influenced by shell geometry and flow/wave conditions (Savarese 1994, Tomašových 2004).

Paleoecologic implications In comparative taphonomy (Brett & Baird 1986), the proportion of ventral to dorsal valves in brachiopod fossil concentrations (Brett & Baird 1986) and modern environments (Noble & Logan 1981, Hallman et al. 1996, Simões & Kowalewski 2003) is used to infer shell transport, environment energy, and residence time in the sediment water interface. Similarly to clams in which the proportion of left to right valves deviates from a one-to-one ratio (Martin-Kaye 1951, Lever 1958, Lever et al. 1961, Kornicker et al. 1963, Lever & Thijssen 1968), brachiopod-rich concentrations also exhibit biased ratios of dorsal and ventral valves. Unfortunately, for brachiopod shells little is known about the mechanisms causing this phenomenon. In tidal flat and beach environments biased ratios seem to be a result of differential transport of one valve (see Hallman et al. 1996, Simões & Kowalewski 2003, for modern environment examples). Although Noble & Logan (1981) noted that in assemblages of *Terebratulina septentrionalis* preferential destruction of the dorsal valve may occur without any significant lateral transport, tumbling experiments with *B. rosea* shells (Torello et al. 2002 and Torello 2004) showed that destruction rates do not vary significantly between ventral and dorsal valves. The bias between dorsal and ventral brachiopod valves observed in many fossil concentrations and modern environments (e.g., beaches) cannot be viewed solely as the result of differential resistance to fragmentation and abrasion. The lower average settling velocities of *B. rosea* ventral shells suggest that they could be transported for greater distances than dorsal shells. This may help to explain some modern accumulations of *B. rosea* shells generated under shallow water conditions (see next section) exhibiting a strong bias in favor of convex ventral valves. In this case, the flat dorsal valves are likely to settle early and lag behind. In this particular case the valve ratio may be one important taphonomic attribute to recognize autochthonous to allochthonous assemblages (but see Noble & Logan 1981, for a distinct interpretation) and to track the history of a given fossil assemblage, especially when combined with other taphonomic signatures (see below).

A modern environment example: the Itamambuca beach, northern coast of São Paulo State, Brazil Present-day death assemblages of *B. rosea* shells found in sandy beaches of the northern coast of São Paulo State, Brazil, provide a unique example to test some of

observations made in the laboratory, regarding the terminal settling velocities of brachiopod shells. This comparison is important, because little is known about the taphonomy and sorting of brachiopod shells in unconsolidated beach deposits. In which part of modern and ancient world brachiopod shells are abundant on beach environments (see Ahmed & Hameed 1999, for other rare occurrence in a Pakistan beach)?

Sands in the Itamambuca beach contain brachiopod shells, but the source of these shells are probably the subtidal settings (10 to 35 meters of depth) in front of the beach, and adjacent bays (Ubatuba, Ubatumirim and Picinguaba bays) where brachiopod-rich assemblages are common (Carrol et al. 2003, Kowalewski et al. 2002, Rodland et al. 2004, Simões et al. 2004).

A noteworthy feature of the brachiopod accumulations in Itamambuca beach is the biased proportion between dorsal and ventral valves. In fact, 95.05% (dorsal n=20; ventral n=384) of brachiopod shells found in the surficial deposits are ventral valves. As discussed by several authors based on clams the susceptibility to transport is a complex matter, since it is a function of the interaction between shell size, weight, shape, and environment, among others (e.g., the hole effect, see Lever et al. 1961). Because *B. rosea* is a free lying brachiopod that does not live in beach environments, their shells must have been transported onshore from adjacent, brachiopod-rich habitats. Samples of *B. rosea* shells collected from shallow, protected waters of the Ubatuba Bay do not display such pronounced deviations in valve ratio (36%-64% and 50%-50% in accumulations at 10 and 15 meters water depth, respectively, Simões & Kowalewski 2002). Hence, it seems likely that the convex ventral valves are transported onshore preferentially, whereas the flat ventral valves are likely to lag behind. These data are in accordance with some experimental taphonomic studies (Hallman et al. 1996), which demonstrated that convex shells of bivalve mollusks move farther than planar shells.

CONCLUSIONS 1- Dorsal valves of *B. rosea* have faster settling velocities than ventral valves;

2- Differences in the settling velocities of dorsal and ventral valves of similar weight results from differences in shape and weight, and not in size;

3- Shape alone provides only an approximate means to predicting brachiopod shell terminal settling velocities. When the weight per area ratio is considered, the ventral shells that are more spherically in shape have faster settling velocities. This relationship is not exhibited, however, when valves (dorsal/ventral) with similar nominal diameter are compared. Dorsal valves will settle faster, despite their less spherical shape, probably because their heavier (thickened) hinge structure;

4- Gliding motion is more pronounced in ventral valves. Dorsal valves commonly exhibit rocking movement, which is favored by the dislocated center of mass, of these valves, where the heavier and thickened portion of the shell is at one of the extremities (cardinal margin);

5- During settling dorsal and ventral valves will settle in a concave-up posture. Preservation of this pattern in the fossil record is a good indication of the absence of bioturbation and/or tractive movement after settling and the final burial;

6- The lower average settling velocities of *B. rosea* ventral shells may favor transport. The "flat" dorsal valves with their more rapid settling velocities will settle first and lag behind. Thus, in the bouchardiid-rich fossil assemblages valve ratio may be one important taphonomic attribute to recognize autochthonous to

allochthonous assemblages. In this context, the bias between dorsal and ventral brachiopod valves observed in many brachiopod fossil assemblages cannot be viewed as the result of differential resistance to fragmentation, alone;

7- When combined with other taphonomic signatures the ventral/dorsal ratios may be useful in assessing the degree of transport bias in brachiopod fossil assemblages, and, more generally, can

provide insights into the impact of transport-related biases on brachiopod fossil concentrations generated in shallow water conditions.

Acknowledgments FAPESP and CNPq provided generous financial support for this study. This is a contribution to the FAPESP (00/12659, 02/13552) and CNPq (300448/2003-1) projects.

Referências

- Ahmed M. & Hameed S. 1999. Animal communities of the exposed sandy beach at cliffon in Karachi (Pakistan). *Pakistan Journal of Zoology*, 31:211-217.
- Alexander R.R. 1984. Comparative hydrodynamic stability of brachiopod shells on current-scoured arenaceous substrates. *Lethaia*, 17:17-21.
- Alexander R.R. 1986. Life orientation and post-mortem reorientation of Chesterian brachiopod shells by paleocurrents. *Palaios*, 1:303-311.
- Allen J.R.L. 1984a. Experiments on the settling, overturning and entrainment of bivalve shells and related models. *Sedimentology*, 31:227-250.
- Allen J.R.L. 1984b. Experiments on the terminal fall of bivalve mollusks loaded with sand trapped from a dispersion. *Sedimentary Geology*, 39:197-209.
- Behrens E.W. & Watson R.L. 1969. Differential sorting of pelecypod valves in the swash zone. *Journal of Sedimentary Petrology*, 39:1559-1565.
- Berthois L. 1965. Recherches sur le comportement hydraulique des debris organogènes. *Sedimentology*, 5:327-342.
- Best M.M.R. & Kidwell S.M. 2000a. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology*, 26:80-102.
- Best M.M.R. & Kidwell S.M. 2000b. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. II. Effect of bivalve life habits and shell types. *Paleobiology*, 26:103-115.
- Boyajian G.E. & Thayer C.W. 1995. Clam calamity: a recent supratidal storm-deposit as an analog for fossil shell beds. *Palaios*, 10:484-489.
- Braithwaite C.J.R. 1973. Settling behavior related to sieve analysis of skeletal sands. *Sedimentology*, 20:251-262.
- Brett C.E. 1995. Sequence, stratigraphy, biostratigraphy, and taphonomy in shallow marine environments. *Palaios*, 10:597-616.
- Brett C.E. & Baird G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, 1:207-227.
- Brett C.E. & Baird G.C. 1997. Epiboles, outages, and ecological evolutionary bioevents: taphonomy, ecology, and biogeographic FACTors. In: C.E. Brett & G.C. Baird (eds.) *Paleontological Events: stratigraphic, ecological, and evolutionary implications*. Columbia University Press, pp.: 249-284.
- Brett C.E., Baird G.C., Speyer S.E. 1997. Fossil Lagerstätten: stratigraphic record of paleontological and taphonomic events. In: C.E. Brett & G.C. Baird (eds.) *Paleontological Events: stratigraphic, ecological, and evolutionary implications*. New York, Columbia University Press, pp.: 3-40.
- Brunton C.H.C. 1996. The functional Morphology of the Recent brachiopod *Bouchardia rosea*. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 77(3):233-240.
- Carroll M., Kowalewski M., Simões M. G., Goodfriend G. A. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology*, 29:382-403.
- Clifton E.H. & Boggs S.J. 1970. Concave-up pelecypod (Psephydia) shells in shallow marine water sand, Elk River beds, southwestern Oregon. *Journal of Sedimentary Petrology*, 40:888-897.
- Flessa K. W. 1998. Well-traveled cockles: Shell transport during the Holocene transgression of the southern North Sea. *Geology*, 26(2): 187-190.
- Flessa K.W. & Brown T.J. 1983. Selective solution of macroinvertebrate calcareous hard parts: a laboratory study. *Lethaia*, 16:193-205.
- Fürsich F.T. & Oschmann W. 1986. Storm shell beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 172:141-161.
- Fürsich F.T. & Oschmann W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic Kachchh, western India. *Journal of Geological Society of London*, 150:169-185.
- Futterer E.K. 1978. Untersuchungen über die Sink- und Transport-Geschwindigkeit biogener Hartteile. *Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 155:318-359.
- Futterer E.K. 1982. Experiments on the distinction of wave and current influenced accumulations. In: Einsele G. & Seilacher A. (eds.) *Cyclic and Event Stratification*. Springer-Verlag, pp.: 175-179.
- Hallman, D.P. Jonathan D.M., Flessa K.W. 1996. *Experimental taphonomy: the effect of shell size and shape on transport within the intertidal zone*. Sixth North American Paleontological Convention, The Paleontological Society Special Publication, 8:157.
- Holz M. & Simões M.G. 2002. Elementos fundamentais de Taponomia. *Editores da UFRGS, Porto Alegre*, 240pp.
- Holz M. & Simões M.G. 2005. Taphonomy – overview of main concepts and applications to sequence stratigraphy analysis. In: Koutsoukos E. (ed.) *Applied Stratigraphy, Topics in Geobiology*. Springer, pp.: 249-278.
- Kidwell S.M. & Bosence D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: P.A. Allison & D.E.G. Briggs (eds.) *Taphonomy: Releasing data locked in the fossil record*. Plenum, New York, Topics in Geobiology, 9, pp.: 115-209.
- Kidwell S.M., Fürsich F.T., Aigner T. 1986. Conceptual framework

- for the analysis of fossil concentrations. *Palaos*, 1:228-238.
- Kornicker L.S., Wise C.D., Wise J.M. 1963. Factors affecting the distribution of opposing mollusk valves. *Journal of Sedimentary Petrology*, 33:703-712.
- Kowalewski M. & LaBarbera M. 2004. Actualistic taphonomy: death, decay, and disintegration in contemporary settings. *Palaos*, 19(5):423-427.
- Kowalewski M., Simões M.G., Carroll M., Rodland, D.L. 2002. Abundant brachiopods on a tropical, upwelling-influences shelf (southeast Brazilian Bight, South Atlantic). *Palaos*, 17: 277-286.
- LaBarbera M. 1977. Brachiopod orientation to water movement. I. theory, laboratory behavior and field observations. *Paleobiology*, 3:270-287.
- Lever J. 1958. Quantitative beach research I. The "left-right phenomenon": sorting lamellibranch valves on sandy beaches. *Basteria*, 22:21-51.
- Lever J., Kessler A., Van Overbeeke, A.P., Thijssen, R. 1961. Quantitative beach research II: the "hole effect". *Netherlands Journal of Sea Research*, 1:339-358.
- Lever J. & Thijssen R. 1968. Sorting phenomena during the transport of shell valves on sandy beaches studied with the use of artificial valves. *Symp. Zoological Society of London*, 22:259-271.
- Mahiques M.M., Tessler M.G., Furtado, V.V. 1998. Characterization of energy gradient in enclosed bays of Ubatuba region, southeastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47:431-446.
- Maiklem W.C. 1968. Some hydraulic properties of bioclastic carbonate grains. *Sedimentology*, 10:101-109.
- Martínez S.A. 1994. Bioestratigrafía (invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). Ph.D Thesis, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Ciencias Geológicas, Universidad de Buenos Aires, 340p.
- Martin-Kaye P. 1951. Sorting of lamellibranch valves on beaches in Trinidad. *B.W.I. Geological Magazine*, 88:432-434.
- McFarland S., Westrop S.R., Cheel R.J. 1999. Allochthonous versus autogenic processes in the genesis of Middle Ordovician brachiopod-rich shell beds, Verulam Formation, Ontario. *Palaos*, 14:282-287.
- McKittrick M.A. 1987. Experiments on the settling of gastropod and bivalve shells: biostratigraphic implications. In: K.W. Flessa (ed.) *Paleoecology and taphonomy of Recent to Pleistocene intertidal deposits Gulf of California*. The Paleontological Society Special publication, 2, pp.: 150-163.
- Mehta A. J., Lee J., Christensen B.A. 1980. Fall velocity of shells as coastal sediment. *Journal Hydraulic Division American Society Civil Engineering*, 106:1727-1744.
- Menard H.W. & Boucot A.J. 1951. Experiments on the movement of shells by water. *American Journal of Science*, 249:131-151.
- Messina C. & LaBarbera M. 2004. hydrodynamic behavior of brachiopod shells: experimental estimates and field observations. *Palaos*, 19(5):441-450.
- Middleton G.V. 1967. The orientation of concavo-convex particles deposited from experimental turbidity currents. *Journal of Sedimentary Petrology*, 37:229-232.
- Nagle J.S. 1967. Wave and current orientation of shells. *Journal of Sedimentary Petrology*, 37:1124-1138.
- Noble J.P.A. & Logan A. 1981. Size-frequency distributions and taphonomy of brachiopods: a recent model. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36:87-105.
- Palacio F.J. 1982. Revisión zoogeográfica marina del sur del Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 31:69-92.
- Richardson J.R. 1981a. Recent brachiopods from New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 8:133-248.
- Richardson J.R. 1981b. Brachiopods and pedicles. *Paleobiology*, 7:87-95.
- Rodland D., Kowalewski M., Carroll M., Simões M.G. 2004. Colonization of a 'Lost World': Encrustation patterns in modern subtropical brachiopod assemblages. *Palaos*, 19:384-399.
- Rodriguez S.M. & Alexander R.R. 1996. Hydrodynamic stability of empty shells of extant terebratulids and rhynchonellids: implications for life habit of extinct biconvex taxa. In: P. Copper & J. Jins (eds.) *Brachiopods*. A.A. Balkema, pp.:221-226.
- Rudwick M. J. S. 1970 (ed.). *Living and fossil brachiopods*. Hutchinson, London, 199 pp.
- Sanchez T.M., Waisfeld B., Benedetto J.L. 1991. Lithofacies, taphonomy, and brachiopod assemblages in the Silurian of western Argentina: a review of Malvinokaffric Realm communities. *Journal of South American Earth Science*, 4(4):307-329.
- Savarese M. 1994. Taphonomic and paleoecologic implications of flow-induced forces on concavo-convex articulate brachiopods: an experimental approach. *Lethaia*, 27:301-312.
- Simões, M.G. & Kowalewski M. 1998. Shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Upper Permian on the Paraná Basin, Brazil. *Facies*, 38:175-196.
- Simões M.G. & Kowalewski M. 2002. Taphonomy of recent articulate brachiopods from subtropical, siliciclastic-carbonate environments of southern Brazil. In: *Geological Society of America, Abstracts with Program*, 34, p. 357.
- Simões M.G. & Kowalewski M. 2003. Modern accumulations of brachiopod shells in unconsolidated surficial beach deposits, northern coast of São Paulo State, Brazil: Taphonomic implications for the genesis of skeletal concentration. In: 3rd Latin American Latin American Congress of Sedimentology, Belém, Brazil, Abstracts, p. 220-223.
- Simões M.G., Kowalewski M., Mello L.H.C., Rodland D.L., Carroll M. 2004. Present-day terebratulid brachiopods from the southern Brazilian Shelf: Paleontological and biogeographic implications. *Palaeontology*, 47:515-533.
- Simões M.G., Torello F.F., Rocha-Campos A.C. 1996. Gênese e classificação da coquina de Camaquã (assembléia de Pinzonella neotropica), Formação Corumbataí (Permiano Superior), Rio Claro, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 68:545-557.
- Smith A.M. Nelson C.S., Danaher P.J. 1992. Dissolution behavior of bryozoan sediments: taphonomic implications for nontropical shelf carbonates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 93:213-226.
- Souza C.R.G. 1997. As células de deriva litorânea e a erosão no Estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade São Paulo, 2v, 358p.
- Speyer S.E. & Brett C.E. 1988. Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63:225-262.
- Speyer S.E. & Brett C.E. 1991. Taphonomic controls: background and episodic processes in fossil assemblage preservation. In: P.A. Allison & D.E.G. Briggs (eds.) *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, pp.: 501-545.
- Stanley S.M. 1970. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). *Geological Society of America, Memoir*, 125:1-296.
- Tomašových A. 2004. Effect of extrinsic factors on biofabric and brachiopod alteration in a shallow intraplatform carbonate

- setting (Upper Triassic, West Carpathians). *Palaios*, 19:349-371.
- Tommasi L.R. 1970. Sobre o braquiópode *Bouchardia rosea* (Mawe), 1823. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 19:33-42.
- Torello F.F. 2004. *Tafonomia Experimental do Fóssil-Vivo Bouchardia rosea (Brachiopoda- Terebratellidae) e suas implicações paleontológicas. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 143 p.*
- Torello F.F., Simões M.G., Passos J.R.S. 2002. The taphonomic tumbling barrel - a methodological review to understand preservational biases in the fossil record In: First International Palaeontological Congress, Sydney. The Geological Society of Australia, Abstracts. Sydney: McPherson's Printing Group, 68, pp.: 285-286.

Manuscrito A1550

Recebido em 05 de outubro de 2004

Revisão dos autores em 30 de maio de 2005

Revisão aceita em 21 de junho de 2005

ANEXO 2

Comparative Analysis of Drilling Frequencies in Recent Brachiopod-Mollusk Associations from
the Southern Brazilian Shelf

MARCELLO G. SIMÕES

*Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Distrito de Rubião Junior, CP. 510,
18.610-000, Botucatu, SP, Brazil, Email: btsimoes@ibb.unesp.br*

SABRINA COELHO RODRIGUES

*Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Distrito de Rubião Junior, CP. 510,
18.610-000, Botucatu, SP, Brazil*

MICHAŁ KOWALEWSKI

*Department of Geosciences, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, VA
24061*

RRH: DRILLING PATTERNS IN RECENT BRACHIOPOD-BIVALVE ASSOCIATIONS

LRH: SIMÕES ET AL.

Keywords: Drilling Predation, Rhynchonelliform Brachiopods, Bivalve Mollusks, Southeast
Brazilian Bight

*Brachiopods and bivalve mollusks from a subtropical-to-tropical shelf (the western South Atlantic), collected concurrently at multiple sites, were compared in terms of drilling frequencies. Over 14000 specimens (5204 brachiopods and 9137 bivalves) were acquired from 30 collecting stations (0 to 45 m depth) in the Ubatuba and Picinguaba bays (southern Brazil). Gastropods were scarce in the samples and are discussed only marginally here. Beveled (countersunk) circular-to-subcircular borings (Oichnus-like drill holes) were found not only in diverse bivalves but also in the rhynchonelliform brachiopod *Bouchardia rosea* – a small, quasi-infaunal to epifaunal, free-lying terebratulid species that dominates the brachiopod fauna of the southern Brazilian shelf. The drill holes in bivalve mollusks and brachiopods are comparable in their morphology, average diameter, and diameter range, which may indicate attacks by a single type of a drilling organism. Drill holes in brachiopods were rare (0.4%) and found only at five sampling sites. Drillings in bivalves were over 10 times as frequent as in brachiopods, but the average drilling frequency was still low (5.6%) comparing to frequencies that typify Cenozoic mollusks. However, some of the common bivalve species were drilled at frequencies up to 50 times as high as those observed for shells of *B. rosea* collected from the same samples. Due to scarcity of drilled brachiopods, it is not possible to evaluate if the driller displayed a non-random (stereotyped) site, size, or valve preference. Drilled brachiopods may record (1) naticid/muricid predation, (2) predation by some other drillers, (3) parasitic drillings, and (4) mistaken and/or opportunistic attacks. Low drilling frequency in brachiopods is consistent with other recent reports, both in the fossil record as well as in recent habitats. The scarcity of drilling in brachiopods, coupled with much higher drilling frequencies observed in sympatric bivalves, suggests that drilling in brachiopods may have been due to facultative or erroneous attacks. The drilling frequencies observed here for the brachiopod-bivalve assemblages are*

remarkably similar to those reported for Permian brachiopod-bivalves associations. This study adds to the growing evidence for an intriguing macro-ecological stasis: the recent ecosystems and the fossil record of rhynchonelliform brachiopods consistently point to persistent scarcity and low intensity of biotic interactions between brachiopods and drilling organisms throughout their evolutionary history.

INTRODUCTION

Drill holes and other traces left by predators on skeletal remains of their victims are among the most reliable evidence of biotic interactions preserved in the metazoan fossil record (e.g., Hoffman et al., 1974; Vermeij et al., 1980; Kitchell et al., 1981; Vermeij, 1987; Allmon et al., 1990; Anderson et al., 1991; Bengtson and Zhao, 1992; Kelley and Hansen, 1993, 1996; Harper et al., 1998; Leighton, 2001; Kowalewski and Kelley, 2002; Kelley et al., 2003; and copious references therein). Both, paleontological and neontological studies on such traces of predatory origin primarily have focused on mollusk prey. In contrast, brachiopods, a major group with a comparably important fossil record, has not received equivalent attention until recently. Occasional research projects did show that drilled shells of brachiopods can be found both in the fossil record (e.g., Sheehan and Lesperance, 1978; Ausich and Gurrola, 1979; Smith et al., 1985; but see Carriker and Yochelson, 1968; Richards and Shabica, 1969) and in Recent ecosystems (e.g., Paine, 1963; Witman and Cooper, 1983; Kowalewski and Flessa, 1994), but such traces were often viewed as stratigraphically and geographically rare.

However, over the last several years, numerous new studies have indicated that the occurrences of drilled brachiopods are much more pervasive spatially and temporally than

previously thought, and occasional samples with high drilling frequencies (>10% specimens drilled) can be found in numerous time intervals on multiple continents (e.g., Harper et al., 1998; Kowalewski et al., 1998, 2000, 2005; Baumiller et al., 1999; Leighton, 1999, 2001, 2003a, b; Hoffmeister et al., 2003, 2004; Deline et al., 2003; Harper, 2003; and references therein). Moreover, there is increasing evidence that Cenozoic (Baumiller and Bitner, 2004) and Recent rhynchonelliform brachiopods (Baumiller et al., 2003; Harper and Peck, 2003; Delance and Emig, 2004) are also subjected to drilling at many geographic locations, and occasionally at high frequencies (see also Baumiller and Bitner, 2004).

This study documents drill holes in terebratulid brachiopods, bivalve mollusks and gastropods inhabiting subtropical-to-tropical benthic ecosystems of the Southeast Brazilian Bight, western South Atlantic. The data reported here add new quantitative data to the limited literature on drilling predation in recent brachiopods. More importantly, this study provides the first rigorous opportunity to compare drilling patterns between recent brachiopods and mollusks collected concurrently from the same sites. Such comparison should not only provide new insights regarding the ecological and behavioral interpretations of drilled brachiopod and mollusk shells, but may also offer an important reference baseline for studying drilling patterns in the fossil record.

STUDY AREA, MATERIALS AND METHODS

All samples were collected from Ubatuba Bay (23° 26'S and 45° 02'W) and Picinguaba Bay (23°23' – 23°25'S and 44°49' - 44°53'W) on the inner shelf of the Southeast Brazilian Bight (Fig. 1). These two bays have been recently a focus of extensive actiopaleontological research (Simões et al., 2004; Kowalewski et al., 2002; Carroll et al., 2003; Rodland et al.,

2004). This is because, in both bays, brachiopods and mollusks co-occur at many sites along an onshore/offshore gradient, thus offering a unique opportunity for studying Recent brachiopod-mollusk associations in a subtropical-tropical setting from the coastal intertidal to the deep subtidal shelf. Also, the geological, oceanographic (Mahiques et al., 1998; Rodrigues et al., 2002), and biological characteristics of these bays and surrounding areas are well documented (Pires-Vanin, 1992, 1993; Paiva, 1993, 1996; Pires-Vanin et al., 1993; Duleba et al., 2003).

The Ubatuba Bay (Fig. 1) includes eight pocket beaches partitioned by rocky promontories, and has an area of $\sim 8 \text{ km}^2$, with an average water depth of $\sim 9 \text{ m}$. Fine-grained terrigenous sediments (silt and very fine sand) with a considerable (up to 11.8%) admixture of terrestrial organic matter form the bay bottoms. Coarse biogenic constituents (brachiopods, mollusks, echinoids, bryozoans and foraminifers) are found mainly in the outer portions of the bay (Mahiques et al., 1998; Mantelatto and Fransozo, 1999).

The Picinguaba Bay (Fig. 1) is also delineated by igneous and metamorphic promontories. Water depth ranges from 5 to 15 m in the inner part of the bay, whereas its deepest portion (near the Ilha dos Couves Island) reaches 25 m in depth (Rodrigues et al., 2002). Fine and very fine sand bottoms predominate in the bay, and medium-to-coarse sand substrates are interpreted as derived from relict sediments (Mahiques et al., 1998). In both bays, death assemblages are dominated by diverse mollusks and the locally abundant terebratulid brachiopod *Bouchardia rosea* (Fig. 2).

B. rosea is a small ($< 15 \text{ mm}$ in length, Fig. 2) rhynchonelliform brachiopod with a low Mg-calcite punctate shell (see also Tommasi, 1970; Richardson 1973, 1975, 1981a, b; Carroll et al., 2003; Simões et al., 2004). This is the most abundant brachiopod on the Brazilian shelf (Kowalewski et al., 2002; Simões et al., 2004). The genus *Bouchardia* was widespread in the southern hemisphere throughout the Tertiary (Manceñido and Griffin, 1988). Today, however,

the genus is represented by the endemic (South Atlantic) *B. rosea* only (Manceñido and Griffin, 1988; Simões et al., 2004). The mode of live of *B. rosea* is still poorly known. However, this species, with its inert pedicle (Fig. 2C), is homeomorphic with the Australian brachiopod *Anakinetica cumingi*, the mode of life of which is well known (see Richardson 1981b, 1987). As in the case of *B. rosea*, the pedicle of *A. cumingi* is of inert type (Richardson, 1981b), and the animal's life position is such that shell may be partly buried in the sediment ("quasi-infaunal" mode of life; see Rudwick, 1970, p. 91) (Fig. 2D). If the similarity in the gross external morphology of *B. rosea* and *A. cumingi* shells is due to a similar mode of live (see Richardson, 1981b), then specimens of *B. rosea* laying freely on the substrate (Fig. 2C) represent individuals that were dislodged by physical (e.g., currents) and/or biological agents (e.g., burrowing or grazing organisms). As in the case of other rhynchonelliform brachiopods, after having its original mode of life disrupted, *B. rosea* cannot recover back to its preferred position. However, the animals can still continue functioning (i.e., feeding, opening and closing its valves, etc.) without any apparent problems (Fig. 2C). These observations on the ecology of *B. rosea* are critical because they show that in such circumstances this species can effectively function as an epifaunal, free-lying brachiopod.

Mollusk-brachiopod death assemblages were sampled at 30 subtidal sites (Table 1) within the general area of the Ubatuba (14 sites) and Picinguaba (16 sites) bays (Fig. 1). In each bay, ~2 km shoreline-parallel transects were carried out at depths of 5, 10, 15, 20, 25, 30, and 35 meters. The spatial orientation and bathymetry of each transect was controlled using the Global Positioning System (GPS) and an echobathymeter. At least one bulk sample (~8 kg or more) of bottom sediments was collected at each transect using a Van-Veen grab sampler (sample volume ~0,025 m³), which typically acquires the uppermost several centimeters of sediment. All samples were wet-sieved with fresh water using 8-mm and 2-mm mesh screens. Bioclasts represent death

assemblages with a few live brachiopod or mollusk specimens. In fact, as recently demonstrated by Simões et al. (2005a, b), dead-live fidelity shows poor or no compositional fidelity for *B. rosea* assemblages from the Brazilian shelf. The distribution of living populations of *B. rosea* is very patch (see also Kowalewski et al., 2002; Simões et al., 2004) and probably much reduced in numbers, nowadays.

B. rosea shells, mostly represented by single valves, were counted and analyzed under the stereomicroscope and examined for the presence of drill-holes. Only the holes that penetrated one valve from outside, were perpendicular to the shell surface, and had a regular, circular-to-oval outline were considered as drill holes (i.e., *Oichnus*-like borings) that may record biotic interactions (for discussion of these and other criteria see Kowalewski, 2002). All drilled shells were digitally imaged under high magnification. Calibrated images of plan views of drill-hole openings were imported into Corel Draw (version 11). Maximum and minimum diameters of outer and inner outlines were recorded for each drill hole. Selected specimens were also examined under the SEM and drill-hole measurements were repeated using Leica Q-Win software. Length and thickness of *B. rosea* shells were measured with electronic caliper to the nearest 0.1 mm. In addition, for two *B. rosea* shells (DZP-17430 and 17431) with incomplete drillholes, serial sectioning (see Sandy, 1989) was used to investigate the precise drill-hole location and the shell thickness of the apical region. The specimens were embedded in epoxy resin and cut into successive sections at fine increments (varying from 0.2 to 0.5 mm). Schematic drawings were prepared using digital images of the serial sections.

All bivalves and gastropods that co-occurred with brachiopods were counted and examined for drill holes using the procedures and criteria outlined above. Similarly to brachiopods, all the bivalve mollusks were represented by disarticulated valves. Bivalve, and especially gastropod, shells are usually fragmented and heavily bored being difficult to assign to species level.

Drilling-frequency estimates, for both brachiopods and bivalves, were computed by dividing number of valves by two (see Kowalewski, 2002 for detailed justification of this procedure). However, all major pattern, all statistical tests, and all resulting conclusions presented below remained qualitatively unchanged also when these corrections were not applied, or when they were applied selectively to only one of the two compared groups (these secondary results are not shown here). All statistical analyses were performed using the Statistical Analysis System (SAS, version 8) and a standard significance criterion of 5% ($\alpha=0.05$). Due to often small sample sizes, unbalanced sampling design, and obvious departures from normality in some of the analyzed variables, analyses were primarily performed using more conservative non-parametric tests. All drilled mollusk and brachiopod specimens are housed in the Paleontological Collection of the Department of Zoology, São Paulo State University, Botucatu Campus under the code DZP- (Department of Zoology, Paleontology).

RESULTS

Out of 30 collecting sites (Fig. 1), only 16 sampling sites yielded brachiopod shells (Table 1). These 16 sites yielded a total of 5204 specimens (dominated overwhelmingly [$>99\%$] by disarticulated valves of *B. rosea*), including 4116 specimens from Ubatuba Bay and 1088 specimens from Picinguaba Bay, respectively. A total of 11 drilled *B. rosea* shells were distributed across five sites (overall drilling frequency = 0.4%; Table 2).

In contrast to the brachiopods, 22 out of 30 sites yielded specimens of bivalve mollusks (Table 2). These 22 sites yielded a total of 9137 specimens of bivalve mollusks ($>99\%$ of specimens were represented by disarticulated valves), including 5337 specimens from Ubatuba Bay and 3800 specimens from Picinguaba Bay, respectively. A total of 255 drilled specimens

were found distributed across 22 sites (Table 2). A total of 178 specimens of gastropods were recovered from 16 out of 30 collecting sites (Table 2). Only one gastropod specimen was drilled. Specimens belonging to gastropod groups that prey primarily by drilling (e.g., naticids and muricids) were rare among those 178 shells (Table 3). For example, for those stations that yielded both drilled brachiopods and drilled bivalves only two muricid shells were found (Table 3).

The overall drilling frequency (5.6%) for bivalve mollusks was ~14 times higher than that observed for brachiopods (0.4%). When the drilling frequencies of *B. rosea* are compared with epifaunal, sessile, and calcitic forms – an ecological guild most analogous to *B. rosea* in terms of the mode of life, behavior, and shell mineralogy – the difference is even more pronounced, with the overall drilling frequency of 9.5% for bivalves (drilling frequency 23.7 times higher than that observed for brachiopods).

In addition, we compared the drillings frequencies of the bivalve mollusk species that were common ($n > 10$) in death assemblages that yielded drilled brachiopod shells (UBA stations 1 and 9, and PIC stations 2, 4 and 12) (Table 4). It is noteworthy that the drilling frequencies for the abundant bivalve species is often much higher than that observed for *B. rosea* shells from the same samples, and the drilling frequencies for the most frequently drilled mollusk bivalve represented by 10 or more specimens is 57.1 times higher at the UBA Station 9, 18.9 times higher at the UBA Station 1, 11.4 times higher at the PIC Station 4, 6.5 times higher at the PIC Station 2, and 6.0 times higher at the PIC Station 12 (Table 4).

The difference in drilling frequencies between brachiopods and bivalves also was observed when data were analyzed across sampling stations where bivalves and brachiopods are both represented by more than 100 valves (10 sites total). In all ten cases, brachiopods show lower drilling frequencies, regardless of the sample size (Fig. 3A) or location (Fig. 3B) of the analyzed

sites. The difference between sample-level estimates is statistically significant, whether analyzed using a non-parametric rank test ($Z=3.62$, $p=0.0003$, $n_1=10$, $n_2=10$, $\text{Median}_{\text{mollusks}}=4.6$, $\text{Median}_{\text{brachiopods}}=0.2$) or a paired t-test that assumes dependence between brachiopod and bivalve estimates from the same sites and thus provides a more conservative estimates of significance ($t=5.13$, $p=0.0006$, $df=9$, $\text{Mean}_{\text{mollusks}}=5.0$, $\text{Mean}_{\text{brachiopods}}=0.5$). The patterns persist (Fig. 3C) when bivalve data are limited to epifaunal, calcitic, sessile forms only. In this case, the data were restricted to nine samples that yielded >100 brachiopod valves and also included more than 25 valves of epifaunal sessile calcitic bivalves (Table 2). The two groups of taxa differ significantly in drilling frequency whether analyzed using a non-parametric rank test ($Z=3.5$, $p=0.0004$, $n_1=9$, $n_2=9$, $\text{Median}_{\text{mollusks}}=10.1$, $\text{Median}_{\text{brachiopods}}=0.4$) or a paired t-test ($t=5.01$, $p=0.001$, $df=8$, $\text{Mean}_{\text{mollusks}}=11.0$, $\text{Mean}_{\text{brachiopods}}=0.56$).

Out of eleven drill holes found in brachiopods (Fig. 4; Table 5), only seven are complete penetrations, whereas the additional four cases represent incomplete holes (Fig. 4Q-S). No scars or blisters were observed. Single, complete holes were observed in three ventral and four dorsal valves. A beveled edge is displayed clearly in some cases (Fig. 4E-G), although drill-hole outlines are somewhat variable (especially in the case of their inner opening). The drill holes in bivalves are similar in their morphology, often displaying beveled edge and somewhat variable outlines (Fig. 5).

The external diameter of complete brachiopod drill holes ranges from 0.4 to 2.2mm and averages 1.54 mm. The external diameter of incomplete drill holes ranges from 0.2 to 1.0mm. When the complete drill-hole diameter is plotted against shell length, all drilled brachiopods fall within the range of values recorded for mollusk bivalves (Fig. 6). The seven brachiopods with complete drill holes are distributed across a wide range of shell sizes represented by the sampled brachiopod valves (Fig. 7). However, the scarcity of drilled shells is insufficient to evaluate if the

size distribution of drilled specimens is non-random across the size classes.

Figure 8 shows the distribution of beveled drill holes on *Bouchardia rosea* shells. With one exception drill holes are located near the middle axis of the shell. Conversely, most of the incomplete drill holes are located at the posterior end of the ventral and dorsal valve (Fig. 8). As indicated by cross-sectional analysis (Fig. 9), the incomplete holes tend to be localized in the thickest part of the shell. However, due to scarcity of drilled specimens, it is not possible to evaluate whether incomplete and complete holes differ in their typical spatial location, and whether spatial distribution of drill holes is non-random (stereotyped) in terms of drill-hole location or valve preference.

DISCUSSION

Origin of drill holes in brachiopod

Perforations that are (1) single, (2) perpendicular to shell surface, (3) circular to subcircular in plan view, (4) found in only one valve, and (5) drilled from the shell outer surface are most likely, a record of predatory activity (e.g., Carriker and Yochelson, 1968; Smith et al., 1985; Baumiller et al., 1999; Kowalewski, 2002; and references therein). However, the rarity of drillings makes them both suspect in terms of ecological interpretations as well as difficult to evaluate in terms of quantitative criteria such as size, site or predatory stereotypy. Consequently, a single unambiguous interpretation cannot be postulated here. The following four working hypotheses appear viable and consistent, with at least some aspects of the data:

1. Drill holes record naticid/muricid predation. This hypothesis is supported by the fact that some drill holes are beveled (Figs. 4-5), a morphology characteristic of naticid gastropods (e.g.,

Kabat, 1990; Anderson et al., 1991; Kelley and Hansen, 1993; Kowalewski, 1993; Kelley and Hansen, 2003; and references therein). Also, the drill holes fall within the drill-hole size range typical for naticids (e.g., Kowalewski, 1993). Moreover, although rare, naticids are present in the study area (Dr. Migotto, A., Institute of Biosciences-USP, pers. comm., 2004), and the drilled bivalves collected here are similar in terms of their size, morphology, and drill-hole characteristics to sympatric drilled brachiopods. It is noteworthy that Delance and Emig (2004) proposed recently that naticids were most likely drillers of brachiopods dredged from the present-day seafloor of the Mediterranean Sea. Additionally, the possible “quasi-infaunal” mode of live (see above) (Fig. 2D) of *B. rosea* may favor naticid attacks since they tend to preferentially prey on infaunal taxa (although these gastropods are also known to occasionally drill in epifaunal prey; e.g., Kabat, 1990). However the naticid hypothesis should be treated with caution because (1) naticids are known to prey on species with a high nutritious value (bivalves and gastropods), rather than on low-nutritious and perhaps unpalatable brachiopods (e.g., Thayer, 1985); and (2) some muricid gastropods drill holes that are similar in shape and size to naticids, especially in the case of small, thin-shelled prey (see Kowalewski, 1993).

2. Drill holes record predation by some other drillers. Because drilling behavior is a highly convergent behavioral feature (especially among predator gastropods), the morphology of drill holes alone may not be sufficient to confidently identify the predator (see Kowalewski, 1993, 2002 for detailed discussion). It is thus possible that drill holes are produced by other predators. The drill holes may even record multiple drilling predators, especially considering that the holes include both incomplete and complete penetrations located in various regions of the brachiopod shell.
3. Drill holes record some parasitic drillers. Many parasites (or even commensals) drill in shells or tests of their hosts (e.g., Matsukuma, 1977, 1978; Warén, 1981; Baumiller, 1996).

Moreover, the absence of scars and lack of multiple holes is not a conclusive evidence that these holes are non-parasitic in origin. Not all parasites leave visible attachment scars, and single holes are possible, especially given the rarity of drilled specimens in the sampled material. Also, given the low nutritious value and possible unpalatability of brachiopods (e.g., Thayer, 1985), the parasitic behavior may be a more feasible explanation than predation (e.g., kleptoparasitic behavior focused on stealing food particles filtered by the brachiopod).

4. Drill holes record mistaken or opportunistic attacks by a predator on a live brachiopod, and may also represent erroneous attacks on empty shells. This interpretation is attractive because mistaken predation is well documented in marine invertebrates (e.g., Walker and Yamada, 1993), and has been recently postulated as a possible explanation for the persistent rarity of drilled brachiopods in the fossil record in general (Kowalewski et al. 2005). This hypothesis would explain the scarcity of drill holes, high frequency of incomplete holes located in the thickest shell region, and the similarity of drill-hole sizes and shapes to much more common drillings that are observed in sympatric bivalve mollusks. However, the scarcity of holes also may reflect the scarcity of the drillers in the studied habitats (see below) or a facultative behavior of a driller (even such notorious drillers as naticid and muricid gastropods often use alternative attack strategies; e.g., Vermeij, 1980; Taylor et al., 1980; Kabat, 1990; Vermeij and Carlson, 2000; Kowalewski, 2004).

These four working hypotheses require further testing and are offered here to serve as guidelines, and an incentive, for future studies of drilled brachiopods, both in modern settings and in the fossil record.

Regardless of which of the above hypotheses is correct, the very presence of drill holes in shells of *B. rosea* may be of paleontological relevance. The bouchardiid clade has a long Cenozoic history that can be traced back to the Cretaceous/Paleocene boundary (Manceñido and

Griffin, 1988). The presence of occasional drillings in the extant species of this lineage suggests that this brachiopod group may provide a target for studying long-term interactions between drilling organisms and brachiopods throughout the Cenozoic Era. However, given the scarcity of drillings, such studies would likely require very intense sampling in order to yield reliable data.

Frequency of drill holes

The analysis of over 5000 specimens of brachiopods from multiple sites shows conclusively that drilling on brachiopods, although present, is extremely sporadic (Table 2). This remarkably low frequency is consistent with many previous studies. Although high frequencies have been occasionally reported from the Paleozoic (e.g., Hoffmeister et al., 2003), Mesozoic (e.g., Harper et al., 1998), and Cenozoic (e.g., Baumiller and Bitner, 2004), typical drilling frequencies in brachiopods are low, both in the fossil record (e.g., Kowalewski et al., 1998, 2005; Harper, 2003) as well as in the recent habitats (e.g., Baumiller et al., 2003; Delance and Emig, 2004).

However, the analysis presented here indicates that these very low frequencies can be also observed for brachiopods that belong to benthic associations where drilling is not extremely scarce otherwise. As documented here by sympatric bivalve mollusk prey, drill holes are widespread (i.e., can be found at sites where bivalves are present in notable numbers) and the frequency of drilled bivalves, albeit variable, is much higher than that observed for brachiopods. Although some genera of bivalves are drilled at very low rates (Table 4), those bivalves that are most comparable ecologically to brachiopods (epifaunal, sessile, calcitic forms) are drilled at frequencies almost twice as high as all bivalve fauna analyzed together. Thus, the extreme scarcity of drilling in brachiopods is neither due to the general scarcity of drilling organisms nor

the specific inaccessibility of calcitic sessile epifauna to drillers.

It is noteworthy that although the drilling frequency observed for bivalves is at least an order of magnitude higher than that observed for brachiopods, the overall drilling frequency in bivalves is still rather low (5.6%). These low drilling frequencies may reflect the scarcity of drilling organisms in the studied habitats (see also the “abundance of drillers” hypothesis of Baumiller and Bitner, 2004). For example, gastropods are far less abundant than bivalve mollusks and brachiopods in all sampling stations (Table 1; Table 3). Although naticid and muricid gastropods do occur in the study area (Dr. Migotto, A., Institute of Biosciences-USP, pers. comm., 2004), their shells are rare in the studied death assemblages – in particular, members of drilling groups (such as naticids and muricids) are very rare in the death assemblages that yielded drilled bivalves and brachiopods (only one specimens; Table 3). This is also consistent with a recent report by De Léo (2003) who recovered only two *Natica* sp. shells in 20 liters of sediment acquired at 30 m depth in Ubatuba Bay (UBA Station 1 of this study). Also, Santos (1998) in his study of the benthic macrofauna of Ubatuba Bay noted that gastropod shells are remarkably scarce in the area (only one shell per/0.2m², Santos, 1998). Nevertheless, Santos (1998) did record the occurrence of *Chicoreus senegalensis* (muricid) and *Natica pusilla* (naticid) in area corresponding to UBA Station 9 (Fig. 1), while Paiva (1996) reported the occurrence of *Natica pusilla* in the central portion of Picinguaba Bay (PIC Station 12).

We stress here that overall frequencies around 5% or less are known from the Cenozoic mollusk associations (e.g., Kelley and Hansen 1993), and should not be viewed therefore as anomalously low. Even more importantly, other metrics of drilling intensity fall well within the range of values typical to the Cenozoic and recent mollusk associations. That is, the drilling frequency observed at any given site for the most frequently drilled genus always exceeds 10% (Table 4), and the proportion of common genera drilled exceeds 50% for all analyzed sites

(Table 4). In sum, whereas drilling gastropods are relatively infrequent in the study area and the resulting drilling activity appears to be rather low in the bivalve shell assemblages, these somewhat lowered rates of predation cannot account alone for the extreme scarcity of drilling in brachiopods.

Finally, the drilling frequency patterns show remarkable parallels to quantitative data reported by Hoffmeister et al. (2004) who compared drilling predation patterns between Permian brachiopods and bivalves collected from the same fossil assemblages of West Texas. In the first comparative study of that sort, Hoffmeister et al. (2004) found that bivalve mollusks were drilled 7 times more frequently than sympatric brachiopods. Also, the frequency of drilling in brachiopods was very low – comparable to estimates reported here. It is also interesting to compare the low drilling frequencies detected here with some Permian localities other than the West Texas. Drilling frequencies are very low in the brachiopod-mollusk associations of the Permian strata of Paraná Basin, Brazil (Kowalewski et al., 2000). As in the case of the studied modern environment, gastropods are not frequent in the shelly associations of the Permian Paraná Basin, which are largely dominated by bivalve mollusk shells (Runnegar and Newell, 1971; Simões et al., 1998). These comparisons hint at a remarkable ecological stasis in brachiopod-driller interactions throughout the evolutionary time.

Final remarks

This study adds to the growing evidence that drill holes in brachiopods tend to be persistently present but almost invariably infrequent regardless of geological age, geographic setting, habitat, and associated faunas. First, the infrequent drilling in brachiopods has been reported recently in multiple studies of the recent ecosystems, from tropics to polar latitudes

(Harper and Peck, 2003; Baumiller et al., 2003; Delance and Emig, 2004). Second, this pattern is also remarkably consistent with the observations in the fossil record of rhynchonelliform brachiopods, which – throughout the Phanerozoic – appear to have been affected by only scarce but persistent drilling attacks, with only a few localized cases of high frequencies of drilling (e.g., Kowalewski et al., 1998, 2005; Leighton, 1999, 2001; Harper, 2003; Hoffmeister et al., 2003, 2004).

The patterns seen in modern ecosystems of the southern Brazilian shelf and elsewhere suggest thus that, despite of diversification of marine predators in the late Mesozoic and Cenozoic (e.g., Vermeij, 1987), predation pressures on brachiopods have remained low through today. As proposed recently by Kowalewski et al. (2005) the scarce but spatio-temporally persistent drillings in brachiopods may represent several hundred million years of mistaken predation (see also Walker and Yamada, 1993) or opportunistic attacks by enemies of other prey. This hypothesis would explain (1) the scarcity of drill holes, (2) the high frequency of incomplete holes located in the thickest shell region (Fig. 9), and (3) the similarity of drill-hole sizes and shapes to much more common drillings that are observed in bivalve mollusks. However, the scarcity of holes also may reflect a facultative behavior of drillers, which often use other attack strategies (e.g., Vermeij, 1980; Taylor et al., 1980; Kabat, 1990; Vermeij and Carlson, 2000; Kowalewski, 2004).

Whereas drilling predation has been intensely studied within higher taxa, including mollusks and brachiopods, we lack studies – both in the fossil record as well as the recent ecosystems – that would provide a comparative assessment of drilling predation patterns in mixed brachiopod-mollusk associations. Only such studies can allow us to evaluate conclusively the veracity of the intriguing macro-ecological stasis in brachiopod-driller interactions suggested in this and other recent analyses.

Acknowledgments: We are greatly indebted to Isaac Sayeg and Douglas Vivona (Geosciences Institute, University of São Paulo) for assistance with SEM images. We thank Dr. Adilson Fransozo (Institute of Biosciences, São Paulo State University) for his help during field trips. We also thank Sally E. Walker (Department of Geology, University of Georgia) and Gregory Dietl (Department of Geology and Geophysics, Yale University) for detailed reviews that greatly improved this manuscript. This is a contribution to the FAPESP projects (00/12659-7 and 02/13552-7) and CNPq (300448/03-01). We thank also the National Science Foundation for partial support of this project (EAR-0125149).

REFERENCES

- Allmon, W.D., Nieh, J.C., and Norris, R.D., 1990, Drilling and peeling of turritelline gastropods since the Late Cretaceous: *Palaeontology*, v. 33, p. 595-611.
- Anderson, L.C., Geary, D.H., Nehm, R.H., and Allmon, W.D., 1991, A comparative study of naticid gastropod predation on *Varicorbula caloosae* and *Chione cancellata*, Plio-Pleistocene of Florida, U.S.A.: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 85, p. 283-290.
- Ausich, W.I., and Gurrola, R.A., 1979, Two boring organisms in a Lower Mississippian community of southern Indiana: *Journal of Paleontology*, v. 53, p. 335-344.
- Baumiller, T.K., 1996, Boreholes in Middle Devonian and Mississippian blastoids (Echinodermata): *Journal of Paleontology*, v. 69, p. 1084-1089.
- Baumiller T.K., and Bitner, M.A., 2004, A case of intense predatory drilling of brachiopods from the Middle Miocene of southeastern Poland: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 214, p. 85-95.

- Baumiller, T.K., Leighton, L.R., and Thompson, D.L., 1999, Boreholes in Mississippian brachiopods and their implications for Paleozoic gastropod drilling: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 147, p. 283- 289.
- Baumiller, T.K., Kowalewski, M., Deline, B.L., Hoffmeister, A.P., Améziane, N., Eléaume, M., and D'Hondt, J.L., 2003, Drill holes in extant brachiopods and their implications for the history of predation: *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, v. 35, p. 7.
- Bengtson, S., and Zhao, Y., 1992, Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons: *Science*, v. 257, p. 367-369.
- Carriker, M.R., and Yochelson, E.L., 1968, Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings: *Geological Survey, Professional Paper*, v. 593B, p. 1-26.
- Carroll, M., Kowalewski, M., Simões, M.G., and Goodfriend, G.A., 2003, Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf: *Paleobiology*, v. 29, p. 382-403.
- Delance J.H., and C.C. Emig, 2004, Drilling predation on *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) off the French Mediterranean coasts: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 208, p. 23-30.
- De Léo, F.C., 2003, Estrutura e dinâmica da fauna bêntica em regiões da plataforma e talude superior do atlântico sudeste, unpublished M.S. thesis, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, São Paulo, 169p.
- Deline, B., Baumiller, T.K., Kaplan, P., Kowalewski, M., and Hoffmeister, A.P., 2003, Edge-drilling on the brachiopod *Peditocardinia* cf. *P. dubia* from the Mississippian of Missouri (USA). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 201, p 211-219.
- Duleba, W., Sanches, T.M., and Mahiques, M.M., 2003, Foraminíferos da plataforma continental interna de Ubatuba: composição, distribuição espacial e temporal: IX Congresso da

- Associação Brasileira de Estudos Quaternários. CD version, no page numbers.
- Harper E.M., 2003, Assessing the importance of drilling predation over the Palaeozoic and Mesozoic: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 201, p. 185-198.
- Harper E.M., and Peck, L., 2003, Predatory behaviour and metabolic costs in the Antarctic muricid gastropod *Trophon longstaffi*: Polar Biology, v. 26, p. 208-217.
- Harper, E.M., Forsythe, G.T.W., and Palmer, T., 1998, Taphonomy and the Mesozoic marine revolution: preservation state masks the importance of boring predators: Palaios, v. 13, p. 352-360.
- Hoffman, A., Pisera, A., and Ryszkiewski, M., 1974, Preation by muricid and naticid gastropods on the Lower Tortonian mollusks from the Korytnica clays: Acta Geologica Polonica, v. 24, p. 249-261.
- Hoffmeister, A.P., Kowalewski, M., Bambach, R.K., and Baumiller, T.K., 2003, Intense drilling predation on the brachiopod *Cardiarina cordata* Cooper 1956 from the Pennsylvanian of New Mexico: Lethaia, v. 36, p. 107-118.
- Hoffmeister, A.P., Kowalewski, M., Bambach, R.K., and Baumiller, T.K., 2004, Drilling predation in brachiopods and bivalve mollusks from the Permian Strata of the Glass Mountains, West Texas: Acta Palaeontologica Polonica, v. 49, p. 443-459.
- Kabat, A.R., 1990, Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring: Malacologia, v. 32, p. 155-193.
- Kelley, P.H., and Hansen, T.A., 1993, Evolution of the naticid gastropod predator-prey system: an evaluation of the hypothesis of escalation: Palaios, v. 8, p. 358-375.
- Kelley, P.H., and T. A. Hansen, 1996, Recovery of the naticid gastropod predator-prey system from the Cretaceous-Tertiary and Eocene-Oligocene extinctions: Geological Society Special Publication, v. 102, p. 373-386.

- Kelley, P.H., and Hansen, T.A., 2003, The fossil record of drilling predation on bivalves and gastropods: *in* Kelley, P.H., Kowalewski, M., and Hansen, T.A., eds., *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*, Topics in Geobiology, 20: Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, p. 113–140.
- Kelley, P.H., Kowalewski, M., and Hansen, T.A., eds., 2003, *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*, Topics in Geobiology, 20: Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, 464 p.
- Kitchell, J.A., Boggs, C.H., Kitchell, J.F., and Rice, J.A., 1981, Prey selection by naticid gastropods: experimental tests and application to the fossil record: *Paleobiology*, v. 7, p. 533–552.
- Kowalewski, M., 1993, Morphometric analysis of predatory drillholes: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 102, p. 69–88.
- Kowalewski, M., 2002, The fossil record of predation: An overview of analytical methods: *in* Kowalewski, M., and Kelley, P.H., eds., *The Fossil Record of Predation: Paleontological Society Special Papers 8*: Yale Printing Service, New Haven, CT, p. 3–42.
- Kowalewski, M., 2004, Drill holes produced by the predatory gastropod *Nucella lamellosa* (Muricidae): Paleobiological and ecological implications: *Journal of Molluscan Studies*, v. 70, p. 359–370.
- Kowalewski, M., and Flessa, K.W., 1994, A predatory drillhole in *Glottidia palmeri*, Dall (Brachiopoda; Lingulidae) from Recent tidal flats of northeastern Baja California, Mexico: *Journal of Paleontology*, v. 68, p. 1403–1405.
- Kowalewski, M., and Kelley, P.H., eds., 2002, *The Fossil Record of Predation: Paleontological Society Special Papers 8*: Paleontological Society, Yale Printing Service, New Haven, CT, 398p.

- Kowalewski, M., Dulai, A., and Fürsich, F.T., 1998, A fossil record full of holes: The Phanerozoic history of drilling predation: *Geology*, v. 26, p.1091-1094.
- Kowalewski, M., Simões, M.G., Torello, F.F., Mello, L.H.C., and Ghilardi, R.P., 2000, Drill holes in shells of Permian benthic invertebrates: *Journal of Paleontology*, v. 74, p. 532-543.
- Kowalewski, M., Simões, M.G., Carroll, M., and Rodland, D.L., 2002, Abundant brachiopods on a tropical, upwelling influences shelf (southeast Brazilian Bight, South Atlantic): *Palaios*, v. 17, p. 277-286.
- Kowalewski, M., Hoffmeister, A.P., Baumiller, T.K., and Bambach, R.K., 2005, Secondary evolutionary escalation between brachiopods and enemies of other prey: *Science*, v. 308, p. 1774-1777.
- Leighton, L. R., 1999, Possible latitudinal predation gradient in middle Paleozoic oceans: *Geology*, v. 27, p. 47–50.
- Leighton, L.R., 2001, New example of Devonian predatory boreholes and the influence of brachiopod spines on predator success: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 165, p. 53–69.
- Leighton, L.R., 2003a, Predation on brachiopods: *in* Kelley, P.H., Kowalewski, M., and Hansen, T.A., eds., *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*, Topics in Geobiology, 20: Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York., p. 215-237.
- Leighton L. R., 2003b, Morphological response of prey to drilling predation in the Middle Devonian: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 201, p. 221-234.
- Mahiques, M.M., Tessler, M.G., and Furtado, V.V., 1998, Characterization of energy gradient in enclosed bays of Ubatuba region, southeastern Brazil: *Estuarine, Coastal and Shelf Science* v. 47, p. 431-446.
- Manceñido, M.O., and Griffin, M., 1988, Distribution and palaeoenvironmental significance of

- the genus *Bouchardia* (Brachiopoda, Terebratulidina): its bearing on the Cenozoic evolution of the South Atlantic: *Revista Brasileira de Geociências*, v. 18, p. 201-211.
- Mantelatto, F.L.M., and Fransozo, A., 1999, Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil: *Revista Brasileira de Biologia*, v. 59, p. 23-31.
- Matsukuma, A., 1977, Notes on *Genkaimurex varicosa* (Kuroda 1953) (Prosobranchia: Neogastropoda): *Venus*, v. 36, p. 81-88.
- Matsukuma, A., 1978, Fossil boreholes made by shell-boring predators or commensals. I. Boreholes of capulid gastropods: *Venus*, v. 37, p. 29-45.
- Paine RT., 1963, Trophic relationships of 8 sympatric predatory gastropods: *Ecology*, v. 44, p. 63-73.
- Paiva, P.C., 1993, Trophic structure of a shelf polychaete taxocenosis in southern Brazil: *Cahier de Biologie Marine*, v. 35, p. 39-55.
- Paiva, P.C., 1996, Variação espacial e temporal da macrofauna bentônica da enseada de Picinguaba, Ubatuba, SP, - relevância no planejamento amostral em estudos oceanográficos e de monitoramento ambiental de fundos marinhos inconsolidados, unpublished Ph.D dissertation, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, São Paulo, 102p.
- Pires-Vanin, A.M.S., 1992, Structure and dynamics of the benthic megafauna on the continental shelf offshore of Ubatuba, southern Brazil: *Marine Ecology Progress Series*, v. 86, p. 63-76.
- Pires-Vanin, A.M.S., 1993, A macrofauna benthica da plataforma continental ao largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil: *Publicação Especial do Boletim do Instituto Oceanográfico*, v. 10, p. 137-158.
- Pires-Vanin, A.M.S., Rossi-Wongtschowski, C.L.D.B., Aidar, E., Mesquita, H.S.L., Soares, L.S.H., Katsuragawa, M., and Matsuura, Y., 1993, Estrutura e função do ecossistema de

- plataforma continental da região de Ubatuba, São Paulo: síntese dos resultados: Publicação Especial do Instituto Oceanográfico, v. 10, p. 217-231.
- Richards, R.P., and Shabica, C.W., 1969, Cylindrical living burrows in Ordovician dalmanellid brachiopod beds: *Journal of Paleontology*, v. 43, p. 838-841.
- Richardson, J.R., 1973, Studies on Australian Cainozoic brachiopods. 3. The Subfamily Bouchardiinae (Terebratellinae): *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, v. 86, p. 127-132.
- Richardson, J.R., 1975, Locomotory adaptations in a free-lying brachiopod: *Science*, v. 189, p. 381-382.
- Richardson, J.R., 1981a, Recent brachiopods from New Zealand: *New Zealand Journal of Zoology*, v. 8, p. 133-248.
- Richardson, J.R., 1981b, Brachiopods and pedicles: *Paleobiology*, v. 7, p. 87-95.
- Richardson, J.R., 1987, Brachiopods from carbonate sands of the Australian shelf: *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, v. 99, p. 37-50.
- Rodland, D.L., Kowalewski, M., Simões, M.G., and Carroll, M., 2004, Colonization of a 'Lost World': encrustation patterns in modern subtropical brachiopod assemblages: *Palaaios*, v. 19, p. 384-399.
- Rodrigues, M., Mahiques, M.M., and Tessler, M.G., 2002, Sedimentação atual nas enseadas de Ubatumirim e Picinguaba, região norte de Ubatuba, Estado de São Paulo, Brasil: *Revista Brasileira de Oceanografia*, v. 50, p. 27-45.
- Rudwick, M.J.S., 1970, *Living and fossil brachiopods*: Hutchinson, London, 199 p.
- Runnegar, B., and Newell, N.D., 1971, Caspian-like relict molluscan fauna in South American Permian: *Bulletin of American Museum of Natural History*, v. 146, p. 1-66.
- Sandy, M.R., 1989, Preparation of serial sections: *in* Feldmann, R.M., Chapman, R.E. and

- Hannibal, J.T. eds., *Paleotechniques: The Paleontological Society Special Publication*, v. 4, p. 146-156.
- Santos, M.F.L., 1998, *Estrutura e dinâmica da macrofauna bêntica da enseada de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil*, unpublished Ph.D dissertation, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, São Paulo, 155p.
- Sheehan, P.M., and Lesperance, P.J., 1978, Effect of predation on the population dynamics of a Devonian brachiopod: *Journal of Paleontology*, v. 52, p. 812-817.
- Smith, S.A., Thayer, C.W., and Brett, C.E., 1985, Predation in the Paleozoic: Gastropod-like drillholes in Devonian brachiopods: *Science*, v. 230, p. 1033-1035.
- Simões, M.G., Rocha-Campos, A.C., and Anelli, L.E., 1998, Paleoecology and evolution of Permian bivalve faunas (Paraná Basin) in Brazil: *in*: Johnston, P.A., and Haggart, J.W., org., *Bivalves - An Eon of evolution -paleobiological studies honoring Norman D. Newell*: 1 ed, Canada, p. 443-452.
- Simões, M.G., Kowalewski, M., Mello, L.H.C., Rodland, D.L., and Carroll, M., 2004, Present-day terebratulid brachiopods from the southern Brazilian Shelf: Paleontological and biogeographic implications: *Palaeontology*, v. 47, p. 515-533.
- Simões, M.G., Rodrigues, S.C., and Kowalewski, M., 2005a, Dead-live fidelity of brachiopod assemblages in the Ubatuba bay, Brazil: taphonomical and paleoecological implications: 2nd International Meeting Taphos 05, Barcelona, Abstract volume, v. June, p. 143-144.
- Simões, M.G., Rodrigues, S.C., and Kowalewski, M., 2005b, Dead-live fidelity of brachiopod assemblages from a subtropical shelf (southern brazil): implications for paleoecology and conservation paleobiology: 19th Annual Meeting of the Society for Conservation Biology, Brasília, Book of Abstracts, v. July, p. 198-199.
- Taylor, J.D., Morris, N.J., and Taylor, C.N., 1980, Food specialization and the evolution of

- predatory prosobranch gastropods: *Palaeontology*, v. 23, p. 375–409.
- Thayer, C.W., 1985, Brachiopods vs. mussels: competition, predation, and palatability: *Science*, v. 228, p. 1527–1528.
- Tommasi, L.R., 1970, Sobre o braquiópode *Bouchardia rosea* (Mawe), 1823: *Boletim do Instituto Oceanográfico*, v. 19, p. 33–42.
- Vermeij, G.J., 1980, Drilling predation of bivalves in Guam: some paleoecological implications: *Malacologia*, v. 19, p. 329–334.
- Vermeij, G.J., 1987, *Evolution and escalation*: Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 527p.
- Vermeij, G.J., and Carlson, S.J., 2000, The muricid gastropod subfamily Rapaninae: phylogeny and ecological history: *Paleobiology*, v. 26, p. 19–46.
- Vermeij, G.J., Zipser, E., and Dudley, E.C., 1980, Predation in time and space: peeling and drilling in terebrid gastropods: *Paleobiology*, v. 6, p. 352–364.
- Walker, S.E., and Yamada, S.B., 1993, Implications for the gastropod fossil record of mistaken crab predation on empty mollusk shells: *Palaeontology*, v. 36, p. 735–741.
- Warén, A., 1981, Eulimid gastropods parasitic on echinoderms in the New Zealand region. *New Zealand Journal of Zoology*, v. 8, p. 313–324.
- Witman, J.D., and Cooper, R.C., 1983, Disturbance and contrasting patterns of population structure in the brachiopod *Terebratulina septentrionalis* (Couthouy) from two subtidal habitats: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 73, p. 57–79.

FIGURE CAPTIONS

FIGURE 1 – Location map showing the sampling stations (black dots) in Ubatuba (UBA) and Picinguaba (PIC) bays, northern coast of São Paulo State, Brazil. Stations that yielded drilled brachiopod specimens are indicated by black triangles.

FIGURE 2 – *Bouchardia rosea* shells. A – ventral valve; B – dorsal valve; C – rare living specimens in a marine aquarium, showing their free-lying mode of life; D – drawing of *B. rosea* (modified after Richardson, 1981b) showing the quasi-infaunal mode of life (see text for additional explanations). All scale bars represent 5mm.

FIGURE 3 – Comparison of drilling frequencies for ten bulk samples that yielded >100 brachiopods and >100 mollusk bivalves. A. Drilling frequencies plotted by sampling station. B. Drilling frequencies plotted as a function of sample size. C. Drilling frequencies plotted by sampling station for restricted data (only calcitic, sessile, epifaunal bivalve mollusks are included in this comparison).

FIGURE 4 – Drill holes in shells of *Bouchardia rosea*. A-G, complete holes located near the middle axes of the dorsal valves. A-B, specimen DZP-17332, and C-D, specimen DZP-17335, both from Ubatuba Bay, 30 m depth; E-F, specimen DZP-17346, and G, specimen DZP-17428, both from Picinguaba Bay, 15 m depth. H- incomplete hole in a dorsal valve, specimen DZP-17341, Ubatuba Bay, 10 m depth. I-P, complete hole in ventral valves; I-J, specimen DZP-17345, Picinguaba Bay, 15 m depth; K-L, specimen DZP-17362, Ubatuba Bay, 10 m depth; O-P, the same specimens on SEM; M-N, specimen DZP-17349 showing a hole at the anterior margin, Picinguaba Bay, 35 m depth. Q-S, incomplete holes at the posterior end of the ventral valve; Q- specimen DZP-17352, R- specimen DZP-17351, both from Picinguaba Bay, 10 m depth; S- specimen DZP-17334, Ubatuba Bay, 30 m depth. Graphic scale = 1mm.

FIGURE 5 – Drill holes in shells of bivalve mollusks. A, complete hole in a right valve of *Chlamys* sp., specimen DZP-18551, Picinguaba Bay, 10m depth; B-C, *Chione* sp., DZP-18552 and DZP-18553, Picinguaba Bay, 15m depth. B, multiple complete holes in a right valve, and C, single complete hole in a left valve; D, incomplete hole in a left valve of *Anadara* sp., specimen

DZP-18554, Ubatuba Bay, 10m depth; E-F, right valves of *Corbula* sp., Picinguaba Bay, 15m and 10m depths, respectively, E, the specimen DZP-18555 with multiple incomplete holes, and F, a single complete hole in the specimen DZP-18556; G-H, a left valve of *Glycymeris* sp., DZP-18557, Ubatuba Bay, 10m depth. G, external view of complete hole, and H, internal view of the same specimen; I, complete hole in a right valve of *Amiantes* sp., DZP-18558, Picinguaba Bay, 45m depth. All scale bars = 1mm.

FIGURE 6 – A bivariate plot of the outer drill-hole diameter versus the maximum shell length.

FIGURE 7 – A size-frequency distribution of brachiopod valves (data pooled for all localities). Open circles indicate size-bin assignments for seven drilled valves.

FIGURE 8 – Drawings of dissected *Bouchardia rosea* shells. A- ventral valve showing the location of muscles. Drill-hole morphology based on their interior outline. Complete drill-holes are in white; incomplete holes in black. Note that some complete holes are overlying directly the muscles. B- dorsal valve, showing the lophophore, as well as its tentacles, and the adductor muscle. Complete holes shown in white, incomplete holes in black. C-D, index shells, showing the identification code of each drilled shell. Drawings modified after Brunton (1996). Graphic scale = 3.5 mm.

FIGURE 9 – Drawings of serial sections of two *Bouchardia rosea* shells. A- dorsal valve, specimen DZP-17431, and B- ventral valve, specimen DZP-17430. Black arrows indicate the estimated areas where incomplete drillings were observed. Note that incomplete holes are occurring at the thickest portions of the shells. Graphic scale = 10mm. See the text for explanation.

TABLE 1 - Summary of sampling information for sites from the recent shelf of the northern São Paulo State used in this study.

Location	Station number	Depth (m)	Substrate	Total Number of Shells		
				Brachiopods	Bivalve Mollusks	Gastropods
Ubatuba	1	30	Coarse Sand	1137	518	16
Ubatuba	2	30	Coarse Sand	579	541	12
Ubatuba	3	25	Very Fine Sand	2	484	19
Ubatuba	4	25	Medium Sand	113	449	6
Ubatuba	5	20	Coarse Sand	746	582	9
Ubatuba	6	20	Very Fine Sand	2	421	15
Ubatuba	7	15	Very Fine Sand	0	0	0
Ubatuba	8	15	Very Fine Sand	0	0	0
Ubatuba	9	10	Coarse Sand	1131	536	18
Ubatuba	10	10	Mud	0	126	0
Ubatuba	11	5	Mud	0	444	0
Ubatuba	12	5	Mud	0	373	0
Ubatuba	13	35	Coarse Sand	0	413	6
Ubatuba	14	beach	Coarse Sand	406	450	10
Picinguaba	1	45	Very Fine Sand	37	450	10
Picinguaba	2	35	Coarse Sand	141	450	2
Picinguaba	3	25	Medium Sand	1	450	11
Picinguaba	4	15	Very Fine Sand	380	450	14
Picinguaba	5	5	Coarse Sand	0	150	0
Picinguaba	6	25	Very Fine Sand	151	450	18
Picinguaba	7	17	hard bottom	0	0	0
Picinguaba	8	15	hard bottom	0	0	0
Picinguaba	9	35	hard bottom	0	0	0
Picinguaba	10	20	bioclast only	1	150	0
Picinguaba	11	15	bioclast only	0	450	2
Picinguaba	12	10	Fine Sand	376	450	0
Picinguaba	13	10	Coarse Sand	0	450	10
Picinguaba	14	35	Fine Sand	0	0	0
Picinguaba	15	30	Coarse Sand	0	0	0
Picinguaba	16	20	Very Fine Sand	1	0	0

TABLE 3 - Gastropod identification for the collecting stations that also yielded drilled brachiopod and bivalve mollusk shells.

		Number of Gastropod per Collecting Station				
Taxon		Ubatuba 1	Ubatuba 9	Picinguaba 2	Picinguaba 4	Picinguaba 12
Calyptraedae	<i>Crepidula aculeata</i>	0	6	0	3	2
	<i>Crepidula plana</i>	0	2	1	0	0
Conidae	<i>Conus</i> sp.	1	0	0	0	0
Fissularidae	undetermined	0	1	0	0	0
Olividae	<i>Olivancillaria</i> sp	8	2	1	0	0
	<i>Olivancillaria urceus</i>	0	0	2	0	2
Muricidae	<i>Chicoreus</i> sp	0	0	0	0	2
Strombidae	<i>Strombus</i> sp	0	0	1	0	0
	undetermined	0	3	0	1	0
Trochidae	<i>Calliostoma</i> sp	0	0	0	1	0
	<i>Tegula</i> sp.	4	0	0	0	0
	<i>Tegula viridula</i>	0	4	0	1	0
Undetermined	undetermined	3	0	0	0	1

TABLE 4 - Quantitative data on frequency of drill holes for the most abundant bivalve mollusk species in the death assemblages that also yielded drilled brachiopod shells (see also Table 2).

Commonest taxa in death assemblages $n \geq 10$			
Location	Taxon	Number	Drilling Frequency%
U	<i>Plicatula</i>	59	5.1
B	<i>Semele</i>	31	0
A	<i>Mactra</i>	24	0
1	<i>Tellina</i>	10	10.0
	<i>Bouchardia</i>	1137	0.5
	<i>Ostrea</i>	56	7.1
	<i>Trachycardium</i>	40	0
U	<i>Corbula</i>	26	15.4
B	<i>Anadara</i>	20	5.0
A	<i>Chione</i>	18	0
9	<i>Arca</i>	15	6.6
	<i>Glycymeris</i>	10	20.0
	<i>Bouchardia</i>	1131	0.35
P	<i>Mactra</i>	172	1.2
1	<i>Spisula</i>	21	0
C	<i>Anadara</i>	17	0
2	<i>Semele</i>	11	9.1
	<i>Bouchardia</i>	141	1.4
	<i>Ostrea</i>	65	3.1
	<i>Semele</i>	32	0
P	<i>Chione</i>	21	4.8
I	<i>Anadara</i>	10	10.0
C	<i>Trachycardium</i>	19	5.3
4	<i>Plicatula</i>	11	18.2
	<i>Corbula</i>	11	9.1
	<i>Bouchardia</i>	380	1.6
P	<i>Mactra</i>	74	0
I	<i>Semele</i>	35	0
C	<i>Ostrea</i>	20	5.0
12	<i>Pecten</i>	15	6.7
	<i>Bouchardia</i>	376	1.1

A

B

C

D

E

F

G

H

I

J

K

L

M

N

O

P

Q

R

S

A

B

C

D

E

F

G

H

I

A

B

ANEXO 3

**INTENSE BIOTIC INTERACTIONS AFFECTING A LATE HOLOCENE
RHYNCHONELLIFORM BRACHIOPOD FROM THE SOUTH BRAZILIAN BIGHT**

SABRINA C. RODRIGUES^{1,2}, MARCELLO G. SIMÕES², MICHAL KOWALEWSKI³,
MÔNICA A.V. PETTI⁴ and EDMUNDO F. NONATO⁴

¹Departamento de Geologia Sedimentar, Programa de Pós-graduação, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; <scoelho@usp.br>. ²Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Brasil; <btsimoes@ibb.unesp.br>. ³Department of Geosciences, Virginia Polytechnic Institute and State University Blacksburg, USA; <michalk@vt.edu>. ⁴Departamento de Oceanografia Biológica, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; <mapetti@usp.br>, <efnonnato@io.usp.br>.

RRH: BIOTIC INTERACTIONS ON BRACHIOPODS

LRH: RODRIGUES ET AL.

Keywords: Biotic interaction, Caulostrepsis, Bioerosion, Rhynchonelliform brachiopods, Spionid polychaetes, Brazilian Bight

Corresponding author: Sabrina Coelho Rodrigues, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências/UNESP-Campus de Botucatu, Distrito de Rubião Jr., s/n., CP. 510, CEP 18.618-000, Botucatu, SP, Brazil. Tel. 55(14) 3811-6268, fax: 55(14)3815-3744

Despite a rapid expansion of studies documenting biotic interactions recorded by shells of marine benthos throughout the Phanerozoic, distinguishing different types of interactions (i.e., predation parasitism, commensalism, amensalism or mutualism) is often a difficult and somewhat speculative task. Moreover, some categories such as commensalisms and parasitism – despite the fossil record that spans back to at least the Early Cambrian (Bassett et al., 2004) – received relatively little attention when comparing to the fossil record of predation (especially drill holes), which remains among the most widely studied biotic interactions in the Phanerozoic (see Kowalewski and Kelley, 2002; Kelley et al., 2003; Kowalewski et al. 2005; and many references therein). Here, we document a case of intense biotic interactions, most likely representing commensal and/or parasitic relations, affecting the rhynchonelliform brachiopod Bouchardia rosea. We combine here direct in vivo observations of infested specimens collected alive as well as the traces left on subfossil shells from surficial Holocene death assemblages (median shell age ~700 years BP; see Carroll et al., 2003; Barbour Wood et al., 2004) of the Ubatuba Bight (23° 26'S and 45° 02'W) (Fig. 1). The study area is located at the northern coast of the state of São Paulo (Fig. 1), SW Atlantic, and represents a tropical-to-subtropical transitional climate zone.

Bouchardia rosea, an endemic, sessile epifaunal or quasi-infaunal, free-lying brachiopod is a patchily distributed but often abundant component of shelly fauna of the southern Brazilian shelf (Kowalewski et al., 2002; Simões et al., 2004a). Also, it is the only extant member of the Family Bouchardiidae (a group with a fossil record going back to the K/T boundary in the South Hemisphere (Manceñido and Griffin, 1988). On the inner Brazilian shelf, a region dominated by siliciclastic substrates (Mahiques et al., 1998, 2004; Rodrigues et al., 2002) largely devoid of hard substrates, B. rosea shells have provided an important substrate for boring (Simões et al.,

2004b) and encrusting fauna through the Holocene (Rodland et al., 2004, in press).

Consequently, brachiopod shells are heavily bioeroded and/or encrusted.

Thanks to the discovery of infested live specimens we are now able to identify one type of common bioeroders (see below) and link those infesters to a specific type of traces commonly found in shells of B. rosea. In this brief report we: (a) evaluate the identity of the primary bioeroder and discuss possible ecological interpretations of infestation events; (b) describe typical traces left by it in brachiopod shells (to enhance our ability to recognize such traces in the fossil record and/or in shells found in recent shelly assemblages) and estimate their frequency; (c) discuss trace fossils similar to those recent traces found in the Cretaceous/Cenozoic Bouchardiidae shells; and (d) assess the effect of this type of bioerosion on the taphonomic behavior of B. rosea shells.

Bulk samples included a total of 1616 valves of *B. rosea* collected from 14 nearshore localities (depth range: 0-30 m) in the general area of Ubatuba Bight (Fig. 1). For all sampling stations, at least 8 liters of surficial sediments were collected using a Van Veen grab sampler (1/40 m³). During the sampling program, the bottom was dredged with otter-trawl nets with an anchor dredge, acquiring the uppermost several centimeters of bottom sediments. The samples were wet-sieved, throughout 8-mm to 2-mm mesh sizes, and air-dried. Following sieving, all live brachiopods (10 specimens) were picked and stored in 70% ethanol. In addition, in order to evaluate if similar traces can be found in the fossil record of bouchardiids, a collection containing 154 valves of B. zitteli Ihering (1897), B. patagonica Ihering (1903), and B. transplatina Ihering (1907) from the Miocene of Argentina and Uruguay was also examined. This collection is housed in the Paleontological Collection of the Institute of Geosciences, University of São Paulo/USP. A survey of monographs and other papers (over 50 references) dealing with

Cenozoic bouchardiids from Antarctica, New Zealand, Australia, Argentina and Uruguay supplemented our specimen-based data.

As discussed in the systematic section of this note, both living and dead shells of B. rosea typically show traces referable to the ichnogenus Caulostrepsis Clarke (1908) (Fig. 2). Out of 1616 brachiopod shells examined, 292 dead shells displayed Caulostrepsis traces; an infestation frequency of 18%. Infestation rates vary by collecting site, with values reaching up to 26% (Station UBA 4, 25m water depth). There is also a notable variation with shell size: for shells grouped in terms of their maximum length into three categories >8mm, 8-6mm, and 6-2mm, frequencies of infestation are 28%, 20% and 12%, respectively. Most of the infested valves are dorsal valves (n=110, 74%). This pattern does not necessarily imply a stereotyped infestation of dorsal valves, but rather reflects the fact that dorsal valves are much more common in the samples than the ventral ones. Indeed, in the case of a sample (Station UBA 4), which includes good representation of ventral valves, dorsal and ventral valves are both commonly infested (113 valves, 30 infested valves, 17 dorsal and 13 ventral). Similar rates of infestation for dorsal/ventral valves may reflect the free-lying mode of life of B. rosea, as its valves are not firmly attached to the substrate (see Richardson, 1981, 1997, and Simões et al., 2004a). It is important to stress that the estimates of infestation frequencies reported here may be underestimated because Spionidae traces are difficult to detect in unaltered shells (see X-ray of fresh shells; Fig. 2). In such pristine shells, only tube openings, with their broad-centered “8”-shaped cross-sectional morphology can be readily observed. In contrast, in heavily abraded and/or corroded shells, traces are well-exposed, typically exhibiting a distinct central ridge structure (Fig. 2). It is noteworthy in this context that the highest frequency of infested shells observed at Station 4 is more likely to be a consequence of higher level of taphonomic alteration

observed at this site (especially higher fragmentation rates) than a reflection of elevated rate of biological infestation.

Notably, none of 2536 bivalve specimens extracted from the same samples [42 genera, infaunal (n=865), semi-infaunal (n=163), epifaunal (n=364) and unidentifiable (n=1144) shells] show Caulostrepsis traces. This is puzzling considering that this type of trace has been commonly found in mollusk shells elsewhere (Bromley and D'Alessandro, 1983; Pickerill et al., 1998, 2002; Taylor and Wilson, 2003; Lorenzo and Verde, 2004).

All specimens collected alive (n=10) were infested by polychaetes (Fig. 3) of the genus Polydora (see below for diagnostic details). These infestations may represent parasitism. However, given no obvious detrimental effects on brachiopod shells (e.g., lack of shell deformations, different growth patterns, etc.), the infestations may also represent a commensal relation. Also, there is no evidences of endoparasitism (e.g. internal blisters or tumor-like structures), and tubes inhabited by infestors open only to the exterior. The limited number of live specimens makes a robust evaluation difficult at this time.

Regardless of the exact ecological nature of the interaction, in all 10 available cases, the infesting organisms were found in direct physical association with Caulostrepsis traces indicating that they were responsible for these traces and also implying that Caulostrepsis found in subfossil shells were also made by those organisms. Moreover, the high infestation rate observed for B. rosea shells is consistent with the fact that members of Spionidae polychaetes are widespread and abundant in the study area (Paiva, 1996; Petti, 1997; Santos, 1998; De Léo, 2003; Amaral and Nallin, 2004).

The infestation rates of 18% are comparable to average values reported for parasitic records known for the Cretaceous and Tertiary time intervals (16%; see Baumiller and Gahn, 2002). In

the more regional context, it is noteworthy that Caulostrepsis is a very common trace fossil in South America, found in many shell accumulations of Cretaceous and Paleogene age (Casadio et al., 2004). Caulostrepsis is common in mollusk shells of the Camacho Formation (Miocene, Uruguay; M. Verde and S. Martinez, person. communication, 2005), a unit known to contain numerous Bouchardia-dominated shell beds (see Maceñido and Griffin, 1988 for a review of the geological record of Bouchardia). The detailed examination of a Miocene fossil collection (n=154) including specimens representing three different species of Bouchardia (B. zitteli, B. patagonica and B. transplatina), and the survey of the Cretaceous/Cenozoic literature of bouchardiids both failed to reveal any traces that could represent Caulostrepsis. No other trace fossils that could be attributed to commensal and/or parasitic interactions were found in the examined fossil specimens of B. rosea.

Thus, as far as we know, Caulostrepsis has not been documented for any fossil specimen of Bouchardia (also confirmed by M. Verde and S. Martinez, personal communication, 2005). It is intriguing to consider that the Holocene association between B. rosea and Spionidae worms may represent an evolutionarily recent development, and it would be worthwhile to explore in future studies if this interaction represents a monoxenous association (i.e., requiring only one host in the life cycle). Additionally, the intense occurrence of spionid galleries on shells of B. rosea cannot be viewed as a unique local phenomenon restricted to the Ubatuba Bight. This is because shells found in the Santos Bight (~100 kilometers south of the study area) and at the Maracá beach, Rio de Janeiro coast (~187 kilometers northward of the study area) also often bear Caulostrepsis traces.

An interesting taphonomic corollary of the Caulostrepsis borings is the fact that many fragments of Bouchardia valves formed as a result of shell breakage along surfaces defined by

worm tubes, especially when localized along the maximum convexity plane of the shell (Fig. 4). This observation strongly suggests that those shells that are infested are more prone to fragmentation (a biological facilitated fragmentation, see also Zuschin et al., 2003, p. 59). A broader implication necessarily follows: in cases of benthic shelly taxa experiencing frequent infestation, the fossilization potential of an infested taxon can be notably lower relative to other sympatric taxa, thus producing a biased, low-fidelity fossil record.

Until now, all inferred cases of commensalisms/parasitism involving rhynchonelliform brachiopods were based on indirect inference, although compelling fossil evidence were provided previously for Ordovician and Devonian associations documented by Clarke (1908), Chatterton (1975), Rodriguez and Gutschick (1977), and Vinn (2005). This case study provides direct present-day evidence for commensal and/or parasitic interactions between Spionidae polychaetes and their rhynchonelliform brachiopod hosts.

SYSTEMATIC ICHNOLOGY

Ichnogenus Caulostrepsis Clarke, 1908

Type ichnospecies. Caulostrepsis taeniola Clarke, 1908.

Other ichnospecies. Caulostrepsis biferans (Gripp, 1967), Caulostrepsis cretacea (Voight, 1971), Caulostrepsis contorta Bromley and D'Alessandro (1983), Caulostrepsis avipes Bromley and D'Alessandro (1983), Caulostrepsis spiralis Pickerill et al. (2001).

Diagnosis. Pouch-shaped or ear-shaped borings or embedments produced by a gallery bent in a U-shape; transversal section subcircular, oval, elliptical or “8”-shaped, single entrance.

Description. Traces typically are organized as U-shaped gallery, with the arms of the U being more or less straight longitudinally, quite close together, and parallel to the plane defined by the inner (or outer) surface of the brachiopod shell (euendolithic penetration). The sides of the tube are deeper than the middle, resulting in a typical central elongated ridge. Hence, the space between the arms is open but narrower, so that the cross-sectional tube morphology looks like a broad-centered “figure 8”. Both gallery openings communicate only with the outer surface of the shells and do not come in contact with the internal soft parts of the host. In many cases, the gallery can extend over the entire length of the brachiopod shell (up to 15 mm) (Fig. 2). Typically, more than one gallery may be present on a single host valve (Fig. 2). Worms found inside the borings in association with living specimens of B. rosea are characterized by long and coiled peristomial palps stretching out of the tube. Large setae are present on both sides of the 5th segment (Fig. 3) and a flanged pygidium is also observed (Fig. 3). These features are diagnostic characteristics of the genus Polydora (a spionid polychaete).

Discussion. The gallery morphology, as described above fits well the trace attributed to the ichnogenus Caulostrepsis (Clarke, 1908). Indeed, modern spionid (polydorid) polychaetes are known to produce incipient Caulostrepsis (Taylor and Wilson, 2003). Our *in vivo* observations of worms provide direct evidence that definitive (and not just incipient) Caulostrepsis traces can be produced by spionid polychaetes.

Caulostrepsis traces are known from numerous rockgrounds and shells from the Devonian to Recent (see Taylor and Wilson, 2003, for a review). As commented by Bromley (1978, 1994), Caulostrepsis and its various ichnospecies are most likely to record euendolithic or

paraendolithic activities of polychaete annelids of various families, in particular spionid polychaetes (Barrier and D'Alessandro, 1985). We directly confirm that spionids can be responsible for Caulostrepsis traces, at least in the case of extant brachiopods. Although Caulostrepsis is known from shells of rhynchonelliform brachiopods as old as Devonian, this trace is much better documented for mollusk shells (see Taylor and Wilson, 2003 and references therein). Among extant brachiopods, Lingula is the only known brachiopod that may be infested by polychaetes (Hammond, 1984).

Caulostrepsis linearis **isp. nov.**

Figure 2

Etymology. From the Latin *linearis*, linear.

Type material and locality. Holotype, gallery in DZP-18422 (Fig. 2.1). Paratypes, all galleries in DZP-18423, DZP-18424, DZP-18425, DZP-18426, and DZP-18427 (Fig. 2.2, 2.3, 2.4, 2.5, 2.6). All specimens from the general area of the Ubatuba Bight, the northern coast of the state of São Paulo. All the figured material is housed in the Paleontological Collection of the Department of Zoology, Biosciences Institute, São Paulo State University, UNESP, under the code DZP-.

Diagnosis. Elongate, smooth galleries with simple longitudinal U-shape arrangement, characterized by a well-developed central ridge, extending along the length of the trace. The cross sectional shape is entirely marked by a figure-of-eight morphology (Fig. 5). Central vane is absent. A tongue-like shape or “pouch” in the distal extremity poorly developed. Galleries are straight to slightly curved, never tortuous. Apertural grooves may be present. Length up to 17.15mm; width 1.97mm, relatively constant along the entire gallery length (Fig. 2).

Description. Trace corresponding to an axial boring characterized by a hair-pin loop. The limbs (galleries) are fused in the entire trace, not only towards to the apertural extremity. As a result, in longitudinal section a well developed central ridge runs along the entire trace. Consequently, an 8-shaped transverse section is present along the entire span of the structure (Fig. 5). The limbs are generally straight, and the distal extremity is not enlarged. Hence, a tongue-like shape or “pouch” is poorly developed. Flattened spreite-like structure associated with a central vane is absent and apertural grooves (Fig. 2) are not always present. Maximum observed length is 17.15mm, and width (up to 1.97mm) is more or less constant along the tubes.

Discussion. Caulostrepsis linearis is similar to C. taeniola and C. cretacea, in having a comparable pouch structure (see Bromley and D’Alessandro, 1983, p.297, fig. 7). However, C. linearis is morphologically simpler (Fig. 2). The other species of Caulostrepsis (C. contorta, C. spiralis) are geometrically far more complex than C. linearis. In the later, as in C. cretacea (see Pickerill et al., 1998), the U-shaped galleries are fused. Consequently, the main difference between C. linearis and C. taeniola is that in the later the cross sectional shape varies from flat-oval, elliptical or constricted to dumbbell (see Bromley and D’Alessandro, 1983, p.297, fig. 7), and in the former only a figure-of-eight morphology is present along the whole trace (Fig. 5). However, in some cases, the central ridge resulting from the fusion of the limbs is not preserved throughout the trace. This is particularly common for those traces in shells of B. rosea that are heavily abraded or corroded. Hence, in this particular case the absence of this structure is taphonomically controlled. As described and identified above, the live worms found inside the

tube indicate that C. linearis are euendolithic (see Bromley, 1978, 1994) galleries sculpted by Spionidae polychaetes of the genus Polydora.

ACKNOWLEDGMENTS

Funding for this project was provided by the São Paulo State Science Foundation (FAPESP), grant 00/12659–7, and CNPq (the Federal Agency of Sciences, Brazil). Personal thanks are extended to A. Fransozo (Universidade Estadual Paulista/UNESP, Botucatu campus) for providing assistance during the sampling program in the study area. Mariano Verde and Sergio Martínez (Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Uruguay) provided valuable data on borers on shells of Tertiary bivalves and brachiopods from South America. Luiz Eduardo Anelli (Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, USP, Brazil) kindly offered fossil bouchardiid specimens to study. We also thank David L. Rodland (Bio-INCREMENTS Group, Institute for Geology and Paleontology Johann Wolfgang Goethe University-Frankfurt am Main, Germany) for his helpful comments on an early draft of this report.

REFERENCES

Amaral, A.C.Z., and Nallin, S.A.H. 2004. Catálogo das espécies dos Annelida Polychaeta da costa brasileira. Campinas, São Paulo, 106p.

- Barbour Wood, S.L., Krause, R.A., Jr., Kowalewski, M., Wehmiller, J.F. and Simões, M.G. 2004. Time averaging on a shallow subtropical shelf: The search for a taphonomic clock. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 36(2):134.
- Barrier, P., and D'alessandro, A. 1985. Structures biogéniques et physiques dans les sables de Pavigliana Reggio Calabria (Italie). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 91: 379-408.
- Bassett, M.G., Popov, L.E. and Holmer, L.E. 2004. The oldest known metazoan parasite? *Journal of Paleontology*, 78:1214-1216.
- Baumiller, T.K. and Gahn, F.J. 2002. Fossil record of parasitism on marine invertebrates with special emphasis on the Platyceratid-Crinoid interaction, p. 195-210. In Kowalewski, M., and Kelley, P.H. (eds.), *The fossil record of predation. The Paleontological Society, Papers 8*, New Haven.
- Bromley, R.G. 1978. Bioerosion of Bermuda reefs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 23:169-197.
- Bromley, R.G. 1994. The palaeoecology of bioerosion, p. 134-154. In Donovan, S.K. (ed.), *The palaeobiology of trace fossils*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Bromley, R.G. and D'Alessandro, A. 1983. Bioerosion in the Pleistocene of southern Italy: ichnogenera Caulostrepsis and Maeandropolydora. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 89:283-309.
- Carroll, M., Kowalewski, M., Simões, M.G. and Goodfriend, G.A. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology*, 29:382-403.

- Casadío, S., Griffin, M., Parras, A. and Hakansson, E. 2004. Boring and encrusting organisms on species of Pytcnodonte (Ostreina, Gryphaeidae) through the Cretaceous-Paleocene boundary in Patagonia, Argentina. Geological Society of America Abstracts with Programs, 36(5):379.
- Chatterton, B.D.E. 1975. A commensal relationship between a small filter feeding organism and Australian Devonian spiriferid brachiopods. Paleobiology 1, 371-378.
- Clarke, J.M. 1908. The beginnings of dependent life. New York State Museum Bulletin, 121:149-169.
- De Léo, F. 2003. Estrutura e dinâmica da fauna benthica em regiões da plataforma e talude superior do Atlântico Sudoeste. Instituto Oceanográfico, USP, Master Thesis, 163p.
- Gripp, K. 1967. Polydora biforans n.sp. ein in Belemniten-Rostren bohrender Wurm der Kreide-Zeit. Meyniana, 17:8-10.
- Hammond, L.S. 1984. Epibiota from the valves of Recent Lingula (Brachiopoda). Journal of Paleontology, 58:1527-1531.
- Ihering, H.Von. 1897. Os molluscos dos terrenos terciários da Patagônia. Revista do Museu Paulista, 2:217-382.
- Ihering, H.Von. 1903. Les brachiopods Tertiaires de Patagonia. Annales del Museo Nacional de Buenos Aires, 2(ser. 3A):321-349.
- Ihering, H.Von. 1907. Les mollusques fossils du Tertiaire et du Crétacé supérieur de l'Argentina. Annales del Museo Nacional de Buenos Aires, 7(ser. 3A):469-481.
- Kelley, P.H., Kowalewski, M. and Hansen, T.A. 2003. Predator-Prey Interactions in the Fossil Record. Topics in Geobiology Series 20, Plenum Press/Kluwer, New York, xvi + 464p.

- Kowalewski, M. and Kelley, P.H. 2002. The Fossil Record of Predation: Paleontological Society Special Papers 8. Paleontological Society, Yale Printing Service, New Haven, CT, 398p.
- Kowalewski, M., Simões, M.G., Carroll, M. and Rodland, D.L. 2002. Abundant brachiopods on a tropical, upwelling-influenced shelf (Southeast Brazilian Bight, South Atlantic). *Palaaios*, 17:277-286.
- Kowalewski, M., Hoffmeister, A.P., Baumiller, T.K. and Bambach, R.K. 2005. Secondary evolutionary escalation between brachiopods and enemies of other prey. *Science* 308:1774-1777.
- Lorenzo, N. and Verde, M. 2004. Estructuras de bioerosión en moluscos marinos de la Formación Villa Soriano (Pleistoceno Tardío-Holoceno) de Uruguay. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7:319-328.
- Mahiques, M.M. de, Tessler, M.G. and Furtado, V.V. 1998. Characterization of energy gradient in enclosed bays of Ubatuba region, Southeastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47:431-446.
- Mahiques, M.M. de; Tessler, M.G., Ciotti, A.M., Silveira, I.C.A., Sousa, S.H.M., Figueira, R.C.L., Tassinari, C.C.G., Furtado, V.V., Passos, R.F. 2004. Hydrodynamically-driven patterns of recent sedimentation in the shelf and upper slope off southeast Brazil. *Continental Shelf Research*, 24:1685-1697.
- Manceñido, M.C. and Griffin, M. 1988. Distribution and environmental significance of the genus *Bouchardia* (Brachiopoda, Terebratulidina): Its bearing on the Cenozoic evolution of the South Atlantic. *Revista Brasileira de Geociências*, 18:201-211.
- Paiva, P.C. 1996. Variação espacial e temporal da macrofauna bentônica da enseada de Picinguaba, Ubatuba, SP: relevância no planejamento amostral em estudos oceanográficos e

- de monitoramento ambiental de fundos marinhos inconsolidados. Instituto Oceanográfico, USP, PhD Dissertation, 102p.
- Petti, M.A.V. 1997. Macrofauna bentônica de fundos inconsolidados das enseadas de Picinguaba e Ubatumirim e plataforma interna adjacente, Ubatuba, São Paulo. Instituto Oceanográfico, USP, PhD Dissertation, 163p.
- Pickerill, R.K., Donovan, S.K. and Portell, R. W. 1998. Ichnology of the Late Pleistocene Port Morant Formation of Southeastern Jamaica. *Caribbean Journal of Science*, 34(1-2):12-32.
- Pickerill, R.K., Donovan, S.K. and Portell, R. W. 2001. *Caulostrepsis spiralis* isp. nov., Miocene Grand Bay Formation of Carriacou (Grenadines, Lesser Antilles). *Ichnos*, 8:1-5.
- Pickerill, R.K., Donovan, S.K. and Portell, R. W. 2002. Bioerosional trace fossils from the Miocene of Carriacou, Lesser Antilles. *Caribbean Journal of Science*, 38(1-2):106-117.
- Richardson, J.R. 1981. Brachiopods and pedicles. *Paleobiology*, 7:87-95.
- Richardson, J.R. 1997. Ecology of articulate brachiopods, p. 441–462. *In* R.L. Kaesler (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, v. 1, Revised, Brachiopoda*. Geological Society of America and University of Kansas.
- Rodland, D.L., Kowalewski, M., Carroll, M and Simões, M.G. in revision. The temporal resolution of epibiont assemblages: are they ecological snapshots or overexposures? *Journal of Geology*.
- Rodland, D.L., Kowalewski, M., Simões, M.G. and Carroll, M. 2004. Colonization of a 'Lost World': encrustation patterns in modern subtropical brachiopod assemblages. *Palaaios*, 19:384-399.

- Rodrigues, M., Mahiques de, M.M. and Tessler, M.G. 2002. Sedimentação atual nas enseadas de Ubatumirim e Picinguaba, região norte de Ubatuba, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 50:27-45.
- Rodriguez, J., and Gutschick, R.C. 1977. Barnacle borings in live and dead hosts from the Louisiana Limestone (Fammenian) of Missouri. *Journal of Paleontology*, 51:718-724.
- Santos, M.F.L. 1998. Estrutura e dinâmica da macrofauna bêntica da enseada de Ubatuba, litoral norte de São Paulo, Brasil. Instituto Oceanográfico, USP, PhD Dissertation, 155p.
- Simões, M.G., Kowalewski, M., Mello, L.H.C., Rodland, D.L. and Carroll, M. 2004a. Present-day terebratulid brachiopods from the southern Brazilian Shelf: Paleontological and biogeographic implications. *Palaeontology*, 47:515-532.
- Simões, M.G., Rodrigues, S.C. and Kowalewski, M. 2004b. Comparative analysis of drilling predation on modern brachiopods and bivalve mollusks from a subtropical bay on a southern Brazilian shelf: Geological Society of America Abstracts with Programs, 36(5):62.
- Taylor, P.D., and Wilson, M.A. 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, 62:1-103.
- Vinn, O. 2005. The distribution of worm borings in brachiopod shells from the Caradoc Oil Shale of Estonia. *Notebooks on Geology*, 3:1-11.
- Voight, E. 1971. Fremdskulpturen an Steinkernen von Polychaeten-Bohrgängen aus der Maastrichter Tuffkreide. *Palaeontologische Zeitschrift*, 45:144-153.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M. and Staton, R.J.Jr. 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth-Science Reviews*, 63:33-82.

FIGURE CAPTIONS

Figure 1 -- Location map showing the study area along the northern coast of São Paulo State, Brazil.

Figure 2 -- Caulostrepsis linearis isp.nov. 2.1 -- Holotype, DZP-18422, ventral valve of Bouchardia rosea showing the typical morphology of C. linearis. Note the well-developed central ridge, and the straight morphology of the trace, 4.5x. 2.2 -- 2.3 -- Paratypes, DZP-18423, 18424, respectively. Note that the galleries are more or less straight, and not enlarged at their distal extremities. The apertural groove (white arrow) is well marked, 4x. 2.4 -- Paratype, DZP-18425, dorsal valve, showing multiple (white arrows), straight traces, 4x. 2.5 -- 2.6 -- Paratype, DZP-18426, 18427, x-ray images, 3x and 4x, respectively, of ventral and dorsal valves. Note the straight morphology of unabraded tubes and the apertural groove (white arrow) in the specimen DZP-18427 (2.6).

Figure 3 -- Polydora sp. found in association with Bouchardia rosea shells, Picinguaba, Ubatuba Bight, 10 and 20 m depth. 3.1 -- 3.2 -- anterior segments of Polydora showing the characteristic modified setae (black arrow) in 5th segment, respectively. 3.3 -- Polydora hooks (black arrow) from the median segments. 3.4 -- Posterior segments of Polydora showing the flanged pygidium (black arrow), scale bar 100µm.

Figure 4 -- Fragments of Bouchardia rosea shells resulting from the breakage along the surface defined by worm tubes, 3x.

Figure 5 -- Morphology of Caulostrepsis traces. 5.1 – 5.2 -- Drawings of Caulostrepsis taeniola, and Caulostrepsis cretacea, respectively. 5.3 -- Morphology of Caulostrepsis linearis, 5.5x. Note differences in the cross-sectional morphology.