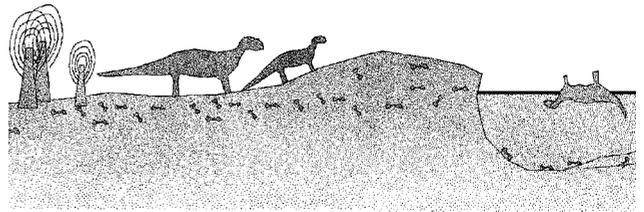


TAFONOMIA: PROCESSOS E AMBIENTES DE FOSSILIZAÇÃO

Marcello Guimarães Simões
 Sabrina Coelho Rodrigues
 Cristina Bertoni-Machado
 Michael Holz



Tafonomia é a ciência que estuda o processo de preservação dos restos orgânicos no registro sedimentar e como esses processos afetam a **qualidade** do registro fóssil (Behrensmeyer *et alii*, 2000). O termo Tafonomia (do grego: *tafos* = sepultamento; *nomos* = leis) foi introduzido na literatura por Efremov (1940), originalmente para designar o estudo das “leis” que governam a transição dos restos orgânicos da biosfera para litosfera. De um modo geral, pode-se dizer que a Tafonomia nasceu da necessidade do paleontólogo em entender como os organismos e seus restos chegaram à rocha e quais foram os fatores e processos que atuaram na **formação das concentrações fossilíferas**. Rapidamente, notou-se, porém, que a passagem dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera não podia ser descrita por “leis”, nem visualizada como ocorrendo dentro de certos padrões constantes e repetitivos. A partir daí, a Tafonomia ganhou terreno no âmbito da Geologia e Paleobiologia, especialmente após os rigorosos programas de pesquisa conduzidos por J. Weigelt e E. Wasmund, pesquisadores da chamada Escola Alemã de Actuopaleontologia (vide Cadée 1991, para uma revisão histórica). Historicamente, a Tafonomia desenvolveu-se independentemente na Paleontologia de Invertebrados,

Vertebrados e Paleobotânica e, de modo tardio, na Micropaleontologia e Palinologia. Atualmente, ciências relacionadas à Paleontologia, como a Arqueologia e a Paleoantropologia têm demonstrado interesse, sendo que uma das áreas com maior desenvolvimento é o da chamada Tafonomia Forense. Apesar dos enormes avanços ocorridos no campo conceitual e metodológico da Tafonomia, não existe ainda, porém, uma “Teoria Tafonômica Unificadora” (Kowalewski, 1997). A figura 3.1 resume, esquematicamente, algumas das relações entre a tafonomia e outras disciplinas paleontológicas e geológicas.

A Natureza do Registro Fóssil

Seilacher (1970) foi o primeiro autor a tratar os restos orgânicos como partículas sedimentares, sujeitas aos mesmos processos de transporte, seleção e concentração das partículas sedimentares clásticas, no ciclo exógeno. Seilacher (1970) empregou os termos **retrato de morte** (= *Todesbild*), para designar as **tafocenoses** (concentração de partículas biogênicas soterradas) ou **orictocenoses** (concentrações fósseis) e **retrato de vida** (= *Lebensbild*), para designar as

		Eventos	Ciências Correlatas
TAFONOMIA	Diagênese	Soerguimento ↑ Fossilização ↑ Soterramento final	Tectônica & Petrografia Sedimentar
	Bioestratigrafia	Retrabalhamento (↻) ↑ Soterramento (↻) ↑ Transporte ↑ Desarticulação ↑ Decomposição	Sedimentologia
	Necrologia	Morte ↑ Nascimento	Tanatologia
			Paleoecologia

Figura 3.1 Principais subdivisões e eventos da Tafonomia e ciências correlatas (modificado de Holz & Simões, 2002).

biocenoses, ou seja, a fonte dos materiais ou restos orgânicos que irão compor as assembleias fósseis (figura 3.2). Comumente, as tafocenoses representam um “retrato” distorcido e repleto de tendenciamentos, decorrentes dos diversos processos ou filtros tafonômicos (figuras 3.2 e 3.3). A meta da Paleontologia e, em especial da Paleoecologia, é a compreensão do **retrato de vida**, a partir da identificação e descrição dos processos tafonômicos, sedimentares e temporais que atuaram na gênese do registro fóssil (figura 3.3), ou seja, no **retrato de morte**. Portanto, o reconhecimento e a quantificação dos tendenciamentos presentes nas tafocenoses (fonte de dados paleontológicos) é a motivação primária por trás dos estudos tafonômicos.

Tendo em vista os comentários acima, é interessante, primeiramente, entender quais são os possíveis fatores que atuam na formação do registro fóssil e como esses introduzem distorções que afetam a sua qualidade. É consenso geral entre paleontólogos e geocientistas que o registro fóssil é incompleto, pois durante a sua formação, fatores intrínsecos (*e.g.*, composição e microestrutura do esqueleto) e extrínsecos (*e.g.*, taxas de sedimentação, pH da água intersticial) atuam contribuindo para aumentar ou diminuir as probabilidades de preservação dos restos orgânicos. Embora incompleto, o registro fóssil é, porém, muito adequado à maioria dos requisitos da Paleontologia, bem como, à solução de problemas geológicos (biocorrelação) e biológicos (evolução) mais amplos (Donovan & Paul, 1998). De fato, nas últimas duas décadas (veja uma síntese em Kidwell & Holland, 2002), avanços na tafonomia e

estratigrafia em muito contribuíram para ampliar o entendimento sobre a **completude** do registro fóssil. A pesquisa tafonômica, nessa área esteve concentrada em quantificar as probabilidades de preservação de diferentes grupos taxonômicos, determinar a resolução temporal e espacial dos níveis fossilíferos e no reconhecimento das mudanças seculares dos padrões de fossilização ao longo do Fanerozoico. Por outro lado, a estratigrafia concentrou-se em elucidar questões relativas à identificação e dimensão temporal dos hiatos estratigráficos, dentre outros problemas. Esses avanços transformaram a pesquisa paleontológica, particularmente no que diz respeito às análises macroevolutivas (Kidwell & Holland, 2002).

Tendo isso em mente, a seguir serão analisados os principais parâmetros relativos à natureza do registro fóssil. Esses parâmetros são:

- 1) a **completude**;
- 2) a **mistura temporal**;
- 3) a **mistura espacial**.

Tais parâmetros expressam a chamada **qualidade do registro fóssil** (Kidwell & Flessa, 1996; Kowalewski, 1997; Kidwell & Holland, 2002). Antes, porém, é conveniente tecer breves comentários sobre a **completude do registro biológico**.

Estimativas recentes sobre a biodiversidade dão conta que apenas 10% das espécies existentes (viventes) já foram descritas (Sepkoski, 1981; Paul, 1985, 1998; Foote, 2001). Notavelmente, mesmo que todas as espécies existentes no mundo fossem descritas,

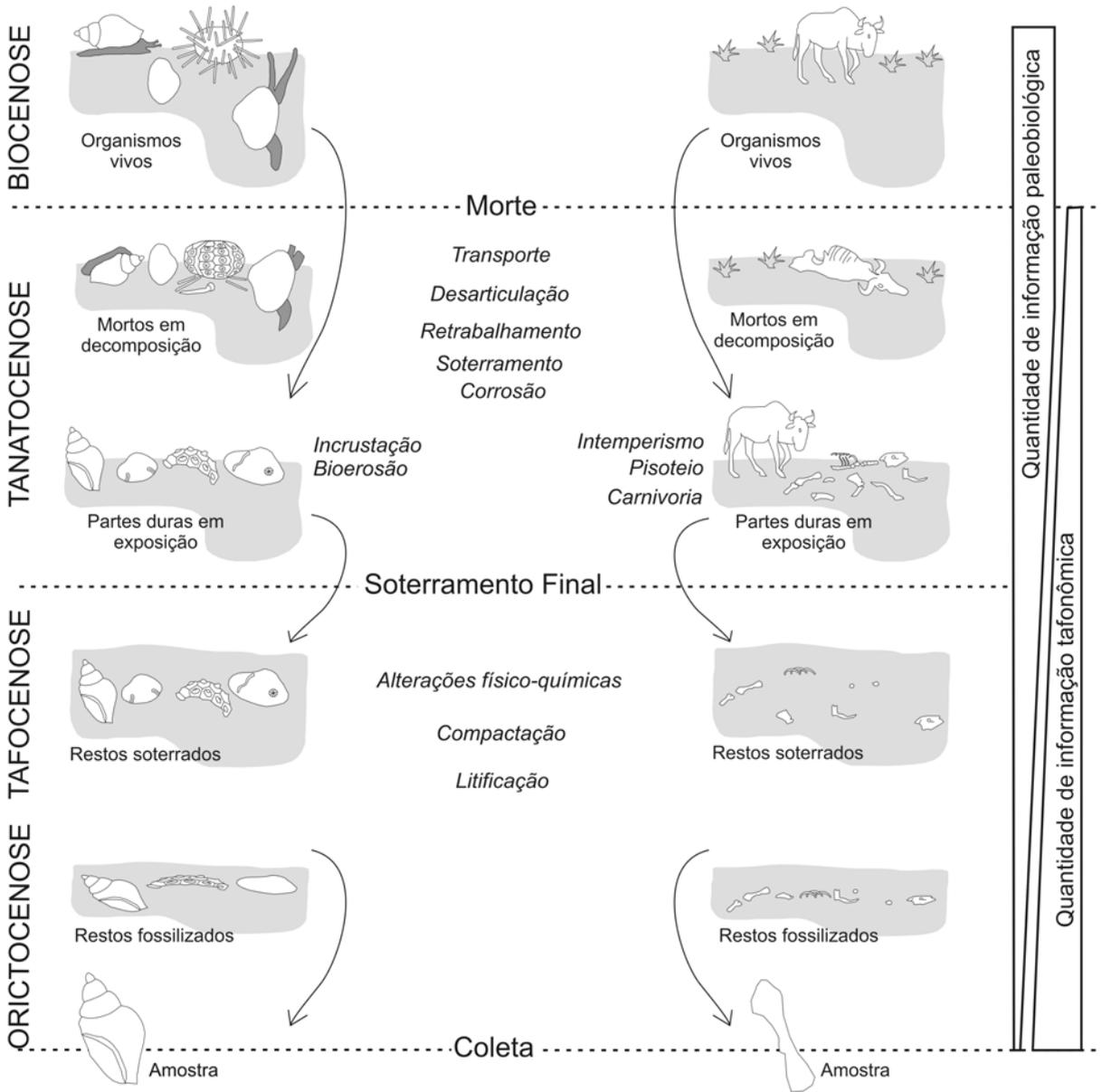


Figura 3.2 Síntese das principais etapas do processo de fossilização, desde a biocenose (comunidade de vida) até a orictoceno (concentração fossilífera). Note que os processos tafonômicos variam, segundo o ambiente (aquático *versus* continental) e os táxons considerados (invertebrados bentônicos *versus* vertebrados terrestres). À direita está representada a variação hipotética na quantidade de informação fornecida pelo registro, ao longo das diferentes etapas da fossilização. Vide explicação no texto.

essas representariam cerca de 3-5% de todas as espécies que viveram ao longo do Fanerozoico. Quando são considerados os ambientes sedimentares do Recente, sabe-se que tanto esses, como os hábitos de vida dos organismos afetam a probabilidade desses serem encontrados e estudados. É só pensar na facilidade de acesso a coleta de dados e material biológico no ambiente praiar, em comparação ao ambiente marinho abissal. Portanto, o registro de espécies viventes é

igualmente incompleto, tendencioso e ainda pouco conhecido. Além disso, nenhuma ciência está fundamentada em um conjunto completo de informações. Os dados advindos do registro fóssil são, portanto, comparáveis ao conjunto de dados disponíveis para qualquer outra ciência (C.R.C., Paul, Nature Debates *on-line*, http://www.nature.com/nature/debates/fossil/fossil_9.html#4, julho de 2008).

Completude refere-se à representatividade de um táxon ou grupo taxonômico no registro sedimentar. Já foi dito que táxons diferentes possuem distintas probabilidades de preservação. Como resultado, o registro paleontológico não é completo, com determinados grupos taxonômicos (*e.g.*, moluscos) possuindo melhor representatividade do que outros (*e.g.*, cnidários medusoides). Esse fato é claramente demonstrado pelo escasso registro fóssil de organismos desprovidos de partes duras mineralizadas. A preservação de organismos de corpo mole (*e.g.*, fauna de Ediacara, Austrália) requer condições deposicionais particulares, as quais são geologicamente raras, ocorrendo em intervalos de tempo muito distintos e sob condições ambientais muito específicas (vide o item Preservação Excepcional). Contrariamente, os táxons com partes biomineralizadas estão melhor representados no registro fóssil.

Estimativas recentes (Kidwell & Holland, 2002) mostram que cerca de 50% das espécies de corais escleractíneos, 75% de equinoides e 90% de moluscos encontrados vivos possuem representantes mortos nas tanatocenoses locais (**tanatocenose** = assembleia de mortos, vide figuras 3.2 e 3.3) (Kidwell & Flessa 1996). Obviamente, porém, os processos operantes nos ambientes sedimentares diminuem ou reduzem a probabilidade de preservação de determinados táxons, como indicado por Valentine (1989). Esse autor demonstrou que 80% das espécies viventes de moluscos conchíferos, atualmente encontradas na província da Califórnia estão preservadas nas rochas locais do pleistocênico. Em outras palavras, do Pleistoceno para o Holoceno houve uma perda de aproximadamente 20% na representatividade de elementos desse grupo.

É importante observar ainda que, em geral, para os grupos taxonômicos providos de partes biomineralizadas, as perdas durante o processo de fossilização são relativamente previsíveis (Kidwell & Holland, 2002) e, atualmente, bem conhecidas. Dados muito recentes, disponíveis para os moluscos bivalves (Valentine *et alii*, 2006) mostram, por exemplo, que os táxons faltantes no registro fóssil, não representam uma amostra aleatória dentro desse grupo. Por exemplo, dos 1.292 *taxa* (gêneros e subgêneros) de moluscos viventes, 308 *taxa* não têm representantes no registro fóssil. Esses *taxa* faltantes apresentam, pelo menos, duas das condições a seguir: possuem conchas muito pequenas (em torno de 1 cm) e de fácil dissolução (aragoníticas), são parasitas ou comensais, ou vivem em áreas marinhas profundas (abaixo dos 200 metros), tendo

distribuição geográfica restrita (Valentine *et alii*, 2006). De fato, comumente, os organismos com partes duras de pequenas dimensões estão mais susceptíveis a destruição (física, química e/ou biológica) (Cooper *et alii*, 2006). Da mesma forma, esqueletos compostos por aragonita são preferencialmente destruídos por dissolução, se comparados aos de calcita. O tamanho das populações também exerce influência, estando os táxons com populações grandes melhor representados no registro (Kidwell & Flessa, 1996).

Mistura temporal (= *time-averaging* ou *temporal mixing*) refere-se à mistura de partículas bioclásticas (restos esqueletais) de diferentes idades (horas a milhões de anos) em uma única acumulação. Trata-se de um fenômeno comum e inerente ao registro sedimentar e que não pode ser removido ou eliminado pelas estratégias de coleta e análise dos dados paleontológicos (Kowalewski *et alii*, 1998). O fenômeno resulta da bioturbação dos sedimentos, da compactação, mas principalmente do retrabalhamento dos substratos por agentes hidráulicos, tais como as tempestades e ondas, sob regime de baixa taxa de sedimentação. De fato, na maioria dos ambientes sedimentares, o retrabalhamento e a deposição de sedimentos, por eventos de alta energia, como as tempestades (ambiente marinho) e inundações (ambiente fluvial) não ocorrem periodicamente, ou seja, no dia-a-dia. Esses são eventos episódicos no tempo. Portanto, normalmente, as taxas de sedimentação são relativamente mais baixas do que o tempo de vida dos indivíduos de uma dada população. Em outras palavras, as taxas de sedimentação do dia-a-dia não são, em geral, suficientemente altas, para individualizar camadas contendo as diferentes gerações que já existiram, de uma dada população, pois para que isso ocorresse seriam necessários soterramentos contínuos, individualizando as diferentes gerações, em estratos únicos. Obviamente, como essas condições não existem nos ambientes sedimentares, as tanatocenoses compreendem, em geral, acumulações de restos esqueletais de indivíduos de diferentes gerações, que nunca conviveram juntos (Kowalewski *et alii*, 1998; Olszewski, 2004). Em casos extremos, quando condições de baixa taxa de sedimentação prevalecem por períodos prolongados de tempo, coincidindo com mudanças ambientais, restos esqueletais de organismos de diferentes ambientes poderão estar misturados, em um único estrato sedimentar ou concentração fossilífera (Simões & Kowalewski, 1998). Tais estratos compreendem registros temporal e ambientalmente condensados (Simões & Kowalewski, 1998). O aumento na

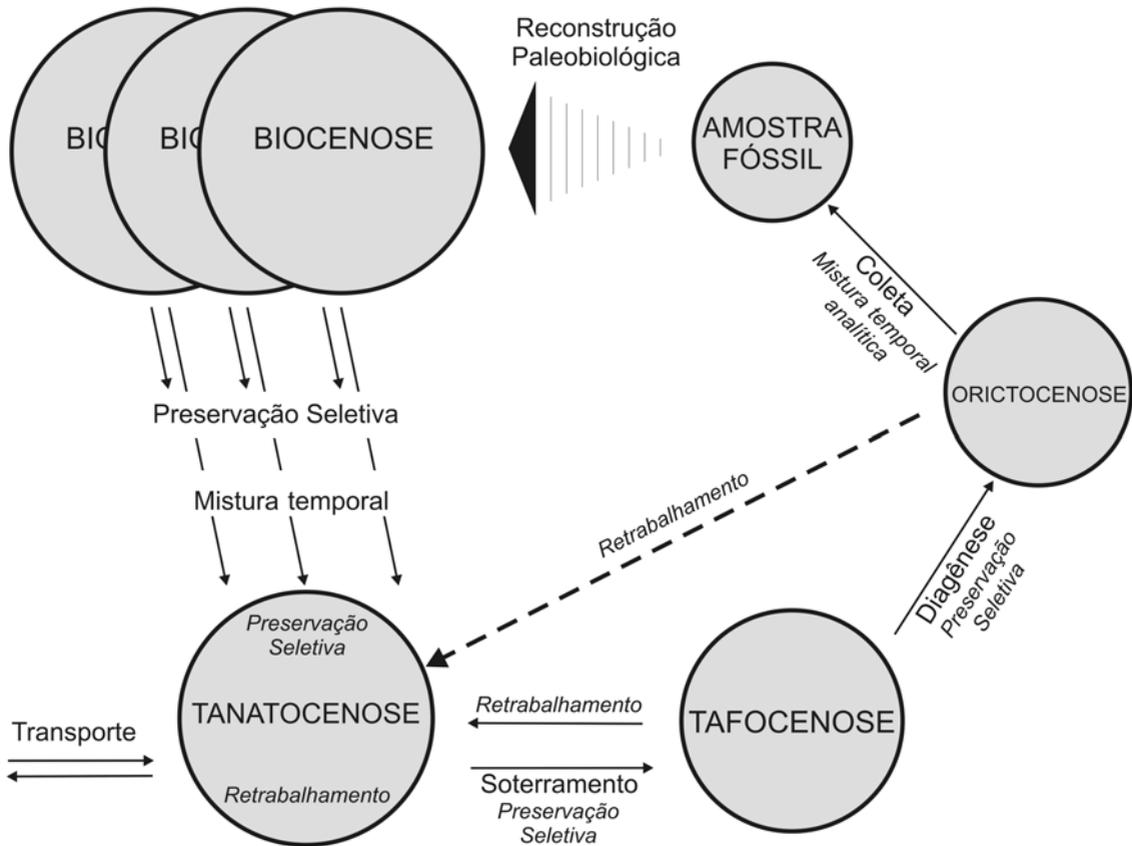


Figura 3.3 Representação esquemática do processo de fossilização, destacando os principais “filtros” que atuam nas diversas fases, partindo da comunidade de vida até a coleta. A redução do tamanho dos círculos no esquema representa a perda de informação paleobiológica ao longo do processo (modificado de Behrensmeyer *et alii*, 2000).

durabilidade dos esqueletos, em razão da robustez, só contribui para ampliar a possibilidade de ocorrência da mistura temporal, já que os esqueletos mais duráveis poderão permanecer por mais tempo nas superfícies deposicionais ou sobreviver aos inúmeros episódios de retrabalhamento e soterramento.

A pesquisa tafonômica da década de 1990 procurou tratar o problema da mistura temporal a fundo (veja uma síntese das escalas de tempo de acumulação para assembleias de invertebrados, vertebrados e plantas em Kidwell & Behrensmeyer, 1993a,b,c). Como resultado, sabe-se hoje que, para as acumulações de conchas de moluscos, braquiópodes e foraminíferos, em ambientes marinhos, plataformais, do Recente, a mistura temporal envolvida é da ordem de centenas a milhares de anos (*e.g.*, Caroll *et alii*, 2003; Barbour-Wood *et alii*, 2006). Padrão temporal semelhante é apresentado pelas concentrações de ossos de vertebrados em sistemas fluviais. Os depósitos sedimentares gerados em sistemas fluviais contêm os principais registros de vertebrados

fósseis. Neles também são verificadas as maiores misturas temporais. O retrabalhamento dos ossos depositados nos canais fluviais e nas planícies de inundação gera acúmulos de ossos com mistura temporal da ordem de 1 000 a 100 000 anos (Behrensmeyer, 1982; Behrensmeyer & Hook, 1992). Estudos indicam que é baixa a probabilidade de haver registros de sedimentações, nesse intervalo de tempo de 10^0 a 10^4 anos. Concentrações de ossos encontradas em sedimentos de canal fluvial indicam mistura temporal da ordem de 10^2 a 10^3 anos. Portanto, para serem fossilizados, os restos de vertebrados devem sobreviver ao retrabalhamento e outros fatores tafonômicos de destruição por intervalos prolongados de tempo. Nos canais fluviais, a quantidade de tempo envolvida numa tafocenose dependerá do grau de erosão da planície e da taxa de sedimentação nas barras. Behrensmeyer (1982) exemplifica da seguinte maneira: se o canal apresenta uma profundidade de 2 metros e os depósitos das barras apresentam uma taxa de acumulação de 0,5 m/1 000

anos (típico de depósitos fluviais, vide referências em Behrensmeyer, 1982), então a assembleia fóssil representará, pelo menos 4 000 anos. Em contraste ao verificado no caso dos invertebrados conchíferos e vertebrados, as acumulações de órgãos vegetais frágeis, tais como as folhas, por exemplo, apresentam mistura temporal de meses a anos, apenas.

A despeito das sérias implicações paleoecológicas do fenômeno de mistura temporal, um aspecto importante que tem sido demonstrado pelos resultados das pesquisas recentes, nessa área de investigação, é o de que as tafocenoses contendo mistura temporal, da ordem de centenas a milhares de anos são dominadas por indivíduos pertencentes às classes de idades mais recentes, sendo os mais antigos, numericamente menos representativos (figura 3.4) (Kidwell, 2002). Esse aspecto é, até certo ponto, previsível, pois a destruição e alteração dos materiais biológicos ocorrem durante a fase de acumulação desses. Portanto, os materiais mais antigos têm maior probabilidade de serem expostos aos agentes de destruição tafonômica do que os recém-incorporados aos sedimentos. Quanto maior a susceptibilidade à destruição e eliminação, menor a possibilidade de se juntar à tanatocenose. Por esse motivo, os elementos biológicos mais antigos contribuem pouco para a formação da acumulação bioclástica final (Kowalewski *et alii*, 1998; Olszewski, 2004).

Mistura espacial ou condensação ambiental diz respeito à mistura de partículas biogênicas de organismos que ocupam diferentes ambientes sedimentares em uma única acumulação bioclástica. Assim como o fenômeno de mistura temporal, a mistura espacial confunde e dificulta a habilidade dos paleontólogos de reconstruir e interpretar as antigas comunidades e paleoambientes. Por essa razão, o estudo tafonômico e sedimentar/estratigráfico deve, obrigatoriamente, preceder à análise paleoecológica. O aumento da robustez do esqueleto biomineralizado de muitos grupos taxonômicos ao longo do Fanerozoico, além de torná-los mais susceptíveis à mistura temporal, contribuiu também para torná-los mais propensos ao transporte e retrabalhamento, após a morte. Ou seja, tafocenoses contendo restos esqueléticos muito robustos e duráveis tendem a apresentar baixa resolução espacial. Em contraste, os restos de organismos com partes esqueléticas delgadas e frágeis estão menos sujeitos ao transporte ou a permanecerem por prolongados períodos de tempo na interface água/sedimento. Do mesmo modo, organismo com corpo mole ou mesmo os icnofósseis estão, em geral, preservados *in situ*, apresentando alta resolução espacial. Obviamente, não apenas a durabilidade irá influenciar, pois o transporte das partículas bioclásticas dependerá também de outros fatores, tais como, a forma,

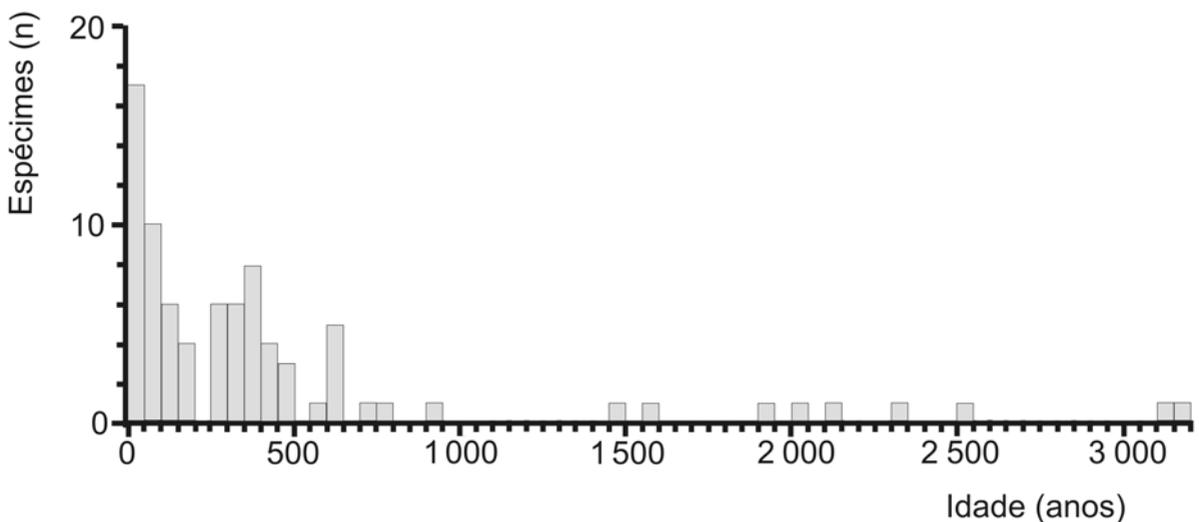


Figura 3.4 Estrutura da mistura temporal de concentração de conchas de braquiópodes da plataforma continental brasileira. Note que a mistura temporal é da ordem de 3 500 anos (idade da concha mais antiga na amostra). Observe, porém, que a maior parte dos espécimes pertence às idades mais novas, em torno de 0 (recém-mortos) a 500 anos (modificado de Carroll *et alii*, 2003).

a densidade, o peso da partícula e a energia do meio (competência do agente de transporte), dentre outros. Além disso, o modo de vida e o comportamento dos organismos também têm influência, já que os restos esqueléticos de organismos bentônicos, escavadores profundos, estão menos propensos ao transporte, do que os de organismos bentônicos de epifauna. Por exemplo, conchas espessas e duráveis de braquiópodes rhychonelliformes, tais como as verificadas na espécie *Bouchardia rosea* são acumuladas a dezenas de quilômetros do seu hábitat original (Simões *et alii*, 2007), mas conchas frágeis e delgadas de braquiópodes lingulídeos dificilmente são encontradas a muitos quilômetros do local de vida ou de morte desses invertebrados (Kowalewski, 1996). Esse exemplo é interessante, pois ilustra como os fatores intrínsecos (*e.g.*, espessura e durabilidade das conchas) podem influenciar a mistura espacial dos restos esqueléticos, de elementos de um mesmo grupo taxonômico (Brachiopoda), vivendo em um mesmo ambiente sedimentar (marinho raso).

Finalmente, com o intuito de consolidar os conceitos apresentados até aqui, em especial os relativos à qualidade do registro fóssil é conveniente tentar responder ao seguinte questionamento: Quem, por exemplo, possui melhor registro fóssil, os moluscos providos de partes biomineralizadas (*e.g.*, conchas) ou os órgãos vegetais frágeis, tais como, as flores? Essa questão é instigante e deve remeter o leitor a raciocinar sobre os possíveis fatores intrínsecos (relativos aos fósseis) e extrínsecos (relativos aos ambientes sedimentares) que estão envolvidos na formação do registro fóssil. A resposta rápida e intuitiva parece favorecer aos moluscos, pois esses organismos possuem conchas calcárias, as quais são resistentes e passíveis de melhor preservação. Já os restos vegetais, em especial as flores, são estruturas frágeis e delicadas, sendo destruídas rapidamente no ciclo exógeno. De fato, os órgãos vegetais têm, em geral, baixo potencial de preservação (exceto troncos, pólenes e esporos) (Greenwood, 1991; Kowalewski, 1997), especialmente se comparados aos elementos que compõem os esqueletos dos vertebrados e invertebrados conchíferos. Porém, a resposta não é assim tão simples quanto parece, pois o fato das conchas calcárias serem robustas e mais duráveis, na interface água/sedimento, aumenta as chances de mistura temporal e espacial dessas partículas. Consequentemente, embora mais completo, o registro fóssil dos moluscos tende a apresentar grande mistura

temporal e espacial. Já a preservação de órgãos frágeis, como as flores, implica em condições ambientais muito específicas, envolvendo o rápido soterramento, com pouca ou nenhuma exposição na interface água/sedimento. Portanto, embora sejam raros os depósitos que contêm esses fósseis, o que torna o seu registro muito incompleto, tais ocorrências possuem elevada resolução espacial e temporal (Kowalewski, 1997) (figura 3.5), possuindo, portanto, melhor qualidade do registro.

Para concluir, a seguir são listadas algumas generalizações importantes, referentes à natureza do registro fóssil:

- a) organismos providos de partes duras biomineralizadas têm maior potencial de preservação;
- b) preservação dos restos orgânicos é favorecida por rápido soterramento, especialmente por sedimentos finos (pouca turbulência), na ausência de organismos decompositores;
- c) perda de informação por processos tafonômicos, no ambiente marinho raso, resulta, tipicamente, da fragmentação, dissolução e biocerosão;
- d) perda de informação por processos tafonômicos, no ambiente continental, terrestre e fluvial, resulta, caracteristicamente, do transporte, desarticulação, retrabalhamento e quebra (fratura), por agentes hidráulicos (água) e biológicos (predação, carnívoria, pisoteio);
- e) organismos com distribuição vertical (temporal) e horizontal (geográfica) restrita tem menor probabilidade de preservação.

O Processo de Fossilização: Da Biosfera à Litosfera

O entendimento dos processos que levam à preservação dos elementos das antigas biotas é melhor visualizado através dos diversos estágios que conduzem à fossilização. Esses estágios estão representados nas figuras 3.2 e 3.3. A assembleia contendo os elementos vivos é denominada de **biocenose** (*Bio*=vida, *cenon*=comunidade; assembleia de vida) e os seus elementos mortos irão compor a **tanatocenose** (*Tanato* = morte, *ceno* = comunidade; assembleia de morte). Vários processos tafonômicos (descritos mais adiante) irão agir para formar a **tafocenose** (*Tapho* = sepultamento, *ceno* = comunidade; assembleia de restos soterrados) e, finalmente a **orictocenose** (*Oricto*=fóssil, *ceno*=comunidade; assembleia

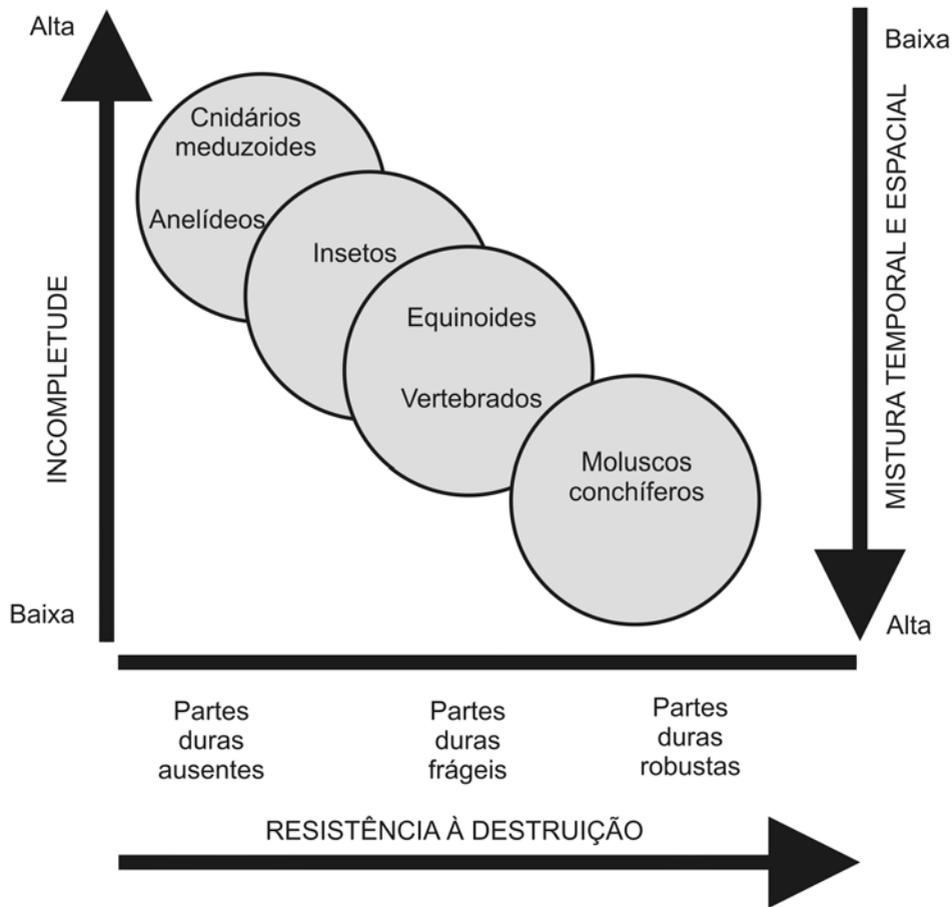


Figura 3.5 Modelo tafonômico recíproco, modificado de Kowalewski (1997). Explicação no texto.

fóssil que o paleontólogo encontra no jazigo fossilífero). O processo de fossilização tem início com os **processos necrológicos**, envolvendo a **morte e a decomposição (necrólise)** dos organismos, seguindo os **processos bioestratinômicos**, incluindo, por exemplo, a **desarticulação, o transporte/retrabalhamento** dos restos esqueléticos e o **soterramento final**. Por último, atuam os **processos diagenéticos (fossildiagênese)**. Em geral, predominam na fase bioestratinômica da preservação os processos biológicos e físicos (*e.g.*, fragmentação) e, em menor grau, os químicos. Após o soterramento, têm início os processos físico-químicos relativos a **diagênese**. Finalmente, nessa fase estão incluídas também as alterações produzidas pelos processos tectônicos que soerguem os estratos rochosos, expondo-os à superfície terrestre (figura 3.1).

A. Processos Necrológicos

A primeira fase do processo de fossilização envolve a morte e a decomposição dos tecidos de conexão orgânica, por ação bacteriana. É importante lembrar aqui, entretanto, que a morte isoladamente não é, necessariamente, pré-condição para que os restos esqueléticos dos organismos sejam incorporados aos sedimentos e, finalmente, preservados. Basta lembrar que alguns grupos vegetais perdem suas partes através de mecanismos fisiológicos. Folhas, por exemplo, podem ser descartadas durante o outono, ou ainda desconectadas durante fortes tempestades, assim como os frutos e as sementes. Determinados invertebrados produzem ecdise (muda), durante o desenvolvimento ontogenético. As mudas podem ser incorporadas ao registro fóssil, caso bem conhecido para os trilobites.

Obviamente, as mudas não representam indivíduos mortos. Mamíferos, por exemplo, perdem naturalmente os dentes. Portanto, tanto os vegetais, como os animais podem, em vida, perder partes de seus esqueletos as quais poderão ser incorporadas aos sedimentos sem que, necessariamente, a morte desses indivíduos tenha ocorrido. Contudo, na grande maioria dos casos, a morte compreende o início do processo de fossilização.

Na natureza são reconhecidos, basicamente, dois tipos de morte, ou seja:

- a) **morte seletiva;**
- b) **morte não seletiva.**

A morte seletiva, como o próprio nome sugere, é aquela que afeta, com maior probabilidade, determinadas faixas de idades de uma dada população. As causas decorrem, em geral, de fatores como o envelhecimento,

as doenças e a predação. A **morte seletiva** é dita **morte natural**, afetando os indivíduos mais jovens ou os mais idosos de uma dada população. A concentração fossilífera resultante deste processo irá apresentar predominantemente os elementos das classes de idades mais susceptíveis ao fenômeno (*e.g.*, jovens, senis), e um estudo estatístico das classes de tamanho (idades) irá apresentar uma distribuição bimodal, mais ou menos acentuada (figura 3.6). Porém, todo cuidado no tratamento dos dados deverá ser tomado, pois estes padrões podem ser resultantes, também, de transporte seletivo dos restos esqueléticos (= partículas bioclásticas).

O outro tipo de **morte** é a **não seletiva** ou **catastrófica**, que ocorre quando algum evento de grande magnitude (*e.g.*, enchentes descomunais, tempestades, secas, marés vermelhas, erupções vulcânicas) atinge

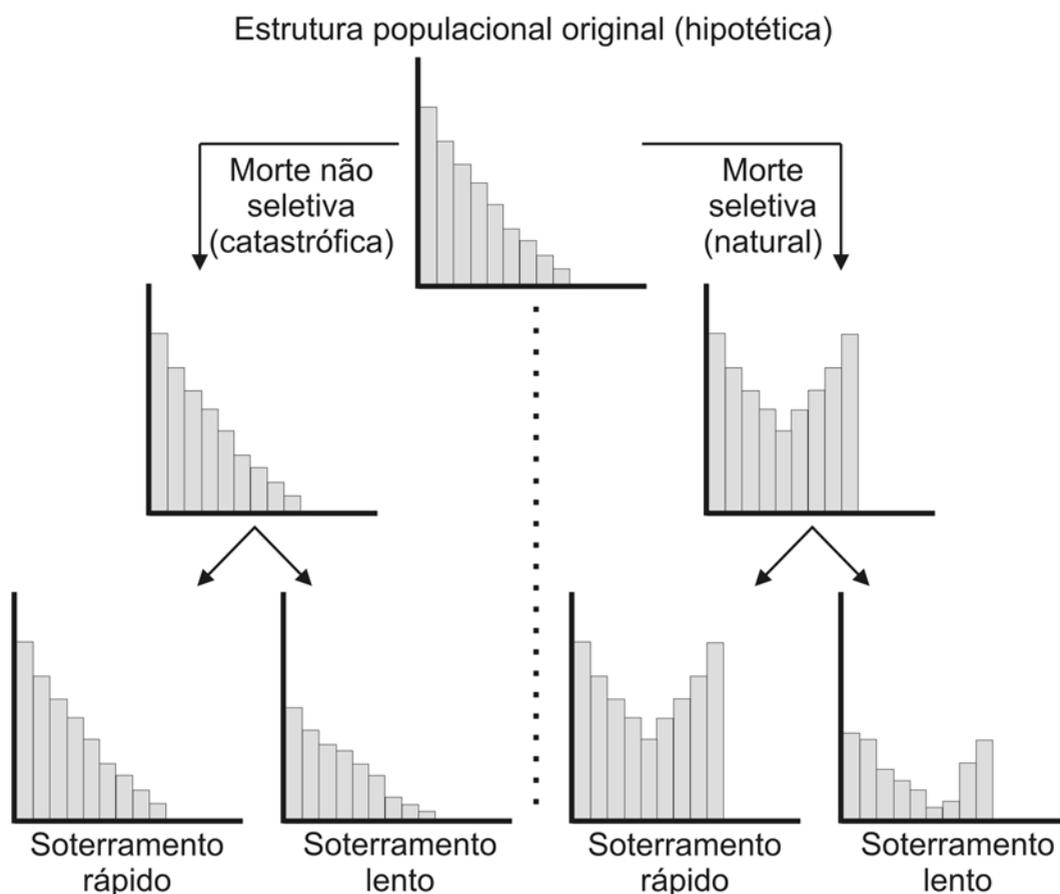


Figura 3.6 Padrões de classes de tamanho (desenvolvimento ontogenético), decorrentes de morte não seletiva (catastrófica) e de morte seletiva (natural), modificado de Shipman (1981). Notar o padrão de estrutura populacional preservada no caso de morte não seletiva e a bimodalidade, no caso de morte seletiva.

grande parte da população, indistintamente. Neste caso, as classes de idade irão apresentar uma distribuição que reflete mais ou menos fielmente a estrutura populacional original, mantendo as proporções entre juvenis, adultos e senis (figura 3.6).

Os estágios ontogenéticos (a idade) dos elementos presentes em uma dada tafocenose pode ser estimada utilizando-se critérios específicos para os diferentes táxons estudados. Para os invertebrados, por exemplo, são empregadas feições como o tamanho, o número de enrolamentos (espiras) ou de linhas de crescimento da concha. Já para os vertebrados utilizam-se feições como o desgaste dentário, a sinostose e o tamanho dos ossos.

Após a morte ou o descarte das partes esqueléticas, segue-se à decomposição (**necrólise**), por ação bacteriana e de outros organismos necrófagos ou decompositores. Esse processo é muito importante na história de preservação de qualquer organismo, pois é nessa etapa que ocorrerá, em maior ou menor grau, o consumo dos tecidos de conexão orgânica, favorecendo a desarticulação das partes esqueléticas. A decomposição é um processo contínuo que leva de horas a anos para se processar, dependendo das condições ambientais. Ao longo dos diferentes estágios de decomposição, alterações físicas irão ocorrer com os indivíduos mortos. As características morfológicas dos organismos (invertebrados *versus* vertebrados), os diferentes hábitos de vida (infauna *versus* epifauna), os distintos ambientes de morte e decomposição (marinho *versus* continental desértico) exercem influência no processo de necrólise.

Para exemplificar esse processo, a seguir será considerado um vertebrado terrestre, que permanecerá na superfície do solo, por um prolongado período de tempo (um ano), sem recobrimento por sedimentos. Nesse caso, tipicamente, a decomposição tem início em até três dias após a morte do organismo. Nesse período, externamente o organismo não aparenta ainda qualquer alteração física importante, mas internamente as bactérias que estavam presentes no trato intestinal, durante a vida do animal, começam a digerir os órgãos internos, particularmente o intestino. Com a decomposição dos tecidos, as enzimas digestivas presentes no intestino alcançam outras cavidades do corpo, contribuindo para sua decomposição. No intervalo de 4 a 10 dias após a morte, tem início a produção de gases intestinais (metano, gás sulfídrico) por bactérias anaeróbias (figura 3.7). Esse fato é extremamente importante do ponto de vista tafonômico,

porque no caso de vertebrados aquáticos ou que após a morte são transportados para os ambientes aquosos, a produção de gases intestinais contribui para a flutuação e transporte. Esse assunto será retomado mais adiante. Prosseguindo, a produção de gases cria pressão interna, forçando os fluidos para fora das células e vasos sanguíneos e outras cavidades do corpo. O cheiro produzido pelos gases atrai insetos. Já entre 10 e 20 dias, há o consumo e rompimento dos tecidos e escape dos gases. Concomitantemente, há perda de grandes volumes de fluidos corpóreos, os quais são absorvidos pelo solo ao redor. Alguns insetos se alimentam desse material ou dos tecidos. Nessa fase, a carcaça perde volume, colapsa e torna-se achatada. A atividade bacteriana segue, juntamente com a ação dos insetos. No período de 20 a 50 dias após a morte, todos os tecidos moles serão removidos, havendo ressecamento da carcaça e, a partir daí, até 360 dias após a morte, a decomposição irá se processar de maneira muito lenta. Se presentes alguns elementos tais como pelos e cabelos irão desaparecer, restando apenas os ossos. Esse processo de remoção dos tecidos moles é denominado de **esqueletonização**.

Em razão da rápida decomposição, somente em casos excepcionais os tecidos moles ficarão preservados (vide preservação excepcional: *fossil-lagerstätten*, mais adiante). Assim, em geral, somente as partes duras dos organismos são aquelas que têm maiores chances de preservação, pois em sua composição química existem grandes quantidades de elementos inorgânicos. As partes duras formam, normalmente, os esqueletos dos organismos, podendo ser interno ou **endoesqueleto** ou externo o **exoesqueleto**. Os principais componentes orgânicos presentes nas partes duras são as **Proteínas** (Colágeno, Queratina, Espongina, Conquiolina, Mucinas, Condrina), **Lipídios** (ou biomoléculas insolúveis, Cutina, Ceras) e **Glicídios** (ou carboidratos, Quitina, Tectina, Celulose, Lignina).

B. Processos Bioestratinômicos

Após a necrólise ou concomitantemente a essa, seguem-se os processos bioestratinômicos. Comumente, a modificação pós-morte dos restos esqueléticos é função de sua susceptibilidade à ação desses processos e do tempo de exposição a estes. Os processos bioestratinômicos atuam principalmente sobre as partes duras dos organismos. O **transporte e reorientação**, a **desarticulação** (separação dos restos esqueléticos, após a necrólise), a

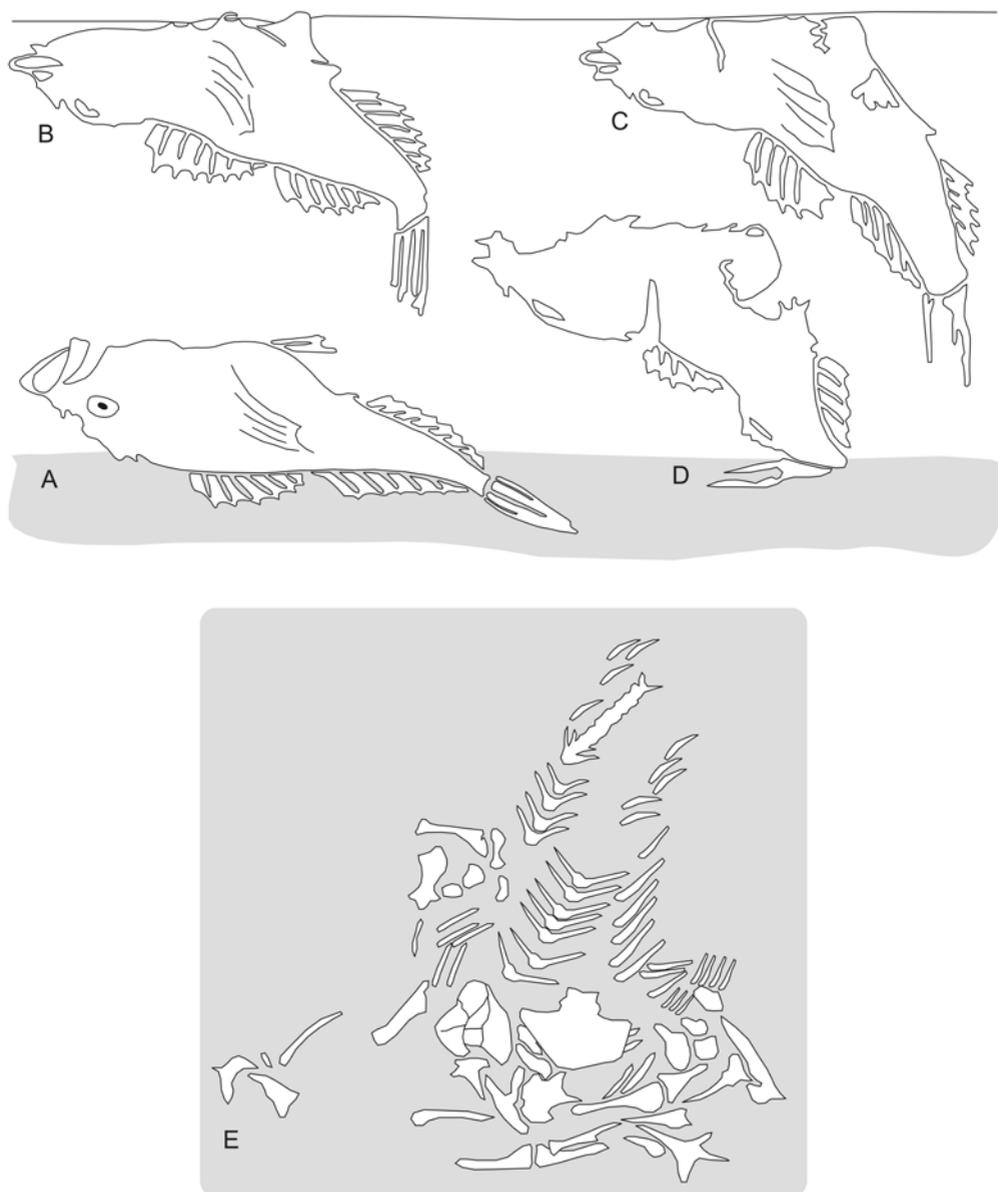


Figura 3.7 Diferentes estágios de decomposição de *Cottus scorpius* (peixe-escorpião), sob condições de águas calmas, anóxicas, na ausência de necrófagos. Os estágios A a D levam cerca de 4 dias, com água a 18°C. Note em A e B o inchaço decorrente da produção de gases e o rompimento dos tecidos em C e D. Após 3 meses (E) todos os tecidos moles foram consumidos, restando apenas os ossos junto ao substrato, modificado de Cadée (1991).

fragmentação (quebra dos elementos esqueléticos), a **corrosão** (combinação de abrasão mecânica e corrosão biogeoquímica das partes biomineralizadas) e o **intemperismo** (no caso de ossos expostos na superfície do solo) compõem o principal conjunto de processos bioestratigráficos que agem sobre os restos esqueléticos. Normalmente, esses processos ocorrem em sequência,

com a reorientação e desarticulação ocorrendo rapidamente após a morte do organismo, seguindo a fragmentação e corrosão, isso se os restos esqueléticos sofrerem prolongada exposição na interface água/sedimento ou na superfície do solo (Brett & Baird, 1986; Martin, 1999; Holz & Simões, 2002).

Desarticulação, transporte e soterramento em invertebrados

A tabela 3.1 sintetiza algumas das principais feições bioestratinômicas observadas nas assembleias de invertebrados marinhos e seu possível significado tafonômico e paleoambiental. **Desarticulação** dos elementos esqueléticos em invertebrados depende, em grande parte, do tipo de esqueleto apresentado (*e.g.*, univálvio, bivalvio, multielemento, tabela 3.2), da energia do meio e das taxas de sedimentação. Embora agentes biológicos possam causar desarticulação dos restos esqueléticos, esta feição resulta, normalmente, de processos físicos, especialmente o transporte e

retrabalhamento. No ambiente marinho, a desarticulação diminui com o decréscimo da energia do meio, tanto que, nos ambientes de plataforma aberta, a proporção de valvas articuladas de moluscos bivalves é maior, do que nos habitats de águas rasas (Henderson & Frey, 1986). Já o soterramento rápido, as condições de anoxia e a baixa energia do meio, parecem ser os responsáveis pela ocorrência de restos esqueléticos articulados. Speyer & Brett (1986) e Brett & Seilacher (1991) destacam que espécimes articulados parecem ocorrer preferencialmente nos ambientes caracterizados, frequentemente, por soterramento catastrófico ou por baixas temperaturas e anoxia. Tais condições inibem ou diminuem a ação de organismos

Tabela 3.1 Relações entre as feições bioestratinômicas de concentrações fossilíferas marinhas e seu possível significado paleoambiental

FEIÇÕES BIOESTRATINÔMICAS	IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS
Agrupamento de conchas de epifauna ou semi-infauna preservadas com as valvas articuladas fechadas, em posição de vida.	Soterramento instantâneo (<i>in situ</i>) de conchas de branquiópodes ou bivalves gregários.
Bivalve escavador preservado com a concha articulada fechada em posição de vida.	Soterramento rápido, sem resposta de escape.
Bivalve preservado com a concha articulada aberta (<i>butterflied</i>).	Soterramento rápido, porém não instantâneo.
Bivalve escavador preservado com a concha articulada fechada, mas não em posição de vida.	Soterramento rápido, com erosão do substrato.
Carapaças de equinodermas articuladas ou pouco desarticuladas.	Soterramento rápido, episódico.
Trilobitas intactos, enrolados.	Soterramento episódico associado a uma resposta do organismo (enrolamento) a um distúrbio ambiental.
Trilobitas intactos com carapaça não enrolada.	Soterramento episódico sem resposta do organismo a um distúrbio ambiental.
Exoesqueleto de cnidários (<i>e.g.</i> , corais) invertidos.	Erosão episódica do fundo por ondas ou correntes; ambientes afetados por tempestades.
Fósseis de invertebrados preservados em posição hidrodinâmica instável.	Soterramento rápido com pouco ou nenhum distúrbio do fundo; ambientes de baixa energia abaixo do nível de base das ondas de tempestade.
Diferença acentuada na porcentagem de valvas pediculares e braquiais em conchas de braquiópodes.	Prolongada exposição na interface água/sedimento, com ou sem transporte, em ambientes de energia moderada a alta.
Diferença acentuada na porcentagem de céfalos ou pigídios em carapaças de trilobitas.	Retrabalhamento em ambiente de alta energia.
Bioclastos fragmentados.	Retrabalhamento por organismos bioturbadores ou fratura mecânica por ondas em ambientes de águas muito rasas. Compactação.
Bioclastos pequenos de tamanho similar, exibindo fragmentação ou outras feições indicativas de transporte.	Transporte seletivo por correntes. Normalmente, indica ambiente de alta energia.
Esqueletos ramosos de corais, briozoários e graptozoários preservados intactos ou pouco fragmentados.	Condição de água calma.

Tabela 3.2 Classificação dos diferentes tipos de esqueleto de invertebrados, segundo Speyer & Brett (1988)

TÁXON	TIPO DE ESQUELETO				
	Maciço	Arborescente	Univálvios	Biválvios	Multielemento
CORAIS					
Rugosa	∇	∇			
Tabulata	∇	∇			
BRIOZOÁRIOS					
Trepostomata	∇	∇			
Cryptostomata		∇			
BRAQUIÓPODES					
Inarticulados				∇	
Articulados				∇	
MOLUSCOS					
Pelecípodes				∇	
Gastrópodes			∇		
Cefalópodes			∇		
Escafópodes			∇		
ARTRÓPODES					
Trilobitas					∇
Ostracodes				∇	
Conchostráceos				∇	
Insetos					∇
Filocarídeos					∇
EQUINODERMAS					
Crinoides					∇
Blastoides					∇
Equinoides					∇
Ofiuroides					∇
GRAPTOZOÁRIOS		∇			

necrófagos da infauna ou epifauna e o curto período de tempo entre a morte e o soterramento impede que as carapaças dos invertebrados se desarticulem.

O **transporte** seletivo de carapaças de invertebrados marinhos dependerá do tamanho, forma e densidade do esqueleto e da energia do agente transportador. Transporte acentuado (dezenas de metros/

quilômetros) de conchas está associado aos eventos de alta energia (tempestades), quando os animais bentônicos da infauna, de ambientes de águas rasas são exumados e transportados por correntes de tempestades e, posteriormente, redepositados em ambientes plataformais, especialmente as conchas pequenas e delgadas.

A **fragmentação** pode ter origem física (hidráulica), química (corrosão) ou biológica (predação). Ondas e correntes atuando sobre substratos duros (*e.g.*, areia, cascalho) são os agentes mais efetivos na fragmentação das carapaças de organismos marinhos. Por outro lado, em condições de correntes turbulentas, conchas pequenas e finas podem ser colocadas em suspensão, sendo transportadas “flutuando” acima do substrato. Consequentemente, o grau de fragmentação exibido por estas conchas é menor do que o apresentado pelas conchas maiores e pesadas, as quais são transportadas junto ao substrato, sofrendo atrito com o fundo e com outros bioclastos.

Em determinados ambientes sedimentares, como a plataforma continental, abaixo do nível de base de ondas de tempestades, invertebrados da infauna podem ser soterrados vivos. De fato, invertebrados marinhos preservados em posição de vida (*in situ*) e, portanto, sem transporte e reorientação, são excelentes indicadores de sedimentação rápida (episódica), sem significativo distúrbio junto ao fundo. Contrariamente, inversão completa do exoesqueleto de corais, por exemplo, reflete a atuação de fortes ondas e correntes junto ao fundo, sugerindo a ocorrência de eventos de tempestade. No Brasil, exemplos desse tipo de preservação ocorrem com os bivalvíos da Formação Piauí (Carbonífero) (Anelli *et alii*, 1998) e os conulários da Formação Ponta Grossa (Devoniano) (Simões *et alii*, 2000; Rodrigues *et alii*, 2003).

Desarticulação, transporte e soterramento em vertebrados

A sequência ou ordem de **desarticulação** é um importante fator na análise da história tafonômica de um vertebrado, porque fornece subsídios importantes para o entendimento dos processos e eventos ocorridos no período pós-morte/pré-soterramento. Os interessados poderão recorrer a Bertoni-Machado (2008), para uma revisão dos processos tafonômicos em vertebrados continentais. A sequência de desarticulação do esqueleto vertebrado dependerá da anatomia corporal, do clima (pode ocorrer mumificação) e do tempo decorrido entre a morte e o soterramento. Em vertebrados, a sequência normal de desarticulação (Toots, 1965) é a seguinte:

- a) desconexão do crânio;
- b) desencaixe da mandíbula;
- c) desconexão das cinturas pélvica e escapular;

- d) desconexão dos membros em ossos isolados;
- e) desencaixe das costelas;
- f) desarticulação da coluna vertebral.

Em vertebrados terrestres, sob clima árido, esta sequência é prejudicada devido à **mumificação** (preservação parcial das partes moles por desidratação) das carcaças. Fatores adicionais, como a ação de necrófagos e, no caso de vertebrados terrestres, o pisoteio (*trampling*), podem contribuir também para a desarticulação esquelética (figura 3.2).

De acordo com a **transportabilidade** hidráulica, Voorhies (1969) classificou os elementos esqueléticos dos vertebrados em três grupos, conhecidos por Grupos de Voorhies. No Grupo I, encontram-se os elementos removidos quase que imediatamente, sendo compostos por falanges, carpais e tarsais e ossos porosos como o esterno e as vertebrais sacrais. No Grupo II, estão os restos removidos por saltação e rolamento, como os fêmures, úmeros, tíbias, fíbulas e costelas. Por fim, no Grupo III, estão os restos que compõem os chamados “depósitos residuais”, incluindo elementos pesados e pouco transportáveis, como o crânio e a mandíbula. Segundo Behrensmeyer (1975), as diferentes proporções de elementos dos Grupos de Voorhies, numa assembleia fóssil, podem fornecer evidências da proximidade dos fosséis da tanatocenose original e, por conseguinte, dos habitats onde estes animais viviam. Além dos fatores citados anteriormente, quando há transporte hidráulico, há uma certa reorientação dos ossos, a qual, para os ossos longos, será com a epífise maior voltada contra a corrente e as mandíbulas com a convexidade voltada para cima (Behrensmeyer, 1990).

O transporte biogênico, por predadores e/ou necrófagos, de elementos ósseos pode ser diferenciado do transporte hidráulico quando não se observar uma separação dos ossos em grupos de Voorhies e, muitas vezes, os ossos aparecem de uma maneira caótica, ou seja, sem nenhuma orientação preferencial (vide Bertoni-Machado & Holz, 2006, para um exemplo da atuação de necrófagos na gênese de assembleias de vertebrados triássicos do Rio Grande do Sul).

No caso de vertebrados, uma possibilidade de preservação de esqueletos inteiros, tanto em sistemas deposicionais continentais, quanto marinhos, envolve o transporte de carcaças articuladas (= carcaças d’água) (figura 3.7). É sabido que a desarticulação de um organismo e o transporte sofrido por seus restos estão intimamente relacionados, uma vez que muitas vezes o transporte se inicia quando a desarticulação ainda não

terminou. Torna-se importante salientar, então, que nem sempre o alto grau de articulação de uma carapaça implica necessariamente na ausência de transporte. Muitas vezes, carcaças inchadas pelos gases da putrefação (figura 3.7), que ainda não tiveram os tecidos rompidos e se encontram cheias de gás no seu interior, o que diminui a densidade, são incorporadas pela carga do canal e podem ser transportadas por longas distâncias antes que os gases escapem e a carapaça afunde. Esse processo é bastante importante de ser observado, já que muitas vezes organismos são encontrados longe do seu verdadeiro hábitat e caso o transporte não seja levado em consideração, o paleontólogo poderá interpretar erroneamente a presença deste grupo, num determinado ambiente, levando a graves problemas nas reconstituições paleoecológicas. Identificar as chamadas carcaças d'água pode ser feito quando o esqueleto articulado apresentar um modo caótico na disposição dos ossos, sem a curvatura cervical observada em elementos articulados que foram soterrados, sem terem sido transportados, já que, quando os gases intestinais escapam, o organismo afunda e a preservação ocorre do jeito que a carapaça se acomodou junto ao fundo do corpo d'água (figura 3.7).

Os restos de vertebrados são, a princípio, resistentes à **fragmentação**, porque um osso é um elemento com certa elasticidade, devido à sua estrutura interna (canais, osso esponjoso), sendo capaz de absorver certos impactos. Contudo, ossos apresentam sinais evidentes de fragmentação nos casos de acúmulos muito transportados, retrabalhados e concentrados ao longo de um grande período de tempo. Um exemplo deste tipo de concentração fossilífera é o registro de mesossaurídeos nas rochas da Formação Irati (Permiano) da Bacia do Paraná. Em muitos casos, ocorrem acúmulos de ossos desarticulados e fragmentados, produto da ação de ondas sobre as carcaças de animais mortos, durante eventos de alta energia, como tempestades (Holz & Soares, 1995; Soares, 2003).

Desarticulação, transporte e soterramento em plantas vasculares

O registro fóssil de plantas vasculares é, em geral, composto por órgãos isolados. Somente sob condições particulares de preservação, órgãos ainda em conexão orgânica (articulados) são preservados. Em outras palavras, **desarticulação** é um dos processos tafonômicos que mais afeta os restos macroscópicos de plantas vasculares.

De fato, uma vasta quantidade de biomassa é perdida pelas plantas vasculares através de mecanismos intrínsecos ou extrínsecos. Conforme já comentado, essa “produção” de partes esqueléticas não necessariamente implica na morte do vegetal produtor. Dentre os intrínsecos, os mecanismos fisiológicos, tais como a abscisão, durante o crescimento ou sazonalidade climática, a perda da casca (súber) durante o crescimento volumétrico e a dispersão de órgãos reprodutivos se destacam como os principais processos de produção de partes vegetais. Já os mecanismos extrínsecos, envolvem a perda de partes vegetais em decorrência de fatores abióticos (físicos), tais como furacões, vendavais e chuvas torrenciais. Em todos esses casos, grande quantidade de matéria orgânica vegetal é disponibilizada, em um curto intervalo de tempo (geologicamente instantâneo).

Uma vez disponibilizados, a degradação dos órgãos vegetais, sob condições subaéreas, ocorrerá na seguinte sequência: protoplasma, celulose, lignina, cutícula e esporopolenina. Além disso, a matéria vegetal carbonizada (por incêndios, por exemplo) é resistente à decomposição (Scott & Collinson, 1983). Restos vegetais permanecendo sob as camadas superficiais do solo irão ser decompostos por bactérias, fungos e invertebrados, dentre outros. Essa degradação faz parte da reciclagem de matéria orgânica e a velocidade com que se processa dependerá das condições climáticas, da natureza do substrato (argiloso *versus* arenoso) e das características intrínsecas do órgão vegetal. Uma vez que no meio subaéreo os órgãos vegetais serão decompostos, o acesso a um corpo de água e sua posterior incorporação aos sedimentos aumentam o potencial de preservação desse grupo. O acesso aos ambientes aquáticos se dá pelo transporte eólico ou pela incorporação de restos vegetais de elementos que vivem às margens dos corpos de água, por distintos processos, tais como: queda direta, escorregamentos e erosão das margens dos rios, soterramento, durante cheias. Uma vez no corpo de água os órgãos vegetais podem flutuar e ser transportados pelas correntes a longas distâncias. A flutuabilidade de determinados órgãos vegetais, como folhas, por exemplo, depende da morfologia, espessura da cutícula, número de estômatos, grau de lignificação, fragmentação e degradação prévias, além da competência do agente de transporte. É importante observar, contudo, que assim como no meio subaéreo, no aquático, os restos vegetais estarão também susceptíveis à degradação química e biológica. Ferguson

(1985) notou que órgãos de espécies vegetais nutritivas são decompostos primeiros.

A rápida incorporação (**soterramento**) dos órgãos vegetais no substrato é condição primordial para preservação desses. Portanto, fatores como as taxas de sedimentação, os tipos de sedimentos envolvidos e o hábito de vida das plantas vasculares terão papel importante durante o processo de fossilização. O soterramento poderá se dar em intervalos geologicamente instantâneos ou durante prolongados períodos de tempo. A preservação de vegetais *in situ* (na posição de vida) ou no ambiente de vida está associado, em geral, a eventos geológicos episódicos, como os fluxos de massa e enchentes. Nesses casos, os órgãos vegetais da copa das árvores são perdidos, mas raízes e troncos são preservados. No caso das estruturas radiculares, os órgãos vegetais que estão profundamente implantados no substrato possuem maior potencial de preservação. Por outro lado, a sedimentação por partículas finas (argilosas) são mais favoráveis à preservação de órgãos vegetais, em decorrência da porosidade limitada e maior plasticidade desses sedimentos (Ferguson, 1985).

Transporte, decantação e soterramento em microfósseis (ênfase em foraminíferos)

A tafonomia de microfósseis, exceto às formas planctônicas, é menos estudada do que a dos grupos de organismos acima apresentados. Em geral, as análises tratam, principalmente, das questões referentes ao transporte, a velocidade de decantação e a dissolução das carapaças. Sínteses importantes sobre a tafonomia de microfósseis (ênfase em planctônicos) aparecem em Hemleben *et alii* (1989); Molina (1990, 1996), Martin (1999); Martin *et alii* (1999), Molina (2002) e Martinez (2007).

Os processos tafonômicos (bioestratinômicos e diagenéticos) que afetam as carapaças dos microorganismos não são, em sua essência, distintos daqueles que atuam sobre os esqueletos de organismos de maior porte. Contudo, em decorrência de seu tamanho pequeno, existem algumas particularidades importantes. Por exemplo, a dissolução é um dos principais processos que afetam tais partículas.

Em decorrência de suas pequenas dimensões, testas de microfósseis calcários, particularmente foraminíferos, são muito susceptíveis ao **transporte** após a morte (Martin, 1999). Sob condições de águas rasas, plataformais de alta energia, bem como nos

estuários e planícies de maré, as testas de foraminíferos são colo-cadas em suspensão na coluna de água e transportadas. Experimentos de transportabilidade com testas de foraminíferos bentônicos (veja uma síntese em Martin, 1999), mostram que, em geral, a forma da testa, a orientação inicial no substrato e a natureza desse influenciam o comportamento da partícula, durante o transporte. A velocidade tracional da corrente pode variar de 1-22 cm/s⁻¹, sendo que sob tais condições o movimento das testas irá variar de rolamento a suspensão. Quando em suspensão as testas estão sujeitas ao transporte lateral. Nas águas oceânicas superficiais, a velocidade de deriva necroplantônica pode variar de 0,5 a 3,2 km/hora, transportando lateralmente as testas de foraminíferos planctônicos por longas distâncias (Molina, 1996).

Outro fator que influencia a tafonomia das testas de foraminíferos é o seu comportamento de decantação. Em geral, o peso, a densidade, o tamanho e a forma da partícula exercem grande influência no padrão de decantação das partículas bioclásticas. Dentre as principais formas de testas, as planares, com muitas câmaras são as que exibem menor velocidade de decantação. Isso quer dizer que, tais partículas podem permanecer na coluna de água por maior tempo, estando, desse modo, sujeitas ao transporte (vide Simões *et alii*, 2007, para um efeito similar com conchas de braquiópodes). Do mesmo modo, as carapaças de foraminíferos mortos, contendo ainda restos do citoplasma tendem a decantar mais lentamente, do que aquelas completamente vazias (Molina, 1996), pois as que ainda contêm protoplasma não são facilmente preenchidas. Estudos de velocidade e comportamento de decantação de testas de espécies de *Globigerinoides*, uma forma planctônica, mostram que as carapaças vazias de *G. ruber*, com peso aproximado de 5 µg, decantam a uma velocidade de aproximadamente 320 metros/dia, enquanto que as de *G. truncatulinoides*, com peso de cerca de 50 µg, decantam 1 400 metros/dia. Desse modo, a maior parte das carapaças de foraminíferos planctônicos leva de 3 a 12 dias para atingir a profundidade de 3 800 metros. Em outras palavras, em decorrência do tempo de residência na coluna de água e as velocidades das correntes marinhas, as carapaças de foraminíferos planctônicos estão sujeitas a acentuado transporte, após a morte, gerando assembleias alóctones. Essas são identificadas pela acentuada seleção granulométrica das carapaças (Molina, 1996). Além do

transporte, a bioturbação é outro fator de mistura das testas de foraminíferos nos sedimentos.

Além do transporte, as carapaças de foraminíferos e outros micro-organismos estão sujeitas também à abrasão e bioerosão. A **bioerosão** em foraminíferos é causada, principalmente, por bactérias endolíticas, fungos, algas e esponjas, dentre outros. Assim como no caso dos macroinvertebrados, o processo de bioerosão pode começar em vida, seguindo a biodegradação, após a morte. Diferentes tipos de perfurações (horizontais, verticais) são produzidas por esse processo, o que facilita também a ação da dissolução das carapaças.

A **dissolução** é um dos principais agentes de destruição das carapaças de micro-organismos (vide Thunell & Honjo, 1981 e Malmgren, 1987, para escalas de susceptibilidade à dissolução em foraminíferos atuais e fósseis, respectivamente), em razão de seu pequeno tamanho, tanto que, nos foraminíferos planctônicos as carapaças juvenis são dissolvidas mais rapidamente, do que a dos indivíduos adultos. Obviamente, o processo de dissolução depende da estabilidade dos constituintes minerais da carapaça (mineralogia e microestrutura da carapaça), frente aos fatores do ambiente de sedimentação (concentração de CO₂, pH, temperatura, pressão, teor de matéria orgânica do substrato, etc.). Sob condições de pH ácido, como os encontrados nos ambientes de mangues e estuários, ou nos substratos ricos em matéria orgânica, as carapaças de foraminíferos podem ser dissolvidas em apenas um dia (Molina, 1996; Martinez, 2007). Um aspecto muito importante é o de que, comumente, a dissolução provoca o rebaixamento das estruturas proeminentes das carapaças (erosão química) ou mesmo a fratura dessa, à moda do que ocorre com a abrasão. Porém, nesse caso, o processo é químico e não físico (mecânico). Em geral, as carapaças com feições de dissolução apresentam superfície externa, com textura granular, onde se observa a individualização dos minerais de carbonato de cálcio. Além disso, as carapaças exibem alteração de cor. Abaixo da profundidade de compensação do carbonato de cálcio (3 000 a 4 000 metros), os fundos abissais são constituídos, maiormente, por micro-organismos de esqueleto silicoso, em decorrência da dissolução do carbonato de cálcio. Se, de um lado, o tamanho pequeno das testas de foraminíferos contribui, sob condições apropriadas, para sua rápida dissolução, por outro, ele favorece também o seu **rápido recobrimento** e inclusão nos sedimentos. Esse fato, aliado a durabilidade de determinadas testas, assegura um alto potencial de preservação para as carapaças desses microfósseis.

C. Outros Processos Bioestratinômicos

Abrasão refere-se ao desgaste mecânico das partículas bioclásticas ocorrendo, primeiramente, naquelas que permanecem expostas à interface água/sedimento, por prolongados períodos de tempo, sob condições de alta energia (figura 3.8). Em condições de águas muito rasas, agitadas, a abrasão é o principal agente físico de desgaste dos esqueletos de invertebrados (Brett & Baird, 1986; Simões *et alii*, 2007). Experimentos em laboratório demonstram que arcia grossa, mal selecionada, é um importante agente abrasivo, desgastando e destruindo conchas de bivalves (Driscoll & Weltin, 1973) e braquiópodes (Torello, 2004), em poucas horas. Por outro lado, o processo de abrasão não atua tão intensamente nos ambientes de águas mais profundas, de fundo argiloso, onde a bioerosão e a dissolução são os principais agentes de destruição dos bioclastos (Driscoll, 1970; Driscoll & Weltin, 1973). Geralmente, o desgaste de feições anatômicas proeminentes dos esqueletos de invertebrados (*e.g.*, umbo, carena, ornamentação, da concha de bivalvíos e braquiópodes) são bons indicadores de abrasão (Simões *et alii*, 2007), mas conforme já referido, tanto a abrasão mecânica, quanto à dissolução podem produzir feições tafonômicas semelhantes nos bioclastos. A distinção entre ambos os processos, entretanto, se dá, em geral, pela textura superficial do bioclasto, que é polida nos que sofreram abrasão e granular, nos que sofreram dissolução (figura 3.8).

Restos ósseos resistem melhor frente aos agentes de abrasão, a não ser quando pré-fossilizados. Ossos de animais recém-mortos são, em sua maioria, elementos pouco densos, passíveis de flutuar, apresentando, como já dito, certa elasticidade. Quando pré-fossilizados (*e.g.*, durante a fase eo-diagenética em um horizonte de solo) e retrabalhados por eventos posteriores de erosão e transporte, os ossos já perderam sua elasticidade original e aumentaram sua densidade, vindo a sofrer maior desgaste e fragmentação (Reif, 1971; Behrensmeyer, 1975). Cook (1995) observa, entretanto, que acumulações de vertebrados em sistemas fluviais de alta energia são caracterizadas por ossos fragmentados e com muita abrasão, resultantes de vários ciclos de retrabalhamento, ao contrário de ambientes de baixa energia, onde os ossos encontrados são menos fragmentados e com pouco ou nenhum sinal de abrasão.

Bioerosão envolve diversos processos corrosivos, causados por agentes biológicos que levam a

degradação das partes duras esqueletais, de indivíduos vivos ou mortos. O processo é particularmente severo nos ambientes marinhos plataformais, onde fungos, esponjas e anelídeos frequentemente causam perfurações nas carapaças de carbonato de cálcio (figura 3.8). Em muitos casos, como o descrito para braquiópodes da plataforma continental brasileira, o processo pode

iniciar em vida. A bioerosão pode contribuir também para a fragmentação dos bioclastos, por aumentar a fragilidade desses. Não é incomum observar bioclastos fragmentados, tendo a superfície da fratura, como áreas correspondentes às galerias ocupadas por organismos parasitas ou co-mensais.

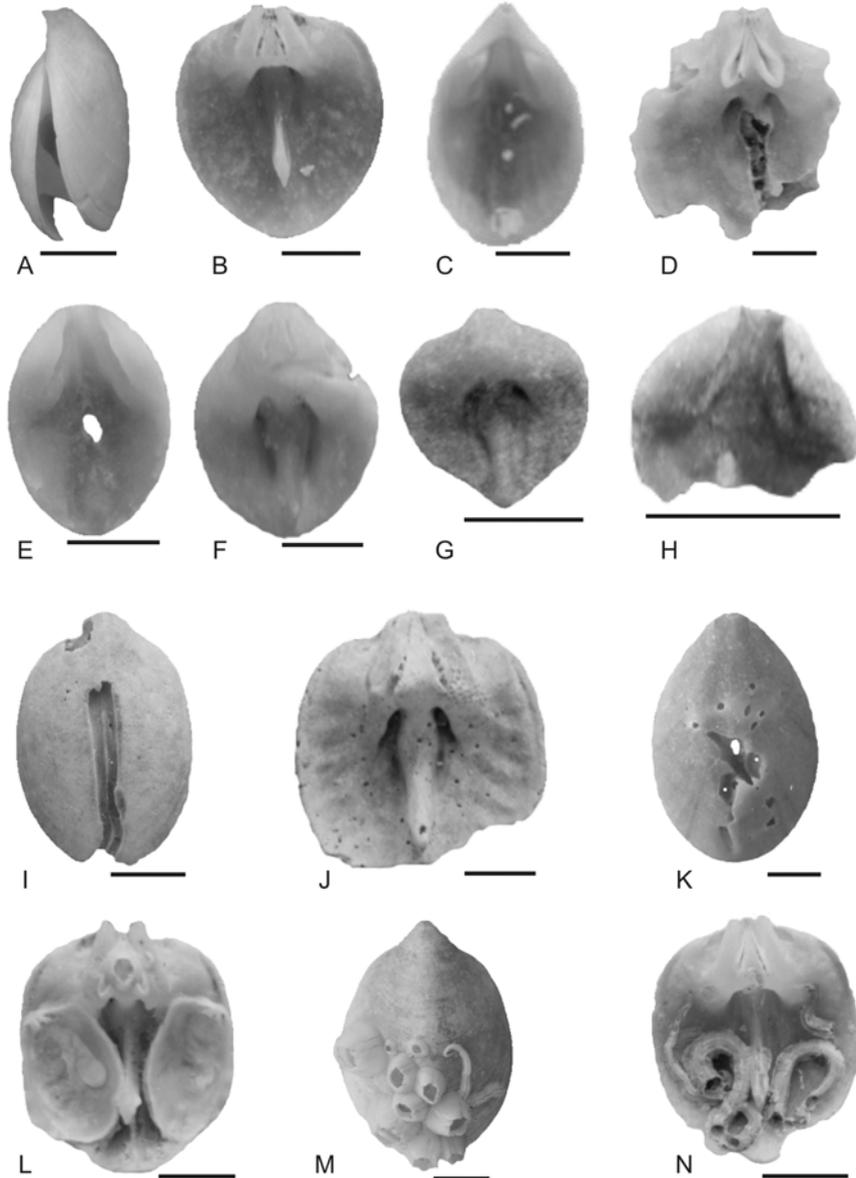


Figura 3.8 Diferentes estágios de alteração tafonômica de um mesmo bioclasto (conchas de braquiópodes, *Bouchardia rosea*). Em A, B e C, concha recém-morta, sem alterações. Em D, concha fragmentada pela ação de organismos durofágos (quebra facilitada por agentes biológicos). Já em E e F, as conchas mostram abrasão, pela ação de agentes mecânicos (hidráulicos), enquanto em G e H, por agentes químicos, dissolução. Note que em ambos os grupos de conchas, as alterações produziram o rebaixamento (erosão) das estruturas mais proeminentes das conchas (bico, umbo, dentes), porém, por processos distintos. De I a N, conchas com bioerosão (perfuradas) e incrustação. Escala gráfica (5 mm).

Dissolução refere-se ao desgaste químico dos restos esqueléticos (figura 3.8), podendo estar associada à atividade das águas intersticiais, de organismos, no caso de bioerosão, ou das águas subterrâneas e superficiais (intemperismo). Sob condições de águas não saturadas em carbonatos ou de pH baixo, os restos esqueléticos carbonáticos tendem a se dissolver (Brett & Baird, 1986; Speyer & Brett, 1988). No ambiente marinho, conchas e outros bioclastos aragoníticos, são passíveis de rápida dissolução ou neomorfismo para calcita (forma mais estável do carbonato de cálcio). Nos oceanos a dissolução depende fundamentalmente do conteúdo de CO₂, o qual aumenta com as altas pressões e baixa temperatura. Desse modo, a partir de determinadas profundidades abaixo da profundidade de compensação do carbonato de cálcio, que é variável no tempo e no espaço, os esqueletos carbonáticos se dissolvem, sobretudo dos micro-organismos planctônicos. Entre esses as conchas dos moluscos pterópodes se dissolvem ao atingir 3 000 metros, enquanto que as testas dos foraminíferos calcíticos são dissolvidas a partir de 4 000 a 5 000 metros de profundidade, nas médias e baixas latitudes (Molina, 1996).

O termo **corrosão** é empregado para as feições de desgaste originadas conjuntamente pelos processos de abrasão, bioerosão ou dissolução. Na prática, o grau de corrosão apresentado pelos restos esqueléticos está diretamente relacionado com o tempo de exposição na interface água/sedimento. Brett & Baird (1986) ilustraram, por exemplo, corais rugosa exibindo corrosão diferencial entre a porção superior e inferior do *corallum*. Normalmente, a porção superior do *corallum* apresenta-se intensamente corroída, em decorrência de sua exposição na interface água/sedimento. Biválvios, gastrópodes ou braquiópodes com conchas exibindo corrosão ao longo de toda superfície indicam prolongada exposição no fundo, porém, com frequente retrabalhamento, expondo toda a superfície das conchas aos processos de desgaste físico, químico e biológico. Bioclastos intensamente incrustados permitem identificar múltiplos episódios de colonização das conchas, possibilitando o reconhecimento de sucessões ecológicas nas comunidades de organismos incrustantes (Roland *et alii*, 2004, 2006).

O **intemperismo pré-fossilização** é um processo muito importante para os restos de vertebrados, englobando o conjunto de processos físico-químicos pelos quais os ossos expostos passam quando estão na superfície do solo. Quando expostos à ação dos fatores

climáticos, os ossos se decompõem e sua destruição faz parte do ciclo natural de reciclagem de nutrientes pelo solo. A chance de um osso virar um fóssil dependerá da intensidade dos processos destrutivos e da sorte de ser soterrado antes da completa destruição. Behrensmeier (1978) propôs os seguintes estágios de intemperismo:

a) **estágio 0**: a superfície do osso não apresenta sinais de rachaduras nem de lascas. Geralmente os ossos estão frescos, com restos de tecidos nas cavidades e pele ou restos de ligamentos e músculos recobrendo a superfície do osso;

b) **estágio 1**: ossos começam a apresentar rachaduras, normalmente paralelas a estrutura fibrosa do osso (*e.g.*, longitudinalmente em ossos longos). As superfícies articulares podem apresentar rachaduras em mosaico, bem como o próprio osso. Gordura, pele e outros tecidos poderão estar ausentes;

c) **estágio 2**: as camadas mais superficiais dos ossos começam a soltar lascas, associadas a rachaduras e no limite dos ossos, ao longo das rachaduras, pequenas lascas de ossos podem se soltar. Lascas mais profundas começam a se formar até a parte mais superficial dos ossos estar toda rachada. Pequenos pedaços remanescentes de ligamentos, cartilagem e pele podem estar presentes;

d) **estágio 3**: a superfície óssea é caracterizada por pedaços intemperizados, homogêneos e ásperos de osso compacto, resultando numa superfície fibrosa, nestes fragmentos todas as camadas externas e concêntricas de osso foram removidas e, gradualmente, toda a superfície do osso assume esta característica. O intemperismo não ultrapassa os primeiros 1-1,5 mm da superfície do osso e as fibras ósseas ainda se encontram firmemente ligadas umas às outras. Tecidos moles são raros neste estágio;

e) **estágio 4**: a superfície do osso se apresenta com uma textura fibrosa, ocorrem grandes e pequenas lascas que podem se soltar quando o osso é movido e até as cavidades mais internas já se encontram intemperizadas;

f) **estágio 5**: o osso se desintegra no local, com grandes lascas se soltando e sendo facilmente quebrados quando movido. A forma original do osso pode ser difícil de identificar.

As tabelas 3.1, 3.3 e 3.4 apresentam sínteses das implicações tafonômicas de alguns dos processos acima discutidos.

Tabela 3.3 Implicações tafonômicas dos processos físicos, químicos e biológicos de destruição dos restos esqueléticos

OUTRAS FEIÇÕES BIOESTRATIGRÁFICAS	IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS
ABRASÃO	Importante indicador de energia do ambiente. Abrasão intensa é mais frequentemente verificada nos ambientes praias ou nos ambientes afetados por fortes ondas ou correntes.
BIOEROSÃO	Abrange muitos processos corrosivos diferentes produzidos por organismos. Os organismos perfuradores são os principais agentes de bioerosão, que diminui o potencial de preservação dos esqueletos. Intensa bioerosão pode decorrer de prolongada exposição na interface água/sedimento.
DISSOLUÇÃO	Mudanças químicas nas águas podem causar dissolução dos restos esqueléticos. Dissolução representa flutuação na temperatura, pH ou pCO ₂ nos esqueletos de carbonato de cálcio. A sílica é solúvel sob condições de alcalinidade (pH>7), já o carbonato de cálcio se dissolve sob condições de acidez (pH<7).
ARREDONDAMENTO	Fraturas nos esqueletos tornam-se arredondadas devido aos processos de dissolução, abrasão ou bioerosão. Arredondamento fornece uma estimativa do tempo decorrido a partir da fratura.
INCRUSTAÇÃO	O crescimento de organismos sobre substratos duros, formados por restos esqueléticos, é comumente observado no registro geológico, sendo um bom indicador de exposição do esqueleto na interface água/sedimento.

Tabela 3.4 Resumo das principais características tafonômicas nos diferentes ambientes fluviais (modificado de Holz & Simões, 2005)

AMBIENTE FLUVIAL	ABUNDÂNCIA FÓSSIL	TIPO DE ACÚMULO DE OSSOS	TAXA DE SEDIMENTAÇÃO	DESARTICULAÇÃO	ESTÁGIO DE INTEMPERISMO (BEHRENSMEYER, 1978)	PLANTAS E IENOFÓSSEIS
Canal	Baixa	Hidráulica	Baixa	Muito alta	1 a 3	Não se preservam
Planície Proximal	Alta / muito alta	Hidráulica	Alta	Baixa	1 a 3	Raramente preservados
Planície Distal	Muito baixa	Biogénica / hidráulica	Baixa	Alta	Alta	Relativamente comuns

Soterramento Final e Diagênese

Certamente, o soterramento final é um passo decisivo para que os restos orgânicos fiquem preservados no registro geológico. Os restos esqueléticos mortos ou em decomposição presentes no substrato estão sujeitos, conforme visto acima, a uma série de processos (biológicos, físicos e químicos) destrutivos. A camada do substrato que incorpora os restos orgânicos e onde os fenômenos de destruição das partículas bioclásticas se processam é denominada de **Zona Tafonomicamente Ativa** (do inglês TAZ = **Taphonomically Active Zone**, Davies *et alii*, 1989). A **ZTA** corresponde, em parte, a interface água/sedimento, mas sua profundidade é variável, dependendo do tipo de sedimento, da porosidade e capilaridade, das condições geoquímicas locais (pH da água intersticial), da presença de organismos

bioturbadores e microbianos, dentre outros fatores. Uma partícula bioclástica residindo na ZTA terá poucas chances de se fossilizar. Para que isto ocorra, o soterramento deve retirar essa partícula da ZTA, transferindo-a para a **Zona ou Profundidade de Soterramento Final** (do inglês DFB = **Depth of Final Burial**) (figura 3.9).

Nos ambientes marinhos siliciclásticos, por exemplo, a destruição de conchas carbonáticas, como a dos moluscos bentônicos, parece ocorrer nas camadas mais superiores da ZTA, correspondente à interface água/sedimento. Para as testas de foraminíferos, por outro lado, a ZTA corresponde aos primeiros 10 cm do substrato, na maioria dos ambientes marinhos (rasos ou profundos) (Walker & Goldstein, 1999). Vide tabela 3.5 para a composição mineralógica dos principais grupos de organismos marinhos.

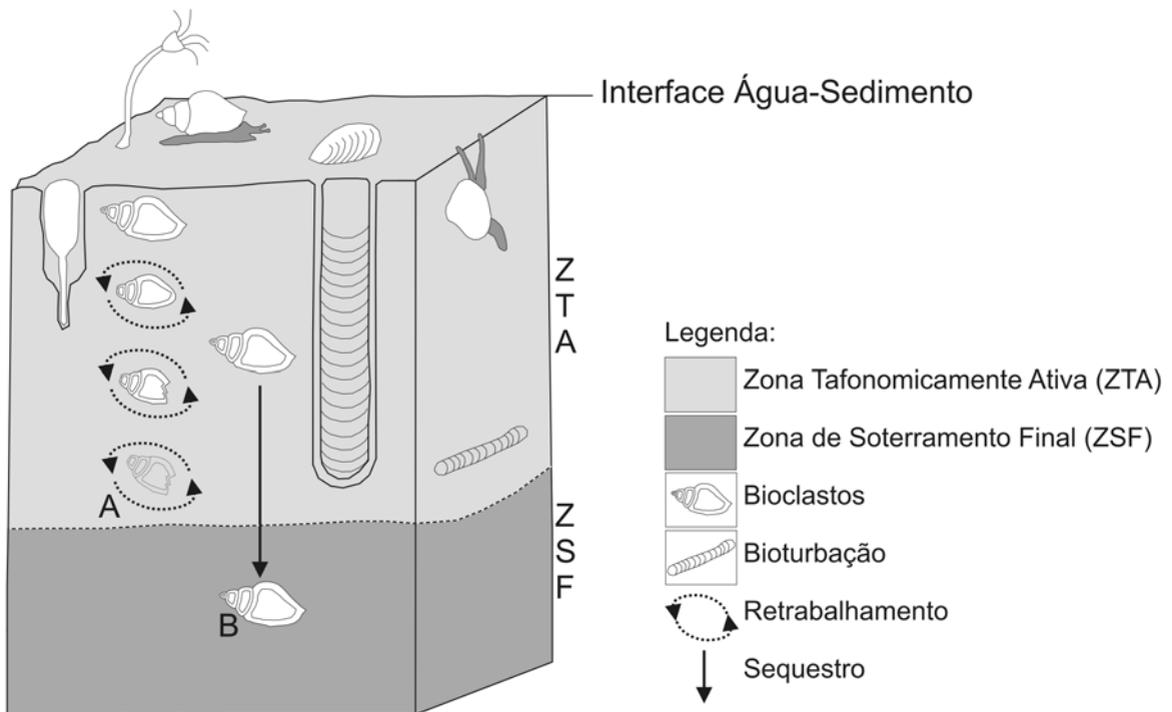


Figura 3.9 Fundo marinho raso, oxigenado, mostrando a distribuição da interface água-sedimento, da zona tafonomicamente ativa (ZTA) e da zona de soterramento final (ZSF). Observe que o limite ZTA-ZSF é dado pela ausência de organismos bioturbadores. Enquanto permanece na ZTA, a concha de gastrópode (A) permanece sujeita à destruição, por fatores físicos (retrabalhamento), biológicos (ataque de durofagos) ou químicos (dissolução pela água intersticial dos sedimentos). Seu potencial de preservação é ampliado, quando a concha de gastrópode (B) é “sequestrada” (retirada da ZTA), por aumento na taxa de sedimentação.

Tabela 3.5 Composição mineralógica do esqueleto dos principais tipos de organismos, de acordo com Mendes (1988)

MINERAL	TÁXON
CALCITA	Coccolitoforídeos (cocólitos) Foraminíferos planctônicos Braquiópodes articulados Ostracodes Cirrípodes
CALCITA MAGNESIANA	Foraminíferos bentônicos Esponjas calcárias Ostracodes Equinodermas
ARAGONITA	Esclerospôngias Mileporídeos Hexacorais Poliplacóforos Briozoários (em parte) Escafópodes Pterópodes Cefalópodes Vertebrados (otólitos)
CALCITA E ARAGONITA	Briozoários (em parte) Rodoficófitas
CALCITA OU ARAGONITA	Gastrópodes Briozoários (alguns) Biválvios
HIDROXIOAPATITA + CARBONATO	Ossos e dentes
SÍLICA (opala)	Diatomáceas Silicoflagelados Radiolários Hexactinelídeos Desmopôngias

Uma vez atingida, a **ZSF** tem início a atuação mais efetiva dos processos diagenéticos. No capítulo FOSSILDIAGÊNESE dessa obra, a diagênese dos fósseis é apresentada em detalhe. Portanto, essa questão será abordada aqui de maneira breve. Três são as fases diagenéticas principais, ou seja: **sindiagênese**, **anadiagênese** e **telodiagênese** (vide Choquette & Pray, 1970, para os estágios diagenéticos, em rochas carbonáticas). A **sindiagênese** corresponde ao início dos processos diagenéticos e, nessa fase, ocorrem modificações importantes na geoquímica das águas intersticiais, que tendem ao caráter redutor e pH em torno de 9. As modificações (dissolução) que ocorrem durante essa fase se processam no substrato a profundidades que variam de 1 a 10 metros, numa escala de

tempo da ordem de 1 000 a 100 000 anos. A **permineralização** é um tipo de fossilização que ocorre durante essa fase. A **anadiagênese** se processa nas rochas soterradas a 10 e 10 000 metros de profundidade. Sua duração absoluta oscila entre 10^6 e 10^7 anos. Além da permineralização, os principais processos que ocorrem nessa fase são a **cimentação**, **recristalização** (= neomorfismo) e **substituição** (= metasomatismo). Finalmente, a **telodiagênese** envolve os processos de diagenéticos inicialmente produzidos durante a fase de soerguimento tectônico e posterior intemperismo e erosão das rochas expostas à superfície terrestre. As alterações físico-químicas se processam, nas rochas, desde a superfície até aproximadamente 5 000 metros de profundidade, numa escala de tempo de dias a $1\ 000 \times 10^6$ anos.

Classificação das Concentrações Fossilíferas

Não existe ainda na literatura consenso com relação aos critérios a serem utilizados na identificação e na classificação das concentrações fossilíferas. A classificação das concentrações fossilíferas pode ser meramente descritiva ou estar fundamentada em critérios genéticos, combinando feições tafonômicas, com outras sedimentológicas e estratigráficas, por exemplo. Algumas classificações levam em conta a história e o tempo de acumulação, como critério de distinção.

O termo **assembleia fóssil** tem sido empregado para designar qualquer acumulação relativamente densa de partes duras esqueletais, a despeito de sua composição taxonômica, estado de preservação ou grau de modificação pós-morte. Podem representar acumulações geradas em um breve ou prolongado período de tempo. Uma assembleia fóssil pode conter elementos transportados ou autóctones. **Assembleia autóctone** (Kidwell *et alii*, 1986) é composta por fósseis derivados de uma comunidade local e preservados em posição de vida. **Assembleia parautóctone** (Kidwell *et alii*, 1986) é formada por espécimes autóctones que não foram transportados para fora de seu hábitat original. Finalmente, **assembleia alóctone** é composta por espécimes transportados para fora de seu hábitat de vida (Kidwell *et alii*, 1986).

Atualmente existe tendência em utilizar as classificações genéticas, pois estas são fundamentadas, principalmente, na análise detalhada das feições bioestratinômicas e diagenéticas dos fósseis e nas características sedimentológicas e estratigráficas dos depósitos fossilíferos.

A. Concentrações Fossilíferas em Sistemas Marinhos

No ambiente marinho, ondas de tempo bom, ondas de tempestades, fluxos de tempestade, correntes unidirecionais ou oscilatórias de longa duração e produtividade biológica são considerados os principais processos responsáveis pela gênese das concentrações fossilíferas. As concentrações fossilíferas resultantes destes processos podem ser agrupadas em diversos tipos (Fürsich & Oschmann, 1993) (figura 3.10), cujas principais feições são descritas a seguir:

a) concentrações geradas por ondas de tempo bom: concentrações suportadas por bioclastos, exibindo baixo grau de seleção. Bioclastos fragmentados, desarticulados, com alto grau de abrasão são dominantes, ocorrendo em associação com outros elementos esqueletais não fragmentados. Estes, entretanto, são raros. Bioclastos encrustados e bioerodidos podem estar presentes. Em seção, os bioclastos podem estar dispostos na matriz com a convexidade volta para cima (*e.g.*, bivalvíos). Em planta, os bioclastos podem apresentar distribuição bimodal, a qual é caracteristicamente formada por ondas, o que estaria de acordo com os altos valores de abrasão e fragmentação dos bioclastos. Em muitos casos, a baixa seleção da matriz e dos bioclastos pode indicar deposição em um ambiente intermarés (*shoreface*);

b) concentrações geradas por ondas de tempestade: a principal diferença entre estas concentrações e aquelas geradas por ondas de tempo bom diz respeito a melhor qualidade de preservação dos bioclastos nas concentrações formadas por ondas de tempestade. Tais concentrações exibem base erosiva, gradação e alguma seleção dos bioclastos (*e.g.*, mistura de conchas fragmentadas e completas). Em planta e seção, os bioclastos estão distribuídos caoticamente na matriz. Bioclastos articulados (*e.g.*, conchas de bivalvíos) são comuns, esses, porém, não exibem sinais de abrasão, bioerosão e encrustação. A ocorrência frequente de conchas articuladas fechadas de invertebrados da infauna, nestas concentrações, indica exumação, reorientação e rápido soterramento de animais ainda vivos, o que é melhor explicado por ondas de tempestades (Fürsich & Oschmann, 1993; Simões *et alii*, 1996);

c) concentrações geradas por fluxos de tempestade: concentrações suportadas pelos bioclastos (*e.g.*, coquinas), com base erosiva e gradação descontínua. Em seção, os bioclastos estão caoticamente distribuídos na matriz, com a convexidade voltada para cima ou para baixo, aninhados ou empacotados, às vezes exibindo alto índice de fragmentação e abrasão ou contendo mistura de bioclastos bem preservados (Fürsich & Oschmann, 1986, 1993; Simões *et alii*, 1996). A principal diferença entre tais concentrações e as geradas por ondas de tempestade diz respeito a natureza da matriz que, no caso das concentrações formadas por fluxos de tempestade, é indicativa de transporte;

d) resíduos (*Lags*) transgressivos: concentrações contendo bioclastos fragmentados ou não, desarticulados,

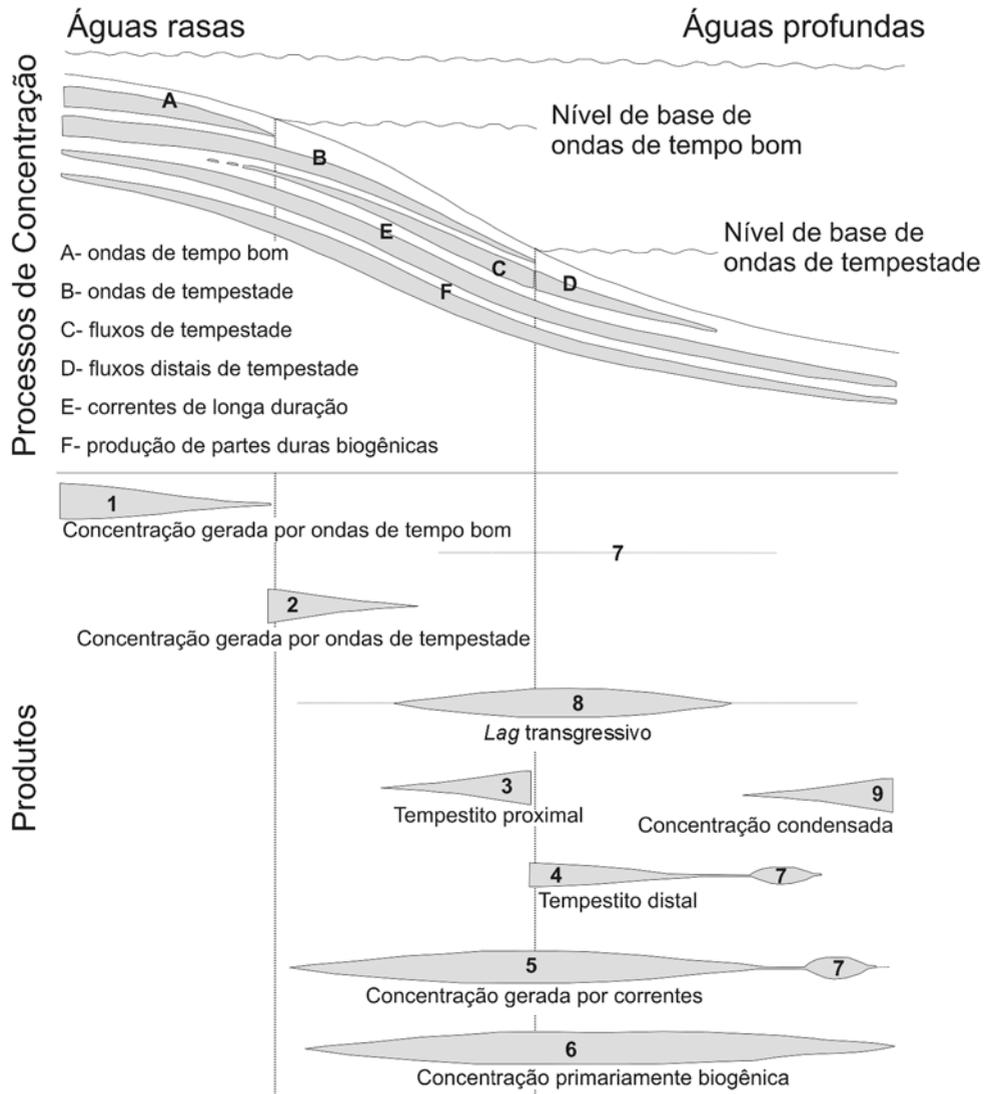


Figura 3.10 Distribuição ao longo de gradiente batimétrico, águas rasas/profundas, dos processos concentradores de material bioclástico e seus respectivos produtos sedimentares (acumulações biogênicas), modificado de Fürsich & Oschmann (1993).

exibindo intensa bioerosão e encrustação. Em planta, os bioclastos estão caoticamente distribuídos, embora, em seção, estes possam estar horizontalmente arranjados, de acordo com o plano de acamamento. O alto grau de retrabalhamento e a intensa ocorrência de bioerosão e encrustação indicam que os elementos esqueléticos sofreram prolongada exposição e transporte na interface água/sedimento, durante períodos de omissão ou erosão do fundo. Tais concentrações registrariam longos períodos de tempos;

e) concentrações condensadas: concentrações contendo bioclastos bem preservados em associação com outros exibindo intensa fragmentação, bioerosão e

encrustação. Cimentação diagenética precoce (*e.g.*, *hardground*) é comum. Associadamente podem ocorrer também concreções retrabalhadas. Elementos esqueléticos exibindo histórias tafonômicas distintas (*e.g.*, mistura de bioclastos bem preservados e bioclastos incrustados, fragmentados, vide Simões & Kowalewski, 1998) indicam a complexidade destas concentrações, sendo que o longo intervalo de tempo decorrido na sua gênese é evidenciado não apenas pela presença das concreções retrabalhadas, como pela ocorrência de *hardgrounds*;

f) concentrações “primariamente” biogênicas: concentrações suportadas por bioclastos ou não, contendo alta porcentagem de fósseis preservados em

posição de vida, normalmente, incluindo invertebrados da epifauna, tais como: bivalvíos gregários, braquiópodes e corais. A presença de conchas fragmentadas é reduzida, embora conchas encrustadas sejam comuns. A presença de fósseis da epifauna preservados em posição de vida indica pouco ou nenhum distúrbio de fundo, durante a gênese destas concentrações.

A figura 3.10 fornece uma ideia da distribuição batimétrica e ambiental das concentrações descritas acima.

B. Concentrações Fossilíferas em Sistemas Continentais

A preservação de restos orgânicos pode ocorrer no meio subaéreo e subaquoso, embora o último seja muito mais efetivo neste sentido. Fósseis já foram reportados em sedimentos eólicos e tufos subaéreos, além de ocorrências em fendas cársticas (Schönfeld, 1911; Walker, 1973; Boy, 1977; Graham, 1981). As principais ocorrências de invertebrados e vertebrados, nos sistemas continentais, porém, estão associadas aos ambientes de origem fluvial (vide Bertoni-Machado, 2008), lacustrina ou de ambiente costeiro. Restos de macrofósseis vegetais são comumente encontrados no ambiente fluvial, deltaico e lacustrino (Greenwood, 1991).

Ocorrências em sistema fluvial

Os depósitos aluviais são bastante representativos no registro estratigráfico e, embora os rios há muito tempo sejam reconhecidos como agentes erosivos e transportadores de sedimentos, sua função como sítio de preservação e acumulação de restos orgânicos foi bastante negligenciada (Bertoni-Machado, 2008).

Rios ocorrem sobre amplas áreas continentais e em qualquer contexto climático e os distintos tipos de sistemas fluviais (reto, entrelaçado, anastomosado e meandrante), variam significativamente as suas características, sendo fatores como o relevo e a descarga agentes controladores da capacidade e competência do sistema fluvial, refletidos, principalmente, no tipo de sedimento transportado e na morfologia do canal. Tetrápodes terrestres dependem de água para viver, portanto é natural encontrá-los próximo a corpos d'água, sejam esses grandes rios ou lagos de planície de inundação, portanto, espera-se que sejam encontrados restos fósseis de organismos pretéritos em sedimentos aluviais.

Carcaças de vertebrados e restos vegetais podem ser incorporados à carga do canal (figura 3.11) e encaixar nos meandros do sistema de canais (aporte de restos biogênicos, figura 3.11 B e C), sendo posteriormen-

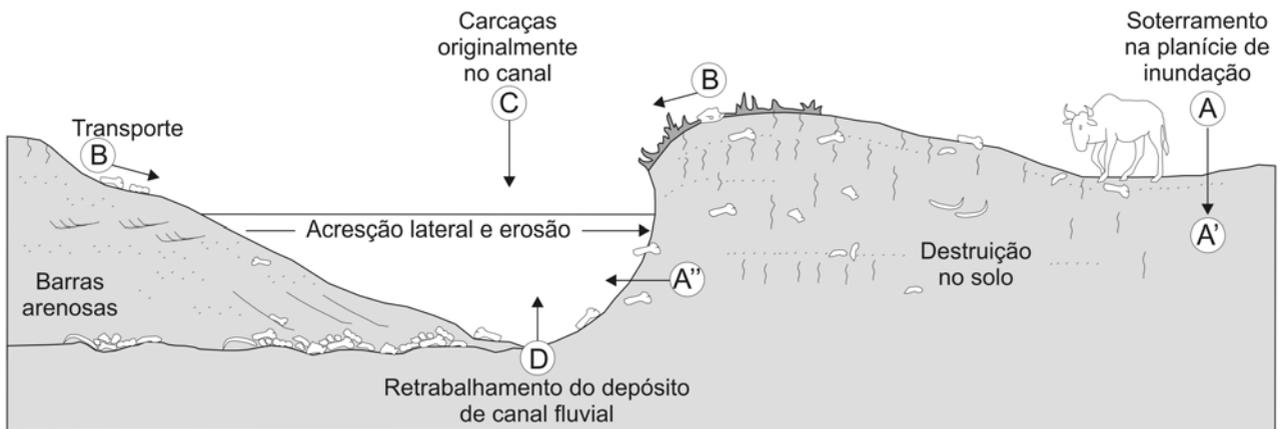


Figura 3.11 Seção mostrando os diferentes depósitos fluviais, em sistema de canal meandrante e a trajetória tafonômica dos restos de vertebrados, modificado de Behrensmeier (1982).

te recobertos pela sedimentação. Esqueletos de vertebrados, nesse caso, podem ser preservados relativamente inteiros e articulados. Os restos na planície de inundação (figura 3.11A) podem ser soterrados nas épocas de cheia, quando ocorrem rompimentos de diques e inundação da planície. A migração lateral, característica dos sistemas meandrantés, pode erodir depósitos preexistentes (figura 3.11A’), mobilizando restos pré-fossilizados, dentro do horizonte de solo (figura 3.11A’) e na planície de inundação (figura 3.11A). Dessa forma, ossos e fragmentos vegetais são incorporados à carga no canal (figura 3.11D), onde se misturam com ossos mais recentes, provenientes de animais recém-mortos e ainda sujeitos a necrólise e desarticulação. Pelo exposto, pode-se dizer, portanto, que o modo de preservação dos fósseis em sistemas fluviais é controlado pelo desenvolvimento das fácies de canal e planície de inundação, como resumido na tabela 3.4. O leitor interessado poderá recorrer a Kotzian & Simões (2006), para uma análise detalhada de tafonomia e invertebrados em sistema fluvial meandrante, tendo o Rio Touro Passo, RS, como exemplo.

Já os vegetais, em geral, são raros em depósitos residuais de canal, de rios meandrantés, embora, órgãos vegetais de grande porte, como troncos, possam acumular nesses depósitos (Greenwood, 1991). Restos vegetais são preservados também nos sedimentos das barras em pontal, incluindo folhas, flores e troncos. Depósitos de rompimento de diques marginais podem recobrir os solos das planícies de inundação, preservando assim, paleosolos contendo estruturas radiculares. As planícies de inundação e ambientes correlatos (meandros abandonados), são sazonalmente inundadas, recebendo o aporte de clásticos finos. Onde a planície permanece alagada a maior parte do ano, restos vegetais podem ser soterrados e podem apresentar excelente preservação (Spicier, 1989). Se houver desenvolvimento luxuriante da vegetação, então, nesses ambientes haverá condições para formação de turfeiras.

Ocorrências em sistema lacustre

Existem vários tipos de lagos (lagos pantanosos, lagos temporários), mas os mais efetivos para preservação dos restos esqueletais, são os lagos eutróficos (= ricos em nutrientes), já que o acúmulo de sedimento sapropélico favorece a conservação. As sucessões sedimentares geradas em ambiente lacustre são, em geral, mais uniformes na espessura e continuidade lateral das

camadas. Em outras palavras, os depósitos lacustres são tabulares, em seção, e finamente laminados.

Restos vegetais representados por troncos, folhas, sementes, frutos e, mais raramente, por flores, além de conchas de bivalvíos e outros moluscos (*e.g.*, gastrópodes dulcícolas ou terrestre), bem como de crustáceos, são comuns nos sedimentos lacustres. Troncos e vertebrados podem ser transportados para dentro do sistema lacustre pelas correntes dos rios e constituírem registros alóctones. Existe consenso de que, no caso das plantas vasculares, o registro nos sedimentos lacustres laminados, o qual é representado principalmente por folhas, é dominado por indivíduos da flora local (Greenwood, 1991).

A questão do tempo envolvido na formação destas concentrações fossilíferas lacustres pode, em alguns casos, ser resolvido com bastante acuracidade. Depósitos várnicos permitem determinar, em casos extremos, até o ano da morte de determinado organismo (Wilson, 1987). Outra maneira de resolver a representatividade temporal média destas ocorrências é utilizar-se de taxas de sedimentação de lagos holocênicos, extrapolando os dados, posteriormente. Empregando esse procedimento, a maioria das ocorrências fossilíferas, em leitos com centímetros a decímetros de espessura, aponta um período de tempo médio de deposição, da ordem de 10^3 anos (Webb & Webb, 1988), a despeito do problema da ocorrência de eventos esporádicos (tempestades, correntes de turbidez). Esses eventos mobilizam, em muito pouco tempo, grande quantidade de sedimento, impedindo o amplo emprego do cálculo de taxas médias de sedimentação.

Ocorrências em sistemas costeiros

Os sistemas ditos transicionais, como estuários, deltas e lagunas, são dominados, em maior ou menor grau, pela ação dos processos marinhos (*e.g.*, ondas, marés, correntes) que constituem poderosos agentes de retrabalhamento. Os sedimentos que melhor preservam organismos vindos dos ambientes continentais, particularmente órgãos vegetais, são os deltaicos, especialmente, os dos deltas dominados pelos processos fluviais. Deltas de maré e aqueles dominados por ondas não são propícios para preservação, a não ser na forma de depósitos intensamente retrabalhados e com amplo acúmulo de esqueletos de gerações muito distintas (mistura temporal).

Acúmulos de invertebrados são frequentes nesses sistemas, entretanto, restos de vertebrados são raros. Existem também poucas ocorrências de vertebrados fósseis em sedimentos estuarinos ou de plataforma, uma das mais conhecidas, é, possivelmente, a de miosaurídeos da Formação Irati (Permiano) da Bacia do Paraná (Boy, 1977; Holz & Soares, 1995; Soares, 2003).

Preservação Excepcional: *Fossil-Lagerstätten*

Seilacher (1970, p. 34) empregou o termo *fossil-lagerstätten* para designar “um corpo rochoso que contém, devido à qualidade e quantidade, um número incomum de informações paleontológicas”. Seilacher *et alii* (1985) distinguiram, basicamente, dois tipos de *fossil-lagerstätten*:

- a) ocorrências por concentração (*Konzentrat-lagerstätten*);
- b) ocorrências por conservação (*Konservat-lagerstätten*).

O termo *fossil-lagerstätten* se popularizou na literatura tafonômica e hoje esses depósitos são simplesmente denominados *lagerstätten* (singular *lagerstätte*). O primeiro tipo de *lagerstätten* caracteriza-se por concentrações contendo partes duras, desarticuladas, concentradas por algum agente exógeno, representando mistura de biotas de tempos diferentes. O segundo tipo representa concentrações caracterizadas por decomposição incompleta das proteínas, preservando substâncias orgânicas não mineralizadas (*e.g.*, quitina) e esqueletos completos, sendo que vários fatores podem impedir sua decomposição (*e.g.*, sedimento sapropélico, armadilhas de conservação como turfeiras ou âmbar, fluxos de massas). Nesse tipo de depósito, os fósseis estão excepcionalmente bem preservados e as condições tafonômicas de preservação são muito particulares. O conhecimento disponível sobre a natureza e os processos de preservação, envolvidos em tais depósitos, provêm dos estudos das ocorrências fósseis do Folhelho Burgess (Cambriano), Canadá, e da Fauna de Ediacara (Neoproterozoico), Austrália, conduzidos por autores, tais como D. Briggs, P. Allison, S. C. Morris e J. Gehling. Mais recentemente, Briggs (2001) e Bottjer *et alii* (2002) apresentaram sínteses sobre conhecimento das principais ocorrências de *lagerstätten* do mundo (vide tabela 3.6).

Os depósitos do tipo *Konservat-lagerstätten* são, normalmente, formados por eventos catastróficos, associados ao soterramento instantâneo. Esses depósitos

são particularmente comuns em determinados ambientes sedimentares, como o marinho, plataformar e o lacustre. Em geral, a preservação excepcional dos organismos está associada à ausência de organismos decompositores, devido à anoxia do substrato, à hipersalinidade e ao rápido soterramento da matéria orgânica. Além disso, em determinados ambientes, como o marinho, por exemplo, a presença de esteiras microbianas, junto ao fundo é importante para a preservação das partes moles, por promover a rápida mineralização dos tecidos (Briggs, 2001). As ocorrências em âmbar, lagos de asfalto e gelo, etc., são consideradas como armadilhas de preservação, envolvendo ambientes muito específicos (Seilacher *et alii*, 1985). Importante lembrar que os depósitos de *Konservat-lagerstätten* poderão conter elementos transportados, como é o caso do Folhelho Burgess e do Calcário Solnhofen, misturados a outros elementos preservados *in situ*.

No Brasil, certamente, muitas das concentrações fossilíferas da Formação Santana (Cretáceo), da Bacia do Araripe, contendo uma diversificada fauna de peixes, vertebrados terrestres e semiaquáticos, insetos e vegetais, dentre outros fósseis excepcionalmente bem preservados, constituem exemplos de *fossil-lagerstätten*. Outros exemplos importantes são as concentrações fossilíferas da Formação Santa Maria (Triássico), Bacia do Paraná, no Estado do Rio Grande do Sul e as acumulações de restos de mamíferos paleocênicos da Bacia de São José de Itaboraí, no Estado do Rio de Janeiro.

Implicações em Sistemática dos Processos de Fossilização

Através do processo de fossilização, especialmente da fase de fossilização, alterações morfológicas podem ser produzidas nos elementos esqueléticos. Esse aspecto pode afetar diretamente a identificação das espécies, por vezes levando ao reconhecimento de táxons inválidos. O termo **tafotáxon** foi introduzido na literatura paleontológica por Lucas (2001), em alusão aos *taxa* erigidos com base em caracteres morfológicos que são fruto de alterações produzidas pelo processo de fossilização. Embora o uso do termo tafotáxon seja novo, a questão da distinção entre os caracteres morfológicos que têm origem realmente biológica daqueles que são resultados do processo de fossilização há muito preocupa os paleontólogos. No Brasil, por exemplo, Rocha-

Tabela 3.6 Algumas das principais ocorrências mundiais de depósitos do tipo Lagerstätten. Idades em milhões de anos. Compilado de diversos autores (e.g., Seilacher et alii, 1985; Briggs, 2001; Botjer et alii, 2002)

ERA	PERÍODO/ÉPOCA	LAGERSTÄTTEN	AMBIENTE	FÓSSEIS
Cenozoico (0-65 Ma)	Eoceno (34-53 Ma)	Monte Bolca	Lagunar	Peixes, plantas e insetos
Mesozoico (65-250 Ma)	Cretáceo (65-145 Ma)	Formação Santana	Lagunar	Vertebrados, invertebrados, plantas
		Formação Yixian	Lacustre	Dinossauros, aves, plantas
	Jurássico (145-200 Ma)	Calcário Solnhofen	Lagunar	<i>Archaeopteryx</i> e <i>Compsognathus</i>
		Folhelho <i>Posidonia</i>	Marinho	Invertebrados marinhos
Triássico (200-251 Ma)	Ictiossauros de Berlim	Monte San Giorgio	Marinho	Ictiossauros
		Formação Grès á Voltzia	Lagunar	Répteis, peixes, invertebrados
			Deltaico	Plantas, insetos, crustáceos e peixes
Paleozoico (251-543 Ma)	Carbonífero (295-355 Ma)	Formação Mazon Creek	Deltaico, marinho raso	Plantas, invertebrados marinhos
		Bear Gulch	Marinho Plataformal	Peixes e invertebrados
	Devoniano (355-410 Ma)	Filito Hunsrück	Marinho Plataformal	Invertebrados, vertebrados e esporos
	Ordoviciano (440-495 Ma)	Trilobites de Beecher	Marinho	Trilobites
	Cambriano (495-543 Ma)	Orsten	Marinho	Trilobites
Folhelho Burgess Chengjiang		Marinho plataformal-profundo Marinho plataformal-profundo	Invertebrados e vertebrados Invertebrados e vertebrados	
Neoproterozoico (543-1000 Ma)	Vendiano (543-600 Ma)	Ediacara	Marinho	Invertebrados e
		Formação Doushantuo	Marinho	Embrões

Campos (1970) demonstrou que a diversidade da fauna marinha de Taió (Formação Rio Bonito, Permiano inferior, Bacia do Paraná, Estado de Santa Catarina) era menor, do que a suposta por Reed (1930) e Kegel & Costa (1951). Isto porque Rocha-Campos (1970) constatou que as sete espécies de pectinídeos atribuídas ao gênero *Heteropecten* (= *Aviculopecten*), por autores prévios, eram variantes intraespecíficas de *Aviculopecten catharinae*, sendo que as alterações na ornamentação das valvas eram fruto, em geral, do processo de fossilização (moldes compostos, vide Rocha-Campos, 1966).

Em um dos casos melhor estudados, no Brasil, Holz & Schultz (1998) constataram a ocorrência de alterações morfológicas e diagenéticas significativas em ossos da paleoherpetofauna do Meso-Triássico do Gondwana sul-brasileiro. Neste

caso, os fósseis apresentam um tipo de fossilização onde a permineralização foi seguida pela ação deslocadora de carbonato de cálcio (calcita) (Holz & Schultz, 1998). As soluções permineralizantes penetraram no tecido ósseo, durante a fase co-diagenética ou sindiagenética, preenchendo os canais e os poros do tecido ósseo, posteriormente, expandindo a estrutura óssea, devido à intensa cristalização da calcita, levando a alterações, em volume, da ordem de 100%. Concomitante, com a expansão diagenética, a apatita da estrutura interna do osso sofreu corrosão, tendo como resultado final um "osso" fóssil muito inchado e constituído não mais de apatita, mas predominantemente de calcita. Essa alteração diagenética levou a erros taxonômicos, apresentando espécies e gêneros não naturais, mas gerados diageneticamente (Holz & Schultz, 1998).

Reconhecer as variações morfológicas decorrentes do processo de fossilização é, portanto, fundamental para os estudos de cunho sistemático, para que as descrições de novas espécies na paleontologia evitem a validação de táxons artificiais, o que causa, por exemplo, uma falsa ideia de diversidade da fauna. Dentre os estudos que ressaltam o papel da fossilização na alteração de caracteres morfológicos, o aspecto mais importante é o de que os autores fundamentam suas observações em coleções numerosas (Macnaughton & Pickerill, 2003; Simões *et alii*, 2003). Nesses casos, consequentemente, a identificação do maior espectro possível de variações morfológicas, decorrentes de alterações tafonômicas fica mais evidente, especialmente quando os exemplares vêm de intervalos estratigráficos distintos e, por vezes, com histórias tafonômicas diferentes.

Considerações Finais

Sabemos hoje que na formação de uma ocorrência fossilífera atuam uma ampla gama de processos tafonômicos e geológicos, que em seu total formam uma equação de muitas variáveis. Em tafonomia, cada caso é um caso. Para cada área, grupo taxonômico considerado, para cada andar ou período geológico tratado, para cada faixa de paleolatidade, os fatores ambientais mudam, os processos biológicos e geológicos não se repetem e o padrão e o tempo de acumulação e soterramento podem ser diferentes. O tafônomo deve ter não só um bom conhecimento paleobiológico, conhecer a **taxonomia** dos grupos estudados, mas também ser profundo conhecedor dos preceitos da **análise faciológica** e da **Estratigrafia** e **Sedimentologia**. Essa dualidade é que faz da Tafonomia uma ciência tão fascinante.

Hoje a Tafonomia transcendeu o campo do estudo de mortandade e acúmulo, como evento isolado e atemporal, e está inserida em um contexto mais amplo, dentro da **Geologia** e da **Paleobiologia**. Uma das preocupações básicas, atualmente, diz respeito à fidelidade ecológica das tafocenoses e seu potencial para análises de **paleobiologia da conservação** (Flessa, 2002). Outra tendência atual na Tafonomia é a de integrar os dados, em especial sobre a gênese dos depósitos do tipo *lagerstätten*, aos arcabouços estratigráficos, em especial a **Estratigrafia de Sequências**. A integração à **Estratigrafia Dinâmica**, ciência que estuda os ciclos e eventos de sedimentação e os mecanismos de controle

sobre sua frequência e magnitude, é outro caminho que a Tafonomia começa a trilhar (*e.g.*, Brett & Seilacher, 1991; Holz & Simões 2002, 2005).

Referências

- ANELLI, L. E.; SIMÕES, M. G. & ROCHA-CAMPOS, A. C. 1998. Life mode of some Brazilian Upper Paleozoic anomalodesmatans. *In*: JOHNSTON, P. A. & HAGGART, J. W. (orgs.). *Bivalves – An Eon of evolution - paleobiological studies honoring Norman D. Newell*. 1ª ed. Canada, Calgary University Press, p. 69-74.
- BARBOUR-WOOD, S.L.; KRAUSE, R.A.; KOWALEWSKI, M.; WEHMILLER, J. F. & SIMÕES, M. G. 2006. Aspartic acid racemization dating of Holocene brachiopods and bivalves from the Southern Brazilian Shelf, South Atlantic. *Quaternary Research*, 66: 323-331.
- BEHRENSMEYER, A. K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4: 150-162.
- BEHRENSMEYER, A. K. 1982. Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*, 8: 211-227.
- BEHRENSMEYER, A. K. 1990. Transport/hydrodynamics of bones. *In*: BRIGGS, D. E. G & CROWTHER, P.R. (eds.) *Paleobiology: A Synthesis*. Blackwell, Oxford, p. 232-235.
- BEHRENSMEYER, A. K. & HOOK, R. W. 1992. Paleoenvironmental context and taphonomic modes. *In*: BEHRENSMEYER, A. K.; DAMUTH, W. A.; DIMICHELE, R.; POTTS, H. D.; SUES & WING, S. L. (eds.) *Terrestrial Ecosystems through Time* University of Chicago Press, Chicago, p. 15-136.
- BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M. & GASTALDO, R. A. 2000. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, 26: 103-147.
- BERTONI-MACHADO, C. 2008. *Tafonomia de Paleovertebrados em Sistemas Continentais do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil e do Departamento de San José, Uruguai*. Tese de Doutorado. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 262 p.
- BERTONI-MACHADO, C. & HOLZ, M. 2006. Biogenic fossil concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the

- Middle Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9: 273-282.
- BOTTJER, D. J.; ETTER, W.; HAGADORN, J. W. & TANG, C. M. 2002. *Exceptional Fossil Preservation: A Unique View on the Evolution of Marine Life*. Columbia University Press, 403 p.
- BOY, J. A. 1977. Typen und Genese Jungpaläozoischer Tetrapoden-Lagerstätten. *Paleontographica, Series A* 156(4-6): 11-67.
- 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. & SEILACHER, A. 1991. Fossil Lagerstätten: a taphonomic consequence of event sedimentation. In: EINSELE, G.; RICKEN, W. & SEILACHER, A. (eds.) *Cycles and Events in Stratigraphy*, Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, p. 283-297.
- BRIGGS, D. E. G. 2001. Exceptionally preserved fossils. In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (eds.). *Palaebiology* 2, Oxford, Blackwell, p. 328-332.
- CADÉE, G. C. 1991. History of Taphonomy. In: DONOVAN, S. K. (ed.). *The process of fossilization*. University Press, New York, 303 p.
- CARROLL, M.; KOWALEWSKI, M.; SIMÕES, M. G. & RODLAND, D. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations. *Palaebiology*, 29: 382-403.
- CHOQUETTE, P. W. & PRAY, L. C. 1970. *Carbonate petroleum reservoirs*. New York: Springer, 622 p.
- COOK, E. 1995. Taphonomy of two non-marine Lower Cretaceous bone accumulations from southeastern England. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 116: 263-270.
- COOPER, R. A.; MAXWELL, P. A.; CRAMPTON, J. S.; BEU, A. G.; JONES, C. M. & MARSHALL, B. A. 2006. Completeness of the fossil record: estimating losses due to small body size. *Geology*, 34: 241-244.
- 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. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72: 317-352.
- DONOVAN, S. K. & PAUL, C. R. C. (eds.). 1998. *The adequacy of the fossil record*. Wiley, New York, 312 p.
- DRISCOLL, E. G. 1970. Selective bivalve destruction in marine environments, a field study. *Journal of Sedimentary Petrology*, 40: 898-905.
- DRISCOLL, E. G. & WELTIN, T. P. 1973. Sedimentary parameters as factors in abrasive shell reduction. *Palaogeography, Palaeoecology, Paleoclimatology*, 13: 275-288.
- EFREMOV, J. A. 1940. Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74: 81-93.
- FERGUSON, D. K. 1985. The origin of leaf-assemblages - new light on an old problem. *Review of Palaebotany and Palynology*, 46: 117-188.
- FLESSA, K. W. 2002. Conservation paleobiology. *American Paleontologist*, 10: 2-5.
- FOOTE, M. 2001. Estimating Completeness of the Fossil Record. In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (eds.). *Palaebiology* 2, Oxford, Blackwell, p. 500-504.
- FÜRSICH, F. T. & OSCHMANN, W. 1986. Storm shell beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 172: 141-161.
- FÜRSICH, F. T. & OSCHMANN, W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic Kachchh, western India. *Journal of the Geological Society of London*, 150: 169-185.
- GRAHAM, R. W. 1981. Preliminary report on late Pleistocene vertebrates from Selby and Dutton archeological/paleontological sites, Yuma County, Colorado. *University of Wyoming Contribution to Geology*, 20: 33-56.
- GREENWOOD, D. R. 1991. The taphonomy of plant macrofossils. In: DONOVAN, S. K. (ed.). *The processes of fossilization*, Belhaven Press, p. 141-169.
- HEMLEBEN, C.; SPINDLER, M. & ANDERSON, O. R. 1989. *Modern Planktonic Foraminifera*, Springer Verlag, New York, 363 p.
- HENDERSON, S. W. & FREY, R. W. 1986. Taphonomic redistribution of mollusks shells in a tidal inlet channel, Swapelo Island, Georgia. *Palaios*, 1: 3-16.
- HOLZ, M. & SCHULTZ, C. L. 1998. Taphonomy of the South Brazilian Middle Triassic paleoherpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia*, 31: 335-348.
- HOLZ, M. & SIMÕES, M. G. 2002. *Elementos fundamentais de Tafonomia*. Editora da UFRGS, 240 p.

- HOLZ, M. & SIMÕES, M. G. 2005. Taphonomy – overview of main concepts and applications to sequence stratigraphy analysis. *In: KOUTSOUKOS, E. (ed.). Applied Stratigraphy*. Netherlands, Springer, p. 249-278.
- HOLZ, M. & SOARES, M. B. 1995. Tafonomia de vertebrados-estado da arte e perspectivas para a Paleontologia Sul-Rio-Grandense. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia, Série Ciências da Terra, 1*: 85-94.
- KEGEL, W. & COSTA, M. T. 1951. Espécies neopaleozoicas do Brasil, da Família Aviculopectinidae, ornamentadas com costelas fasciculadas. *Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, 137*: 1-48.
- 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. & BEHRENSMEYER, A. K. 1993a. *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*. Paleontological Society, *Short Courses in Paleontology*, n° 6, 302 p.
- KIDWELL, S. M. & BEHRENSMEYER, A. K. 1993b. Taphonomic approaches to Time resolution in fossil assemblages: Introduction. *In: KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (eds.) Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*. Paleontological Society, *Short Courses in Paleontology*, n° 6, p. 1-8.
- KIDWELL, S. M. & BEHRENSMEYER, A. K. 1993c. Summary: estimates of time-averaging. *In: KIDWELL, S. M. & BEHRENSMEYER, A. K. (eds.) Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*. Paleontological Society, *Short Courses in Paleontology*, n° 6, p. 301-302.
- KIDWELL, S. M. & FLESSA, K. W. 1996. The quality of the fossil record: Populations, species and communities. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 24*: 433-464.
- KIDWELL, S. M. & HOLLAND, S. M. 2002. Quality of the fossil record: implications for evolutionary biology. *Annual Review of Ecology & Systematics, 33*: 561-588.
- KIDWELL, S. M.; FÜRSICH, F. T. & AIGNER, T. 1986. Conceptual framework for the analysis of fossil concentrations. *Palaios, 1*: 228-238.
- KOTZIAN, C. B. & SIMÕES, M. G. 2006. Taphonomy of Recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia, 9*: 243-260.
- KOWALEWSKI, M. 1996. Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. *Journal of Geology, 104*: 317-326.
- KOWALEWSKI, M. 1997. The reciprocal taphonomic model. *Lethaia, 30*: 86-88.
- KOWALEWSKI, M.; GOODFRIEND, G. A. & FLESSA, K. W. 1998. High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time-averaging. *Paleobiology, 24*: 287-304.
- LUCAS, S. 2001. Taphotaxon. *Lethaia, 34*: 30.
- MacNAUGHTON, R. B. & PICKERILL, R. K. 2003. Taphonomy and the taxonomy of trace fossils: A commentary. *Lethaia, 36*: 66-70.
- MALMGREN, B. A. 1987. Differential dissolution of upper Cretaceous Planktonic Foraminifera from a temperate region of the South Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology, 11*: 251-271
- MARTIN, R. E. 1999. *Taphonomy: A Process Approach*. Cambridge University Press, 508 p.
- MARTIN, R. E.; GOLDSTEIN, S. T. & PATTERSON, R. T. 1999. Taphonomy as an environmental science. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 149*: 7-8.
- MARTÍNEZ, J. C. 2007. *Tafonomía, taxonomía y ecología de los Foraminíferos de la Albufera de Torreblanca*, Universitat de Valencia, Tese de doutoramento, Departamento de Zoologia, 523 p.
- MOLINA, E. 1990. Ontogenia y tafonomía de los foraminíferos planctónicos: consecuencias en su aplicación geológica. *In: Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fossilización*. S. Fernández López (coord.). Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid, p. 231-236.
- MOLINA, E. 1996. El análisis tafonómico en Micropaleontología: particularidades tafonómicas de los microfósiles. *In: REUNIÓN DE TAFONOMÍA Y FOSILIZACIÓN, 2*, G. Meléndez *et alii* (eds.). Institución Fernando el Católico, Zaragoza, p. 241-246.
- MOLINA, E. 2002. Tafonomía. Particularidades de la fossilización de los microfósiles. *In: MOLINA, E. (ed.) Micropaleontología*, Prensas Universitarias de Zaragoza, p. 43-58.

- OLSZEWSKI, T. D. 2004. Modeling the influence of taphonomic destruction, reworking, and burial on time-averaging in fossil accumulations. *Palaios*, 19: 39-50.
- PAUL, C. R. C. 1985. The adequacy of the fossil record reconsidered. *Special Papers on Palaeontology*, 33: 7-16.
- PAUL, C. R. C. 1998. Adequacy, completeness and the fossil record. In: *The adequacy of the fossil record*, DONOVAN, S. K. & PAUL, C. R. C. (eds.). Wileys, Chichester, p. 1-22.
- PAUL, C. R. C. 2008. Nature Debates *on-line*, http://www.nature.com/nature/debates/fossil/fossil_9.html#4, julho de 2008.
- REED, F. R. C. 1930. Uma nova fauna permocarbonífera do Brasil. *Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico*, 10: 1-45.
- REIF, W. E. 1971. Zur Genese des Muschelkalk-Keuper Grenzbonebeds in Südwestdeutschland, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie*, 139: 369-404.
- ROCHA-CAMPOS, A. C. 1966. Implicação em sistemática do tipo de fossilização dos lamelibrânquios fósseis de Taió, Santa Catarina. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 15: 55-60.
- ROCHA-CAMPOS, A. C. 1970. Moluscos permianos da Formação Rio Bonito (Subgrupo Guatá), SC. *Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 251: 1-89.
- RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M. & SIMÕES, M. G. 2003. Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, 33: 1-10.
- RODLAND, D. L.; KOWALEWSKI, M.; SIMÕES, M. G. & CARROLL, M. 2004. Colonization of a 'Lost World': encrustation patterns in modern subtropical brachiopod assemblages. *Palaios*, 19: 384-399.
- RODLAND, D. L.; KOWALEWSKI, M.; CARROLL, M. & SIMÕES, M. G. 2006. The temporal resolution of epibiont assemblages: are they ecological snapshots or overexposures? *Journal of Geology*, 114: 313-324.
- SCHÖNFELD, G. 1911. *Branchiosaurus tener* Schönfeld. Ein neuer Stegocephale aus dem Rotliegenden des nordwestlichen Sachsen. *Sitz. Berl. Abh. Naturwiss. Ges. Isis.*, p. 19-43.
- SCOTT, A. C. & COLLINSON, M. E. 1983. Investigating fossil plant beds. *Geology Teaching*, 7: 114-122.
- SEILACHER, A. 1970. Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 1: 34-39.
- SEILACHER, A.; REIF, W. E. & WESTPHAL, F. 1985. Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B311: 5-23.
- SEPKOSKI, J. J. Jr. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, 7: 36-53.
- SHIPMAN, P. 1981. *Life History of a fossil*. Harvard University Press, London, 228 p.
- SIMÕES, M. G. & KOWALEWSKI, M. 1998. Complex shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Upper Permian of the Paraná Basin, Brazil. *Facies*, 38: 175-196.
- SIMÕES, M. G.; TORELLO, F. F. & ROCHA-CAMPOS, A. C. 1996. Gênese e classificação da coquina de Camaquã, Formação Corumbataí (Neopermiano), na região de Rio Claro, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 68: 545-557.
- SIMÕES, M. G.; MELLO, L. H. C.; RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M. & MARQUES, A. C. 2000. Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. *Revista Brasileira de Geociências*, 30: 757-762.
- SIMÕES, M. G.; RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M. & VAN ITEN, H. 2003. Some Middle Paleozoic conulariids (Cnidaria) as possible examples of taphonomic artifacts. *Journal of Taphonomy*, 1: 165-186.
- SIMÕES, M. G.; RODRIGUES, S. C.; LEME, J. M. & PIRES-DOMINGUES, R. A. 2007. Brachiopod shells on the beach: taphonomic overprinting in a fear-weather accumulation. *Journal of Taphonomy*, 5: 205-225.
- SOARES, M. B. 2003. A taphonomic model for the mesosaur assemblage of the Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. *Acta Geológica Hispanica*, 1: 349-361.
- SPIKER, R. A. 1989. The formation and interpretation of plant fossil assemblages. *Advances in Botanical Research*, 16: 96-191.
- SPEYER, S. E. & BRETT, C. E. 1986. Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaios*, 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.
- THUNELL, R. C. & HONJO, S. 1981. Calcite dissolution and the modification of planktonic foraminiferal assemblages. *Marine Micropaleontology*, 6: 169-182.
- TOOTS, H. 1965. Sequence of disarticulation in mammalian skeletons. *Contributions to Geology*, 4: 37-39.
- TORRELLI, F. F. 2004. *Tafonomia Experimental do Fossil-Vivo Bouchardia rosea (Brachiopoda-Terebratulidae) e suas implicações paleontológicas*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 143 p.
- VALENTINE, J. W. 1989. How good was the fossil record? Clues from the Californian Pleistocene. *Paleobiology*, 15: 83-94
- VALENTINE, J. W.; JABLONSKI, D.; KIDWELL, S. M. & ROY, K. 2006 Assessing the fidelity of the fossil record by using marine bivalves. *National Academy of Sciences (USA), Proceedings*, 103: 6599-6604.
- VOORHIES, M. R. 1969. Taphonomy and Population Dynamics of an Early Pliocene Vertebrate Fauna. Knox County, Nebraska. *Contributions to Geology, Special Paper*, 1, 69 p.
- WALKER, A. D. 1973. The age of the Cutties Hillock sandstone (Permo-Triassic) of the Elgin area, Scott. *Journal of Geology*, 9: 177-183.
- WALKER, S. E. & GOLDSTEIN, S. T. 1999. Taphonomic tiering: experimental field taphonomy of molluscs and foraminifera above and below the sediment-water interface. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 227-244.
- WEBB, R. S. & WEBB, T. 1988. Rates of sediment accumulation in pollen cores from small lakes and mires of eastern North America. *Quaternary Research*, 30: 284-297.
- WILSON, M. V. H. 1987. Evolutionary significance of North American Paleogene insect faunas. *Questions Entomológicas*, 14: 35-42.