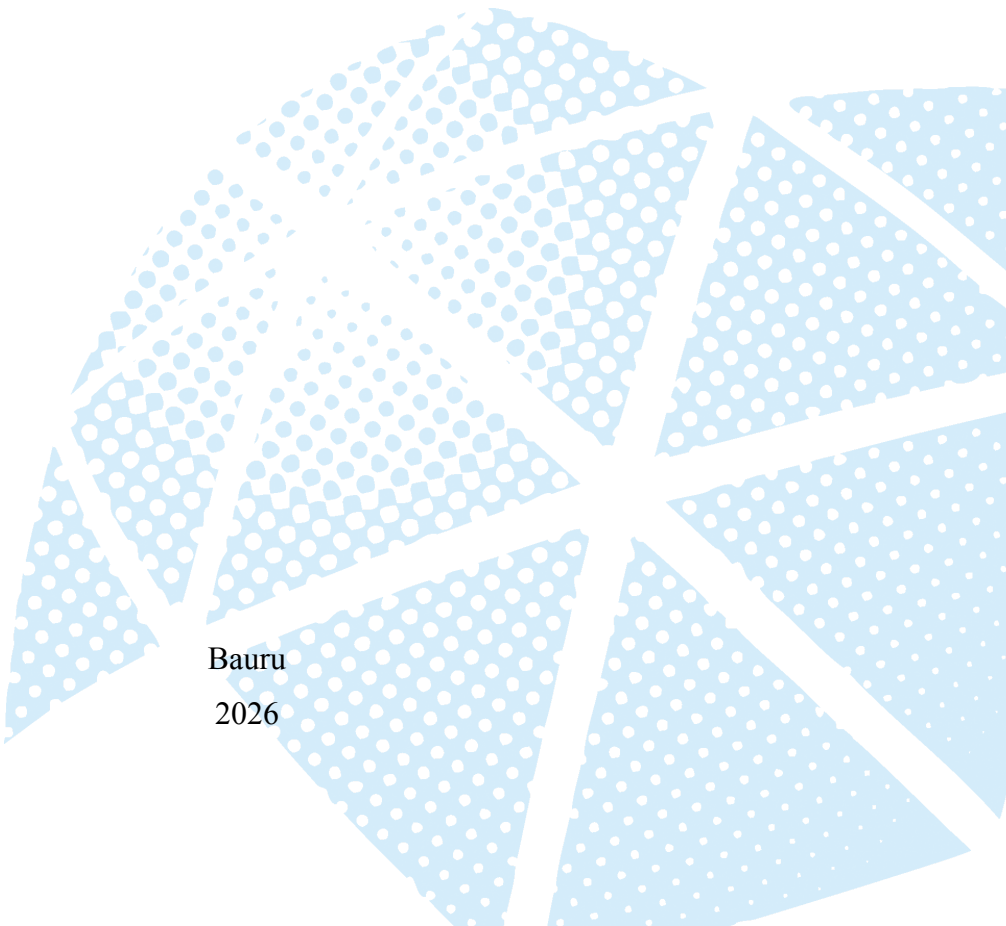


UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
Faculdade de Ciências - Campus de Bauru

GABRIEL FERREIRA SILVÉRIO

**PALEOBIOLOGIA DA CONSERVAÇÃO EM GASTRÓPODES DA BAÍA DE
UBATUBA**

Bauru
2026



GABRIEL FERREIRA SILVÉRIO

**PALEOBIOLOGIA DA CONSERVAÇÃO EM GASTRÓPODES DA BAÍA DE
UBATUBA**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências, Bauru, para obtenção do título de Mestre em Biociências (Área de Conhecimento: Caracterização e Aplicação da Diversidade Biológica)

Orientador(a): Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi

Bolsista: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, Processo N° 2024/03993-5)

Bauru

2026

S587p

Silvério, Gabriel Ferreira

Paleobiologia da Conservação em Gastrópodes da Baía de Ubatuba
/ Gabriel Ferreira Silvério. -- Bauru, 2026

73 p. : tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Faculdade de Ciências, Bauru

Orientador: Renato Pirani Ghilardi

1. Paleobiologia da Conservação. 2. Tafonomia. 3. Fidelidade
Composicional. 4. Gastrópodes. 5. Ubatuba. I. Título.

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DE GABRIEL FERREIRA SILVÉRIO, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOCIÊNCIAS, DA FACULDADE DE CIÊNCIAS - CÂMPUS DE BAURU.

Aos 27 de fevereiro de 2026, às 9h, por meio de Videoconferência, realizou-se a defesa de DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de GABRIEL FERREIRA SILVÉRIO, intitulada "Paleobiologia da Conservação em Gastrópodes da Baía de Ubatuba". A Comissão Examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Prof. Dr. RENATO PIRANI GHILARDI (Orientador(a) - Participação Presencial) do(a) Departamento de Ciências Biológicas / UNESP / Câmpus de Bauru - FC, Profa. Dra. SABRINA COELHO RODRIGUES (Participação Virtual) do(a) ICENP / Universidade Federal de Uberlândia (UFU), Prof. Dr. MATIAS DO NASCIMENTO RITTER (Participação Virtual) do(a) CECLIMAR / UFRGS/Imbé (RS), Após a exposição pelo mestrando e arguição pelos membros da Comissão Examinadora que participaram do ato, de forma presencial e/ou virtual, o discente recebeu o conceito final: APROVADA. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelo(a) Presidente(a) da Comissão Examinadora.



Prof. Dr. RENATO PIRANI GHILARDI

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as pessoas e instituições que contribuíram direta ou indiretamente para a realização e conclusão deste trabalho.

Ao Professor Dr. Renato Pirani Ghilardi, pela orientação, confiança e por todas as oportunidades que me proporcionou ao longo desta trajetória. Por meio de sua orientação, pude vivenciar experiências únicas, que jamais esquecerei, e que foram fundamentais para meu crescimento acadêmico e pessoal. Acredito que este seja apenas o início de uma longa e produtiva parceria.

Ao Professor Dr. Matias Ritter do Nascimento e à Professora Dra. Sabrina Coelho Rodrigues, pela paciência, disponibilidade e valiosas contribuições a este trabalho. Vocês são fontes de inspiração científica e profissional.

Aos meus colegas de laboratório, pela amizade, apoio e companheirismo ao longo de todo esse período, em especial ao Silvio Cesar Marqui Limeira Júnior, por me iniciar e incentivar no caminho da tafonomia.

Aos amigos que fiz durante minha jornada acadêmica e aos amigos de vida, em especial ao Leo e ao Matheus, que, mesmo à distância, sempre foram e continuam sendo parte fundamental da minha vida.

À minha companheira, Barbara Mariah, e aos nossos gatos, por todo o incentivo, carinho e companhia ao longo desta jornada. Vocês tornaram os dias mais leves.

À minha família, meu pai, minha mãe e minha irmã, pelo apoio incondicional, compreensão e incentivo em todos os momentos.

Ao Laboratório de Biologia de Camarões Marinhos e de Água Doce (Labcam), pelas coletas, e à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), pela infraestrutura e pelo ensino.

Por fim, agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro, na forma de bolsa de mestrado (processo nº 2024/03993-5).

RESUMO

A Paleobiologia da Conservação utiliza do registro morto para detectar mudanças ecológicas através da comparação entre associações vivas e mortas, fornecendo perspectiva histórica inacessível ao monitoramento ecológico convencional. Este estudo avaliou a fidelidade composicional de gastrópodes da Baía de Ubatuba (SP, Brasil), caracterizando assinaturas tafonômicas e identificando causas de discordância vivo-morto. Foram analisados 741 espécimes de 11 espécies de Caenogastropoda coletadas mensalmente entre julho de 2021 e junho de 2022 em quatro pontos batimetricamente distribuídos. A fidelidade foi quantificada através de índices de similaridade taxonômica, concordância em rankings de abundância, e mudanças em riqueza e equitabilidade. Caracterização tafonômica documentou quatro assinaturas em escala ordinal, permitindo identificação de agentes bioerosivos, incrustantes e acoplamentos entre processos destrutivos. A baía apresentou padrão anômalo com inversão nas abundâncias absolutas e baixa fidelidade generalizada, exibindo escassez extrema de conchas mortas em três dos quatro pontos. Análises revelaram heterogeneidade espacial marcante, com um ponto funcionando como refúgio tafonômico. Processos biológicos e químicos predominaram sobre mecânicos, com bioassinaturas afetando mais de 90 por cento das conchas e forte acoplamento dissolução-bioerosão. Agentes identificados incluíram esponjas clonídeas, poliquetas spionídeos e briozoários incrustantes. A baixa fidelidade resulta da interação sinérgica entre transporte episódico, destruição tafonômica acelerada e mudança ambiental antropogênica. O gastrópode herbívoro *Strombus pugilis* apresentou discordância extrema consistente com declínio populacional, representando 43 por cento das conchas mortas, mas com apenas um indivíduo vivo. Histórico de eutrofização crônica, pesca de arrasto e contaminação por metais pesados corrobora múltiplos estressores antropogênicos. Este estudo contribui para aplicação da abordagem de fidelidade vivo-morto em gastrópodes marinhos brasileiros, demonstrando seu potencial para detectar mudanças ecológicas em ambientes costeiros, expandindo as bases metodológicas da Paleobiologia da Conservação em contextos neotropicais.

Palavras-chave: fidelidade composicional; paleobiologia da conservação; gastrópodes marinhos; tafonomia; mudança ambiental antropogênica; Ubatuba.

ABSTRACT

Conservation Paleobiology uses the death record to detect ecological changes through comparison between living and death assemblages, providing historical perspective inaccessible to conventional ecological monitoring. This study evaluated the compositional fidelity of gastropods from Ubatuba Bay (SP, Brazil), characterizing taphonomic signatures and identifying causes of live-dead discordance. A total of 741 specimens from 11 Caenogastropoda species collected monthly between July 2021 and June 2022 at four bathymetrically distributed sites were analyzed. Fidelity was quantified through taxonomic similarity indices, concordance in abundance rankings, and changes in richness and evenness. Taphonomic characterization documented four signatures on an ordinal scale, allowing identification of bioerosive and encrusting agents and couplings between destructive processes. The bay exhibited an anomalous pattern with inversion in absolute abundances and low generalized fidelity, showing extreme scarcity of death shells at three of four sites. Analyses revealed marked spatial heterogeneity, with one site functioning as a taphonomic refuge. Biological and chemical processes predominated over mechanical ones, with biosignatures affecting more than 90 percent of shells and strong dissolution-bioerosion coupling. Identified agents included clionid sponges, spionid polychaetes, and encrusting bryozoans. Low fidelity results from synergistic interaction between episodic transport, accelerated taphonomic destruction, and anthropogenic environmental change. The herbivorous gastropod *Strombus pugilis* showed extreme discordance consistent with population decline, representing 43 percent of death shells but with only one living individual. History of chronic eutrophication, bottom trawling, and heavy metal contamination corroborates multiple anthropogenic stressors. This study contributes to the application of the live-dead fidelity approach to Brazilian marine gastropods, demonstrating its potential to detect ecological changes in coastal environments, expanding the methodological foundations of Conservation Paleobiology in neotropical contexts.

Keywords: compositional fidelity; conservation paleobiology; marine gastropods; taphonomy; anthropogenic environmental change; Ubatuba.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Mapa da Baía de Ubatuba com os pontos de coleta.....	16
Figura 2 - Estados de fragmentação. (A) estado de fragmentação leve; (B) estado de fragmentação moderado; (C) estado de fragmentação severo.....	22
Figura 3 - Estados de dissolução. (A) estado de dissolução leve; (B) estado de dissolução moderado; (C) estado de dissolução severo.....	23
Figura 4 - Estados de bioerosão. (A) estado de bioerosão leve; (B) estado de bioerosão moderado; (C) estado de bioerosão severo.....	24
Figura 5 - Estados de incrustação. (A) estado de incrustação leve; (B) estado de incrustação moderado; (C) estado de incrustação severo.....	24
Figura 6 - Correlação de postos de abundância.....	27
Figura 7 - Riqueza observada.....	30
Figura 8 - Riqueza estimada Chao1.....	30
Figura 9 -Curvas de rarefação para os 4 pontos.....	31
Figura 10 - Diagrama de fidelidade de Kidwell.....	32
Figura 11 - Riqueza e equitabilidade.....	33
Figura 12 - Distribuição de estados das assinaturas tafonômicas na associação morta.....	34
Figura 13 - Distribuição de estados das assinaturas tafonômicas por ponto de coleta.....	35
Figura 14 - Frequência de bioassinaturas na associação morta.....	36
Figura 15 (A e B) - Bioerosão do tipo <i>Entobia</i>	37
Figura 16 (A e B) - Bioerosão por poliquetas.....	37
Figura 17 (A e B) - Bioerosão do tipo <i>Oichnus</i>	38
Figura 18 - Incrustação. (A) briozoários; (B) tubos de poliquetas.....	38
Figura 19 - Incrustação. (A) cracas; (B) bivalve.....	39
Figura 20 - Correlação de Spearman entre os estados das assinaturas tafonômicas.....	40
Figura 21 (A, B e C) - Exemplos do acoplamento entre assinaturas tafonômicas.....	41

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Variáveis ambientais dos pontos de coleta na Baía de Ubatuba.....	17
Tabela 2 - Resultados da similaridade composicional.....	28
Tabela 3 - Riquezas.....	29
Tabela 4 - Equitabilidade das associações.....	31

LISTA DE QUADROS

Quadro 1 - Abundância vivo e morto por ponto.....	17
Quadro 2 - Caracterização biológica dos gastrópodes.....	26

LISTA DE SIGLAS

AC - Água Costeira
ACAS - Água Central do Atlântico Sul
AM - Associação Morta
AV - Associação Viva
BIO - Bioerosão
DISSOL - Dissolução
FRAG - Fragmentação
INC - Incrustação
P1 - Ponto de coleta 1
P2 - Ponto de coleta 2
P3 - Ponto de coleta 3
P4 - Ponto de coleta 4
ZTA - Zona Tafonomicamente Ativa

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	8
1.1 OBJETIVOS.....	14
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	14
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	14
2.2 COLETAS.....	16
2.3 CARACTERIZAÇÃO BIOLÓGICA.....	18
2.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS DE FIDELIDADE.....	18
2.4.1 Preparação dos dados.....	18
2.4.2 Similaridade composicional.....	19
2.4.3 Similaridade estrutural.....	19
2.4.5 Integração das métricas.....	20
2.5 CARACTERIZAÇÃO DAS ASSINATURAS TAFONÔMICAS.....	21
2.5.1 Protocolo tafonômico.....	21
2.5.2 Análises estatísticas.....	25
2.5.2.1 Análises descritivas.....	25
2.5.2.2 Relações entre assinaturas tafonômicas.....	25
3 RESULTADOS.....	25
3.1 CARACTERIZAÇÃO BIOLÓGICA.....	25
3.2 FIDELIDADE COMPOSICIONAL.....	26
3.2.1 Similaridade composicional.....	27
3.2.2 Similaridade estrutural.....	28
3.2.3. Síntese das métricas.....	32
3.3 TAFONOMIA.....	33
3.3.1 Panorama geral.....	33
3.3.2 Variação Espacial.....	34
3.3.4 Bioassinaturas Específicas.....	35
3.3.5 Correlações entre Assinaturas.....	39
4 DISCUSSÃO.....	41
4.1 FIDELIDADE COMPOSICIONAL: DIAGNÓSTICO E CAUSAS PRIMÁRIAS.....	41
4.1.1 Baixa fidelidade composicional.....	41
4.1.2 Escassez anômala de conchas mortas: magnitude e implicações.....	44
4.1.3 Avaliação sistemática dos cinco fatores de Kidwell (2013).....	45
4.2 P4 COMO REFÚGIO TAFONÔMICO E CONTROLE NATURAL.....	49
4.3 ASSINATURAS TAFONÔMICAS.....	51
4.3.1 Predomínio de processos biológicos e químicos.....	51
4.3.2 Acoplamento entre processos destrutivos.....	51
4.3.3 Composição dos agentes bioerosivos e implicações ecológicas.....	52
4.3.4 Implicações para preservação.....	53
4.4 MUDANÇAS AMBIENTAIS ANTROPOGÊNICAS.....	54
4.5 STROMBUS PUGILIS: ESTUDO DE CASO DE DECLÍNIO POPULACIONAL.....	56
5 CONCLUSÃO.....	58
8 REFERÊNCIAS.....	59

1 INTRODUÇÃO

O homem e suas atividades culturais tornaram-se o principal expoente dos impactos ambientais no mundo. A rápida perda da biodiversidade, evidenciada por declínios populacionais, extinções, homogeneização de comunidades e degradação de habitats, compromete o funcionamento dos ecossistemas e ameaça diretamente o bem-estar humano (Johnson et al., 2017). Diante desse cenário, as zonas costeiras estão entre os ambientes mais vulneráveis devido à alta densidade populacional e à exploração intensiva de recursos marinhos (Lotze et al., 2006; Halpern et al., 2008).

No Brasil, a zona costeira ocupa cerca de 4,6% do território nacional e abriga aproximadamente um quarto da população (IBGE, 2011), concentrando intensa atividade econômica e, consequentemente, significativa influência antrópica. O litoral norte do estado de São Paulo, especialmente a região de Ubatuba, área de estudo deste trabalho, exemplifica essa vulnerabilidade. Nas últimas décadas, a Baía de Ubatuba tem sido fortemente impactada pelo turismo, que se intensifica no verão, e pela atividade pesqueira (Burone, 2002; Burone et al., 2003; Simões; Rodrigues; Kowalewski, 2009). A contaminação da baía ainda é agravada pelos rios que nela deságuam, transportando não apenas matéria orgânica, mas também efluentes industriais e domésticos sem tratamento, o que eleva as concentrações de nutrientes e poluentes (Avelar et al., 2000; Burone, 2002; Burone et al., 2003; CETESB, 1996, 2000; Mantelatto; Fransozo, 1999; Simões; Rodrigues; Kowalewski, 2009). Devido à fisiografia da baía, a circulação da água e a dispersão de poluentes são limitadas em comparação com áreas oceânicas abertas, o que intensifica o acúmulo de contaminantes nos sedimentos e afeta diretamente a estrutura das comunidades bentônicas, favorecendo organismos tolerantes e prejudicando os mais sensíveis (Burone, 2002; Burone et al., 2003; Burone; Pires-Vanin, 2006).

O bentos é essencial para o funcionamento dos ecossistemas costeiros, participando dos ciclos de nutrientes e da estruturação do habitat (Snelgrove, 1999). Na Baía de Ubatuba, Santos e Pires-Vanin (2004) identificaram 205 espécies macrobentônicas, com destaque para os moluscos (70 espécies), entre os quais os gastrópodes representaram cerca de 93% do total, crustáceos (69 espécies), poliquetas (40 espécies) e equinodermos (14 espécies). Embora estudos como este sejam importantes para fornecer indicadores atuais da saúde do ambiente em programas de monitoramento, a grande maioria das pesquisas em conservação está focada em períodos de tempo curtos (Froyd; Willis, 2008), o que facilita a ocorrência da *shifting*

baseline syndrome, fenômeno em que ambientes já alterados passam a ser vistos como naturais, considerando que as referências são estabelecidas a partir de condições diretamente observadas (Papworth et al., 2009; Pauly, 1995). Esse problema dificulta separar flutuações naturais das comunidades de mudanças antropogênicas acumuladas ao longo do tempo (Willis; Birks, 2006).

Em função da crescente e persistente intensificação dos impactos antrópicos, a integração de dados históricos e ecológicos de longo prazo às medidas de conservação representa uma ferramenta poderosa para a compreensão de processos ecológicos locais e para o estabelecimento de linhas de base mais realistas (Dietl; Flessa, 2009, 2011; National Research Council, 2005; Willis et al., 2005). Nesse cenário, a Paleobiologia da Conservação emerge como um campo interdisciplinar que aplica conceitos e métodos paleontológicos, especialmente da Tafonomia Atualística, à resolução de questões voltadas à conservação e ao manejo da biodiversidade (Archuby et al., 2023; Assumpção; Ritter, 2025; Dietl et al., 2015; Dietl; Flessa, 2009, 2011; Dillon et al., 2022; Kowalewski, 2017; Willis; Birks, 2006). Esses estudos utilizam registros geo-históricos (National Research Council, 2005), como fósseis, restos de organismos, vestígios e sinais geoquímicos, em comparação com dados biológicos atuais, para investigar respostas biológicas a estressores ambientais em escalas de tempo que ultrapassam a observação humana direta (Dietl; Flessa, 2009, 2011).

A aplicação efetiva da Paleobiologia da Conservação depende fundamentalmente da compreensão dos processos tafonômicos que modulam a preservação do registro biológico. Tafonomia (do grego: *tafos* = sepultamento; *nomos* = leis) tem como objetivo o estudo dos processos de preservação e como eles afetam a informação contida nos restos esqueléticos (Behrensmeyer; Kidwell, 1985; Holz; Simões, 2002). Esse campo desempenha papel fundamental em interpretações paleoambientais, permitindo distinguir padrões biológicos genuínos de artefatos tafonomicamente enviesados em associações fósseis. Por sua vez, a tafonomia atualística investiga os processos de preservação em ambientes modernos, sendo amplamente utilizada para refinar interpretações através da comparação com padrões atuais (Kowalewski; Labarbera, 2004). Além das aplicações paleontológicas, estudos tafonômicos atualísticos oferecem aplicações diretas para a conservação biológica ao permitir a detecção de mudanças ecológicas através do registro morto recente, estabelecendo uma perspectiva que conecta passado, presente e futuro (Dietl; Flessa, 2009).

Nesse contexto, os processos tafonômicos deixam assinaturas diagnósticas nos restos de organismos. Essas assinaturas são alterações morfológicas e texturais no registro morto causadas por processos físicos, químicos e biológicos (Brett; Baird, 1986; Fürsich;

Oschmann, 1993) e constituem ferramentas interpretativas de histórias deposicionais, tempo de residência na zona tafonômica ativa (ZTA, em ambiente marinho = interface sedimento-água e porção sedimentar imediatamente inferior onde restos são expostos a processos de alteração antes do soterramento final) e condições ambientais (Erthal; Ritter; Kotzian, 2017; Horodyski; Erthal, 2017). Entre essas, as assinaturas de origem biológica, como bioerosão e incrustação, são particularmente informativas para avaliações ecológicas, uma vez que a intensidade e diversidade de organismos bioerodidores e incrustantes refletem a produtividade biológica, tempo relativo de exposição dos restos no substrato e as condições tróficas do meio (Cintra-Buenrostro; Flessa; Avila-Serrano, 2005; Lescinsky; Edinger; Risk, 2002).

Estruturas de bioerosão, como perfurações, traços, sulcos e galerias, deixadas por organismos predadores ou colonizadores em determinado substrato duro, são passíveis de identificação e interpretação (Gómez-Espinosa et al., 2018; Schmidt-Neto et al., 2023). Por exemplo, Holmes et al. (2000) correlacionaram positivamente a abundância de marcas de esponjas bioerodidoras em esqueletos de corais com níveis de eutrofização elevados no Mar de Java, Indonésia. Na Baía de Ubatuba, Rodrigues et al. (2008) demonstraram que parte das bioerosão nas conchas de *Bouchardia rosea* eram resultados de interações sin-vivo com poliquetas spioniídeos (*Polydora* sp.), responsáveis pela produção de traços do tipo *Caulostrepsis* exclusivamente durante a vida do hospedeiro. Posteriormente, Rodrigues e Simões (2010) realizaram uma análise tafonômica mais abrangente nesses braquiópodes na Baía, estabelecendo bases importantes para interpretações tafonômicas na região.

Além da caracterização de assinaturas tafonômicas, a comparação sistemática entre associações vivas e mortas constitui abordagem central na Paleobiologia da Conservação. Estudos de fidelidade composicional destacam-se como ferramenta diagnóstica para detectar mudanças ambientais em ecossistemas marinhos (Kidwell, 2007, 2009, 2013). A fidelidade composicional refere-se ao grau de concordância entre associações vivas (AV), que representam o conjunto de organismos presentes em determinado local e momento, e associações mortas (AM), formadas por restos desses organismos acumulados ao longo do tempo. Esse conceito é utilizado para avaliar mudanças temporais tanto na composição quanto na estrutura dessas comunidades (Behrensmeier; Kidwell; Gastaldo, 2000; Kidwell, 2007, 2009, 2013; Kidwell; Bosence, 1991).

Invertebrados conchíferos, como moluscos bivalves e gastrópodes, ostracodes e braquiópodes, são amplamente utilizados nos estudos de fidelidade devido ao seu registro abundante e ao alto potencial de preservação de suas conchas (Albano; Sabelli, 2011; Erthal;

Kotzian; Simões, 2011; Kidwell, 2013; Kidwell; Tomasovych, 2013; Kusnerik et al., 2022; Limeira Junior et al., 2024a; Luz et al., 2025; Ritter; Erthal, 2013; Weber; Zuschin, 2013). Em ambientes marinhos, as AM desses organismos são tipicamente mais abundantes e ricas que as AV (Kidwell, 2001, 2002; Tomašových; Kidwell, 2011).

Essa maior riqueza e abundância é resultado do *time-averaging*, processo em que restos esqueléticos de múltiplas gerações se acumulam ao longo do tempo em um único depósito e da mistura espacial, promovida pelo transporte lateral dos restos (Kidwell, 2002, 2013; Kidwell; Bosence, 1991; Kidwell; Tomasovych, 2013; Ritter et al., 2017). A magnitude do *time-averaging* pode ser estimada através de técnicas de datação, como radiocarbono e aminoácidos (Barbour Wood et al., 2006; Dexter et al., 2014; Ritter et al., 2017; Ritter et al., 2023). Por exemplo, acumulações de braquiópodes na Baía de Ubatuba apresentaram conchas de idades até ~23.000 anos AP (Carroll et al., 2003). Inicialmente considerada uma limitação tafonômica para interpretações paleoambientais, a característica de *time-averaging* da AM é atualmente reconhecida como uma vantagem metodológica para conservação, visto que possibilita a obtenção de dados sobre as variações graduais de comunidades no ambiente (Kidwell, 2013).

A concordância entre AV e AM pode ser quantificada por diversas métricas estatísticas, como correlações de Spearman, índices de similaridade (Jaccard-Chao, Bray–Curtis) e comparações de riqueza e equitabilidade, que são utilizadas para revelar perturbações ambientais (Erthal; Kotzian; Simoes, 2011; Kidwell, 2007, 2013; Kowalewski, 2017; Luz et al., 2025; Olszewski; Kidwell, 2007; Ritter; Erthal, 2013). A fidelidade composicional pode variar de alta a baixa dependendo da estabilidade ambiental. A alta fidelidade indica que a AM reflete adequadamente a composição da AV, sugerindo um ambiente estável onde a transição de organismos vivos para mortos ocorre de forma gradual e contínua (Kidwell, 2007, 2009, 2013). Por outro lado, a baixa fidelidade (caracterizada por discordâncias significativas na composição entre AV e AM) pode indicar mudanças ambientais rápidas, sejam elas naturais ou antropogênicas (Kidwell, 2007, 2009, 2013; Kowalewski, 2017).

Contudo, a interpretação da fidelidade composicional, seja ela alta ou baixa, depende do reconhecimento dos mecanismos que podem gerar discordância entre associações vivas e mortas. Kidwell (2013) sistematizou cinco fatores principais: (1) preservação diferencial, em que espécies ou classes ontogenéticas com baixa durabilidade intrínseca são sub-representadas nas AM; (2) transporte pós-morte, que desloca espécimes para dentro ou fora da área por correntes, marés ou predadores; (3) *turnover* diferencial de populações vivas,

onde espécies com indivíduos de vida curta produzem mais conchas por unidade de tempo, gerando sobre-representação nas AM independentemente da abundância na AV (viés de longevidade); (4) variabilidade temporal natural da AV, de modo que amostragens pontuais da comunidade viva representam "instantâneos" inadequados da variabilidade temporal integrada pela AM; e (5) mudança ambiental dentro da janela de *time-averaging*, com a AM preservando memória de habitats ou estados comunitários anteriores.

Os três primeiros fatores constituem viés tafonômico *stricto sensu*, enquanto os dois últimos refletem contrastes na escala temporal entre AV e AM (Kidwell, 2013). Quando vieses tafonômicos (Fatores 1-3) e variabilidade natural (Fator 4) são descartados como explicações primárias, discordâncias vivo-morto podem sinalizar mudanças antropogênicas recentes (Fator 5), tornando-se ferramenta diagnóstica para Paleobiologia da Conservação (Kidwell, 2007, 2009).

Uma implicação relevante da mudança ambiental (Fator 5) é o conceito de *inércia tafonômica* (Feser; Miller, 2014; Kidwell, 2008), que se refere ao atraso temporal da AM em responder a mudanças na AV. Em ambientes que sofrem perturbações recentes, a AM ainda preserva a assinatura de comunidades passadas enquanto a AV já reflete a nova configuração ecológica. Esse descompasso temporal é particularmente evidente em casos de impactos antropogênicos súbitos, como eutrofização ou perda de habitat, onde espécies antes abundantes tornam-se raras ou localmente extintas nas AV, mas permanecem abundantes nas AM como "memória ecológica" de condições pré-impacto (Kidwell, 2007, 2008).

Apesar do crescente reconhecimento dessas abordagens metodológicas e do elevado potencial da América do Sul para pesquisas em Paleobiologia da Conservação (devido à sua elevada biodiversidade e exposição relativamente recente a impactos antrópicos), a região ainda é pouco representada nesses trabalhos (Assumpção; Ritter, 2025). No Brasil, pesquisas com invertebrados envolvendo essa temática, mesmo sendo o grupo mais estudado, ainda são escassas e centralizadas nas regiões Sul e Sudeste.

No Rio Grande do Sul, Erthal, Kotzian e Simões (2011) utilizaram o registro fóssil de associações de moluscos em comparação com associações vivas e mortas da região, a fim de obter linhas de base para essas comunidades de água doce. Ritter e Erthal (2013) analisaram o viés na fidelidade de associações de moluscos em sistemas lagunares. Assumpção et al. (2022) utilizaram sambaquis para obter dados sobre a variação do tamanho de conchas de bivalves em resposta a possíveis mudanças ambientais. No Atlântico sul (cadeia Vitória-Trindade) Luz et al. (2025) analisaram a fidelidade composicional de ostracodes em ambientes insulares.

Em São Paulo, Simões, Rodrigues e Kowalewski (2009) conduziram um estudo pioneiro (primeiro artigo no mundo com “*Conservation Paleobiology*” explícito no título) sobre o declínio populacional do braquiópode *Bouchardia rosea*, analisando 30 estações de coleta nas baías de Ubatuba e Picinguaba, onde encontraram 6.627 espécimes, sendo 99,9% conchas vazias e apenas seis indivíduos vivos.

Recentemente, Limeira Junior (2024b) estudou associações de gastrópodes na Baía de Ubatuba, avaliando efeitos da sazonalidade na fidelidade composicional e realizando experimentos de dissolução. Foi demonstrado que a relação massa/área de superfície das conchas influencia diretamente seu potencial de preservação química, determinando quais grupos têm maior probabilidade de fossilização em períodos de intensa acidificação oceânica, como o Cretáceo (Limeira Junior; Rodrigues; Ghilardi, 2023).

Diferentemente do padrão observado para *Bouchardia rosea*, com associação morta abundante e poucos indivíduos vivos, e do padrão esperado para moluscos marinhos rasos, os gastrópodes de Ubatuba apresentaram baixa fidelidade devido à escassez de conchas mortas, com a associação viva aproximadamente três vezes mais numerosa (Limeira Junior et al., 2024a). Essa escassez foi inicialmente atribuída ao transporte de sedimentos bioclásticos pelas correntes marinhas da baía. Adicionalmente, a fidelidade composicional mostrou-se variável sazonalmente, sendo baixa em períodos estáveis e aumentando no verão, quando maior pluviosidade e turbidez das águas aumentam a mortalidade dos gastrópodes e, consequentemente, o número de conchas na associação morta (Limeira Junior et al., 2024a). Contudo, apesar do transporte ter sido identificado como um dos fatores relevantes para a escassez de conchas mortas na região, a magnitude da discrepância observada sugere causas multifatoriais. Além do transporte, a destruição tafonômica acelerada e processos antropogênicos podem estar contribuindo para a escassez anômala de conchas mortas.

Outro achado interessante nos trabalhos de Limeira Junior (2024b), ainda pouco explorado, é o padrão observado em *Strombus pugilis*, que representou a maior parte da associação morta coletada e apresentou proporção extremamente discrepante: apenas 1 indivíduo vivo para 83 mortos (1,2% vivos). Kidwell (2007, 2009, 2013) demonstrou que forte discordância na abundância relativa de uma espécie entre associações pode estar relacionada a perturbações antropogênicas, especialmente eutrofização, que representa ameaça particular para herbívoros ao aumentar turbidez, reduzir disponibilidade de luz e comprometer vegetação marinha. O histórico de aportes de efluentes domésticos e industriais na Baía de Ubatuba (Burone, 2002; CETESB, 1996, 2000), somado ao padrão observado em

S. pugilis, reforça a necessidade de investigação sobre possíveis impactos antrópicos nas comunidades de gastrópodes da região.

Diante desse contexto, o presente trabalho constitui uma continuação dos estudos de Limeira Junior (2024b), com foco na interpretação da fidelidade composicional e abundância anômala observada nos gastrópodes da Baía de Ubatuba. A integração de análises tafonômicas detalhadas com métricas de fidelidade composicional permitirá investigar os processos responsáveis pela escassez de conchas mortas na região e avaliar evidências de possível declínio populacional de *S. pugilis*. Os resultados fornecerão dados para medidas de conservação de longo prazo, contribuindo para o desenvolvimento da Paleobiologia da Conservação no Brasil.

1.1 OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo analisar e interpretar a fidelidade composicional entre associações vivas e mortas de gastrópodes na Baía de Ubatuba, integrando análises tafonômicas e visando fornecer subsídios para a Paleobiologia da Conservação. Em minúcia, tem-se como objetivos específicos:

1. Caracterizar a fidelidade composicional em termos de composição taxonômica (identidade e abundância relativa das espécies) e estrutura de comunidade (riqueza e equitabilidade) das associações;
2. Quantificar e interpretar assinaturas tafonômicas presentes nas conchas;
3. Investigar possíveis processos tafonômicos e ecológicos responsáveis pelo padrão anômalo de abundância vivo×morto observado na região;
4. Avaliar evidências de possível declínio populacional de *Strombus pugilis* e suas implicações para a Paleobiologia da Conservação.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

A Baía de Ubatuba (23°26'S, 45°01'W) está localizada no litoral norte do estado de São Paulo, uma região caracterizada por uma linha de costa recortada que forma diversas enseadas com características de semi-confinamento (Mahiques, 1995). A baía possui

desembocadura voltada para leste, apresenta aproximadamente 8 km² de área total e ~4,5 km de largura na entrada, diminuindo em direção ao continente (Mantelatto; Fransozo, 1999).

Em termos batimétricos, pode ser dividida em duas zonas principais: uma interna (0-10 m de profundidade) com baixa energia hidrodinâmica, e uma externa (10-16 m de profundidade) fortemente influenciada por correntes e ondas provenientes do mar aberto (Burone; Pires-Vanin, 2006; Santos; Pires-Vanin, 2004). A circulação de água segue um padrão predominantemente horário, com entrada pelo sul (Mahiques, 1995). Duas massas de água afetam a região sazonalmente: a Água Central do Atlântico Sul (ACAS), fria e rica em nutrientes, penetra próximo ao fundo durante a primavera e verão, enquanto a Água Costeira (AC), mais quente e de menor densidade, ocupa as camadas superficiais. No outono e inverno, a ACAS retrai-se em direção ao talude e é substituída pela AC. Esta dinâmica sazonal, particularmente a intrusão da ACAS rica em nutrientes, eutrofiza áreas rasas e incrementa o material orgânico disponível para as comunidades bentônicas (Castro Filho; Miranda; Miyao, 1987; Santos; Pires-Vanin, 2004).

Quatro rios deságuam na região (Indaiá, Grande, Lagoa e Acaraú), fornecendo nutrientes, matéria orgânica e reduzindo a salinidade da água, particularmente próximo às desembocaduras e durante as estações chuvosas (Mantelatto; Fransozo, 1999). O aporte de sedimentos continentais é fortemente dependente do regime de chuvas (Mahiques, 1995; Mahiques; Tessler; Furtado, 1998).

Os sedimentos de fundo apresentam heterogeneidade granulométrica, com variação espacial controlada pelas condições hidrodinâmicas locais (Burone; Pires-Vanin, 2006; Mahiques, 1995). A maior parte é caracterizada por sedimentos de granulação fina (silte e areia muito fina) de origem terrígena, com considerável mistura de matéria orgânica continental (Mantelatto; Fransozo, 1999). A região central atua como zona deposicional de sedimentos mais finos (predominantemente lama) e matéria orgânica devido às condições de baixa hidrodinâmica (Burone et al., 2003). Sedimentos mais grosseiros (areias grossas e médias) concentram-se próximos às margens rochosas da Ponta Surutuva, Ponta Grossa, e nas desembocaduras dos rios (Burone et al., 2003; Mahiques; Tessler; Furtado, 1998; Mantelatto; Fransozo, 1999). A taxa de sedimentação é considerada negligenciável (Magliocca; Kutner, 1965).

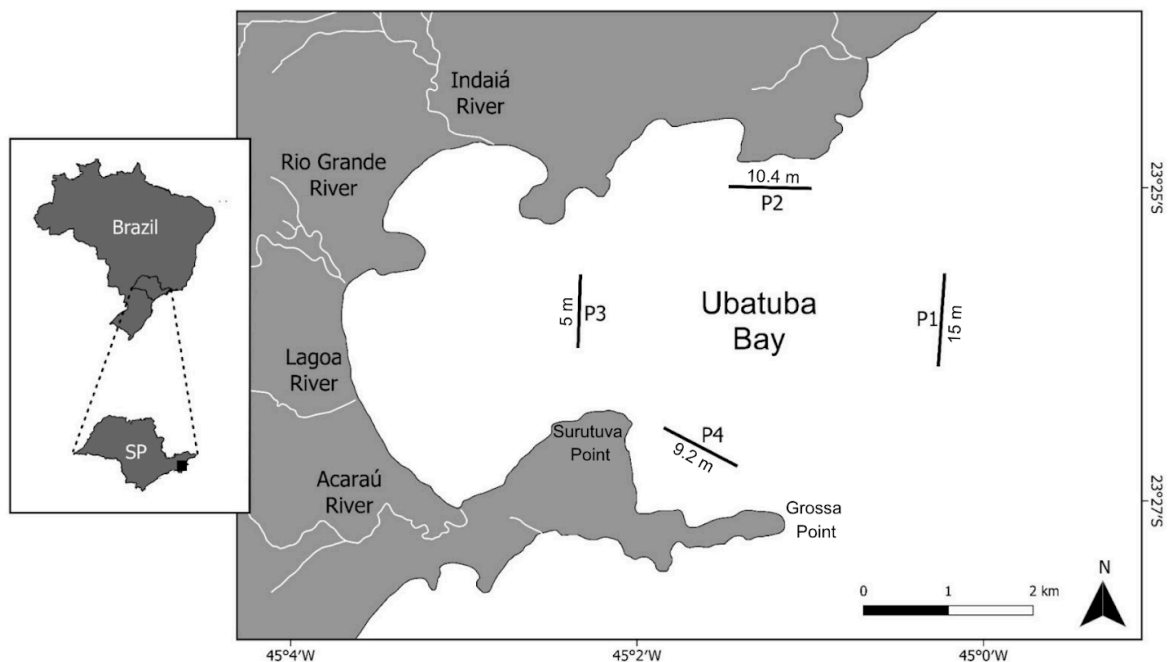
Devido à proximidade com a cidade de Ubatuba, importante centro turístico, está sujeita a crescentes pressões antrópicas relacionadas ao turismo sazonal, aporte de esgotos domésticos não tratados e atividades pesqueiras, incluindo arrasto de camarão com elevada captura incidental de peixes, moluscos e crustáceos (Burone; Pires-Vanin, 2006; CETESB,

1996, 2000; Perroca et al., 2022; Santos; Pires-Vanin, 2004). A fisiografia semi-confinada restringe a circulação de água e limita a dispersão de poluentes em comparação com áreas costeiras abertas (Burone; Pires-Vanin, 2006).

2.2 COLETAS

As coletas das associações de gastrópodes são referentes a trabalhos realizados mensalmente pelo Laboratório de Camarões Marinhos e de Água Doce (LABCAM, FC/UNESP, Projetos FAPESP 2018/13685-5 e 2019/01308-5) na Baía de Ubatuba, entre julho de 2021 e junho de 2022 (Jaconis et al., 2024). A captura foi conduzida em quatro pontos de coleta distribuídos batimetricamente (P1: 15 m; P2: 10,4 m; P3: 5 m; P4: 9,2 m; **Figura 1**) utilizando embarcação camaroeira equipada com duas redes de arrasto do tipo *otter trawl* de malha de 20 mm e 18 mm no saco final. O esforço amostral foi padronizado em 30 minutos por ponto de coleta, correspondendo a uma área de varredura de aproximadamente 18.000 m² ao longo de cada transecto de arrasto. Após cada operação, o material coletado foi triado a bordo, acondicionado em sacos plásticos e mantido em caixas térmicas com gelo até o transporte ao laboratório.

Figura 1 - Mapa da Baía de Ubatuba com os pontos de coleta.



Fonte: Adaptado de Burone et al. (2003), Jaconis et al. (2024), Limeira Junior et al. (2024a). **Legenda:** Mapa contendo os transectos dos pontos 1, 2, 3 e 4 com suas respectivas batimetrias: 15, 10, 4, 5 e 9,2 m. Rios: Indaiá, Rio Grande, Lagoa, Acaraú e Ponta Surutuva e Grossa.

As variáveis ambientais (temperatura e salinidade de fundo, granulometria do sedimento e teor de matéria orgânica) foram coletadas mensalmente pelo Laboratório de Camarões Marinhos e de Água Doce (LABCAM, FC/UNESP) em cada ponto (Jaconis et al., 2024). Os dados ambientais, expressos como médias de todo o período amostral, encontram-se sintetizados na **Tabela 1**.

Tabela 1 - Variáveis ambientais dos pontos de coleta na Baía de Ubatuba.

Pontos	Profundidade (m)	Temperatura (°C)	Salinidade	Phi (φ)	Matéria Orgânica (%)
P1	15	22.3 ± 2.49	35.5 ± 0.68	3.50 ± 0.10 (areia muito fina)	7.72 ± 4.43
P2	10.4	22.8 ± 2.48	35.41 ± 0.90	3.98 ± 0.22 (areia muito fina a silte e argila)	4.3 ± 1.57
P3	5	23.5 ± 2.71	35.3 ± 0.98	4.08 ± 0.04 (areia muito fina a silte e argila)	13.2 ± 4.02
P4	9.2	22.4 ± 2.02	35.8 ± 0.83	2.62 ± 0.09 (areia muito fina)	2.4 ± 0.96

Fonte: Dados extraídos de Jaconis et al. (2024). **Legenda:** Valores de variáveis ambientais expressos como média ± desvio padrão de todo o período amostral.

A identificação taxonômica dos gastrópodes foi realizada por Limeira Junior (2024b) com base nas características morfológicas das conchas, além da contagem das associações, separando os exemplares em vivos (conchas com tecido orgânico preservado) e mortos (conchas vazias). Ao todo, foram contabilizadas 741 conchas distribuídas em 11 espécies de Caenogastropoda entre os quatro pontos de coleta, sendo 548 vivas e 193 mortas (**Quadro 1**). O material testemunho está depositado no Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA) da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Bauru, São Paulo e foi utilizado para o presente trabalho.

Quadro 1 - Abundância vivo e morto por ponto.

Espécies	N por ponto								N total	
	P1		P2		P3		P4			
	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M
<i>B. cochlidium</i>	94	1	14	2	6	2	23	6	137	11
<i>B. monilifer</i>	1	0	6	0	2	0	0	0	9	0

<i>M. parthenopeus</i>	0	0	0	0	0	0	8	7	8	7
<i>N. cayennensis</i>	4	0	0	0	1	1	1	0	6	1
<i>O. urceus</i>	145	4	52	0	64	3	30	63	291	70
<i>P. hepaticus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>S. senegalensis</i>	3	0	1	0	3	0	29	12	36	12
<i>S. brasiliensis</i>	2	0	0	0	2	1	26	3	30	4
<i>S. pugilis</i>	0	5	0	1	0	9	1	68	1	83
<i>T. galea</i>	1	0	0	0	4	0	24	3	29	3
<i>Z. dufresnii</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2
Total N / ponto	251	10	73	3	82	17	142	163	548	193

Fonte: Adaptado de Limeira Junior (2024b) . **Legenda:** Abundância vivos e mortos. V = Vivos, M = Mortos, T = Total, N = Número.

2.3 CARACTERIZAÇÃO BIOLÓGICA

Foi realizada uma revisão bibliográfica para caracterizar a ecologia e os hábitos de vida das espécies de gastrópodes identificadas no material de estudo. As informações compiladas incluíram família taxonômica, dieta (carnívoro, herbívoro) e hábito de vida (epifaunal, infaunal). As informações foram organizadas em formato tabular para facilitar a comparação entre as espécies.

2.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS DE FIDELIDADE

A fidelidade composicional entre as associações vivas (AV) e mortas (AM) foi avaliada através de múltiplas abordagens quantitativas, considerando aspectos composicionais e estruturais das comunidades de gastrópodes, seguindo protocolos estabelecidos em estudos fidelidade (Kidwell, 2007, 2013; Kowalewski, 2017; Luz et al., 2025; Olszewski; Kidwell, 2007; Tomašových; Kidwell, 2009) com adaptações metodológicas quando necessário para atender às especificidades dos dados.

2.4.1 Preparação dos dados

Os dados de abundância das 11 espécies de Caenogastropoda foram organizados em matrizes para associações vivas e mortas, considerando cada um dos quatro pontos de coleta (P1 a P4). Todas as análises foram conduzidas no software R versão 4.4.3 (R Core Team, 2024), utilizando o pacote *vegan* versão 2.6-10 para cálculos de diversidade, dissimilaridade e análises multivariadas.

2.4.2 Similaridade composicional

A similaridade composicional entre AV e AM foi quantificada através de índices complementares, cuja combinação permite a classificação da fidelidade segundo o *framework* de Kidwell (2013).

(i) Índice de Jaccard-Chao (Chao et al., 2005): Baseado em presença/ausência de táxons, incorpora correção para espécies raras ou não detectadas, sendo apropriado para conjuntos com baixa abundância ou subamostragem. O índice varia de 0 (nenhuma similaridade) a 1 (similaridade completa).

(ii) Dissimilaridade de Bray-Curtis (Bray; Curtis, 1957): Calculada com base nas abundâncias relativas das espécies, quantifica a diferença composicional considerando tanto identidade quanto abundância dos táxons. Valores próximos a 0 indicam alta similaridade, enquanto valores próximos a 1 indicam composições muito distintas.

(iii) Coeficiente de correlação de Spearman (ρ): Aplicado aos rankings de abundância relativa após remoção de duplas ausências (espécies ausentes em ambas as associações), avalia a concordância na estrutura de dominância entre AV e AM. O coeficiente varia de -1 a +1, onde valores positivos indicam que espécies dominantes na AV também são dominantes na AM, valores negativos indicam correlações inversas, e valores próximos a zero indicam ausência de correlação nos rankings de abundância. Devido à presença de empates (múltiplas espécies com abundâncias idênticas, especialmente zeros), valores de significância (p) foram calculados usando aproximação assintótica.

2.4.3 Similaridade estrutural

A riqueza observada (S) foi calculada como o número total de espécies presentes em cada associação em cada ponto. Devido aos tamanhos amostrais extremamente reduzidos em algumas AM (P1: $N=10$; P2: $N=3$; P3: $N=17$), a padronização por rarefação (Olszewski; Kidwell, 2007) não foi aplicada para as comparações primárias de riqueza. Amostras com $N < 20$ apresentam elevada variância estocástica que torna a rarefação inadequada, podendo introduzir mais erros do que o viés de tamanho amostral que se busca corrigir (Gotelli; Colwell, 2001; Luz et al., 2025). Assim, optou-se por utilizar a riqueza observada para todos os pontos, mantendo consistência metodológica.

A diferença de riqueza entre associações foi quantificada através do índice ΔS (adaptado de Olszewski; Kidwell, 2007): $\Delta S = \log_{10}(\text{morto } S) - \log_{10}(\text{vivo } S)$

Valores positivos de ΔS indicam maior riqueza na AM, valores negativos indicam maior riqueza na AV, e valores próximos a zero indicam riqueza equivalente entre associações. A transformação logarítmica reduz a influência de diferenças absolutas grandes quando as riquezas são elevadas.

Adicionalmente, o estimador não-paramétrico (Chao, 1984) foi calculado para estimar a riqueza total esperada independentemente do tamanho amostral. Este estimador utiliza a frequência de *singletons* e *doubletons* para estimar espécies não detectadas, fornecendo contexto sobre o grau de subamostragem.

Curvas de rarefação foram construídas para avaliar visualmente a suficiência amostral e as trajetórias de acúmulo de espécies em cada ponto.

A equitabilidade (equitabilidade) das associações foi quantificada através do *Probability of Interspecific Encounter* ($PIE = \frac{N}{N-1} \sum_{i=1}^S p_i^2$). O índice varia de 0 (dominância completa por uma única espécie) a próximo de 1 (distribuição perfeitamente uniforme entre todas as espécies), não sendo enviesado pelo tamanho amostral, permitindo comparação direta entre AV e AM sem necessidade de padronização (Gotelli; Graves, 1996). A diferença de equitabilidade entre associações foi expressa como: $\Delta PIE = PIE_{AM} - PIE_{AV}$.

Valores positivos de ΔPIE indicam que a AM é mais uniforme que a AV. Valores negativos indicam que a AV é mais uniforme que a AM. Valores próximos a zero indicam estruturas de dominância equivalentes (Kidwell, 2013; Olszewski; Kidwell, 2007).

2.4.5 Integração das métricas

A integração das diferentes métricas de fidelidade foi visualizada através do "*Kidwell Plot*" (Kidwell, 2013), um gráfico bidimensional que relaciona a similaridade taxonômica (eixo Y: Jaccard-Chao) com a concordância nas abundâncias relativas (eixo X: correlação de Spearman). Este diagrama permite identificar padrões espaciais de concordância entre AV e AM, distinguindo áreas de alta ou baixa fidelidade composicional.

Adicionalmente, foi construído um gráfico relacionando ΔS (diferença de riqueza) no eixo X e ΔPIE (diferença de equitabilidade) no eixo Y, permitindo avaliar se mudanças em riqueza e equitabilidade co-variam entre as associações.

2.5 CARACTERIZAÇÃO DAS ASSINATURAS TAFONÔMICAS

2.5.1 Protocolo tafonômico

As análises tafonômicas foram conduzidas para investigar se processos de destruição contribuem para a escassez anômala de conchas mortas observada na Baía de Ubatuba. A caracterização das assinaturas tafonômicas permite: (1) identificar processos destrutivos atuantes na zona tafonomicamente ativa (ZTA) e (2) avaliar seu impacto sobre os padrões de discordância vivo-morto observados. Todas as conchas da associação morta (N=193) foram examinadas quanto à presença e intensidade de quatro assinaturas tafonômicas: fragmentação, dissolução, bioerosão e incrustação. As três primeiras representam processos com potencial destrutivo, sendo que a fragmentação pode resultar de eventos energéticos episódicos, bioturbação ou enfraquecimento estrutural pela própria dissolução ou bioerosão. A incrustação fornece informações sobre condições ambientais. A abrasão, inicialmente considerada, não foi quantificada devido à sua baixa frequência e pouca relevância destrutiva no sistema estudado. O protocolo tafonômico adotado baseou-se nos trabalhos de Best e Kidwell (2000), Davies, Powell e Stanton (1989), Ghilardi et al. (2020), Rodrigues e Simões (2010) e Schmidt-Neto et al. (2023), com adaptações específicas. Cada assinatura foi classificada em quatro estados de intensidade (0, 1, 2, 3), conforme detalhado a seguir:

(1) Fragmentação:

Estado 0 = concha completa com mais de 90% da estrutura original preservada;

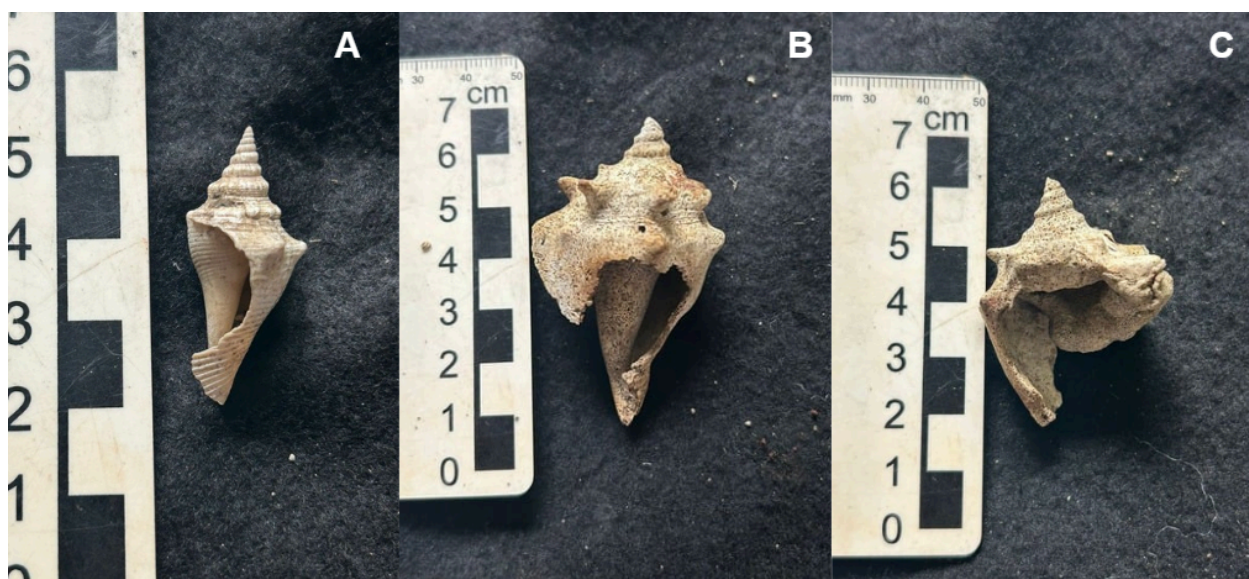
Estado 1 = fragmentação leve, com 70-90% da estrutura preservada;

Estado 2 = fragmentação moderada, com 50-70% da estrutura preservada;

Estado 3 = fragmentação intensa, com menos de 50% da estrutura original preservada.

Figura 2 (A, B e C) mostra exemplos de estados de fragmentação.

Figura 2 - Estados de fragmentação.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Conchas fragmentadas de *Strombus pugilis*.: (A) Fragmentação no estado 1. (B) Fragmentação no estado 2. (C) Fragmentação no estado 3

(3) Dissolução:

Estado 0 = ausente, superfície da concha íntegra sem evidências de corrosão química;

Estado 1 = dissolução leve, com superfície levemente opaca ou início de corrosão em áreas localizadas;

Estado 2 = dissolução moderada, superfície visivelmente corroída e áspera;

Estado 3 = dissolução intensa, com superfície fortemente corroída, descamação ou perda de camadas calcárias.

Figura 3 (A, B e C) mostra exemplos de estados de dissolução.

Considerações metodológicas: A dissolução foi avaliada com base em alterações da textura superficial (opacidade, rugosidade, descamação) e evidências de corrosão química. Alterações cromáticas não foram utilizadas como critério primário, uma vez que podem resultar de processos não relacionados à dissolução.

Figura 3 - Estados de Dissolução.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Conchas com dissolução de *Strombus pugilis*: (A) Dissolução no estado 1. (B) Dissolução no estado 2. (C) Dissolução no estado 3.

(4) Bioerosão:

Estado 0 = ausente;

Estado 1 = presente em intensidade leve, afetando menos de 25% da superfície da concha;

Estado 2 = presente em intensidade moderada, afetando 25-75% da superfície;

Estado 3 = presente em intensidade alta, afetando mais de 75% da superfície.

Figura 4 (A, B e C) mostra exemplos de estados de bioerosão.

Considerações metodológicas: As análises concentraram-se em macro-bioerosões facilmente observáveis sob microscópio estereoscópico. As morfologias de traços de perfuração e escavação foram reconhecidas com base em critérios icnológicos descritivos, sendo atribuídas a icnogêneros quando compatíveis com descrições diagnósticas disponíveis na literatura (*Entobia*, *Caulostrepsis/Maeandropolydora* e *Oichnus*).

Figura 4 - Estados de bioerosão.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Conchas bioerodidas de *Strombus pugilis*: (A) Bioerosão no estado 1 com *Entobia*. (B) Bioerosão no estado 2 com *Entobia* e traços de poliqueta. (C) Bioerosão no estado 3 com *Entobia*.

(5) Incrustação:

Estado 0 = ausente;

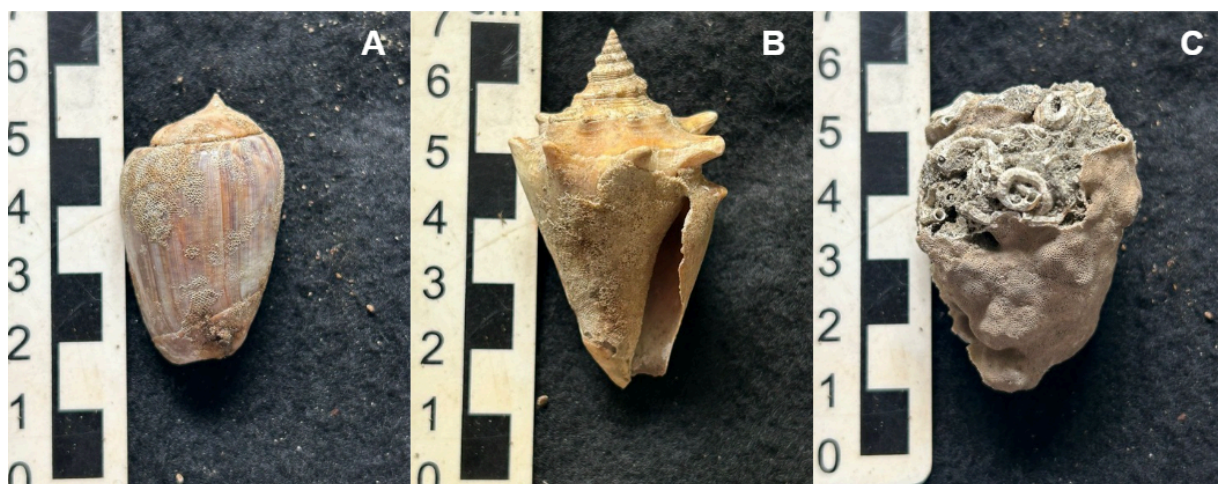
Estado 1 = presente em intensidade leve, com menos de 25% da superfície coberta por organismos incrustantes;

Estado 2 = presente em intensidade moderada, com 25-75% da superfície coberta; Estado 3 = presente em intensidade alta, com mais de 75% da superfície coberta.

Figura 5 (A, B e C) mostra exemplos de estados de incrustação.

Considerações metodológicas: As incrustações biogênicas foram documentadas visualmente e documentadas com reconhecimento dos principais grupos de organismos incrustantes, incluindo tubos de poliquetas, colônias de briozoários, bivalves e cracas.

Figura 5 - Estados de incrustação.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Conchas incrustadas de *Olivancillaria urceus* e *Strombus pugilis*: (A) Incrustação de briozoários no estado 1. (B) Incrustação de briozoários no estado 2 (C) Incrustação de briozoário e tubos de poliquetas no estado 3.

As observações tafonômicas foram realizadas por um único observador utilizando estereomicroscópio para evitar viés de observador (Rothfus, 2004).

2.5.2 Análises estatísticas

2.5.2.1 Análises descritivas

A frequência relativa (porcentagem) de conchas em cada estado (0, 1, 2, 3) foi calculada para cada assinatura tafonômica, considerando o conjunto total de conchas mortas (N=193) e cada ponto de coleta individualmente. Os resultados foram visualizados através de gráficos de barras empilhadas, permitindo comparar a distribuição de intensidades entre assinaturas e entre pontos amostrais.

2.5.2.2 Relações entre assinaturas tafonômicas

Para investigar se diferentes processos tafonômicos ocorrem simultaneamente nas mesmas conchas, foi calculada uma matriz de correlação de Spearman (ρ) entre as quatro assinaturas analisadas (considerando os estados de intensidade), utilizando todas as 193 conchas da associação morta. Correlações positivas indicam processos que tendem a co-ocorrer, enquanto correlações fracas ou negativas sugerem independência ou exclusão mútua. A matriz de correlação foi testada quanto à significância estatística e visualizada através de gráfico de calor (*heatmap*) com coeficientes de correlação e indicação de significância.

Todas as análises foram conduzidas no software R versão 4.4.3 (R Core Team, 2024), utilizando os pacotes dplyr (manipulação de dados), ggplot2 (visualização gráfica), corrplot (análise de correlações) e Hmisc (testes estatísticos).

3 RESULTADOS

3.1 CARACTERIZAÇÃO BIOLÓGICA

As informações sobre as famílias, alimentação e hábitos dos gastrópodes foram sintetizados no quadro abaixo (**Quadro 2**).

Quadro 2 - Caracterização biológica dos gastrópodes.

Espécies	Família	Dieta	Hábito	Referências
<i>Buccinanops cochlidium</i> (Dillwyn, 1817)	Buccinanopsidae	Carnívoro/ Necrófago	Infauna/ Semi-infauna	Averbuj et al 2012; WORMS, 2025
<i>Buccinanops monilifer</i> (Kiener, 1834)	Buccinanopsidae	Carnívoro/ Necrófago	Infauna/ Semi-infauna	Teso;Brey; Penchaszadeh 2018; WORMS, 2025
<i>Monoplex parthenopeus</i> (Salis Marschlins, 1793)	Cymatiidae	Carnívoro	Epifauna	López-Alonzo et al 2023; WORMS, 2025
<i>Naticarius cayennensis</i> (Récluz, 1850)	Naticidae	Carnívoro	Infauna	Visaggi; Kelley 2015; WORMS, 2025
<i>Olivancillaria urceus</i> (Röding, 1798)	Olividae	Carnívoro	Epifauna	Teso;Brey; Penchaszadeh 2018; WORMS, 2025
<i>Polinices hepaticus</i> (Röding, 1798)	Naticidae	Carnívoro	Infauna	Kabat, 1990; WORMS, 2025
<i>Siratus senegalensis</i> (Gmelin, 1791)	Muricidae	Carnívoro	Epifauna	Houart, 2023; WORMS, 2025
<i>Stramonita brasiliensis</i> (Claremont & D. Reid, 2011)	Muricidae	Carnívoro	Epifauna	Pedro; Cavalarri; Simone, 2021; WORMS, 2025
<i>Strombus pugilis</i> (Linnaeus, 1758)	Strombidae	Herbívoros/ Detritívoro	Epifauna	Volland;Gross, 2012; WORMS, 2025
<i>Tonna galea</i> (Linnaeus, 1758)	Tonnidae	Carnívoro	Epifauna	Toscano; Bentivegna; Cirino, 2020; WORMS, 2025
<i>Zidona dufrenoyi</i> (Donovan, 1823)	Volutidae	Carnívoro	Epifauna	Gimenez et al 2004; WORMS, 2025

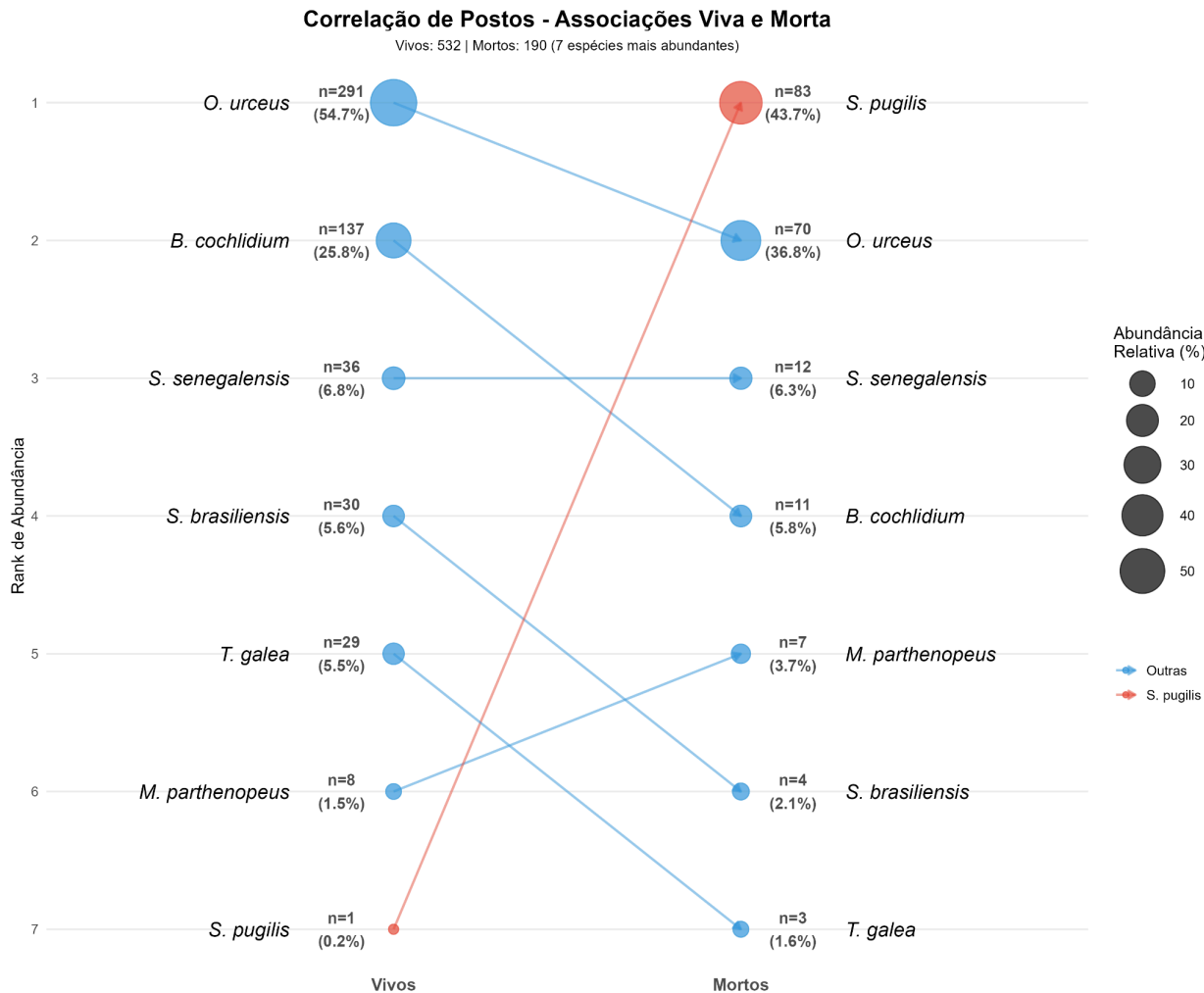
Fonte: Dados retirados da literatura exposta. **Legenda:** História da vida das espécies.

3.2 FIDELIDADE COMPOSICIONAL

A comparação das abundâncias absolutas entre as sete espécies mais comuns revela reorganização marcante nos rankings de dominância entre associações vivas e mortas (**Figura 6**). O padrão mais notável ocorreu em *Strombus pugilis*: a espécie foi a mais abundante na associação morta (N=83, 43% do total), mas apenas um indivíduo vivo foi coletado em 12

meses de amostragem, caracterizando razão vivo:morto de 1:83. Esta reorganização motivou análises quantitativas de fidelidade composicional detalhadas a seguir.

Figura 6 - Correlação de postos de abundância



Fonte: Autoral. **Legenda:** Abundância vivo e morto das 7 espécies mais presentes.

3.2.1 Similaridade composicional

A similaridade taxonômica (Jaccard-Chao) variou entre 0,175 (P2) e 0,993 (P4), com apenas P4 apresentando alta similaridade entre a presença e ausência das espécies. Os pontos P1 (0,500), P2 (0,175) e P3 (0,426) apresentaram similaridade baixa a moderada.

A dissimilaridade de Bray-Curtis, que incorpora as abundâncias relativas das espécies, foi consistentemente alta em todos os pontos: P1 (0,962), P2 (0,947), P3 (0,859) e P4 (0,593). Mesmo P4, que apresentou alta similaridade taxonômica (Jaccard-Chao = 0,993), mostrou

dissimilaridade de Bray-Curtis moderada (0,593), revelando que, embora as mesmas espécies estejam presentes, suas abundâncias relativas diferem entre associações.

As correlações de Spearman entre os rankings de abundância foram fracas na maioria dos pontos. Em P1, a correlação foi positiva mínima ($\rho = 0,131$, $p = 0,737$). P2 apresentou correlação levemente negativa ($\rho = -0,112$, $p = 0,858$). P3 também mostrou correlação negativa negligível ($\rho = -0,061$, $p = 0,876$), enquanto P4 teve a correlação mais forte, ainda que moderada e não significativa ($\rho = 0,412$, $p = 0,271$). A ausência de correlações significativas reflete principalmente limitações amostrais. O número reduzido de espécies após remover duplas ausências (5 em P2, 9 nos demais pontos) compromete o poder estatístico do teste de Spearman. Adicionalmente, a prevalência de espécies raras gerou numerosos empates nos rankings de abundância (múltiplas espécies com 1, 2 ou 3 indivíduos), reduzindo a sensibilidade da correlação de postos e inflacionando os valores de p .

Os dados estão sintetizados na tabela abaixo (**Tabela 2**).

Tabela 2 - Resultados da similaridade composicional.

Ponto	V/M	Jaccard-Chao	Bray-Curtis	Spearman ρ e valor-p	Interpretação
P1	251/10	0.500	0.962	0,131/ 0,737	Baixa fidelidade
P2	73/3	0.175	0.947	-0,112/ 0,858	Muito baixa fidelidade
P3	82/17	0.426	0.859	-0,061/ 0,876	Baixa fidelidade
P4	142/163	0.993	0.593	0,412/ 0,271	Moderada-alta fidelidade

Fonte: Autoral. **Legenda:** Resultados da similaridade composicional. Jaccard-Chao varia de 0 a 1 sendo 1 a maior similaridade. Bray-curtis varia de 0 a 1, sendo 1 a maior dissimilaridade. Spearman rho varia de -1 a 1, sendo 1 a maior concordância na correlação de postos da abundância, 0 ordenações aleatórias e -1 correlação oposta.

3.2.2 Similaridade estrutural

Contrariando o padrão esperado de enriquecimento por *time-averaging* e mistura espacial, a riqueza observada foi menor nas AM em três pontos. O ΔS observado foi negativo em P1 (-0,426), P2 (-0,301) e P3 (-0,067), e neutro em P4 (0,000). Este padrão persistiu mesmo após correção para subamostragem através do estimador Chao1, com ΔS_{Chao1} negativo em P1 (-0,501), P2 (-0,301) e P4 (-0,051), e marginalmente positivo apenas em P3

(0,030) (**Tabela 3**). A proximidade entre riqueza observada e estimada por Chao1 nas AM (P1: 3 vs 3.0; P2: 2 vs 2.0; P4: 8 vs 8.0) ocorreu em um contexto de tamanhos amostrais extremamente reduzidos nas associações mortas (P1: N=10; P2: N=3; P3: N=17) (**Figura 7; Figura 8**).

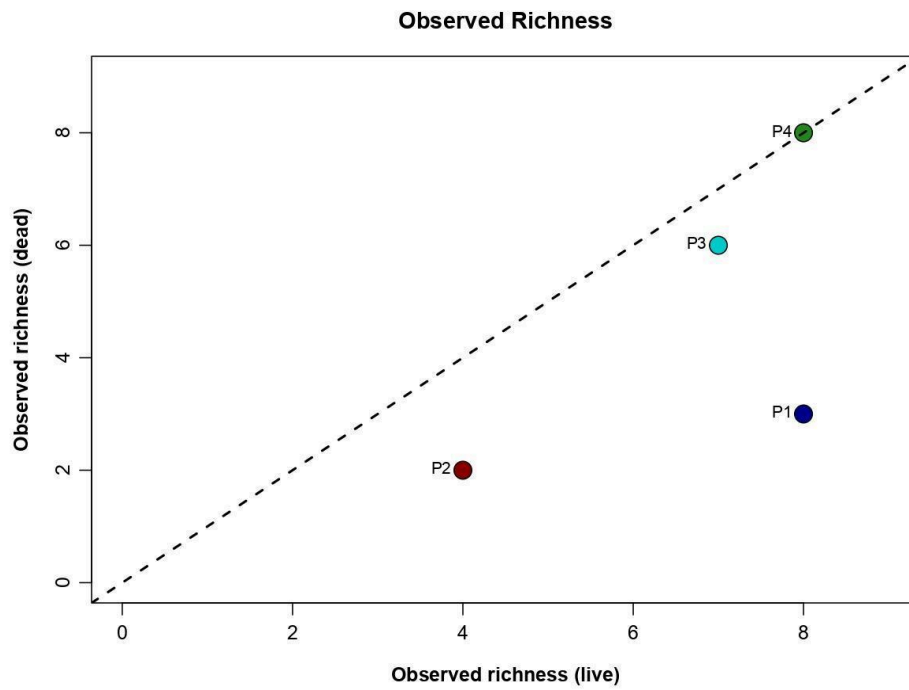
As curvas de rarefação revelaram padrões distintos de suficiência amostral entre pontos e associações (**Figura 9**). A inspeção visual das curvas indica que P4 apresenta aproximação à assíntota em ambas as associações, com acúmulo de espécies estabilizando-se com o aumento do tamanho amostral. Nos demais pontos, particularmente nas AM, as curvas apresentam inclinações mais acentuadas, refletindo a escassez severa de conchas mortas. A baixa riqueza observada nas AM deve ser interpretada considerando o padrão anômalo de abundância ($AV > AM$ em todos os pontos), onde a escassez de material bioclástico limita tanto o tamanho amostral quanto a capacidade de estimar a riqueza que potencialmente deveria estar preservada.

Tabela 3 - Riquezas

Ponto	(S) Observada V / M	ΔS (Observado)	(S) Chao1 V / M	ΔS (Chao1)	Interpretação ΔS (Observado) / ΔS (Chao1)
P1	8 / 3	-0.426	9,5 / 3	-0.501	AV mais rica / AV mais rica
P2	4 / 2	-0.301	4 / 2	-0.301	AV mais rica / AV mais rica
P3	7 / 6	-0.067	7 / 7,5	0.030	AV mais rica / AM mais rica
P4	8 / 8	0.000	9 / 8	-0.051	Riqueza idêntica / AV mais rica

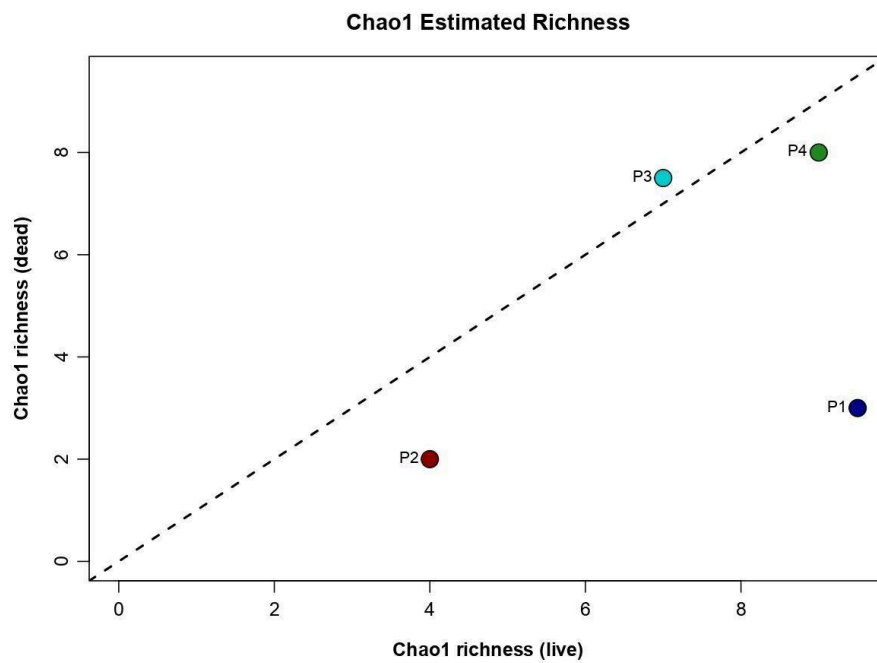
Fonte: Autoral. **Legenda:** Métricas de riquezas. $\Delta S < 0$ = AV mais rica, $\Delta S > 0$ = AM mais rica.

Figura 7 - Riqueza Observada.



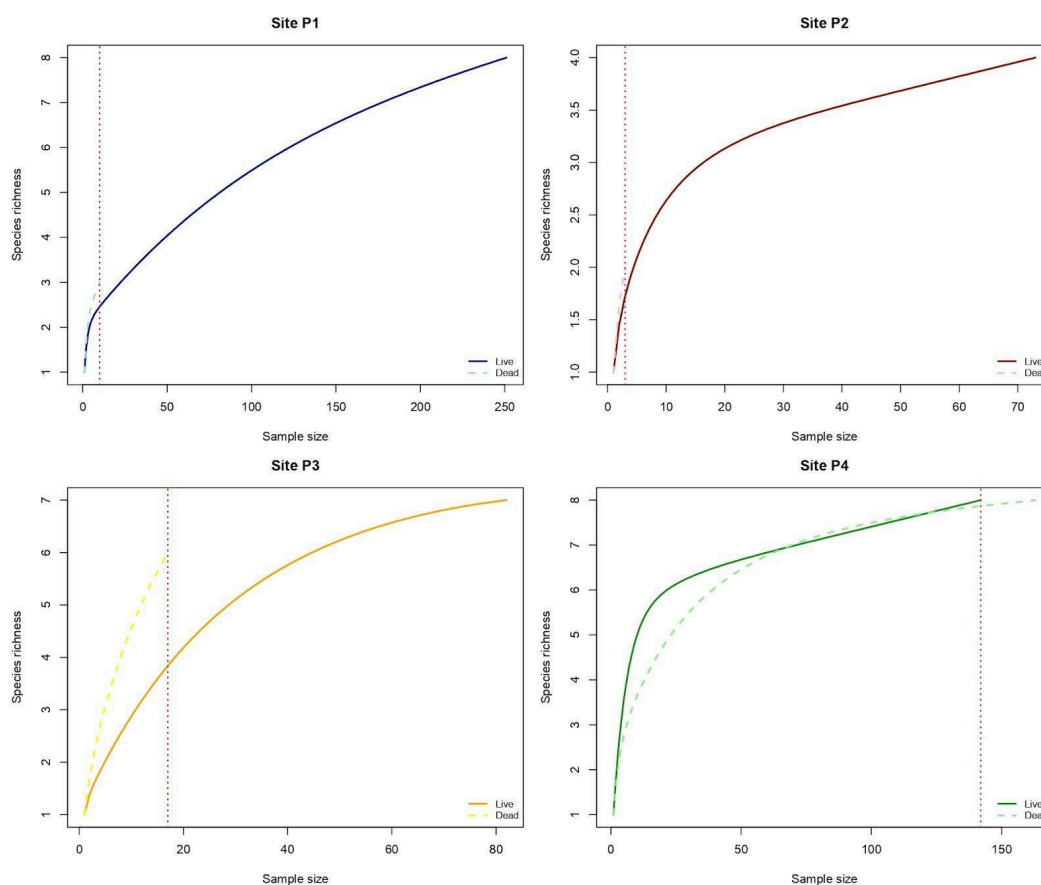
Fonte: Autoral. **Legenda:** Riqueza observada em vivos e mortos.

Figura 8 - Riqueza estimada Chao1.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Riqueza estimada por Chao1 em vivos e mortos.

Figura 9 - Painel com as curvas de rarefação para os 4 pontos.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Curvas de rarefação comparando o tamanho amostral e riqueza entre associações para os quatro pontos de coleta. Curvas pontilhadas: mortos. Curvas contínuas: vivos

A equitabilidade (PIE) foi maior nas AM em três pontos, com ΔPIE ($\Delta\text{PIE} < 0 = \text{AV}$ mais uniforme, $\Delta\text{PIE} > 0 = \text{AM}$ mais uniforme) positivo em P1 (0,117), P2 (0,212) e P3 (0,321), refletindo a dominância desigual de espécies vivas nesses pontos. P4 apresentou padrão inverso ($\Delta\text{PIE} = -0,157$), com maior equitabilidade na AV (**Tabela 4**).

Tabela 4 - equitabilidade das associações.

Ponto	PIE (AV)	PIE (AM)	ΔPIE	Interpretação
P1	0.528	0.644	+0.117	AM mais uniforme
P2	0.455	0.667	+0.212	AM mais uniforme
P3	0.385	0.706	+0.321	AM mais uniforme
P4	0.828	0.671	-0.157	AV mais uniforme

Fonte: Autoral. **Legenda:** equitabilidade das associações. $\Delta\text{PIE} < 0 = \text{AV}$ mais uniforme, $\Delta\text{PIE} > 0 = \text{AM}$ mais uniforme.

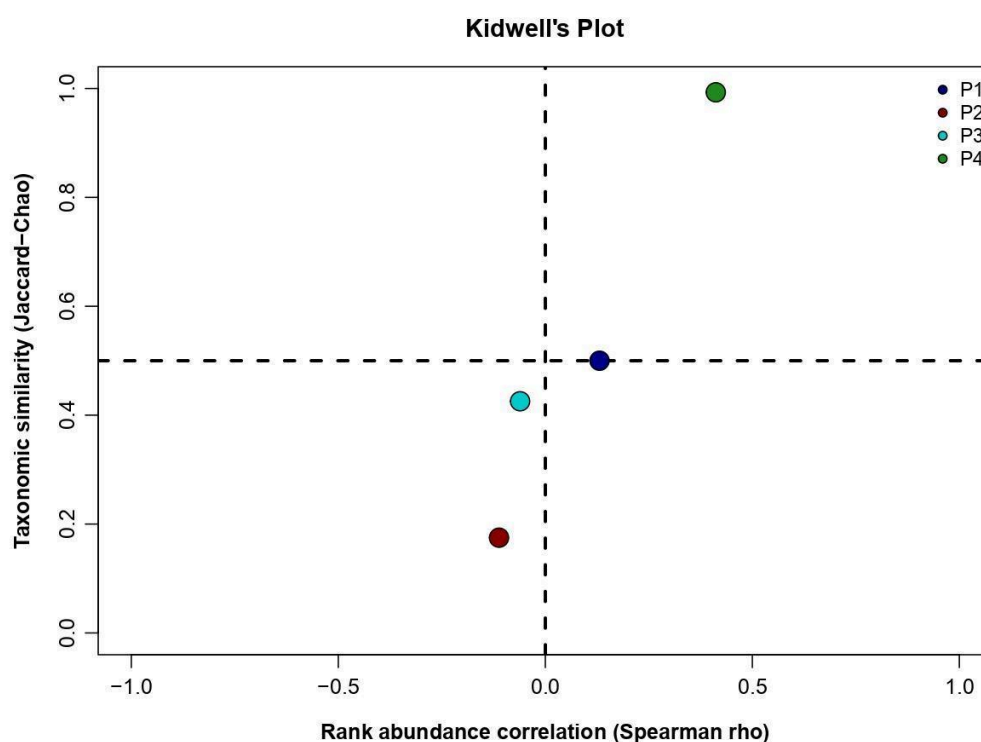
3.2.3. Síntese das métricas

A integração das métricas de fidelidade composicional seguiu o *framework* de Kidwell (2007, 2013). O diagrama de Kidwell (**Figura 10**), que relaciona similaridade taxonômica (Jaccard-Chao) e concordância nas abundâncias relativas (Spearman), posicionou apenas P4 próximo ao quadrante de alta fidelidade (superior direito). Os demais pontos mostraram baixa fidelidade composicional, com P2 representando o caso mais extremo.

A relação entre mudanças em riqueza (ΔS observada) e equitabilidade (ΔPIE) (**Figura 11**) variou entre os pontos. P1, P2 e P3 apresentaram ΔS negativo e ΔPIE positivo, enquanto P4 mostrou ΔS neutro e ΔPIE negativo, indicando respostas distintas entre os componentes da estrutura de comunidade em diferentes locais da baía.

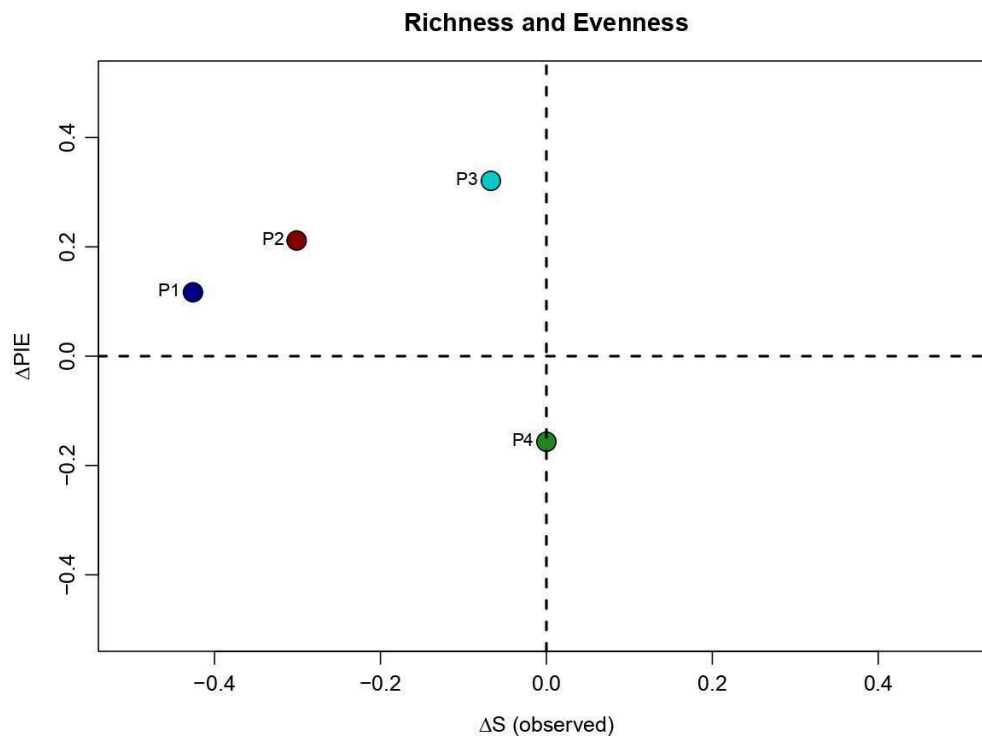
O padrão geral observado foi de baixa fidelidade composicional, caracterizado por escassez anômala de conchas mortas ($AV > AM$ em P1, P2 e P3), alta dissimilaridade nas abundâncias relativas (Bray-Curtis elevado), ausência de correlações significativas nos rankings de abundância, e riqueza observada menor ou equivalente nas AM.

Figura 10 - Diagrama de fidelidade de Kidwell.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Gráfico de fidelidade composicional (Jaccard-Chao vs Spearman rho). Quadrante superior direito denota maior fidelidade, inferior esquerdo, menor.

Figura 11 - Riqueza e equitabilidade.



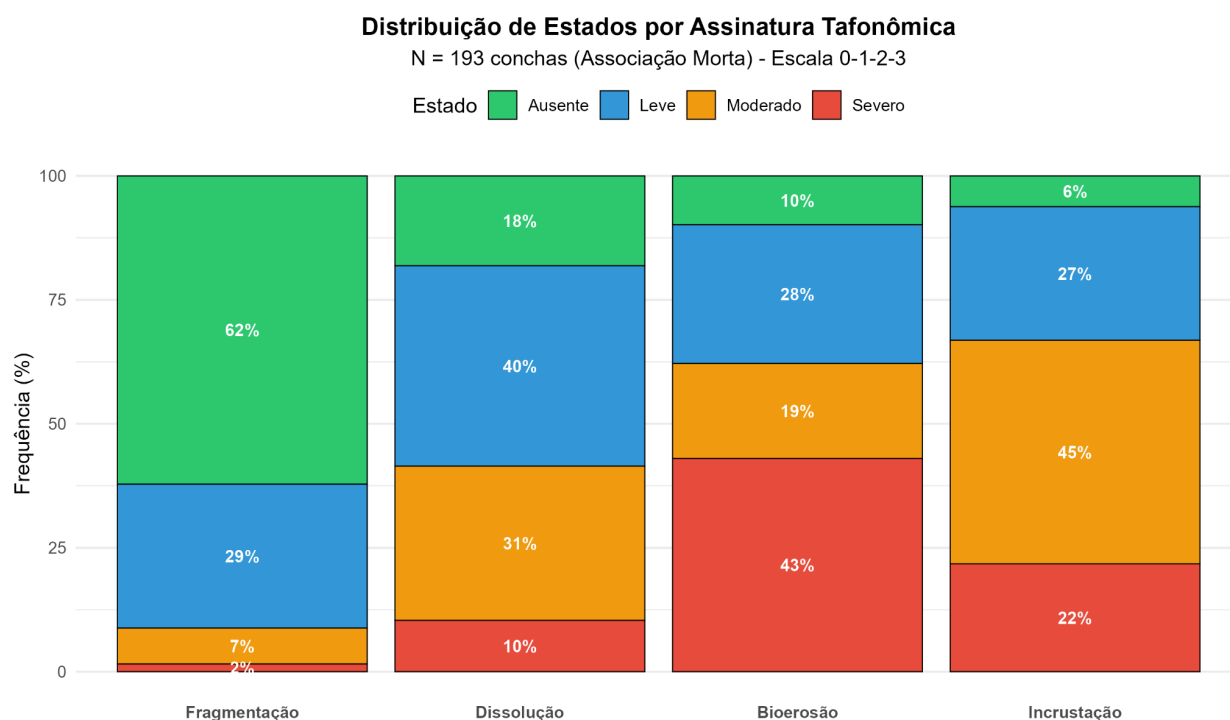
Fonte: Autoral. **Legenda:** Gráfico comparativo entre riqueza observada e equitabilidade.

3.3 TAFONOMIA

3.3.1 Panorama geral

A associação morta (N=193) apresentou prevalência elevada de bioassinaturas e processos químicos. Incrustação foi a assinatura mais ubíqua (93,8% das conchas, 181/193), seguida por bioerosão (90,2%, 174/193), dissolução (81,9%, 158/193) e fragmentação (37,8%, 73/193). A distribuição de intensidades revelou que incrustação apresentou a maior proporção de conchas em estados elevados (estados 2-3: 66,8%), seguida por bioerosão (estados 2-3: 62,2%), dissolução (estados 2-3: 41,5%) e fragmentação (estados 2-3: 8,8%). Bioerosão foi a assinatura com maior proporção de conchas em estado severo (estado 3: 43,0%) (**Figura 12**).

Figura 12 - Distribuição de estados das assinaturas tafonômicas na associação morta.

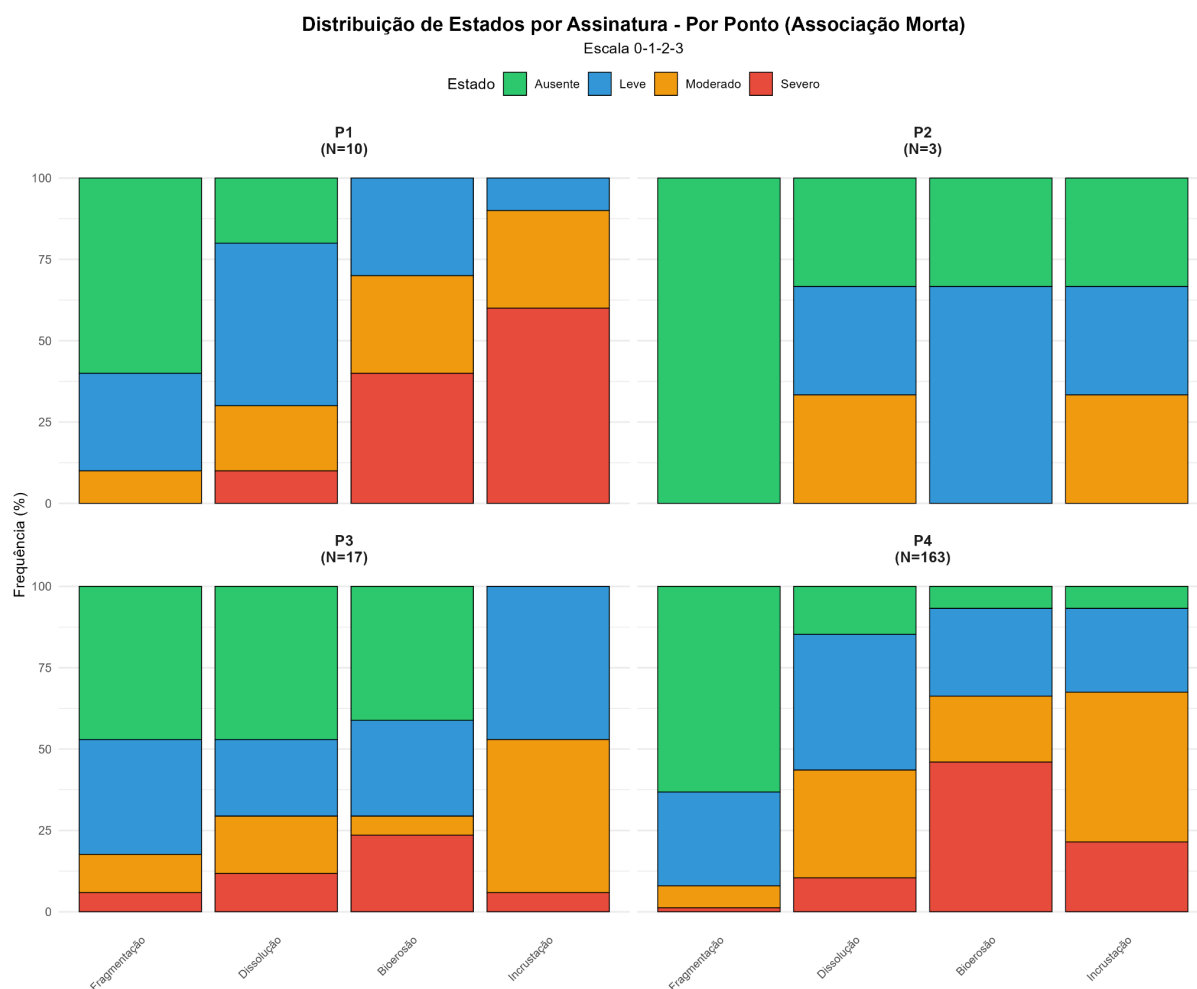


Fonte: Autoral. **Legenda:** Frequência dos estados de fragmentação, dissolução, bioerosão e incrustação na associação morta.

3.3.2 Variação Espacial

P4 concentrou 84,5% da amostra total (N=163), enquanto P1, P2 e P3 somaram apenas 15,5% (N=30 total: P1=10, P2=3, P3=17). Devido a essa desigualdade amostral, análises comparativas formais entre pontos não são viáveis. P4 apresentou: incrustação em 93,3% das conchas (152/163), bioerosão em 93,3% (152/163), dissolução em 85,3% (139/163) e fragmentação em 36,8% (60/163). Esse padrão é similar ao panorama geral descrito na seção anterior, confirmando que P4 é representativo das condições tafonômicas gerais da baía (**Figura 13**).

Figura 13 - Distribuição de estados das assinaturas tafonômicas na associação morta nos 4 pontos de coleta.



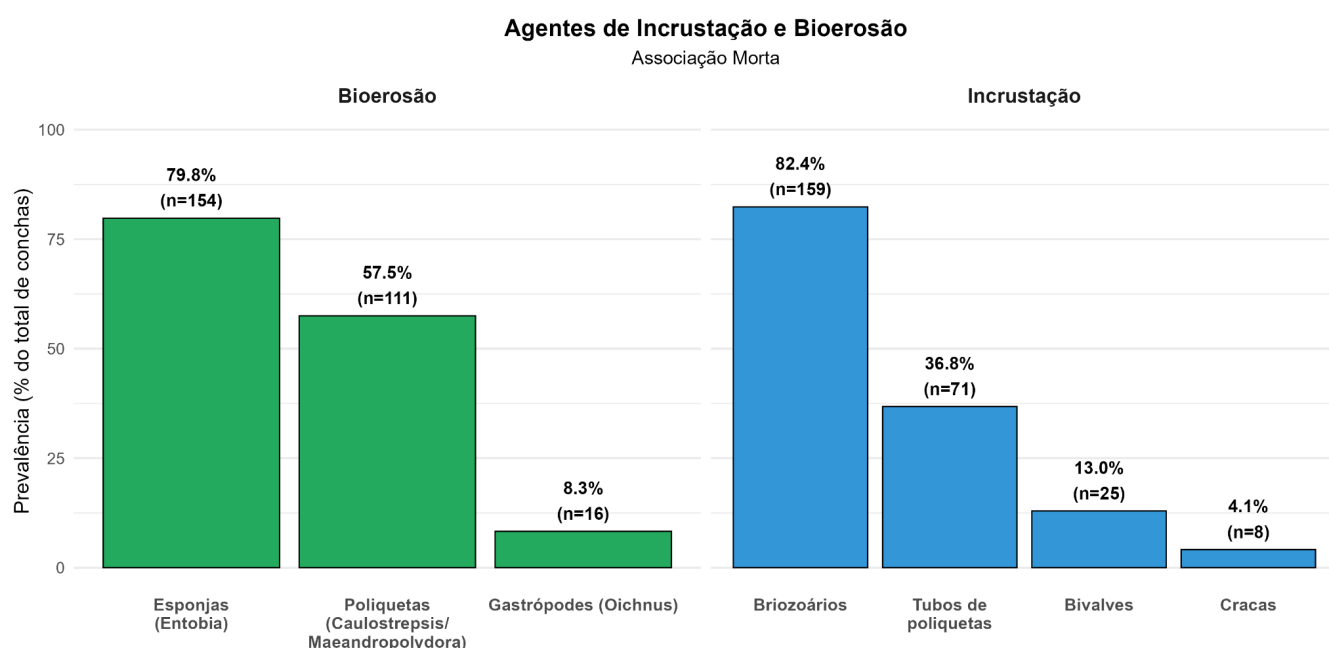
Fonte Autoral. **Legenda:** Distribuição dos estados de fragmentação, dissolução, bioerosão e incrustação da associação morta nos quatro pontos de coleta.

3.3.4 Bioassinaturas Específicas

A associação viva (N=548) apresentou baixa prevalência de bioassinaturas, com incrustação em 20,4% dos indivíduos (principalmente briozoários) e bioerosão em apenas 3,6%. Tubos de poliquetas foram frequentes em *S. senegalensis* (77,8% dos indivíduos vivos, 28/36) e briozoários em *B. cochlidium* (38,0%, 52/137) e *S. brasiliensis* (46,7%, 14/30). *O. urceus*, apesar de representar a maior fração da associação viva (N=291), apresentou apenas 0,7% de conchas com incrustação (2/291). Na associação morta (N=193), as bioassinaturas foram significativamente mais prevalentes e diversificadas (**Figura 14**). Entre as bioerosões, *Entobia* (perfurações de esponjas clonídeas) foi a mais frequente, presente em 79,8% das

conchas mortas (154/193, **Figura 15**), seguida por traços de poliquetas spionídeos (*Caulostrepsis* e *Maeandropolydora* em 57,5%, 111/193, **Figura 16**) e *Oichnus* (marcas de predação por gastrópodes, 8,3%, 16/193, **Figura 17**). Quanto à incrustação, briozoários foram os colonizadores mais frequentes (82,4%, 159/193, **Figura 18A**), seguidos por tubos de poliquetas (36,8%, 71/193, **Figura 18B**), bivalves (13,0%, 25/193, **Figura 19B**) e cracas (4,1%, 8/193, **Figura 19A**).

Figura 14 - Frequência de Bioassinaturas na Associação Morta.



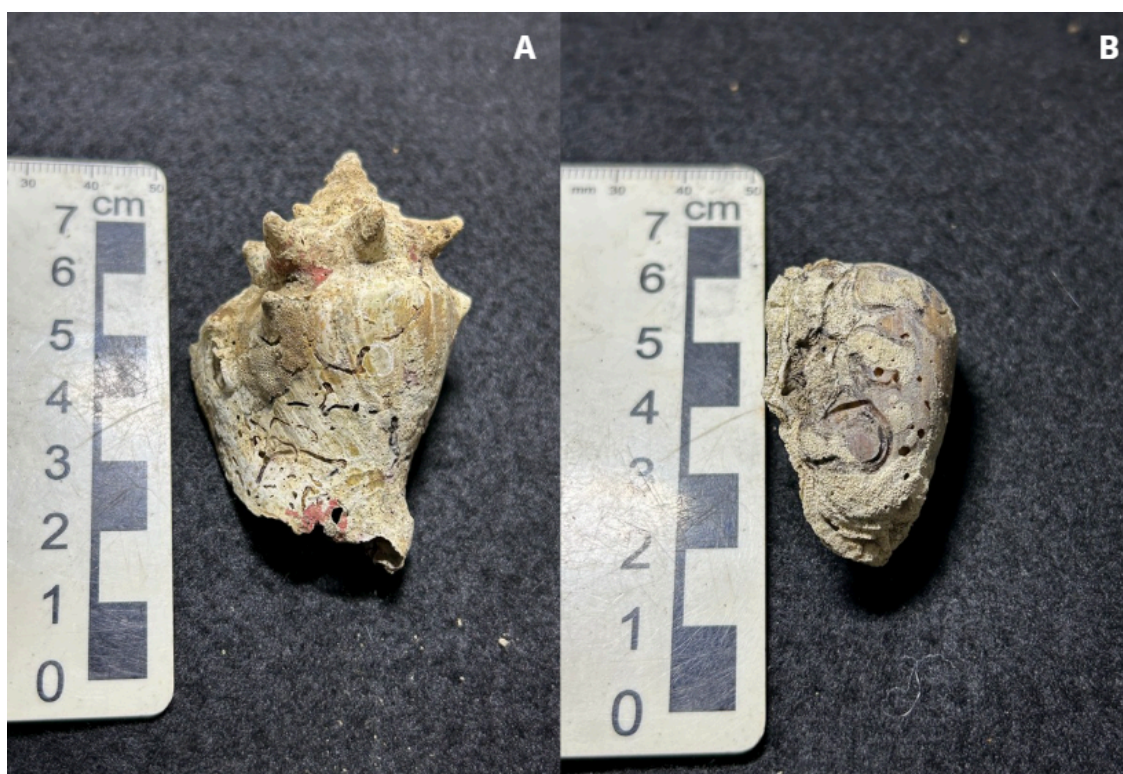
Fonte: Autoral. **Legenda:** Frequência de Bioerosão e Incrustação na associação morta.

Figura 15 - Bioerosão do tipo *Entobia*.



Fonte: Autoral. **Legenda:** (A) *Entobia* em concha de *S.pugilis*. (B) *Entobia* em *O.urceus*. (*Entobia*: câmaras e galerias conectadas por múltiplas aberturas na superfície, Taylor & Wilson, 2003; produzido por esponjas clonídeas).

Figura 16 - Bioerosão por poliquetas.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Traços de poliquetas spionídeos. (A) cf. *Maeandropolydora* em concha de *Strombus pugilis*. cf. *Caulostrepsis* em concha de *Olivancillaria urceus*.

Figura 17 - Bioerosão do tipo *Oichnus*.



Fonte: Autoral. **Legenda:** (A) *cf. Oichnus* em concha de *Siratus senegalensis*. *Oichnus* em *Strombus pugilis*. (*Oichnus*: perfurações circulares em forma de pit; Bromley, 1981; Wisshak et al., 2015; marcas de predação por gastrópodes).

Figura 18 - Incrustação por briozoários (A) e tubos de poliquetas (B).



Fonte: Autoral. **Legenda:** (A) Briozoário e (B) Tubos de poliquetas em *Olivancillaria urceus*.

Figura 19 - Incrustação por cracas (A) e bivalve (B).

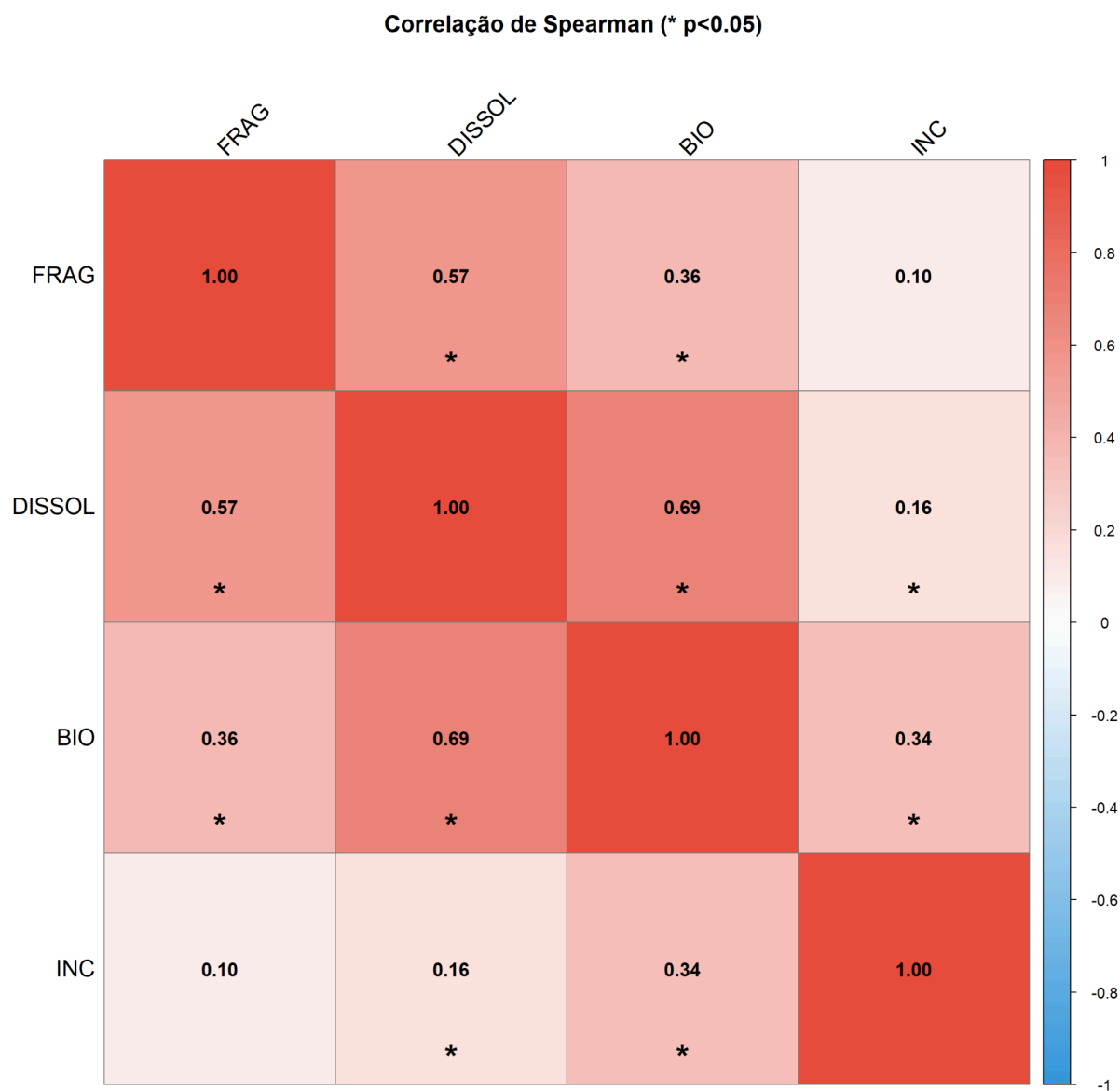


Fonte: Autoral. Legenda: (A) Craca em *Tonna galea*. (B) Bivalve em *Buccinanopsis cochlidium*.

3.3.5 Correlações entre Assinaturas

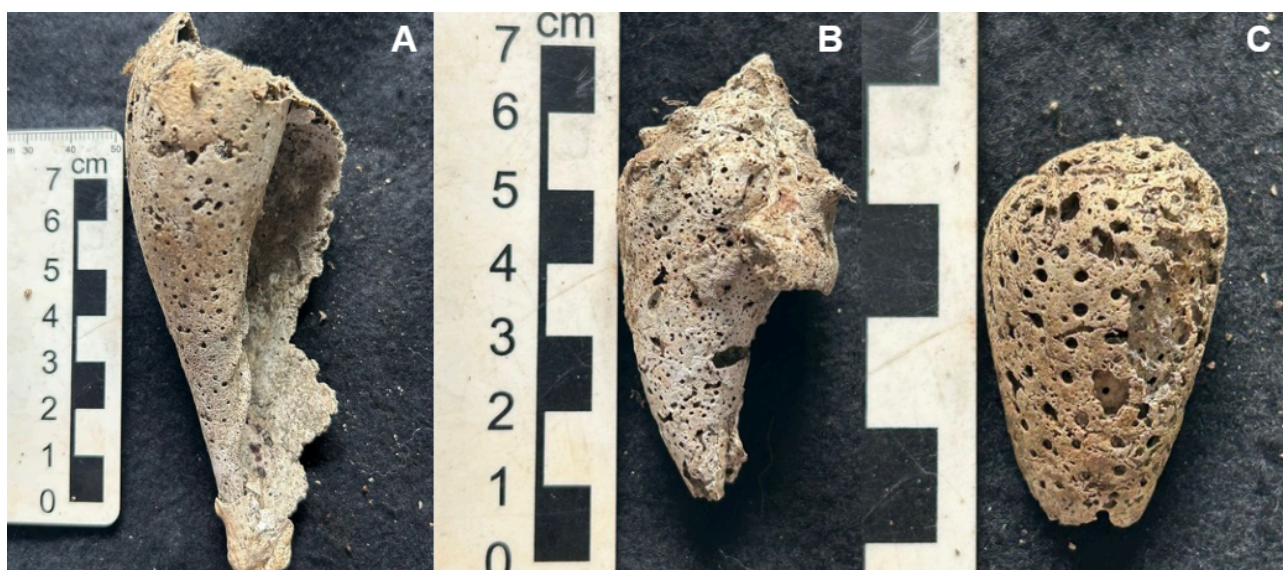
A análise de correlação de Spearman revelou forte acoplamento entre processos destrutivos (**Figura 20**). A correlação mais forte ocorreu entre dissolução e bioerosão ($\rho = 0.69$, $p < 0.001$), seguida por dissolução-fragmentação ($\rho = 0.57$, $p < 0.001$), bioerosão-fragmentação ($\rho = 0.36$, $p < 0.001$) e bioerosão-incrustação ($\rho = 0.34$, $p < 0.001$). A incrustação mostrou independência relativa dos processos destrutivos, correlacionando-se apenas com bioerosão. A **figura 21** (A, B e C) exemplifica o acoplamento dissolução-bioerosão-fragmentação.

Figura 20 - Correlação de Spearman entre os estados das assinaturas tafonômicas.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Matriz de correlação de Spearman entre assinaturas tafonômicas na associação morta (N=193). Valores representam coeficientes ρ .

Figura 21 - Exemplos do acoplamento entre assinaturas tafonômicas.



Fonte: Autoral. **Legenda:** Conchas de *Z. dufresnii* (A), *S. pugilis* (B) e *O. urceus* (C) com dissolução, bioerosão e fragmentação acopladas.

4 DISCUSSÃO

4.1 FIDELIDADE COMPOSICIONAL: DIAGNÓSTICO E CAUSAS PRIMÁRIAS

4.1.1 Baixa fidelidade composicional

A Baía de Ubatuba apresenta baixa fidelidade composicional entre associações vivas (AV) e mortas (AM), padrão diagnosticado pela aplicação integrada de múltiplas métricas ecológicas, seguindo o *framework* de Kidwell (2013): similaridade taxonômica, concordância em rankings de dominância, e mudanças em riqueza e equitabilidade.

Similaridade taxonômica e concordância de abundâncias

A análise bivariada de Jaccard-Chao vs Spearman (**Figura 10**) revela padrões espacialmente heterogêneos que exigem interpretação cuidadosa. Seguindo o *framework* interpretativo de Kidwell (2007, 2013), o quadrante superior direito (alto Jaccard-Chao, alto Spearman) indica alta fidelidade vivo-morto, enquanto o quadrante inferior esquerdo indica baixa fidelidade. Posições intermediárias revelam diferentes modos de discordância.

P2 e P3 posicionam-se no quadrante inferior esquerdo, exibindo baixa sobreposição taxonômica (Jaccard-Chao: P2 = 0,175; P3 = 0,318) e ausência de correlações de Spearman significativas. Este posicionamento sugere baixa fidelidade severa, onde há tanto perda de

espécies quanto desacoplamento nas abundâncias relativas. Estes valores contrastam com estudos em ambientes costeiros similares, onde similaridades frequentemente excedem 0,7 (Kidwell, 2007; Martinelli et al., 2017).

P1 ocupa posição intermediária no eixo vertical (Jaccard-Chao = 0,500), indicando sobreposição taxonômica moderada (metade das espécies são compartilhadas entre AV e AM). Contudo, o tamanho amostral extremamente reduzido (apenas 10 conchas mortas) impede interpretações robustas sobre estrutura de dominância ou posicionamento relativo entre pontos. O padrão mais interpretável em P1 é a escassez extrema de conchas mortas (razão V:M = 25:1), que replica a escassez anômala observada em P2-P3.

P4 apresenta padrão distinto. A alta similaridade taxonômica (Jaccard-Chao = 0,993) indica que praticamente todas as espécies vivas possuem representantes nas AM. A correlação de Spearman, embora não significativa estatisticamente ($p = 0,412$, $p = 0,271$), é moderada-positiva e posiciona P4 no quadrante superior direito do gráfico bivariado (o quadrante de alta fidelidade). Este padrão caracteriza alta fidelidade taxonômica com fidelidade moderada na estrutura de dominância, sugerindo que, apesar da manutenção da composição taxonômica, as abundâncias relativas entre AV e AM apresentam discrepâncias maiores que em termos de presença/ausência neste ponto.

A baixa fidelidade composicional observada em P1-P3 contrasta radicalmente com padrões documentados em ambientes mais próximos de prístinos. Martinelli et al. (2016) reportaram correlação de Spearman mediana de 0,82 ($p < 0,001$) e 92% das áreas de coletas no quadrante superior direito (alta fidelidade) em lagoas carbonáticas da Grande Barreira de Corais, região com impacto antropogênico mínimo desde 1974. O posicionamento de P1-P3 no quadrante inferior esquerdo (Jaccard-Chao de 0,175–0,500; ausência de correlações significativas) replica padrões diagnósticos de sistemas eutrofizados (Kidwell, 2007, 2009), onde discordância vivo-morto sinaliza mudança ambiental antropogênica dentro da janela de *time-averaging*. Este contraste reforça que a baixa fidelidade em Ubatuba não resulta de variabilidade natural ou artefatos amostrais, mas de alteração ecológica.

Em síntese, a análise integrada das métricas de fidelidade revela heterogeneidade espacial marcante: P2-P3 exibem baixa fidelidade severa (baixa sobreposição taxonômica e desacoplamento em abundâncias); P1 apresenta escassez extrema de conchas mortas (razão V:M = 25:1) similar a P2-P3, embora com sobreposição taxonômica moderada (limitações amostrais impedem interpretações mais detalhadas); e P4 demonstra alta fidelidade taxonômica (Jaccard-Chao = 0,993) e tendência de concordância em abundâncias relativas, embora estatisticamente não significativa ($p = 0,412$, $p = 0,271$). Esta variação espacial indica

que a fidelidade é modulada por gradientes ambientais e tafonômicos locais, não determinada uniformemente por processos de baía inteira.

Riqueza e equitabilidade

A escassez de riqueza nas AM ($\Delta S_{obs} \leq 0$ em todos os pontos) representa uma anomalia tafonômica. A expectativa teórica é que *time-averaging* produza acumulações mortas mais ricas que comunidades vivas instantâneas, padrão documentado globalmente em ambientes marinhos rasos (Kidwell, 2002, 2013; Kidwell; Bosence, 1991; Kidwell; Tomasovych, 2013; Tomašovych; Kidwell, 2011; Martinelli et al., 2017). A inversão observada em Ubatuba (AV > AM em riqueza) sinaliza que processos destrutivos e/ou exportadores superam a produção e acumulação de material bioclástico na zona tafonomicamente ativa (ZTA).

A opção pelo uso da riqueza observada, em vez da rarefeita, justifica-se pelos tamanhos amostrais extremamente reduzidos nas AM (P1: N = 10; P2: N = 3; P3: N = 17), que refletem escassez real de conchas disponíveis, não subamostragem de acumulações originalmente ricas. A proximidade entre valores de riqueza observada e estimados por Chao1 nas AM (P1: Sobs = 3 vs. Chao1 = 3,0; P2: Sobs = 2 vs. Chao1 = 2,0) reforça que pouca riqueza adicional permanece não detectada, apesar das curvas de rarefação não atingirem a assíntota em P1-P3.

A análise bivariada ΔS vs ΔPIE (Kidwell, 2009) permite diagnosticar diferentes modos de alteração na estrutura comunitária. O quadrante superior direito ($\Delta S > 0$, $\Delta PIE > 0$) representa o padrão comumente observado em ambientes prístinos: AM mais ricas e mais uniformes que AV, reflexo do *time-averaging* que integra múltiplos estados comunitários e suaviza dominâncias extremas (Kidwell, 2009; Luz et al., 2025).

P1-P3 posicionam-se no quadrante superior esquerdo ($\Delta S < 0$, $\Delta PIE > 0$): AM menos ricas mas mais uniformes que AV. Este padrão diverge da expectativa natural e pode refletir dois processos simultâneos: (1) AM empobrecidas por destruição tafonômica acelerada (*time-averaging* curto devido à destruição rápida) e (2) AV dominadas por espécies oportunistas.

Kidwell (2009) demonstrou que sistemas eutrofizados exibem maior dispersão no gráfico ΔS vs ΔPIE , ocupando múltiplos quadrantes, enquanto ambientes mais próximos de prístinos concentram-se predominantemente no quadrante superior direito. O posicionamento de P1-P3 no quadrante superior esquerdo, embora não exclusivo de sistemas impactados, é consistente com estresse antropogênico crônico quando combinado com outros indicadores.

P4 posiciona-se no eixo horizontal entre os quadrantes inferiores ($\Delta S \approx 0$, $\Delta PIE = -0,157$): riqueza equilibrada, mas AM menos uniforme que AV. Este padrão diverge parcialmente da expectativa do *time-averaging*, que tipicamente produz AM mais uniformes devido à integração temporal dos restos (Luz et al., 2025). A menor equitabilidade das AM em P4 (ΔPIE negativo) pode refletir preservação de estrutura de dominância histórica ou efeitos tafonômicos. Notavelmente, P4 concentra 82% das conchas mortas de *Strombus pugilis* (68 de 83 conchas), espécie que domina numericamente as AM mas está praticamente ausente nas AV (apenas 1 indivíduo vivo), contribuindo para a baixa equitabilidade das AM. A comunidade viva atual apresenta a maior equitabilidade da baía ($PIE = 0,828$), contrastando com as AM dominadas por *S. pugilis*. A posição próxima ao eixo de $\Delta S = 0$ confirma que P4, como refúgio tafonômico (Seção 4.2), consegue reter riqueza nas AM de forma aproximadamente equilibrada com as AV, contrastando com a perda extrema observada em P1-P3.

4.1.2 Escassez anômala de conchas mortas: magnitude e implicações

O padrão mais notável observado é a inversão nas abundâncias absolutas entre associações vivas e mortas. Em três pontos, a abundância viva superou drasticamente a morta: P1 (251 vs. 10; razão V:M = 25:1), P2 (73 vs. 3; V:M = 24:1) e P3 (82 vs. 17; V:M = 5:1). Apenas P4 apresentou razão próxima ao esperado (142 vs. 163; V:M $\approx$ 1:1). Considerando a baía como um todo, foram coletados 548 gastrópodes vivos contra apenas 193 conchas mortas (razão geral V:M $\approx$ 3:1).

A inversão V:M observada em Ubatuba contradiz a expectativa teórica fundamental de que *time-averaging* produza dominância numérica das AM sobre as AV (Kidwell, 2001; Kidwell; Bosence, 1991). Martinelli et al. (2016) exemplificam este padrão: em lagoas carbonáticas da Grande Barreira de Corais com impacto antropogênico limitado há décadas, a razão V:M alcançou 1:5 (1.335 vivas:6.919 mortas em 26 pontos de coleta), indicando acumulação temporal efetiva mesmo em ambiente teoricamente menos favorável à preservação que sedimentos siliciclásticos (Best; Kidwell, 2000). Em contraste, Ubatuba apresenta razão V:M de 3:1 geral, com extremos de 25:1 em P1-P2, inversão que sinaliza taxas de destruição e/ou exportação superando produção por mortalidade natural.

A escassez extrema tem consequências diretas: limita o poder estatístico das análises e compromete a capacidade do registro morto de representar adequadamente a diversidade histórica. A magnitude da inversão sugere atuação sinérgica de múltiplos processos

destrutivos como dissolução acelerada, bioerosão intensificada ou exportação episódica e remoção mecânica por arrasto, impedindo acumulação temporal na zona tafonomicamente ativa. A seção seguinte avalia sistematicamente os cinco fatores de Kidwell (2013) que podem gerar esta discordância: preservação diferencial, transporte pós-morte, turnover diferencial, variabilidade temporal natural, e mudança ambiental antropogênica.

4.1.3 Avaliação sistemática dos cinco fatores de Kidwell (2013)

A interpretação da baixa fidelidade composicional observada na Baía de Ubatuba requer avaliação sistemática dos cinco fatores que podem gerar discordância entre associações vivas e mortas (Kidwell, 2013). Os Fatores 1–3 constituem vieses tafonômicos propriamente ditos, resultantes de diferenças nas características intrínsecas dos organismos e suas interações com condições ambientais exógenas. Os Fatores 4–5, por outro lado, emergem do contraste na escala temporal entre dados das AV e das AM. Cada fator é examinado abaixo à luz dos dados de Ubatuba.

Fator 1 — Preservação diferencial

Preservação diferencial ocorre quando espécies ou classes ontogenéticas com baixa durabilidade intrínseca ficam sub-representadas nas associações mortas, gerando viés taxonômico (Kidwell, 2013). Sob este mecanismo, esperaríamos associações mortas taxonomicamente enviesadas (com perda seletiva de espécies frágeis) porém numericamente abundantes devido ao *time-averaging*, que acumularia temporalmente as espécies resistentes.

O padrão observado em Ubatuba contraria parcialmente essa expectativa. Embora preservação diferencial interespecífica exista (experimentos confirmam que conchas com maior razão área superficial/massa dissolvem até seis vezes mais rápido que espécies resistentes (Limeira Junior; Rodrigues; Ghilardi, 2023)) esta variação deveria produzir viés taxonômico favorecendo espécies resistentes nas AM, não escassez generalizada.

A magnitude da escassez extrapola diferenças de durabilidade entre espécies. *Olivancillaria urceus*, com baixa razão área/massa indicando alta resistência química, domina as AV (53% da abundância total) mas exhibe razões V:M extremas em P1-P3, evidenciando que resistência química não garante retenção. A escassez ocorre em praticamente todas as espécies amostradas, e não apenas nos táxons mais frágeis, sugerindo que processos destrutivos atuam de forma ampla sobre a malacofauna, ainda que a malha de 18–20 mm

limite a detecção de indivíduos muito pequenos.

Em síntese, embora a preservação diferencial interespecífica contribua para estruturação taxonômica das AM, ela não explica a magnitude extrema da escassez observada. Processos tafonômicos destrutivos superam as diferenças intrínsecas de durabilidade entre espécies.

Fator 2 — Transporte pós-morte

Transporte pós-morte pode deslocar conchas para dentro ou fora da área de amostragem através de correntes, marés, ondas ou atividade biológica (Kidwell, 2013), gerando discordância por exportação de conchas (reduzindo abundância local) ou importação de espécies alóctones.

A circulação na Baía de Ubatuba segue padrão horário com entrada pelo sul (Mahiques, 1995), com heterogeneidade energética marcante: zonas internas (< 10 m) de baixa energia contrastam com zonas externas (> 10 m) sob forte influência de correntes e ondas (Burone; Pires-Vanin, 2006). A ausência de barreiras geomorfológicas em P1-P3 pode favorecer a exportação de material para fora da baía, como identificado por Limeira Junior et al. (2024a).

A granulometria fornece evidência de transporte episódico. P1-P3 retêm sedimentos finos ($\phi = 3,50\text{--}4,08$) mas apresentam escassez extrema de conchas, indicando que episódios energéticos esporádicos como tempestades e ressacas mobilizam seletivamente partículas grosseiras como conchas. P4, com granulometria levemente mais grossa ($\phi = 2,62$) e protegido por barreira geomorfológica, retém conchas eficientemente (razão V:M $\approx 1:1$; Seção 4.2). Mesmo P3, o ponto mais raso (5 m) e menos exposto, exibe escassez (V:M = 5:1), evidenciando que a baixa energia não garante retenção integral.

Contudo, o transporte isoladamente não explica o padrão observado. Primeiro, se conchas fossem redistribuídas internamente, a amostragem em transectos deveria capturar acumulações em armadilhas sedimentares ou zonas de convergência. A ausência generalizada dessas acumulações (exceto P4) indica perda permanente do sistema, não redistribuição. Segundo, assinaturas tafonômicas argumentam contra transporte intenso: bioassinaturas (incrustação e bioerosão presentes em $>90\%$ das conchas) predominam amplamente sobre processos mecânicos, com fragmentação afetando apenas 37,8% das conchas e predominantemente em baixa intensidade (Davies; Powell; Stanton, 1989). Este padrão é inconsistente com transporte de alta energia que geraria abrasão (a qual não foi relevante nas conchas) e fragmentação elevada.

A taxa de soterramento modula vulnerabilidade. Em Ubatuba, baixa sedimentação (Magliocca; Kutner, 1965) prolonga tempo de residência na ZTA, ampliando tanto a janela para transporte lateral quanto para destruição tafonômica (Seção 4.3), criando vulnerabilidade cumulativa (Ritter et al., 2017).

Em síntese, o transporte contribui para escassez em P1-P3 possivelmente através de exportação episódica facilitada por ausência de barreiras geomorfológicas e baixa sedimentação. A ausência de assinaturas diagnósticas de transporte intenso e a predominância de bioassinaturas indicam atuação sinérgica com outros processos.

Fator 3 — Turnover diferencial de populações vivas

Turnover diferencial ocorre quando espécies com indivíduos de vida curta produzem mais conchas por unidade de tempo que espécies longevas, gerando sobre-representação nas AM independentemente de abundância relativa nas AV (Kidwell, 2013). Sob este mecanismo, esperaríamos que AM fossem enriquecidas em espécies de alto turnover, mantendo ou aumentando abundância absoluta via time-averaging.

O padrão observado em Ubatuba é incompatível com este mecanismo. A escassez generalizada de conchas mortas contradiz a previsão de acumulação temporal. Mesmo que gastrópodes vivam tipicamente 2–5 anos, a janela de *time-averaging* de décadas a séculos deveria acumular múltiplas gerações. Mesmo que espécies longevas sejam sub-representadas nas AM, espécies de vida curta deveriam estar sobre-representadas, inflando o número total de conchas. A inversão radical observada ($AV > AM$, com razão V:M até 25:1 em P1) não pode ser explicada por diferenças de longevidade entre espécies.

Em síntese, o Fator 3 é descartado como explicação para o padrão anômalo observado.

Fator 4 — Variabilidade temporal natural da associação viva

A variabilidade temporal natural refere-se ao fato de que amostragens pontuais da comunidade viva capturam apenas "instantâneos" de variação ecológica de curto prazo, enquanto AM integram décadas a milênios de variabilidade (Kidwell, 2013). Sob este mecanismo, discordância vivo-morto pode refletir simplesmente amostragem inadequada da variação natural das populações vivas, não mudança ambiental real. Kidwell (2013) caracteriza dados de AV baseados em censos únicos como caracterização "inadequada" da comunidade.

Este fator foi mitigado pelo desenho amostral do presente estudo. A amostragem mensal ao longo de 12 meses captura o ciclo sazonal completo, minimizando o viés temporal.

Limeira Junior et al. (2024a) demonstraram que a fidelidade composicional de gastrópodes em Ubatuba varia sazonalmente: baixa em períodos estáveis, aumentando no verão quando maior pluviosidade e turbidez elevam mortalidade. Este padrão indica que amostragem em mês único (especialmente fora do verão) subestimaria mortalidade natural e geraria discordância artificial. A estratégia adotada integra essa variabilidade sazonal, capturando adequadamente a variação de curto prazo nas AV.

Em síntese, a variabilidade temporal natural contribui para discordância vivo-morto em qualquer sistema, mas foi minimizada pelo desenho amostral que integra sazonalidade anual completa. O Fator 4 é descartado como explicação primária para a inversão $AV > AM$ observada em Ubatuba.

Fator 5 — Mudança ambiental dentro da janela de *time-averaging*

Mudança ambiental dentro da janela de *time-averaging* ocorre quando as AM preservam "memória ecológica" de habitats ou estados comunitários anteriores, enquanto as AV refletem condições ecológicas atuais modificadas (Kidwell, 2013). Este mecanismo constitui a base conceitual da aplicação de estudos de fidelidade para detectar impactos antropogênicos (Kidwell, 2007, 2009, 2013).

Quando fatores tafonômicos (Fatores 1-3) e variabilidade natural (Fator 4) são insuficientes para explicar discordância, mudanças ambientais recentes, especialmente de origem antropogênica, surgem como interpretação primária (Kidwell, 2007). A detecção do sinal de mudança antrópica através de discordância vivo-morto requer que: (i) a alteração ecológica tenha sido forte e "permanente", e (ii) tenha ocorrido dentro da janela de *time-averaging* das AM (Kidwell, 2007).

O padrão geral observado em P1-P3 é consistente com mudança ambiental antrópica. As AV são dominadas por *Olivancillaria urceus* (53% da abundância total), enquanto as AM, embora escassas, apresentam estrutura taxonômica mais equilibrada. Este contraste sugere que as AM preservam memória de comunidades historicamente mais diversas e equilibradas, enquanto as AV refletem comunidades atuais estruturadas por dominância de oportunistas. Além disso, Kidwell (2008) demonstrou que plataformas estreitas apresentam fidelidade particularmente baixa quando combinadas com eutrofização, padrão replicado no presente estudo.

O Fator 5 é particularmente evidente no caso de *Strombus pugilis*. A espécie apresenta discordância extrema: apenas 1 indivíduo vivo contra 83 conchas mortas. Este padrão é consistente com declínio populacional: AM preserva abundância de população anteriormente

comum, enquanto a população viva atual está severamente reduzida, caracterizando inércia tafonômica (Kidwell, 2008). *S. pugilis* é herbívoro que requer águas claras para forrageamento, tornando-o especialmente sensível à eutrofização e consequente perda de vegetação marinha.

Em síntese, o Fator 5 emerge como mecanismo interpretativo central, tanto para o padrão geral de baixa fidelidade quanto para casos específicos como o declínio de *Strombus pugilis*. A avaliação sistemática dos cinco fatores indica que a discordância observada em Ubatuba resulta da interação sinérgica entre processos tafonômicos (transporte episódico e destruição) e mudança ambiental antropogênica. As pressões antropogênicas documentadas para a Baía de Ubatuba e suas consequências ecológicas são discutidas em profundidade na Seção 4.4.

4.2 P4 COMO REFÚGIO TAFONÔMICO E CONTROLE NATURAL

A heterogeneidade espacial na fidelidade composicional é marcante: enquanto P1-P3 exibem baixa fidelidade e escassez extrema de conchas mortas (razões V:M de 25:1, 24:1, 5:1), P4 destaca-se com razão V:M $\approx$ 1:1 (142 vivos vs. 163 mortos) e métricas de fidelidade superiores (Jaccard-Chao = 0,993). Este contraste demonstra que P4 funciona como refúgio tafonômico, onde condições locais específicas favorecem a retenção e preservação de material bioclástico.

Barreira geomorfológica, exclusão do arrasto e retenção sedimentar

O P4 está localizado adjacente às promontórias rochosas de Ponta Surutuva e Ponta Grossa, que dificultam a operação de redes de arrasto nas proximidades — Mantelatto et al. (2016) caracterizaram este setor explicitamente como zona de acesso reduzido ao arrasto devido à dificuldade de operar redes próximas a margens rochosas. Esta configuração geomorfológica pode funcionar como barreira natural à perturbação física do substrato pelo arrasto, embora essa interpretação não tenha sido verificada diretamente. Onde o arrasto não opera sistematicamente, conchas não são fragmentadas mecanicamente nem removidas fisicamente da zona tafonomicamente ativa — processo que, em P1-P3, atua sobre conchas já estruturalmente enfraquecidas pela dissolução, amplificando a perda de material bioclástico.

A barreira geomorfológica também promove retenção sedimentar diferencial. A textura sedimentar de P4 ($\phi = 2,62$), mais grosseira que P1-P3 ($\phi = 3,50-4,08$), corrobora

acúmulo preferencial de material bioclástico: enquanto P1-P3 retêm sedimentos finos mas exportam conchas durante episódios energéticos esporádicos, P4 retém ambos os componentes. Limeira Junior et al. (2024a) propuseram que as promontórias funcionam como armadilha sedimentar, concentrando material transportado pela circulação horária da baía.

Evidência indireta de maior disponibilidade de conchas em P4 vem da distribuição de ermitões. Mantelatto et al. (2016) documentaram que os ermitões *Dardanus insignis* e *Petrochirus diogenes* — organismos dependentes de conchas vazias para proteção — apresentaram suas maiores abundâncias nos transectos correspondentes ao setor de P4. A concentração de ermitões em área com maior disponibilidade de conchas mortas é consistente com o padrão de retenção preferencial documentado no presente estudo.

Um sinal temporal complementar reforça o papel do arrasto na modulação da disponibilidade de conchas. Limeira Junior et al. (2024a) documentaram pico sazonal na abundância de conchas mortas em P4 coincidindo com o período de chuvas intensas de verão — quando maior descarga fluvial e ressuspensão de sedimentos elevam turbidez, reduzem disponibilidade alimentar e aumentam mortalidade de gastrópodes — e também com o período de defeso do camarão (janeiro a abril; SAP/MAPA, 2022), durante o qual a cessação do arrasto pode permitir acumulação temporária de conchas. A coincidência entre maior mortalidade natural e menor perturbação física pelo arrasto pode explicar o pico sazonal observado, embora os dados disponíveis não permitam discriminar entre essas interpretações.

Fatores ambientais sinérgicos

A redução da perturbação física combina-se com atributos ambientais favoráveis. P4 apresenta o menor teor de matéria orgânica da baía (2,4% vs. P3: 13,2%; P1: 7,72%; P2: 4,3%), reduzindo decomposição bacteriana, acidificação intersticial e dissolução potencial das conchas (Kidwell, 2001). A menor intensidade dos processos destrutivos em P4 é consistente com o acoplamento dissolução-bioerosão documentado para o conjunto da baía ($p = 0,69$, $p < 0,001$): onde a dissolução é menos intensa, a bioerosão também tende a ser menos severa, reduzindo a cascata de destruição que opera em P1-P3.

P4 como controle natural e implicações interpretativas

A presença de P4 é fundamental para confirmar que a baixa fidelidade observada em P1-P3 decorre de processos tafonômicos e ambientais reais, não de artefatos metodológicos. Caso a escassez de conchas mortas fosse resultado de viés amostral, P4 exibiria padrão

semelhante — o contraste espacial radical valida que processos específicos de perda, destruição e remoção física operam diferencialmente na baía. Entre esses processos, o arrasto emerge como o mais consistente com o contraste espacial: é o único mecanismo cuja intensidade difere sistematicamente entre P4 e P1-P3 em função da barreira geomorfológica, enquanto fatores como dissolução e transporte, embora atenuados em P4, não apresentam diferença espacial tão abrupta.

Esta heterogeneidade espacial acompanha padrões descritos em estudos de fidelidade em plataformas marinhas, nos quais variações locais de hidrodinâmica, tipo de sedimento e impactos antrópicos modulam preservação (Kidwell, 2013). A configuração de P4 como refúgio tafonômico também tem implicações metodológicas diretas: em sistemas costeiros intensamente perturbados, a identificação de sítios com proteção geomorfológica análoga é condição necessária para a aplicação de análises de fidelidade vivo-morto, pois sem ao menos um sítio de referência interna, a magnitude real da discordância em áreas perturbadas permanece sistematicamente subestimada.

4.3 ASSINATURAS TAFONÔMICAS

4.3.1 Predomínio de processos biológicos e químicos

A caracterização tafonômica das 193 conchas mortas revela predomínio de processos biológicos e químicos. Bioassinaturas afetaram mais de 90% das conchas (incrustação: 93,8%; bioerosão: 90,2%), frequentemente em estados avançados (estados 2-3: 66,8% e 62,2%, respectivamente). Dissolução química foi expressiva (81,9%), com 41,5% em estados avançados. Fragmentação afetou 37,8% das conchas, predominantemente em baixa intensidade (estado 1: 29,0%), muitas vezes podendo ser resultado de enfraquecimento por dissolução e bioerosão.

Este padrão é diagnóstico de ambientes marinhos rasos de baixa energia com alta produtividade biológica, onde colonização por organismos incrustantes e perfuradores predomina sobre estresse mecânico por ondas ou correntes (Kidwell; Bosence, 1991; Kidwell, 2001).

4.3.2 Acoplamento entre processos destrutivos

A análise de correlações revelou acoplamentos significativos entre os processos tafonômicos. A correlação mais forte ocorreu entre dissolução e bioerosão ($p = 0,689$, $p < 0,001$), seguida por dissolução e fragmentação ($p = 0,571$, $p < 0,001$). Estes acoplamentos sugerem que a dissolução química atua como processo facilitador central: ao enfraquecer a estrutura calcária, ela torna as conchas mais vulneráveis à quebra mecânica por bioturbação ou eventos energéticos esporádicos.

A retroalimentação positiva entre bioerosão e dissolução é especialmente significativa. Organismos perfuradores como esponjas e poliquetas aumentam a área superficial exposta, facilitando penetração de fluidos corrosivos; simultaneamente, a dissolução enfraquece a matriz calcária, permitindo que processos mecânicos atuem com maior eficiência (Cutler; Flessa, 1995; Zuschin et al., 2003). Este mecanismo é amplificado em ambientes com alta produtividade biológica e decomposição orgânica ativa.

Rodrigues e Simões (2010), estudando o braquiópode *Bouchardia rosea* na mesma baía, documentaram padrão tafonômico semelhante com predomínio de dissolução (processo mais prevalente) e bioerosão por esponjas e poliquetas, com variação espacial significativa. Este paralelismo reforça que as assinaturas tafonômicas refletem condições ambientais regionais compartilhadas.

4.3.3 Composição dos agentes bioerosivos e implicações ecológicas

A composição taxonômica dos agentes responsáveis pelas bioassinaturas fornece informações adicionais sobre os processos ecológicos e ambientais atuantes na Baía de Ubatuba. Entre as conchas bioerodidas, predominaram esponjas clionídeas (*Entobia*: ~80%) e poliquetas spionídeos (*Caulostrepsis/Maeandropolydora*: ~58%), enquanto briozoários foram os principais incrustantes (~82%). Este conjunto é característico de ambientes marinhos rasos com alta produtividade e elevada disponibilidade de matéria orgânica, nos quais organismos perfuradores e incrustantes proliferam (Cintra-Buenrostro et al., 2005; Lescinsky et al., 2002).

A dominância de esponjas e poliquetas é particularmente relevante no contexto de eutrofização. Estudos experimentais e observacionais demonstram que esponjas perfuradoras respondem positivamente ao aumento de nutrientes, com intensificação das taxas de bioerosão em ambientes eutrofizados (Edinger et al., 2000; Lescinsky et al., 2002). Embora não existam medições experimentais locais de taxa de bioerosão, a combinação entre alta prevalência de bioerosão (>90% das conchas), composição dos agentes bioerosivos e

histórico documentado de poluição orgânica na baía sugere intensificação biológica dos processos destrutivos na ZTA.

Nas associações vivas, surge um padrão interespecífico que reforça a influência de controles biológicos sobre a incrustação. As duas espécies mais abundantes exibem contrastes marcantes: *Buccinanops cochlidium* apresentou elevada incidência de incrustação por briozoários (38% das conchas vivas), enquanto *Olivancillaria urceus*, espécie dominante na comunidade viva, exibiu incrustação praticamente ausente (0,7%). Este contraste não pode ser atribuído à disponibilidade larval, pois ambas coexistem espacialmente e temporalmente.

Diferenças de hábito de vida oferecem explicação parcial, *O. urceus* é predador epifaunal ativo, enquanto *B. cochlidium* apresenta hábitos semi-infaunais e necrófagos, mas não são suficientes, uma vez que *Siratus senegalensis*, também epifaunal, apresentou alta prevalência de incrustação. Alternativamente, variações na morfologia e/ou química da superfície da concha, incluindo características do perióstraco e biofilmes associados, podem modular o assentamento larval, favorecendo ou inibindo a colonização (Agostini et al., 2017).

4.3.4 Implicações para preservação

A baixa taxa de sedimentação documentada em Ubatuba (Magliocca; Kutner, 1965) prolonga a permanência das conchas na zona tafonomicamente ativa (ZTA), criando janela temporal extensa para atuação cumulativa de processos destrutivos. A prevalência de bioassinaturas em estados avançados (> 60% das conchas com graus 2-3) evidencia potencial exposição prolongada na ZTA, embora a progressão não-linear de alterações tafonômicas impeça datação precisa sem análises radiométricas. Este potencial tempo de residência estendido amplifica vulnerabilidade tanto à destruição biológica (através do acoplamento dissolução-bioerosão-fragmentação) quanto à exportação episódica durante eventos energéticos (Seção 4.1.3, Fator 2), caracterizando vulnerabilidade cumulativa (Ritter et al., 2017).

Em síntese, o contexto tafonômico da Baía de Ubatuba caracteriza-se por: (1) predomínio de processos biológicos e químicos destrutivos sobre mecânicos, (2) acoplamento forte entre dissolução e bioerosão e dissolução e (3) baixa sedimentação que prolonga exposição na ZTA, amplificando efeitos cumulativos. Este cenário de alta destrutividade biológica pode explicar parcialmente a escassez de conchas mortas observada, mas não

explica padrões composicionais específicos como a discordância extrema de *Strombus pugilis*, que requer interpretação adicional considerando mudanças ambientais antropogênicas (Seção 4.4).

4.4 MUDANÇAS AMBIENTAIS ANTROPOGÊNICAS

Conforme estabelecido pela avaliação do Fator 5 de Kidwell (Seção 4.1.3), mudanças ambientais antropogênicas emergem como mecanismo interpretativo central para explicar os padrões de baixa fidelidade composicional observados na Baía de Ubatuba. Esta seção consolida as evidências de perturbações crônicas documentadas para a região e discute seus efeitos sobre comunidades bentônicas e preservação de conchas.

Eutrofização: evidências e efeitos ecológicos

A Baía de Ubatuba apresenta histórico documentado de eutrofização antropogênica, recebendo efluentes domésticos e industriais sem tratamento adequado (Burone, 2002; Burone et al., 2003; CETESB, 1996, 2000). Burone e Pires-Vanin (2006) documentaram alterações morfológicas em foraminíferos atribuídas à poluição, indicando degradação crônica da qualidade da água.

Estudos identificaram a eutrofização como forte preditor de baixa fidelidade vivo-morto em ambientes marinhos rasos (Kidwell, 2007, 2009, 2013). A eutrofização aumenta a turbidez, reduz a penetração de luz e compromete vegetação marinha, afetando preferencialmente herbívoros dependentes dessa vegetação. Na Baía de Ubatuba, este padrão é exemplificado pelo declínio de *Strombus pugilis*, o único herbívoro amostrado neste estudo, cuja discordância extrema (1 vivo vs. 83 mortos) é consistente com colapso populacional (discutido em detalhe na Seção 4.5).

Pesca de arrasto: perturbação física e remoção de fauna

A pesca de arrasto destinada à captura de camarões é tradicional e intensa na Baía de Ubatuba, com mais de 100 arrasteiros documentados operando na área (Jaconis et al., 2024), além de frota industrial que também atua no mesmo setor. Esta atividade gera elevada captura incidental (bycatch) de fauna bentônica — Graça-Lopes et al. (2002) documentaram razão bycatch:camarão de até 26:1 kg, indicando remoção substancial de invertebrados bentônicos, incluindo moluscos.

Além da remoção direta de organismos vivos, o arrasto atua como mecanismo de

perturbação física do substrato. Onde a rede passa repetidamente sobre o fundo, pode disromper a zona tafonomicamente ativa, fragmentar conchas já estruturalmente enfraquecidas pela dissolução e remover fisicamente material bioclástico do sistema (Kidwell, 2008, 2009). Este mecanismo é particularmente relevante em Ubatuba porque o acoplamento dissolução-bioerosão documentado no presente estudo ($\rho = 0,69$, $p < 0,001$) implica que conchas já quimicamente degradadas são substancialmente mais vulneráveis à fragmentação mecânica pelo arrasto — a dissolução amplifica, portanto, o potencial destrutivo do arrasto sobre o registro morto.

Um aspecto metodológico importante merece atenção: a metodologia de arrasto utilizada neste estudo para coletar as associações não captura conchas já destruídas ou fragmentadas pelo arrasto histórico. Isso significa que a magnitude real da remoção de material bioclástico pelo arrasto é sistematicamente subestimada pelos dados coletados — o instrumento de coleta e o mecanismo de perturbação são o mesmo, criando um viés de falso negativo. A escassez de conchas mortas em P1-P3 pode, portanto, refletir não apenas destruição acelerada *in situ*, mas também remoção física acumulada ao longo de décadas de atividade pesqueira.

Kidwell (2008) identificou eutrofização e arrasto como preditores significativos de baixa fidelidade em regressão múltipla, reconhecendo que os dois frequentemente co-ocorrem e atuam em conjunto. No presente estudo, o contraste espacial entre P4 — protegido pelo acesso reduzido ao arrasto pela barreira geomorfológica (Mantelatto et al., 2016) — e P1-P3 fornece evidência interna de que o arrasto é o mecanismo mais consistente com a heterogeneidade espacial observada na disponibilidade de conchas mortas. O período de defeso do camarão (28 de janeiro a 30 de abril; SAP/MAPA, 2022), durante o qual a cessação do arrasto pode permitir acumulação temporária de conchas, reforça essa interpretação ao coincidir com o pico sazonal de conchas mortas em P4 documentado por Limeira Junior et al. (2024a).

Poluição por metais pesados

A contaminação por metais pesados foi identificada em múltiplos grupos taxonômicos na Baía de Ubatuba. Avelar et al. (2000) detectaram metais pesados em *Perna perna*, enquanto Mantelatto e Fransozo (1999) documentaram contaminação em camarões. Simões, Rodrigues e Kowalewski (2009), ao investigarem o declínio populacional de *Bouchardia rosea* na baía, analisaram concentrações de cobre (Cu) e detectaram valores anômalos, atribuídos a tintas de embarcações e efluentes industriais. A presença destes contaminantes

em bivalves, crustáceos e braquiópodes indica exposição generalizada da fauna bentônica.

Sinergismo entre estressores múltiplos

As perturbações antropogênicas documentadas para a Baía de Ubatuba não atuam isoladamente, mas de forma sinérgica: (1) eutrofização altera a base da cadeia trófica, afetando preferencialmente herbívoros como *Strombus pugilis*; (2) pesca de arrasto remove mecanicamente fauna viva, impedindo recuperação de populações já estressadas e pode remover conchas da AM; (3) poluição por metais pesados compromete saúde de organismos.

Este contexto de estressores múltiplos cria filtros ecológicos que favorecem espécies tolerantes (Kidwell, 2007, 2013). O padrão de baixa fidelidade observado em gastrópodes replica padrões documentados em outros grupos taxonômicos da mesma região. Simões, Rodrigues e Kowalewski (2009) registraram discordância vivo-morto extrema em *Bouchardia rosea*: apenas 0,1% dos espécimes estavam vivos, padrão qualitativamente similar ao observado em *Strombus pugilis* (1,2% vivos). Este paralelismo entre gastrópodes e braquiópodes reforça que múltiplos estressores antropogênicos afetam amplamente as comunidades bentônicas locais, não apenas grupos ou espécies isoladas.

Espécies como *Olivancillaria urceus* (predador ativo) e *Buccinanops cochlidium* (necrófago), ambas abundantes nas AV, podem possuir hábitos generalistas que conferem vantagem em ambientes perturbados. O caso de *Strombus pugilis*, discutido na seção seguinte, exemplifica como análises de fidelidade vivo-morto podem detectar declínios populacionais atribuíveis a pressões antropogênicas sinérgicas.

4.5 STROMBUS PUGILIS: ESTUDO DE CASO DE DECLÍNIO POPULACIONAL

Discordância extrema como sinal de inércia tafonômica

Strombus pugilis (Linnaeus, 1758) é um gastrópode herbívoro de porte médio a grande, distribuído no Atlântico Ocidental tropical e subtropical, associado a fundos arenosos com vegetação marinha (Rios, 2009). Na Baía de Ubatuba, a espécie apresenta discordância vivo-morto extrema: apenas um indivíduo vivo frente a 83 conchas mortas.

Esta discordância representa 43% do total de conchas mortas coletadas, indicando que *S. pugilis* possuía população estabelecida na baía. A concentração espacial das conchas mortas em P4 (68 de 83 conchas; 82%) reflete o padrão geral de retenção preferencial neste ponto (Seção 4.2), que funcionou como refúgio tafonômico para todas as espécies. Segundo

Kidwell (2008, 2013), abundância desproporcional de conchas mortas combinada com escassez extrema de indivíduos vivos pode indicar declínio populacional recente: associações mortas preservam memória ecológica de populações historicamente presentes, enquanto comunidades vivas refletem o estado atual empobrecido. Este descompasso constitui sinal consistente com mudança ambiental dentro da janela de *time-averaging*.

Vulnerabilidade ecológica e estressores sinérgicos

Como único herbívoro amostrado neste estudo, *S. pugilis* é particularmente vulnerável à perda de vegetação marinha causada por eutrofização. Kidwell (2007, 2009, 2013) demonstrou que herbívoros dependentes de vegetação marinha são o grupo funcional mais sensível à eutrofização, apresentando os maiores declínios populacionais em sistemas impactados.

A interpretação do declínio deve considerar múltiplos estressores atuando sinergicamente na Baía de Ubatuba: (1) eutrofização crônica (Seção 4.4.1) reduz vegetação marinha, comprometendo habitat e disponibilidade alimentar; (2) pesca de arrasto (Seção 4.4.2) gera captura incidental, removendo indivíduos vivos e impedindo recuperação populacional; (3) possível sobrecoleta para fins ornamentais ou alimentares — *Strombidae* possuem histórico de exploração pelo porte e valor das conchas, com colapsos documentados para *S. gigas* no Caribe (Stoner; Ray-Culp, 2000; Theile, 2001; Oxenford et al., 2007).

O caso de *S. pugilis* em Ubatuba replica o padrão de sistemas sob múltiplos estressores, sugerindo que eutrofização, arrasto e possivelmente exploração direta atuam juntos para suprimir a população viva enquanto conchas históricas permanecem preservadas.

Implicações para paleobiologia de conservação

O declínio de *S. pugilis* detectado através de análises de fidelidade vivo-morto demonstra o valor da paleobiologia de conservação como ferramenta de diagnóstico. Associações mortas fornecem linha de base histórica que permite detectar mudanças composicionais invisíveis através de monitoramento ecológico convencional de curto prazo (Kidwell, 2015). A memória ecológica preservada nas AM revela que *S. pugilis* possuía população estabelecida, informação essencial para avaliar magnitude do declínio.

A presença de apenas um indivíduo vivo em 12 meses de amostragem intensiva sugere densidade populacional extremamente baixa. A espécie pode estar funcionalmente extinta na Baía de Ubatuba, com população viva insuficiente para manter a viabilidade da espécie. Este caso exemplifica como análises de fidelidade podem identificar espécies em risco de extinção

local antes que desapareçam completamente do registro vivo, possibilitando intervenções de conservação direcionadas.

5 CONCLUSÃO

A Baía de Ubatuba apresenta baixa fidelidade composicional entre associações vivas e mortas de gastrópodes, diagnosticada pela aplicação integrada de múltiplas métricas: baixa similaridade taxonômica (Jaccard-Chao), ausência de correlações nos rankings de abundância (Spearman), e inversão da relação esperada de riqueza, com associações vivas superando mortas em três dos quatro pontos amostrados. A característica mais notável é a escassez anômala de conchas mortas, com razões vivo:morto de até 25:1, contrastando radicalmente com a expectativa teórica de dominância numérica das associações mortas em ambientes marinhos rasos.

A avaliação sistemática dos cinco fatores de Kidwell (2013) indica que a baixa fidelidade observada resulta da atuação sinérgica de múltiplos mecanismos. Preservação diferencial interespecífica contribui para estruturação taxonômica das associações mortas, mas não explica a magnitude extrema da escassez que afeta amplamente todas as espécies. Transporte pós-morte, facilitado pela ausência de barreiras geomorfológicas e baixa sedimentação em P1-P3, potencialmente contribui para exportação episódica de material, embora a predominância de bioassinaturas e a virtual ausência de abrasão descartam transporte intenso como mecanismo primário. Turnover diferencial foi descartado como explicação. A variabilidade temporal natural foi minimizada pelo desenho amostral que integrou 12 meses de amostragem, capturando sazonalidade completa. Mudança ambiental antropogênica emerge como mecanismo interpretativo central, particularmente evidenciado pela discordância extrema de *Strombus pugilis* (1 vivo vs. 83 mortos) e pela convergência entre baixa fidelidade e histórico documentado de eutrofização, pesca de arrasto e contaminação por metais pesados na baía.

A heterogeneidade espacial observada (com P4 retendo 84,5% das conchas mortas e apresentando razão vivo:morto próxima de 1:1) demonstra que diferenças locais em geomorfologia, hidrodinâmica e tipo de sedimento modulam a preservação. P4 funciona como refúgio tafonômico, onde barreira geomorfológica, baixo teor de matéria orgânica sedimentar e circulação adequada (entrada das correntes na baía) criaram condições favoráveis à retenção

de material bioclástico. Este contraste espacial valida que os padrões de baixa fidelidade em P1-P3 refletem processos ambientais reais, não artefatos metodológicos.

A caracterização tafonômica revelou predomínio de processos biológicos e químicos sobre mecânicos, com bioassinaturas afetando mais de 90% das conchas (incrustação: 93,8%; bioerosão: 90,2%) e dissolução em 81,9%, frequentemente em intensidades elevadas. As correlações positivas entre dissolução e bioerosão evidenciam acoplamento temporal entre processos destrutivos, com a dissolução atuando como facilitador central que enfraquece conchas e amplifica vulnerabilidade à quebra mecânica. A baixa taxa de sedimentação prolonga a permanência das conchas na zona tafonomicamente ativa, amplificando efeitos cumulativos de destruição e exportação.

O caso de *Strombus pugilis* exemplifica o valor diagnóstico da paleobiologia de conservação. A discordância extrema, representando 43% das conchas mortas totais, é interpretada como evidência de declínio populacional. Como único herbívoro amostrado, a espécie é particularmente vulnerável à eutrofização crônica documentada para a baía, que reduz vegetação marinha e compromete habitat e recursos alimentares. A convergência entre discordância vivo-morto, vulnerabilidade ecológica e múltiplos estressores antropogênicos sugere que a população viva atual representa remanescente empobrecido de comunidade historicamente mais abundante, com as associações mortas preservando memória ecológica de estados pré-impacto.

Este estudo demonstra o potencial dos remanescentes de organismos mortos como registro de mudanças ambientais. Enquanto indivíduos vivos refletem o presente ecológico, conchas mortas preservam a memória de estados comunitários passados, funcionando como linhas de base para quantificar declínios populacionais e trajetórias de degradação. Análises de fidelidade vivo-morto revelam, assim, informações temporais inacessíveis ao monitoramento ecológico convencional, transformando o que está morto em testemunhos do que foi perdido. Os resultados estabelecem bases metodológicas para aplicação da paleobiologia de conservação em ambientes marinhos brasileiros, contribuindo para área ainda pouco explorada na América do Sul.

8 REFERÊNCIAS

AGOSTINI, V. O. et al. What determines sclerobiont colonization on marine mollusk shells? **PLoS ONE**, v. 12, n. 9, p. e0184745, 2017.

ALBANO, P. G.; SABELLI, B. Comparison between death and living molluscs assemblages in a Mediterranean infralittoral off-shore reef. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 310, n. 3-4, p. 206-215, 2011.

ARCHUBY, F. M. et al. Paleobiología de la conservación: sumando la ecología del pasado para comprender el presente. **Boletín de la Asociación Argentina de Malacología**, v. 13, n. 2, p. 8-18, 2023.

ASSUMPÇÃO, A. C. A. de; RITTER, M. N. Exploring the past to protect the future: an analysis of conservation paleobiology in South America. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 97, p. e20240641, 2025.

ASSUMPÇÃO, A. C. A. de et al. The tricky task of fisher-gardener research in conservation paleobiology. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 10, 2022.

AVELAR, W. E. P. et al. The marine mussel *Perna perna* (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) as an indicator of contamination by heavy metals in the Ubatuba Bay, São Paulo, Brazil. **Water, Air and Soil Pollution**, v. 118, n. 1-2, p. 65-72, 2000.

AVERBUJ, A. et al. Biological aspects of the Patagonian gastropod *Trophon geversianus* (Gastropoda: Muricidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 3, p. 429-436, 2012.

BARBOUR WOOD, S. L. et al. Aspartic acid racemization dating of Holocene brachiopods and bivalves from the southern Brazilian shelf, South Atlantic. **Quaternary Research**, v. 66, n. 2, p. 323-331, 2006.

BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M. Taphonomy's contributions to paleobiology. **Paleobiology**, v. 11, n. 1, p. 105-119, 1985.

BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M.; GASTALDO, R. A. Taphonomy and paleobiology. **Paleobiology**, v. 26, n. 4, p. 103-147, 2000.

BEST, M. M. R.; KIDWELL, S. M. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition. **Paleobiology**, v. 26, n. 1, p. 80-102, 2000.

BRAY, J. R.; CURTIS, J. T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. **Ecological Monographs**, v. 27, n. 4, p. 325-349, 1957.

BRETT, C. E.; BAIRD, G. C. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. **Palaos**, v. 1, n. 3, p. 207-227, 1986.

BURONE, Leticia. **Foraminíferos bentônicos e parâmetros físico-químicos da Enseada de Ubatuba, São Paulo**: estudo ecológico em uma área com poluição orgânica. 2002. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.

BURONE, L. et al. Spatial distribution of organic matter in the surface sediments of Ubatuba Bay (southeastern Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 75, n. 1, p. 77-80, 2003.

BURONE, L.; PIRES-VANIN, A. M. S. Foraminiferal assemblages in Ubatuba Bay, south-eastern Brazilian coast. **Scientia Marina**, v. 70, n. 2, p. 203-217, 2006.

CARROLL, M. et al. Quantitative estimates of time-averaging in terebratulid brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. **Paleobiology**, v. 29, n. 3, p. 381-402, 2003.

CASTRO FILHO, B. M. de; MIRANDA, L. B. de; MIYAO, S. Y. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 35, n. 2, p. 135-151, 1987.

CETESB. **Inventário de gases de efeito estufa do estado de São Paulo**: 1ª comunicação nacional. São Paulo: CETESB, 1996. Disponível em: https://cetesb.sp.gov.br/inventario-gee-sp/wp-content/uploads/sites/34/2014/04/use_land_web.pdf. Acesso em: 7 nov. 2025.

CETESB. **EIA/RIMA**: processo 13785. São Paulo: CETESB, 2000. Disponível em: <https://cetesb.sp.gov.br/licenciamentoambiental/eia-rima/>. Acesso em: 7 nov. 2025.

CHAO, A. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. **Scandinavian Journal of Statistics**, v. 11, n. 4, p. 265-270, 1984.

CHAO, A. et al. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. **Ecology Letters**, v. 8, n. 2, p. 148-159, 2005.

CHERNS, L.; WRIGHT, V. P. Missing molluscs as evidence of large-scale, early skeletal aragonite dissolution in a Silurian sea. **Geology**, v. 28, n. 9, p. 791-794, 2000.

CINTRA-BUENROSTRO, C. E.; FLESSA, K. W.; AVILA-SERRANO, G. Who cares about a vanishing clam? Trophic importance of *Mulinia coloradoensis* inferred from predatory damage. **Palaios**, v. 20, n. 3, p. 296-302, 2005.

CUMMINS, H. et al. The size-frequency distribution in palaeoecology: effects of taphonomic processes during formation of molluscan death assemblages in Texas bays. **Palaeontology**, v. 29, n. 3, p. 495-518, 1986.

DAVIES, D. J.; POWELL, E. N.; STANTON, R. J. Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 72, n. 3-4, p. 317-356, 1989.

DIETL, G. P. et al. Conservation paleobiology: leveraging knowledge of the past to inform conservation and restoration. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 43, p. 79-103, 2015.

DIETL, G. P.; FLESSA, K. W. (Ed.). **Conservation paleobiology**: using the past to manage for the future. The Paleontological Society Papers, v. 15. New Haven: The Paleontological Society, 2009. 290 p.

DIETL, G. P.; FLESSA, K. W. Conservation paleobiology: putting the dead to work. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 1, p. 30-37, 2011.

DILLON, E. M. et al. What is conservation paleobiology? Tracking 20 years of research and development. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 1031483, 2022.

EDINGER, E. N. Bioerosion. In: BRIGGS, D. E. G.; CROWTHER, P. R. (Ed.). **Palaeobiology II**. Oxford: Blackwell Science, 2001. p. 273-277.

EDINGER, E. N. et al. Reef degradation and coral biodiversity in Indonesia: effects of land-based pollution, destructive fishing practices and changes over time. **Marine Pollution Bulletin**, v. 40, n. 8, p. 617-630, 2000.

ERTHAL, F.; KOTZIAN, C. B.; SIMÕES, M. G. Fidelity of molluscan assemblages from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), southern Brazil: taphonomy as a tool for

discovering natural baselines for freshwater communities. **Palaios**, v. 26, n. 7, p. 433-446, 2011.

ERTHAL, F.; RITTER, M. N.; KOTZIAN, C. B. Assinaturas tafonômicas em moluscos recentes e seu significado paleoambiental. **Terrae Didactica**, v. 13, n. 1, p. 5-30, 2017.

FESER, K. M.; MILLER, A. I. Temporal dynamics of shallow seagrass-associated molluscan assemblages in St. Croix, U.S. Virgin Islands: toward the calibration of taphonomic inertia. **Palaios**, v. 29, n. 5, p. 218-230, 2014.

FLESSA, K. W. Time-averaging and temporal resolution in Recent marine shelly faunas. **Short Courses in Paleontology**, v. 6, p. 9-33, 1993.

FROYD, C. A.; WILLIS, K. J. Emerging issues in biodiversity & conservation management: the need for a palaeoecological perspective. **Quaternary Science Reviews**, v. 27, n. 17-18, p. 1723-1732, 2008.

FÜRSICH, F. T.; OSCHMANN, W. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. **Journal of the Geological Society**, v. 150, n. 1, p. 169-185, 1993.

GHILARDI, R. P. et al. Perceptions on actualistic paleontology in four distinct areas of energy supply along the coast of the states of Rio de Janeiro, São Paulo, and Paraná, Brazil. In: MARTÍNEZ, S.; ROJAS, A.; CABRERA, F. (Ed.). **Actualistic taphonomy in South America**. Cham: Springer International Publishing, 2020. p. 243-267.

GIMENEZ, J. et al. Feeding behavior of the whelk *Buccinanops cochlidium* (Dillwyn, 1817) (Gastropoda, Nassariidae) from northern Patagonia: a laboratory study. **Invertebrate Biology**, v. 123, n. 4, p. 343-348, 2004.

GÓMEZ-ESPINOSA, C. et al. Bioerosion and encrustation rates in recent mollusk death assemblages on a supratidal siliciclastic setting, Playa Norte, Veracruz State, Mexico. **Arabian Journal of Geosciences**, v. 11, n. 8, p. 188, 2018.

GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters**, v. 4, n. 4, p. 379-391, 2001.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Null models in ecology**. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 1996. 368 p.

HALPERN, B. S. et al. A global map of human impact on marine ecosystems. **Science**, v. 319, n. 5865, p. 948-952, 2008.

HOLMES, K. E. et al. Bioerosion of live massive corals and branching coral rubble on Indonesian coral reefs. **Marine Pollution Bulletin**, v. 40, n. 7, p. 606-617, 2000.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. **Elementos fundamentais de tafonomia**. Porto Alegre: Editora da Universidade/UFRGS, 2002. 231 p.

IBGE. **Atlas geográfico das zonas costeiras e oceânicas do Brasil**. Rio de Janeiro: IBGE, Diretoria de Geociências, 2011. 176 p.

JACONIS, M. S. et al. Elucidating the ecological patterns of sympatric sea-bob shrimp species *Xiphopenaeus dincao* and *X. kroyeri*: a temporal and spatial approach. **Regional Studies in Marine Science**, v. 69, p. 103349, 2024.

JOHNSON, C. N. et al. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. **Science**, v. 356, n. 6335, p. 270-275, 2017.

KABAT, A. R. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation. **Malacologia**, v. 32, n. 1, p. 155-193, 1990.

KIDWELL, S. M. Preservation of species abundance in marine death assemblages. **Science**, v. 294, n. 5544, p. 1091-1094, 2001.

KIDWELL, S. M. Time-averaged molluscan death assemblages: palimpsests of richness, snapshots of abundance. **Geology**, v. 30, n. 9, p. 803-806, 2002.

KIDWELL, S. M. Discordance between living and death assemblages as evidence for anthropogenic ecological change. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 45, p. 17701-17706, 2007.

KIDWELL, S. M. Ecological fidelity of open marine molluscan death assemblages: effects of post-mortem transportation, shelf health, and taphonomic inertia. **Lethaia**, v. 41, n. 3, p. 199-217, 2008.

KIDWELL, S. M. Evaluating human modification of shallow marine ecosystems: mismatch in composition of molluscan living and time-averaged death assemblages. In: DIETL, G. P.; FLESSA, K. W. (Ed.). **Conservation paleobiology**: using the past to manage for the future. The Paleontological Society Papers, v. 15. New Haven: The Paleontological Society, 2009. p. 113-139.

KIDWELL, S. M. Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: building a taphonomic foundation for conservation palaeobiology. **Palaeontology**, v. 56, n. 3, p. 487-522, 2013.

KIDWELL, S. M.; BOSENCE, D. W. J. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: ALLISON, P. A.; BRIGGS, D. E. G. (Ed.). **Taphonomy**: releasing the data locked in the fossil record. New York: Plenum Press, 1991. p. 115-209.

KIDWELL, S. M.; TOMASOVÝCH, A. Implications of time-averaged death assemblages for ecology and conservation biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 44, p. 539-563, 2013.

KOWALEWSKI, M. The youngest fossil record and conservation biology: Holocene shells as eco-environmental recorders. In: DIETL, G. P.; FLESSA, K. W. (Ed.). **Conservation paleobiology**: science and practice. Chicago: University of Chicago Press, 2017. p. 7-30.

KOWALEWSKI, M.; LABARBERA, M. Actualistic taphonomy: death, decay, and disintegration in contemporary settings. **Palaios**, v. 19, n. 5, p. 423-427, 2004.

KUSNERIK, K. et al. Long-term shifts in faunal composition of freshwater mollusks in spring-fed rivers of Florida. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 963241, 2022.

LESCINSKY, H. L.; EDINGER, E. N.; RISK, M. J. Mollusc shell encrustation and bioerosion rates in a modern epeiric sea: taphonomy experiments in the Java Sea, Indonesia. **Palaios**, v. 17, n. 2, p. 171-191, 2002.

LIMEIRA JUNIOR, S. C. M. **A influência dos fatores intrínsecos à concha na fidelidade ecológica de Caenogastropoda da enseada de Ubatuba, São Paulo**. 2024. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Faculdade de Ciências, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Bauru, 2024.

LIMEIRA JUNIOR, S. C. M. et al. The influence of seasonality on live-dead fidelity of Caenogastropoda from the northern coast of São Paulo State, Brazil. **Palaios**, v. 39, n. 10, p. 384-392, 2024.

LIMEIRA JUNIOR, S. C. M.; RODRIGUES, S. C.; GHILARDI, R. P. Actualistic approach to the chemical preservation potential and its influence on the Caenogastropoda biodiversity. **Historical Biology**, v. 36, n. 9, p. 1793-1803, 2023.

LOTZE, H. K. et al. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. **Science**, v. 312, n. 5781, p. 1806-1809, 2006.

LÓPEZ-ALONSO, J. et al. First records of the Mediterranean snail *Tritia cuvierii* (Gastropoda: Nassariidae) in European Atlantic waters. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 103, p. e23, 2023.

LUZ, N. C. da et al. Hotspots of linked-fidelity: live-dead fidelity of insular ostracods sheds light on the structure of the marine microfossil record. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 163, p. 105609, 2025.

MAGLIOCCA, A.; KUTNER, A. S. Sedimentos de fundo da enseada do Flamengo-Ubatuba. **Contribuições Avulsas do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, Série Oceanografia Física**, n. 9, p. 1-14, 1965.

MAHIQUES, M. M. de. Dinâmica sedimentar atual nas enseadas da região de Ubatuba, estado de São Paulo. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 43, n. 2, p. 111-122, 1995.

MAHIQUES, M. M. de; TESSLER, M. G.; FURTADO, V. V. Characterization of energy gradient in enclosed bays of Ubatuba region, south-eastern Brazil. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 47, n. 4, p. 431-446, 1998.

MANTELATTO, F. L. M.; FRANSOZO, A. Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n. 1, p. 23-31, 1999.

MARTINELLI, J. C.; MADIN, J. S.; KOSNIK, M. A. Dead shell assemblages faithfully record living molluscan assemblages at One Tree Reef. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 457, p. 158–169, 2016.

MARTINELLI, J. C.; SOTO, L. P.; GONZÁLEZ, J.; RIVADENEIRA, M. M. Benthic communities under anthropogenic pressure show resilience across the Quaternary. *Royal Society Open Science*, v. 4, n. 9, p. 170796, 2017.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL. **The geological record of ecological dynamics: understanding the biotic effects of future environmental change.** Washington, D.C.: National Academies Press, 2005. 200 p.

OLSZEWSKI, T. D.; KIDWELL, S. M. The preservational fidelity of evenness in molluscan death assemblages. ***Paleobiology***, v. 33, n. 1, p. 1-23, 2007.

OXENFORD, H. et al. Fishing and marketing of queen conch (*Strombus gigas*) in Barbados. Proceedings of the 60th Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Punta Cana, Dominican Republic, 2007.

PAPWORTH, S. K. et al. Evidence for shifting baseline syndrome in conservation. ***Conservation Letters***, v. 2, n. 2, p. 93-100, 2009.

PAULY, D. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. ***Trends in Ecology & Evolution***, v. 10, n. 10, p. 430, 1995.

PEDRO, J. P.; CAVALLARI, D. C.; SIMONE, L. R. L. Taxonomic revision of *Olivancillaria* (Gastropoda: Olividae) from southern and southeastern Brazil, with the description of a new species. ***Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom***, v. 101, n. 2, p. 307-338, 2021.

PENCHASZADEH, P. E.; DE MAHIEU, G. Reproducción de gasterópodos prosobranquios del atlántico suroccidental: *Trophon geversianus* Pallas. ***Physis***, Secc. A, v. 35, n. 90, p. 69-76, 1976.

PERROCA, J. F. et al. Variations in pink-shrimps *Farfantepenaeus brasiliensis* and *F. paulensis* juvenile abundance: clarifying ecological patterns and providing subsidies to management in shallow marine ecosystems. ***Fisheries Research***, v. 256, p. 106482, 2022.

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing.** Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 7 nov. 2025.

- RIOS, E. C. **Compendium of Brazilian sea shells**. 2. ed. Rio Grande: Evangraf, 2009. 668 p.
- RITTER, M. N. et al. Spatial variation in the temporal resolution of subtropical shallow-water molluscan death assemblages. **Palaios**, v. 32, n. 9, p. 572-583, 2017.
- RITTER, M. N.; ERTHAL, F. Fidelity bias in mollusk assemblages from coastal lagoons of southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 16, n. 2, p. 225-236, 2013.
- RODLAND, D. L. et al. Colonization of a 'lost world': encrustation patterns in modern subtropical brachiopod assemblages. **Palaios**, v. 19, n. 4, p. 381-395, 2004.
- RODLAND, D. L. et al. The temporal resolution of epibiont assemblages: are they ecological snapshots or overexposures? **The Journal of Geology**, v. 114, n. 3, p. 313-324, 2006.
- RODRIGUES, S. C. et al. Biotic interaction between spionid polychaetes and bouchardiid brachiopods: paleoecological, taphonomic and evolutionary implications. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 53, n. 4, p. 657-668, 2008.
- RODRIGUES, S. C.; SIMÕES, M. G. Taphonomy of *Bouchardia rosea* (Rhynchonelliformea, Brachiopoda) shells from Ubatuba Bay, Brazil: implications for the use of taphonomic signatures in (paleo)environmental analysis. **Ameghiniana**, v. 47, n. 3, p. 373-386, 2010.
- ROTHFUS, T. A. How many taphonomists spoil the data? Multiple operators in taphofacies studies. **Palaios**, v. 19, n. 5, p. 514-519, 2004.
- SANTOS, M. F. L. dos; PIRES-VANIN, A. M. S. Structure and dynamics of the macrobenthic communities of Ubatuba Bay, southeastern Brazilian coast. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 52, n. 1, p. 59-73, 2004.
- SCALISE HORODYSKI, R.; ERTHAL, F. **Tafonomia: métodos, processos e aplicação**. Curitiba: CRV, 2017. 346 p.
- SCHMIDT-NETO, H. et al. Abandoned Quaternary gastropod shells: incrustation, bioerosion, and fragmentation approaches. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 131, p. 104634, 2023.

SCHNEIDER-STORZ, B. et al. Comparative taphonomy of three bivalve species from a mass shell accumulation in the intertidal regime of North Sea tidal flats. **Facies**, v. 54, n. 4, p. 461-478, 2008.

SIMÕES, M. G.; RODRIGUES, S. C.; KOWALEWSKI, M. *Bouchardia rosea*, a vanishing brachiopod species of the Brazilian platform: taphonomy, historical ecology and conservation paleobiology. **Historical Biology**, v. 21, n. 3-4, p. 123-137, 2009.

SNELGROVE, P. V. R. Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats. **BioScience**, v. 49, n. 2, p. 129-138, 1999.

STONER, A. W.; RAY-CULP, M. Evidence for Allee effects in an over-harvested marine gastropod: density-dependent mating and egg production. **Marine Ecology Progress Series**, v. 202, p. 297-302, 2000.

TESO, V.; BREY, T.; PENCHASZADEH, P. E. The reproductive cycle of the volute snail *Odontocymbiola magellanica* (Neogastropoda: Volutidae) from Patagonia, Argentina. **Marine Biology Research**, v. 14, n. 2, p. 125-135, 2018.

THEILE, S. **Queen conch fisheries and their management in the Caribbean**. Cambridge: TRAFFIC Europe, 2001. 90 p.

TOMAŠOVÝCH, A.; KIDWELL, S. M. Preservation of spatial and environmental gradients by death assemblages. **Paleobiology**, v. 35, n. 1, p. 119-145, 2009.

TOMAŠOVÝCH, A.; KIDWELL, S. M. Accounting for the effects of biological variability and temporal autocorrelation in assessing the preservation of species abundance. **Paleobiology**, v. 37, n. 2, p. 332-354, 2011.

TOMAŠOVÝCH, A. et al. Nineteenth-century collapse of a benthic marine ecosystem on the open continental shelf. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1826, p. 20160271, 2016.

VISAGGI, C. C.; KELLEY, P. H. Equatorward increase in naticid predation over 15 million years. **Geology**, v. 43, n. 11, p. 1003-1006, 2015.

WEBER, K.; ZUSCHIN, M. Delta-associated molluscan life and death assemblages in the northern Adriatic Sea: implications for paleoecology, regional diversity and conservation. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 370, p. 77-91, 2013.

WILLIS, K. J. et al. Providing baselines for biodiversity measurement. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 3, p. 107-108, 2005.

WILLIS, K. J.; BIRKS, H. J. B. What is natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. **Science**, v. 314, n. 5803, p. 1261-1265, 2006.

WORMS EDITORIAL BOARD. **World Register of Marine Species (WoRMS)**. 2025. Disponível em: <https://www.marinespecies.org>. Acesso em: 7 nov. 2025.

ZUSCHIN, M.; STACHOWITSCH, M.; STANTON, R. J. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. **Earth-Science Reviews**, v. 63, n. 1-2, p. 33-82, 2003.