Pesquisas em Geociências

http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias

Foram os Bivalves do Grupo Passa Dois (Exclusive Formação Rio do Rasto), Neopermiano, Invertebrados Tipicamente Dulcícolas?

Renato Pirani Ghilardi, Marcello Guimarães Simões

Pesquisas em Geociências, 29 (1): 83-95, set./dez., 2002.

Versão online disponível em:
http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/article/view/19600

Publicado por
Instituto de Geociências

Portal de Periódicos
UFRGS
UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL

Informações Adicionais

Email: pesquisas@ufrgs.br
Políticas: http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/editorialPolicies#openAccessPolicy
Submissão: http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#onlineSubmissions
Diretrizes: http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#authorGuidelines

Data de publicação - set./dez., 2002.
Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil

Pesquisas em Geociências, 29(1): ?-?, 2002
ISSN 1518-2398

Instituto de Geociências, UFRGS
Porto Alegre, RS – Brasil

Foram os Bivalves do Grupo Passa Dois (Exclusive Formação Rio do Rasto), Neopermiano, Invertebrados Tipicamente Dulcícolas?

RENATO PIRANI GHILARDI[1] & MARCELLO GUIMARÃES SIMÕES[2]

[1] Instituto de Geociências-USP, Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Caixa Postal 11348, CEP 05422-970, São Paulo, SP, Brasil. e-mail: ghilardi@usp.br
[2] Instituto de Biociências-UNESP/Botucatu, Caixa Postal 510, CEP 18618-000 Botucatu, SP, Brasil.

(Recebido em 04/02. Aceito para publicação em 09/02)

Abstract - During the Late Permian Paraná Basin was a huge epeiric sea in which salinity deviated from either normal marine or freshwater, particularly in marginally environments. Sedimentological, geochemical, petrographic data and associated micro- and microflora have been used to identify such variations. Although shell morphology (paleoautoecology) and preservation (taphonomy) of bivalve mollusks could be used as an additional tool, these have been fully neglected. Previous authors based on the occurrence of charophyte oogonia in rocks of the Terezina/Corumbataí Formations (Passa Dois Group) and coeval occurrences outside the Brazilian portion of the basin, interpreted the fauna (*Pinzonella illusa* and *Pinzonella neotropica* assemblages) as typically freshwater. However, morphologic and taphonomic evidences do not corroborate this assumption: a- assimetrical sculptures and radial ornamentation found in shells of the genera *Cowperesia* and *Ferrazia are absent in freshwater bivalve shells; b- anteriorly expanded shells (e.g., Runnegariella fragilis*) are not present in mollusks that colonized freshwater environments, and c- lunule (e.g., *Pinzonella*, *Itatamba*, and *Plesiocyprinella*) is rare or absent in freshwater bivalves. Additionally, typical morphological features (e.g., *claustrun*, tubercles, shell torsion) exhibited by freshwater bivalves were not observed in the studied fauna. Assemblages including high proportion of shells with extensive solution pits concentrated in the umbonal region are common in bivalves that suffered prolonged exposures to freshwater conditions. These features have never been observed in the studied fossil record. Our data highly suggest that the reconstruction of Passa Dois Group paleosalinity must be done using a "myriad" of stratigraphic, sedimentologic, paleobiologic and taphonomic information. At this moment, we can only affirm that they were not typical freshwater mollusks. Probably, they lived in shallow water habitats, frequently affected by storms, and punctuated by episodes of intense evaporation and hypersalinity with influence of local freshwater inputs, configuring an situation of high environmental stress.

Keywords - Bivalve Mollusks, Taphonomy, Functional Anatomy, Permian, Paraná Basin

INTRODUÇÃO

A malacofauna endêmica do Grupo Passa Dois (Neopermiano), da Bacia do Paraná, que ocorre em sucessão estratigráfica nas formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí (Biozonas de *Barbosaia angulata-Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa-Plesiocyprinella carinata* e *Pinzonella neotropica*, *sensu* Rohn, 1994), constitui um capítulo a parte na história da classe Bivalvia (Simões *et al.*, 1998). Isso porque sua evolução está associada ao progressivo isolamento geográfico da bacia no final do Paleozóico, e do ponto de vista de processos evolutivos é, em parte, comparável aos das malacofaunas dos mares Cáspio e Negro ou Báltico, durante o Cenozóico (Beurlen, 1957; Runnegar & Newell, 1971; Simões, 1992; Simões & Kowalewski, 1998a). Embora, nos últimos 30 anos, diversos trabalhos tenham tratado da sistemática (revisões em Runnegar & Newell, 1971; Maranhão, 1986; Simões *et al.*, 1997; Mello, 1999), distribuição estratigráfica (Rohn, 1994, 2001; Maranhão, 1995; Maranhão & Petri, 1996), tafonomia (Torello & Simões, 1994; Rohn, 1994; Simões *et al.*, 1996; Simões & Kowalewski, 1998a, b; Ghilardi & Simões, 2000a; Simões *et al.*, 2000a, b) e paleoecologia (Simões *et al.*, 1998; Ghilardi, 1999), uma questão ainda pouco compreendida sobre esses moluscos diz respeito ao ambiente no qual viveram, em especial no que tange à salinidade da água. Por essa razão, a questão: "foram os moluscos bivalves do Grupo Passa Dois (Formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí) formas tipicamente dulcícolas?" constitui, ainda hoje, o cerne da discussão sobre essa malacofauna. Uma ampla revisão histórica dessas discussões, no período de 1918 a

Em respeito ao meio ambiente, este número foi impresso em papel branqueado por processo parcialmente isento de cloro (ECF).

1971, foi apresentada por Simões & Fittipaldi (1987), sendo que Rohn (1994) apresenta uma discussão mais atualizada do problema. Resumidamente, pode se dizer que até 1971, os bivalves do Grupo Passa Dois foram interpretados como formas dulcícolas (Mendes, 1952) ou salobras (Beurlen, 1954, 1957), com base principalmente, em evidências sedimentológicas, estratigráficas e paleontológicas. As evidências paleontológicas estavam fundamentadas em sua maioria na ausência de invertebrados pertencentes a grupos exclusivamente marinhos e nas possíveis afinidades da fauna. Em outras palavras, a relação de parentesco era quem fornecia as bases para a interpretação paleoambiental. Runnegar & Newell (1971) utilizando a combinação de dados paleontológicos, estratigráficos, sedimentológicos e geoquímicos então disponíveis, bem como a atribuição dos bivalves do Grupo Passa Dois a famílias marinhas de ampla distribuição no Neopaleozóico, interpretaram essas formas como tipicamente salobras, idéia longamente defendida por Beurlen (1957).

Mais recentemente, com a ampliação dos estudos paleontológicos e estratigráficos do Grupo Passa Dois (Sousa, 1985; Rohn, 1988, 1994; Lavina, 1991; Maranhão, 1995; Simões *et al.*, 1997), foi observado que o contexto paleoambiental era mais complexo do que suposto anteriormente. Durante a deposição das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí, teriam prevalecido condições de salinidade variável (Suguio *et al.*, 1974; Sousa, 1985; Sohn & Rocha-Campos, 1990; Rohn, 1994; Maranhão, 1995; Matos, 1995), regressão marinha e clima, no geral, quente, configurando uma situação de alto estresse ambiental (Simões, 1992; Rohn, 1994; Simões *et al.*, 1998). Entretanto, Herbst *et al.* (1987), com base nos dados provenientes da Formação Independencia, do Paraguai, e formações Melo e Yaguari, do Uruguai, interpretaram a malacofauna como tipicamente de água doce, fundamentados, ao que tudo indica, nas ocorrências de carófitas (veja discussão mais adiante).

Embora os bivalves do Grupo Passa Dois sejam atribuídos a famílias marinhas do Neopaleozóico (Runnegar & Neweel, 1971; Simões *et al.*, 1997; Mello, 1999), não é possível demonstrar que as espécies das Biozonas de *Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa* e *Pinzonella neotropica* sejam exclusivamente marinhas, particularmente porque a ocorrência de formas exclusivas deste ambiente (*e.g.*, cnidários, equinodermatas, trilobites) não são encontradas em associação (Simões *et al.*, 1998). Uma vez que não é possível solucionar a questão acima somente com base em critérios abióticos (*e.g.*, minerais autigênicos são raros; análises isotópicas inviáveis, pois as conchas estão substituídas ou na forma de moldes), uma possibilidade seria a integração de dados tafonômicos e paleoautoecológicos (anatomia funcional) na ampliação do conjunto de evidências para um melhor encaminhamento do problema acima.

PROBLEMÁTICA ENVOLVIDA

Diversas evidências estratigráficas e sedimentológicas (veja sínteses em Sousa *et al.*, 1991; Rohn, 1994; Maranhão, 1995) indicam que, durante a deposição das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí, a Bacia do Paraná deve ter constituído um imenso lago-mar (Rohn, 1994, mas veja também Della Fávera, 1990, para exemplo similar na Bacia do Parnaíba) que sofreu gradual isolamento ao final do Permiano. Conforme destaca Rohn (1994), após a deposição da Formação Irati, o isolamento total da Bacia do Paraná teria tornado-a semelhante a um grande lago hidrologicamente fechado. Sob tais condições (isolamento geográfico, águas rasas), as variações nos índices pluviométricos poderiam ter exercido importante controle nas flutuações do nível d'água e na salinidade da bacia (Rohn, 1994). Assim, a presença de oncóides, estromatólitos e a permineralização singenética de restos vegetais por sílica apontam para a presença de corpos d'água hipersalinos, na borda leste da bacia (Rohn, 1994), enquanto que a presença de ostracodes dulcícolas (Sohn & Rocha-Campos, 1990; Maranhão, 1995) e outros microfósseis (carófitas), indicam a influência de águas doces às margens do "lago-mar" (Sohn & Rocha-Campos, 1990). Embora a presença de carófitas tenha sido referida para o intervalo de ocorrência dos bivalves estudados, essas são representadas no registro paleontológico, normalmente, por restos transportados e retrabalhados. Dessa forma, sua presença não indica, necessariamente, ambiente dulcícola (Fürsich, 1994). De fato, conforme destaca Rohn (1994), é notável que as carófitas ainda não tenham sido observadas nos sedimentitos do Grupo Passa Dois (Formação Rio do Rasto), depositados sob condições tipicamente límnicas.

Finalmente, as relações de parentesco dos bivalves do Grupo Passa Dois com formas marinhas (Simões *et al.*, 1997), mostram o caráter reliquial dessas malacofaunas (veja Nevesskaya *et al.*, 1987, para exemplo similar no Neogeno do Parathetys).

Essas evoluíram em condições de extremo isolamento geográfico, em função do "progressivo" insulamento da Bacia do Paraná, no final do Paleozóico (Runnegar & Newell, 1971; Simões *et al*., 1997; Simões *et al*., 1998). Os bivalves do Grupo Passa Dois (formações Serra Alta, Terezina, Corumbataí), portanto, desenvolveram-se sob condições de alto estresse ambiental, caracterizado, provavelmente, por importantes flutuações na salinidade e na espessura da lâmina d'água (Beurlen, 1954, 1957; Runnegar & Newell, 1971; Simões, 1992; Rohn, 1994; Simões *et al.*, 1997; Simões *et al.*, 1998).

ARCABOUÇO CONCEITUAL

Conforme longamente discutido por Fürsich (1994), associações de macroinvertebrados bentônicos podem ser utilizadas, em adição aos dados sedimentológicos e paleoecológicos, como evidência na determinação de paleossalinidades. Nesse contexto, critérios abióticos e bióticos estão envolvidos na análise. Especialmente, no caso em pauta, a utilização de critérios bióticos seria interessante, por fornecer informações independentes, mas complementares, àquelas advindas de estudos estratigráficos e sedimentológicos. Dentre os critérios bióticos, intrínsecos aos bivalves, que podem ser explorados, destacam-se: (a) composição faunística, (b) diversidade, (c) distribuição das classes de tamanho, (d) espessura e tamanho da concha, (d) morfologia da concha e (e) preservação (bioestratinomia), dentre outros (veja Fürsich, 1994, para uma síntese).

De fato, embora esses parâmetros possam ser utilizados em analises paleoambientais, alguns apresentam forte limitação (critérios a, b, c, citados acima), devido aos tendenciamentos ("bias") de preservação induzidos pelos processos tafonômicos, durante à gênese das concentrações fossilíferas estudadas. Isso é particularmente verdadeiro para o caso dos bivalves do Grupo Passa Dois, pois conforme demonstrado por Simões *et al.* (1996, 2000a,b) e Simões & Kowalewski (1998a,b), as concentrações fossilíferas (coquinas e arenitos coquinóides) que contêm os bivalves estudados são, na sua grande maioria, internamente complexas, representando tempestitos proximais, com alto grau de mistura espacial e temporal ("time-averaging"). Portanto, muitas das conchas que compõem tais acumulações não são contemporâneas. Além disso, Simões *et al.* (2000a, b) chamaram a atenção para as tendências de preservação ("bias") presentes nas concentrações fossilíferas das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí, que favoreceram a fossilização de formas escavadoras de conchas espessas. Desse modo, o emprego de critérios, tais como: composição faunística, diversidade, distribuição das classes de tamanho, e espessura e tamanho da concha, deve ser feito com cautela. Conforme discutido a seguir, entretanto, algumas feições paleoecológicas (autoecológicas e sinecológicas) e tafonômicas (bioestratinômicas) de Fürsich (1994) podem ser exploradas na tentativa de um melhor entendimento do problema acima referido. Adicionalmente, sugerimos a leitura atenta de Savazzi (1999) para o potencial de aplicação da morfologia funcional em paleoecologia e tafonomia, dentre outras.

MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo está fundamentado nas observações paleoecológicas e tafonômicas de mais de 1000 exemplares de moluscos bivalves provenientes das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí (Biozonas de *Barbosaia angulata-Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa-Plesiocyprinella carinata* e *Pinzonella neotropica, sensu* Rohn, 1994), coletados em afloramentos do Estado de São Paulo (Simões *et al.*, 2000c). Adicionalmente, centenas de outros exemplares provenientes das coleções científicas do IG/USP e IBB/UNESP, foram também estudadas. As análises paleoecológicas, cuja síntese aparece em Ghilardi (1999), estão fundamentadas em Stanley (1970, 1972, 1975, 1977, 1981), Fürsich (1994) e Savazzi (1990, 1999). Os dados tafonômicos foram compilados de Torello & Simões (1994); Simões *et al.* (1996), Simões & Kowalewski (1998a, b) e Torello (1999). Finalmente, a sistemática utilizada segue Simões *et al.* (1997) e Mello (1999).

As espécies analisadas do ponto de vista paleoautoecológico são as seguintes: a- assembléia *Anhembia froesi* (Formação Serra Alta e base da Formação Corumbataí); ?*Anthraconaia mezzalirai*, *Barbosaia angulata*, *Tambaquyra camargoi*, *Ferrazia simplicicarinata*, *Holdhausiella almeidai*, *Anhembia froesi*, *Pinzonella* cf. *illusa*, *Rioclaroa lefevrei*, *Maackia contorta*, *Mendesia piracicabensis*; b- assembléia *Pinzonella illusa* (formações Terezina e Corumbataí, porções inferior/média); *Casterella gratiosa*, *Coxesia mezzalirai*, *Ferrazia cardinalis*, *Favalia arcuata*, *Holdhausiella elongata*, *Pinzonella illusa*, *Plesiocyprinella carinata*, *Cowperesia anceps*, *Angatubia*

cowperesioides, *Roxoa corumbataiensis*, *Terraiopsis aequilateralis*, *Othonella araguaiana*, *Runnegariella fragilis* e *Itatamba paraima* e; c- assembléia *Pinzonella neotropica* (formações Terezina e Corumbataí, topo); *Casterella gratiosa*, *Ferrazia cardinalis*, *Jacquesia brasiliensis*, *Holdhausiella elongata*, *Naiadopsis lamellosus*, *Pinzonella neotropica*, *Cowperesia anceps* e *Roxoa intricans*. Dentre essas, as espécies *C. anceps*, *T. camargoi*, *F. cardinalis*, *P. illusa*, *C. gratiosa*, *P. carinata*, *A. froesi*, *R. fragilis* e *T. aequilateralis* são as mais importantes para a presente discussão, quer seja por sua notável morfologia ou pela qualidade de preservação, permitindo a reconstrução detalhada de sua anatomia interna.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Evidências Paleoautoecológicas

Entre os malacólogos, os bivalves de água doce nunca receberam a mesma atenção dispensada às formas marinhas. No que se refere a morfologia funcional, isto se deve, aparentemente, às poucas adaptações exclusivas que os grupos dulcícolas apresentam, assim como seus diferentes tipos de padrões evolutivos (Nevesskaya *et al.*, 1987; Savazzi & Peiyi, 1992). Entretanto, muitos bivalves de água doce apresentam características morfológicas únicas, não encontradas em formas marinhas, demonstrando o alto grau de adaptabilidade desses táxons ao meio, que pode ser identificado no registro fossilífero (Tabs. 1 e 2). É interessante notar que as características mais comuns de bivalves marinhos, que são raras ou ausentes nos bivalves primariamente de água doce, são também raras ou ausentes em táxons secundariamente dulcícolas, ou seja, que se originam de grupos marinhos (*e.g.*, Superfamília Cardiacea e famílias Arcidae e Donacidae) (Vermeij & Dudley, 1985). De fato, essas questões não são simples, porque em alguns dos grupos que são primariamente marinhos, tendo secundariamente invadido ambientes de águas doces, pode haver a retenção de feições morfológicas características dos elementos que vivem no primeiro ambiente. Possíveis exemplos são a dentição heterodonte em Corbiculidae e a forma mitilóide em Dreisseinidae. A seguir, serão enfocadas as feições morfológicas que são exclusivas de bivalves marinhos e não-marinhos. É curioso notar que a possível semelhança entre algumas das formas do Grupo Passa Dois com formas de água doce, tais como, *Coxesia* com *Congeria* e *Dreissena*, *Anhembia* e *Arconaia*, *Plesiocyprinella* com *Castalia*, não encontra suporte em uma análise morfológica de detalhe, como já apontado por Runnegar & Newell (1971).

Bivalves dulcícolas viventes demonstram, por exemplo, uma menor velocidade de escavação em relação aos bivalves marinhos, uma vez que no ambiente fluvial a dinâmica sedimentar (freqüência entre os eventos de erosão *versus* soterramento) é distinta da observada no ambiente marinho raso (acima do nível de base de ondas de tempestades) (Savazzi & Peiyi, 1992). Nas formas marinhas, tal fato é morfologicamente evidenciado pela expansão da porção anterior das conchas, assim como pela ausência de esculturas oblíquas e assimétricas em seção, na parte externa da valva. Por exemplo, bivalves que possuem porção anterior expandida comumente apresentam pé grande e vigoroso, utilizado para escavar rapidamente o substrato inconsolidado e constantemente retrabalhado por ondas e correntes, como é o caso de *Runnegariella fragilis* (Simões & Anelli, 1995) e *Terraiopsis aequilateralis* da Biozona de *Pinzonella illusa-Plesiocyprinella carinata*.

As esculturas oblíquas assimétricas em seção, por sua vez, também têm como função aumentar a velocidade de escavação, sendo particularmente importantes nos bivalves que colonizam habitats onde a exumação por correntes ou ondas é freqüente. *Cowperesia anceps* e *Tambaquyra camargoi*, por exemplo, são formas que apresentam essa feição. Do mesmo modo, a lúnula, proporciona aos bivalves marinhos um aumento na velocidade de escavação, não tendo, entretanto, função definida nas conchas dos poucos bivalves dulcícolas (Vermeij & Dudley, 1985) que possuem tal feição (Stanley, 1975). Segundo esse último autor, a lúnula aumenta a velocidade de escavação, particularmente nas formas que exibem um pronunciado movimento de balanço. Dentre as espécies analisadas, *Pinzonella illusa*, *Plesiocyprinella carinata*, *Ferrazia cardinalis* e *Casterella gratiosa* possuem lúnula bem desenvolvida. Lúnula está também presente em conchas de Corbiculidae, grupo que invadiu secundariamente ambientes de água doce. Entretanto, essa feição morfológica não está presente nas formas viventes do grupo, mas sim nos gêneros fósseis (Jurássico Médio a Cretáceo Tardio), tais como as formas *Veloritina*, *Fulpia*, *Corbicula* (*Leptesthes*) e

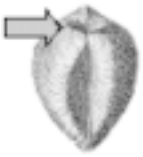
Feições	Em bivalves dulcicolas	Em bivalves marinhos	Exemplo(s) do Grupo Passa Dois
1 *Esculturas Assimétricas em Seção*	A	C	*Cowperesia anceps; Tambaquyra camargoi*
2 *Ornamentação Radial*	A	C	*Ferrazia cardinalis*
3 *Tubérculos*	C	A	*Ausente*
 4 *Lúnula*	R	C	*Pinzonella illusa; Casterella gratiosa; Plesiocyprinella carinata*
5 *Rostrum*	C	C	*Anhembia froesi*

Tabela 1 - Principais feições morfológicas observadas em bivalves dulcícolas e marinhos. Explicação: 1- *Cowperesia anceps* (x 1,3); 2- *Ferrazia cardinalis* (x 0,60); 3- *Obliquaria reflexa* (x 0,42); 4- *Bragraveia corrugata* (x 0,61); 5- *Arconaia lanceolata* (x 0,28). Legenda: x = presente; C = característico; A = ausente; R = raro.

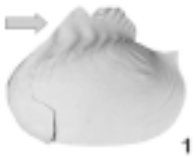
Feições	Em bivalves dulcicolas	Em bivalves marinhos	Exemplo(s) do Grupo Passa Dois
 1 *Claustrum*	C	A	Ausente
2 Injúrias	C	A	Ausente
3 Porção anterior alongada	A	C	*Runegariella fragilis*
4 Marcas de Predação	A	C	*Pinzonella illusa; Terraiopsis aequilateralis; Plesiocyprinella carinata*
5 Chameira Edentelosa	A	C	*Casterella gratiosa*
6 Torção	C	A	Ausente

Tabela 2 - Principais feições morfológicas observadas em bivalves dulcícolas e marinhos. Explicação: 1- *Cristaria plicata* (x 0,22); 2- *Hyridella ambigua* (x 0,44); 3- *Runegariella fragilis* (x 2,3); 4- *Pinzonella illusa* (x 0,75); 5- *Casterella gratiosa* (x 0,85); 6- *Arconaia lanceolata* (x 0,27). Legenda: x= presente; C= característico; A= ausente.

Dentonia, que viveram em ambientes com salinidade variável, mas nunca sob condições exclusivamente dulcícolas.

Por outro lado, esculturas simétricas em seção, tais como aquelas descritas por Stanley (1981), que conferem estabilidade aos bivalves que colonizam substratos freqüentemente afetados por correntes tracionais de fundo, são raras entre os bivalves de água doce. Por sua vez, a ornamentação radial constituída por costelas (*sensu* Moore, 1969), dando origem a uma margem ventral serrilhada (veja Stanley, 1970), tem como função principal aumentar a velocidade de escavação e não é encontrada em nenhum bivalve dulcícola. Das formas analisadas, as atribuídas ao gênero *Ferrazia* apresenta como autapomorfia (Simões *et al.*, 1997) costelas radiais que variam, em número (Runnegar & Newell, 1971). Por outro lado, os tubérculos e os nós são esculturas comuns nos bivalves da Família Unionidae, sendo exclusivos dos bivalves dulcícolas. Estas estruturas têm como função a ancoragem e estabilização dos bivalves (Vermeij & Dudley, 1985), estando ausente nas espécies estudadas.

Uma maior estabilidade pode ser também proporcionada com a torção das valvas que, além disso, separa as correntes dos sifões inalante e exalante. Essa é uma feição comum entre os Unionidae (Savazzi & Peiyi, 1992), estando presente também em algumas famílias marinhas, tais como, Arcidae (McGhee, 1978; Savazzi, 1981), Bakevelliidae (Savazzi, 1984a), Mytilidae (Savazzi, 1984b, 1989), Colpomyidae (Liljedahl, 1994), Modiomorphidae (Johnston, 1993) e Sinodoridae (Johnston & Zhang, 1998). Essa feição não foi observada nos bivalves analisados. Além disso, charneira edentelosa não está presente nas forma de água doce, ocorrendo em *Casterella gratiosa*.

O *claustrum* que é uma extensão dorsal pós umbonal das margens da concha sobre a linha da charneira também é uma estrutura exclusiva de bivalves dulcícolas (Vermeij & Dudley, 1985; Savazzi & Peiyi, 1992). Sua função é aumentar a rigidez da charneira e proporcionar um impulso adicional de abertura das valvas contra a pressão do sedimento que circunda o animal (Savazzi & Peiyi, 1992). Tal estrutura não foi verificada em nenhuma das espécies analisadas.

Alguns autores (Stanley, 1977; Vermeij, 1983), demonstraram que a incidência de predação entre os bivalves paleozóicos foi muito reduzida. Desse modo, alguns bivalves marinhos do Paleozóico seriam morfológica, mas não taxonomicamente, semelhantes aos bivalves viventes de água doce (Vermeij & Dudley, 1985). Este fato, poderia inclusive explicar a semelhança morfológica entre bivalves atribuídos, com dúvidas, ao gênero *Anthraconaia* (?*Anthraconaia mezzalirai*) e os bivalves viventes e fósseis deste gênero, que vivem ou viveram sob condições de água doce. Este é o único bivalve do Grupo Passa Dois (formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí) que seria morfologicamente semelhante à formas de água doce. A presença de homoplasia não pode ser aqui descartada.

Evidências Paleossinecológicas

A princípio, as adaptações apresentadas por bivalves dulcícolas viventes estão relacionadas ao baixo grau de predação a que estão expostos e às correntes tracionais de fundo, que movimentam as partículas do substrato e transportam clastos de granulometria maior do que areia grossa, que podem proporcionar injúrias às valvas, quando exumadas e/ou roladas pelo leito do rio (Vermeij & Dudley, 1985; Savazzi & Peiyi, 1992).

Kowalewski *et al.* (2000) descreveram, recentemente, as primeiras conchas de bivalves permianos com sinais de predação (perfurações). Dentre essas, pelo menos quatro espécies, são típicas das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí, do Grupo Passa Dois, isto é: *Casterella gratiosa*, *Plesiocyprinella carinata*, *Pinzonella illusa* e *Terraiopsis aequilateralis*. De fato, segundo Kowalewski & Bambach (1998), evidência de predação por organismos durófagos não está presente em bivalves de água doce.

Por outro lado, as adaptações de bivalves dulcícolas para quimiossimbiose, nem sempre são de fácil reconhecimento, tanto nos animais viventes, como nos fósseis. Por exemplo, *Solenaia oleivora* vive em regiões anóxicas de rios e lagos, e possui com coloração amarela sulfúrica, sugerindo quimiossimbiose. Entretanto, tal feição não se preserva no registro fossilífero. Em alguns casos, porém, certas estruturas podem ser consideradas como "bombas" de água intersticial anóxica, para as brânquias do bivalve. Por exemplo, o bivalve pleistocênico *Arconaia lanceolata* provavelmente usava seu *rostrum* com tal função (Savazzi & Peiyi, 1992). Tanto o *rostrum*, como a quimiossimbiose têm sido, entretanto, identificados em bivalves ma-

rinhos (Seilacher, 1984; Johnston & Collon, 1998), sendo uma adaptação para vida em substratos finos, pobres em oxigênio (Kauffman, 1988; MacLeod & Hoppe, 1992).

As características morfológicas das conchas dos bivalves associados a bactérias quimiotróficas são (Seilacher, 1990): (a) presença de uma extensão anterior denominada *rostrum*, que tem como função bombear a água intersticial anóxica para as brânquias; (b) torção das valvas para posicionar os sifões próximo da lâmina d'água mais oxigenada; (c) perióstraco espesso como proteção contra a corrosão da concha por H_2S; (d) microestrutura porosa da concha para diminuir o peso, facultando vida em substratos argilosos anóxicos e, (e) costelas proeminentes para abrigar as bactérias quimiotróficas. Vale destacar que estas adaptações podem ser encontradas unitariamente ou em conjunto, num dado bivalve. De fato, para Seilacher (1998) homoplasia seria o principal critério para o reconhecimento de bivalves quimiossimbiontes, sendo que, neste particular, a presença de *rostrum* e/ou torção da concha, são critérios decisivos.

Embora a estratégia alimentar quimiossimbionte tenha sido identificada em raros grupos de animais do Permiano, diversas evidências morfológicas, sedimentológicas e estratigráficas (Ghilardi & Simões, 2000b) sugerem que os bivalves *Anhembia froesi*, *Anhembia gigantea* e *Tambaquyra camargoi* da Formação Serra Alta, são excelentes candidatos "permianos" (parafraseando Seilacher, 1990) à bivalves quimiossimbiontes. Já foi mencionado que homoplasia é um dos principais critérios para identificação destes bivalves no registro fossilífero. Realmente, a característica mais notável da concha de *Anhembia froesi* e *Anhembia gigantea* é a presença do *rostrum*, o que torna estes animais morfologicamente muito semelhantes a *Pleiodon adami* e *Arconaia lanceolata* que são bivalves quimiossimbiontes do Pleistoceno e Recente (Seilacher, 1990; Savazzi & Peiyi, 1992). Nesse caso, o *rostrum* seria, portanto, uma feição relacionada à quimiossimbiose e não à condição de água doce. Entretanto, vários autores concordam que a identificação de quimiossimbiose no registro fóssil não pode ser feita na ausência de dados isotópicos associados. Por esse motivo, enfatiza-se aqui que as formas acima são candidatas a esse modo de vida, carecendo de comprovação ulterior.

Evidências Tafonômicas

As assinaturas tafonômicas (*sensu* Fürsich & Oschmann, 1993), especialmente as associadas a qualidade de preservação externa das conchas, podem fornecer evidências adicionais sobre a salinidade do meio no qual os bivalves viveram. Por exemplo, conchas exibindo pontos de dissolução na região umbonal não só devem ter vivido em condições de água doce, como suas conchas devem, muito provavelmente, ter sofrido longa exposição à condições de águas doces ácidas. Esses pontos de dissolução ocorrem justamente no umbo, onde o perióstraco foi desgastado durante a vida do animal (Fürsich, 1994). Além disso, nos bivalves da Superfamília Unionacea, grupo tipicamente dulcícola, são freqüentemente encontradas depressões e rachaduras, não letais, restauradas nas valvas pequenas. Tais estruturas decorrem do choque contra as valvas de sedimentos transportados por rolamento ao longo do leito do rio. Aparentemente este processo causa injúrias ao manto, na região interna da concha, porém, devido a provável tolerância a danos ao tecido mole, as estruturas restauradas são características exclusivas dos bivalves de água doce (Vermeij & Dudley, 1985).

Os bivalves das formações Serra Alta, Terezina e Corumbataí ocorrem, na borda leste da Bacia do Paraná, tipicamente na forma de coquinas ou arenitos coquinóides, silicificados, representando tempestitos proximais ou distais (Simões *et al.*, 2000b). Em recente trabalho de revisão, Simões *et al.* (2000b) examinaram mais de 20 ocorrências no Estado de São Paulo, observando as assinaturas tafonômicas de mais de 3000 exemplares. Desses, nenhum apresentou sinais de injúria, desgastes ou pontos de dissolução na região umbonal. É importante observar, que tais tipos de feições também não são citadas por Rohn (1994), para os bivalves registrados nos estados do Paraná e Santa Catarina, nas mesmas biozonas consideradas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em resumo, portanto, não existem evidências paleoautoecológicas, tafonômicas ou paleossinecológicas, indicando que os bivalves das Biozonas de *Barbosaia angulata-Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa-Plesiocyprinella carinata* e *Pinzonella*

neotropica, foram tipicamente dulcícolas. Em adição, recentes estudos cladísticos (Simões *et al.*, 1997; Mello *et al.*, 1998; Mello, 1999) mostram que os bivalves do Grupo Passa Dois (exclusive Formação Rio do Rasto) são aparentados às formas marinhas, o que estaria de acordo com os modelos evolutivos propostos por Beurlen (1957), Runnegar & Newell (1971); Simões (1992) e Simões *et al.* (1998). Entretanto, deve ser destacado que, com base nos critérios utilizados, não há como inferir o teor de salinidade do meio onde os bivalves estudados viveram. Porém, tais dados em associação com os de natureza estratigráfica, sedimentológica e micropaleontológica, sugerem que os bivalves viveram em um "lago-mar" (na concepção de Rohn, 1994), caracterizado por ambientes de águas rasas, de sedimentação predominantemente siliciclástica, episodicamente afetados por tempestades, sob condições de salinidade extremamente variável, em decorrência de episódios de intensa evaporação (veja também Sousa, 1985; Rohn, 1994). Portanto, no geral, as condições ambientais não seriam essencialmente distintas daquelas postuladas por Beurlen (1957) e Runnegar & Newell (1971).

Agradecimentos - Pesquisa realizada com apoio financeiro da FAPESP (Proc. 96/5021-3). RPG é bolsista de Doutoramento da FAPESP (Proc. 99/11763-6) e MGS é bolsista em Produtividade em Pesquisa do CNPq (30123/94-8). Os autores agradecem aos colegas Fernanda de Freitas Torello e Luiz Henrique Cruz de Mello pelo auxílio nas atividades de campo e laboratório. A versão final do presente artigo foi grandemente beneficiada pelos comentários de dois consultores anônimos, do corpo editorial da Revista Pesquisas em Geociências, aos quais os autores agradecem.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Beurlen, K. 1954. Horizontes fossilíferos das Camadas Serra Alta do Paraná. **Boletim DGM-DNPM, 152**: 1-30.

Beurlen, K. 1957. Faunas salobras fósseis e o tipo ecológico-paleogeográfico das faunas Gondwânicas no Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências, 29** (2): 229-241.

Della Fávera, J. C. 1990. **Tempestitos da Bacia do Parnaíba**. 243p. Tese de Doutoramento, Instituto de Geologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.

Fürsich, F. T. 1994. Paleoecology and evolution of Mesozoic salinity controlled benthic macroinvertebrade associations. **Lethaia, 26**: 327-346.

Fürsich, F. T. & Oschmann, W. 1993. Storm shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. **Journal of Geological Society of London, 150**: 169-185.

Ghilardi, R. P. 1999. **Paleoautoecologia dos bivalves do Grupo Passa Dois (Neopermiano), no estado de São Paulo: bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar**. 162p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Ghilardi, R. P. & Simões, M. G. 2000a. Bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar: um estudo de casos do Paleozóico Superior da Bacia do Paraná, Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia, 23** (51): 3-20.

Ghilardi, R. P. & Simões, M. G. 2000b. Permian Megadesmids (Bivalvia, Anomalodesmata) as Paleozoic candidates to be chemosymbiotic bivalves. In: XXXI CONGRESSO INTERNACIONAL DE GEOLOGIA, Rio de Janeiro, 2000. **Abstracts** (disponível em CD-ROM).

Herbst, R.; Morton, L. S. & Ferrando, L. A. 1987. Los pelecipodos dulceacuicolas del Permico Superior del Paraguay y Uruguay. **Revista da Associacion di Ciencias Naturales e Litologicas, 18** (2): 105-228.

Johnston, P. J. 1993. Lower Devonian Pelecypoda from southeastern Australia. **Memoir of Association of Australian Palaeontology, 14**, 134p.

Johnston, P. & Collon, C. G. 1998. The bivalve heresis- Inoceramidae are Cryptodonta not Pteriomorpha. In*:* P. A. JOHNSTON & J. W. HAGGART (eds.) **Bivalves-An Eon of evolution-** paleobiological studies honoring Norman D. Newell, University of Calgary Press, pp. 347-360.

Johnston, P. & Zhang, R. 1998. Re-interpretation of *Sinodora* Pojeta and Zhang, 1984, an unusual bivalve (Trigonioida) from Devoniam of China. In*:* P. A. JOHNSTON & J. W. HAGGART (eds.) **Bivalves-An Eon of evolution-** paleobiological studies honoring Norman D. Newell, University of Calgary Press, pp. 361-375.

Kauffman, E. G. 1988. The case of the missing community: low-oxigen adapted Paleozoic and Mesozoic bivalves ("flat clams") and bacterial symbiosis in typical Phanerozoic seas. In: GEOLOGICAL SOCIETY AMERICAN MEETING. **Abstracts and Programs, A48**.

Kowalewski, M. & Bambach, R.K. 1998. Phanerozoic history of drilling predation and marine ecological revolutions. In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ANNUAL MEETING, Toronto, **Abstracts and Programs, 30** (7):A-41.

Kowalewski, M.; Simões, M. G.; Torello, F. F.; Mello, L. H. C. & Ghilardi, R. P. 2000. Drill holes in shells of Permian benthic invertebrates. **Journal of Paleontology, 74** (2): 532-543.

Lavina, E. L. 1991. **Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná.** 333p. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.

Liljedahl, L. 1994. Silurian nuculoid and modiomorphid bivalves from Sweden. **Fossils and Strata, 33**: 1-89.

Macleod, K. G. & Hoppe, K. A. 1992. Evidence that inoceramid bivalves were benthic and hardbored chemosynthetic symbionts. **Geology, 20**: 117-120.

Maranhão, M. S. A. S. 1986. **Contribuição ao conhecimento da malacofauna das camadas basais da Formação Corumbataí (Permiano) Estado de São Paulo**. 89p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Maranhão, M. S. A. S. 1995. **Fósseis das formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo: subsídios ao conhecimento paleontológico e bioestratigráfico**. 250p. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Maranhão, M. S. A. S. & Petri, S. 1996. Novas ocorrências de fósseis nas formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo e considerações preliminares sobre seus significados paleontológico e bioestratigráfico. **Revista do Instituto Geológico, 17** (1/2): 33-54.

Matos, S. L. F. 1995. **O contato entre o Grupo Passa Dois e a Formação Pirambóia na borda leste da Bacia do Paraná no Estado de São Paulo**. 120p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Mc Ghee, G. 1978. Analysis of the shell torsion phenomenan in the bivalvia. **Lethaia, 11**: 315-329.

Mello, L. H. C. 1999. **Análise Cladística dos Bivalves do Grupo Passa Dois (Neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil: implica-**

ções taxonômicas, evolutivas e paleobiogeográficas. 160p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Mello, L. H. C.; Marques, A. C.; Ghilardi, R. P. & Simões, M. G. 1998. Taxonomic position of the permian genera *Anhembia* and *Leinzia* and the phylogenetic consistency of the extinct family Megadesmidae (Bivalvia, Anomalodesmata) In: XVII MEETING OF THE WILLI HENNIG SOCIETY, São Paulo, **Program and Abstracts**, p. 43.

Mendes, J. C. 1952. A Formação Corumbataí na região do Rio Corumbataí (estratigrafia e descrição dos lamelibrânquios). **Boletim da Faculdade de Ciências, Letras e Filosofia, 145, Geologia, 8**:1-119.

Mendes, J. C. 1967. The Passa Dois Group (the Brazilian portion of the Paraná Basin). In*:* J. J. BIGARELA, R.D. BECKER, & I.D. PINTO (eds.), **Problems in Brazilian Gondwana Geology**: Universidade Federal do Paraná, Instituto de Geologia, Curitiba, pp. 119-166.

Moore, R. C. (ed.) 1969. **Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6**. Geological Society of America and University of Kansas Press, 3 vol.

Nevesskaya, L. A.; Il'ina, L. B., Paramonova, N. P.; Popov, S. V.; Babak, Y. B. & Goncharova, I. A. 1987. The Evolutionary Transformations of Mollusks in Basins of Various Types. **Paleontological Journal, 21** (4): 2-12.

Rohn, R. 1988. **Bioestratigrafia e paleoambientes da Formação Rio do Rasto na borda leste da Bacia do Paraná (Permiano Superior, Estado do Paraná).** 370p. 2v. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Rohn, R. 1994. **Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná.** 480p., 2v. Tese de Doutoramento, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Rohn, R 2001. A Estratigrafia da Formação Teresina (Permiano, Bacia do Paraná) de acordo com furos de sondagem entre Anhembi (SP) e Ortigueira (PR). In: MELO, J. H. G. & TERRA, G. J. S. (eds.) **Correlação de Seqüências Paleozóicas Sul-Americanas, Ciência-Técnica-Petróleo, Seção Exploração de Petróleo, 20** (disponível em CD)

Runnegar, B. & Newell, N. D. 1971. Caspian-like relict molluscan fauna in South American Permian. **Bulletin of American Museum of Natural History, 146**: 1-66.

Savazzi, E. 1981. *Barbatia mytiloides* and the evolution of shell torsion in arcid pelecypods. **Lethaia, 14***:* 143-150.

Savazzi, E. 1984a. Functional morphology and autoecology of *Pseudoptera* (bakevellid bivalves, Upper Cretaceous of Portugal). **Palaeogeography, Palaeoclimatolology, Palaeoecology, 46**: 313-324.

Savazzi, E. 1984b. Adaptative significance of shell torsion in mytilid bivalves. **Paleontology, 27**: 307-314.

Savazzi, E. 1989. Shell torsion and life habit in the Recent mytilid bivalve *Modiulus philippinarum*. **Palaeogeography, Palaeoclimatolology, Palaeoecology, 72**: 277-282.

Savazzi, E. 1990. Shell biomechanics in the bivalve *Laternula*. **Lethaia, 23**: 93-101.

Savazzi, E. (ed.) 1999. **Functional morphology of the Invertebrate Skeleton**. John Willey & Sons Press, West Sussex, 704p.

Savazzi, E. & Peiyi, Y. 1992. Some morphological adaptations in freshwater bivalves. **Lethaia, 25**: 195-209.

Seilacher, A. 1984. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft-botton dwellers. **Paleontology, 27** (2): 207-237.

Seilacher, A. 1990. Aberrations in bivalve evolution related to photo- and chemosymbiosis. **Historical Biology, 3:** 289-311.

Seilacher, A. 1998. Rudists as Bivalvian Dinossaurs. In*:* P.A. JOHNSTON & J.W. HAGGART (eds.) **Bivalves-An Eon of evolution-paleobiological studies** honoring Norman D. Newell, University of Calgary Press, pp. 423-436.

Simões, M. G. 1992. **Pelecípodes da Formação Palermo (Permiano) de São Sepé (RS) e Guiratinga (MT): implicações na evolução da fauna neopaleozóica da Bacia do Paraná, Brasil**. 286p. Tese de Doutoramento, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Simões, M. G. & Anelli, L. E. 1995. *Runnegariella*, um novo gênero de megadesmidae (Pelecypoda) da Formação Corumbataí (Neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil. **Revista de Geociências, 14** (2): 161-173.

Simões, M.G. & Fittipaldi, F. C. 1987. Bivalves do Grupo Passa Dois, Permiano da Bacia do Paraná: sinopse das pesquisas. In*:* VI SIMPÓSIO REGIONAL DE GEOLOGIA, Rio Claro, **Atas...**, v. 1, pp. 281-295.

Simões, M. G. & Kowalewski, M. 1998a. Shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Upper Permian of the Paraná Basin, Brazil. **Facies, 38**: 175-196.

Simões, M.G. & Kowalewski, M. 1998b. Genetic complexity and geobiological implications of "simple" shell beds: an example from the Upper Permian of the Paraná Basin, Brazil. **Journal of African Earth Sciences, 27** (1A): 179-180.

Simões, M.G.; Torello, F.F. & Rocha-Campos, A.C. 1996. Gênese e classificação da coquina de Camaquã (assembléia de *Pinzonella neotropica*), Formação Corumbataí (Permiano Superior), Rio Claro, SP. **Anais da Academia Brasileira de Ciências., 68**(4): 545-557.

Simões, M. G.; Marques, A. C.; Mello, L. H. C. & Anelli, L. E. 1997. Philogenetic analysis of the genera of the extinct family Megadesmidae (Pelecypoda, Anomalodesmata), with remarks on its paleoecology and taxonomy. **Journal of Comparative Biology, 2**: 75-90.

Simões, M. G.; Rocha-Campos, A. C. & Anelli, L. E. 1998. Paleoecology and evolution of Permian pelecypod assemblages (Paraná Basin) from Brazil. In: JOHNSTON, P. A. & HAGGART, J. W. (eds.) **Bivalves - An Eon of evolution***:* paleobiological studies honoring Norman D. Newell, University of Calgary Press, Calgary, pp. 443-452.

Simões, M. G.; Kowalewski, M.; Torello, F. F.; Ghilardi, R. P. & Mello, L. H. C. 2000a. Archaic and Modern Shell Beds in a Permian Epeiric Sea: implications for the long-term trends in nature and genesis of bioclastic concentrations. In: XXXI CONGRESSO INTERNACIONAL DE GEOOGIA, Rio de Janeiro, 2000. **Abstracts Volume** (disponível em CD).

Simões, M. G.; Kowalewski, M.; Torello, F. F.; Ghilardi, R. P. & Mello, L. H. C. 2000b. Early onset of modern style shell beds in the Permian sequences of the Paraná Basin: implications for the Phanerozoic trend in bioclastic accumulations. **Revista Brasileira de Geociências, 30** (3): 495-499.

Simões, M. G.; Torello, F. F.; Mello, L. H. C. & Ghilardi, R. P. 2000c. Conteúdo fossilífero de novos afloramentos do Grupo Passa Dois (Neopermiano) nas porções centro-sul e nordeste do Estado de São Paulo: implicações bioestratigráficas e paleoecológicas. **Acta Geologica Leopoldensia XXIII** (50): 61-90.

Sohn, I. G. & Rocha-Campos, A. C. 1990. Late Paleozoic (Gondwanan) ostracodes in the Corumbataí Formation, Paraná Basin, Brazil. **Journal of Paleontology, 64** (1): 116-128.

Sousa, S. H. M. 1985. **Fácies sedimentares das Formações Estrada Nova e Corumbataí no Estado de São Paulo**.142p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Sousa, S. H. M.; Suguio, K & Castro, J. C. 1991. Sedimentary facies of the Estrada Nova and Corumbataí Formations (Late Paleozoic of the Paraná Basin) in the State of São Paulo, Brazil. In: INTERNATIONAL GONDWANA SYMPOSIUM, 7, São Paulo, 1991. **Proceedings**..., p. 161-172.

Stanley, S. M. 1970. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca) **Geological Society of America, Memoir, 125**: 1-296.

Stanley, S. M. 1972. Funcional morphology and evolution of byssally attached molluscs. **Journal of Paleontology, 46** (2): 165-212.

Stanley, S. M. 1975. Why clams have the shape they have: an experimental analysis of burrowing. **Paleobiology, 1**: 48-58.

Stanley, S. M. 1977. Coadaptation in the Trigoniidae, a remarkable family of burrowing bivalves. **Paleontology, 20** (4): 869-899.

Stanley, S. M. 1981. Infaunal survival: alternative functions of the shell ornamentation in the bivalvia (mollusca). **Paleobiology, 7**(3): 384-393.

Suguio, K.; Salati, E. & Barcelos, J. H. 1974. Calcários oolíticos de Taguaí (SP) e seu possível significado paleoambiental na deposição da Formação Estrada Nova: **Revista Brasileira de Geociências, 4**: 142-166.

Torello, F. F. 1999. **Bioestratinomia de concentrações fossilíferas da assembléia de *Pinzonella neotropica* (Reed), Formação Corumbataí (Permiano), Tambaú, SP.** 130p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Torello, F. F. & Simões, M. G. 1994 Características tafonômicas da assembléia de *Pinzonella illusa* Reed, Formação Corumbataí (Neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia, 39/1**(17):159-173.

Vermeij, G. J. 1983. Traces and trends in predation, with special reference to bivalved animals. **Paleontology, 26**: 455-465.

Vermeij, G. J. & Dudley, E. C. 1985. Distribution of adaptations: a comparison between the functional shell morphology of freshwater and marine pelecypods. *In:* WILBUR, K. M.; TRUEMAN, E. R. & CLARKE, M. R. (eds.) **The Mollusca, 10**. Academic Press. p. 461-478.