

Eventos biológicos da Formação Pirabas (Mioceno Inferior)

Vladimir de Araújo Távora^{1,2}, André Augusto Rodrigues dos Santos¹
& Ignácio de Loiola Álvares Nogueira Neto¹

Resumo Este trabalho trata sobre a identificação dos eventos biológicos globais, regionais e locais da Formação Pirabas, sob a luz dos modernos conceitos de análise e evolução geobiológica de bacias sedimentares, integrando os processos geológicos crustais do Neógeno com as respostas adaptativas e filogenéticas das biotas marinhas. Foram caracterizados bioeventos globais de inovação e radiação entre os moluscos e sirênios e bioeventos regionais de radiação e dispersão biogeográfica de bivalvíos, gastrópodes, crustáceos decápodes, equinóides, corais escleractíneos, briozoários, ostracodes e foraminíferos, assim como de extinção da espécie *Orthaulax pugnax*. Também foram reconhecidos bioeventos locais de expansão biogeográfica da flórua, de uma comunidade estenobiônica, bem como variações ecofenotípicas nas espécies também registradas nas demais áreas da Província Biogeográfica Caribéana.

Palavras-chave: Eventos Biológicos, Formação Pirabas, Mioceno.

Abstract *Biological events of the Pirabas Formation (Lower Miocene).* This work deals the recognition of the global, regional and local biologic events in the Pirabas Formation based on the modern concepts of the analysis and the geobiological evolution of sedimentary basins integrating the crustal geologic processes of the Neogene with the phylogenetic and adaptative responses of the marine organisms. Were recognized global bioevents of innovation and radiation in the mollusks and sirenids, regional bioevents of the radiation, and geographical spreading in mollusks, decapod crustaceans, echinoids, scleractinian corals, bryozoans, ostracods and foraminifera. Also is characterized local bioevents of the geographical spreading in the plants, stenobiotic community and ecophenotypic changes in taxa also did lived in Caribbean biogeographic province.

Keywords: Biologic Events, Pirabas Formation, Miocene.

INTRODUÇÃO Um dos objetivos da Paleobiologia é o reconhecimento de padrões globais na crosta terrestre e as mudanças decorrentes desses padrões que ocorreram na biosfera. O passado geológico é analisado com uma visão global, levando-se em consideração os organismos vivos, os oceanos, os fatores atmosféricos e a litosfera em transformação. Essa metodologia de trabalho consiste na análise das informações paleobiológicas fornecidas pelos microfósseis de uma determinada bacia, juntamente com outras informações disponíveis, como estudos sedimentológicos, bioestratigráficos, geoquímicos, geofísicos e ainda, relacionados à petrologia e tectônica. A diversidade biológica dos organismos marinhos apresenta estreita relação com as flutuações do nível do mar no passado geológico. Elas também influenciaram os climas, a formação dos solos, a vida vegetal e a cadeia alimentar. Todas essas modificações foram sendo aos poucos estudadas e organizadas dentro da tabela de tempo geológico (Santos & Carvalho 2009).

Visando contribuir para a evolução geobiológica da Formação Pirabas, este trabalho trata sobre o reconhecimento dos bioeventos globais, regionais e locais a partir da visão integradora dos dados geológicos e paleontológicos disponíveis.

MATERIAIS E MÉTODOS O desenvolvimento desta pesquisa foi baseado na recompilação e análise dos dados bibliográficos existentes na literatura específica sobre a Formação Pirabas e em observações de campo realizadas entre os anos de 1990 e 2008, complementados com os aspectos temáticos relacionados com os preceitos da Biogeografia Histórica e suas áreas correlatas, seguindo a metodologia e terminologia adotadas por Cecca (2002), Kaufmann (1986), Morrone & Crisci (1995) e Walliser (1986).

Além disso, foi efetivada ampla pesquisa bibliográfica de dados heterogêneos sobre a evolução geológica do continente americano, tendo como limites os eventos geológicos de desenvolvimento do Mar de Tethys e o surgimento do Istmo do Panamá. Neste contexto foram analisadas as paleofaunas marinhas e as suas sucessivas modificações, provocadas por mudanças no meio físico e químico que juntamente com o potencial adaptativo e filogenético favoreceram o registro de bioeventos em todas as escalas. A reunião de todos estes dados permitiu uma visão conjunta e dinâmica de todos os grupos fossilíferos da Formação Pirabas e suas interrelações ecológicas. Para compor a sincronia dos eventos biológicos foram utilizadas as preferências ambientais de todos os

1 - Universidade Federal do Pará, Instituto de Geociências, Faculdade de Geologia, Laboratório de Paleontologia, Belém (PA), Brasil.
E-mail: vladimir@ufpa.br, andresantosgeo@hotmail.com, ignacioneto@ufpa.br

2 - Bolsista MEC/SESu/DIFES/PET

táxons, levando-se em consideração também os nichos comuns por eles ocupados, bem como as suas relações ecológicas e, potencial de plasticidade ecológica.

EVENTOS BIOLÓGICOS Nas últimas décadas os trabalhos desenvolvidos relacionam a evolução dos seres vivos com os processos da crosta terrestre. Assim, para a caracterização dos bioeventos é necessário realizar a reconstrução histórica das áreas de endemismo, com base na congruência de informações filogenéticas geradas por diferentes táxons não relacionados, mas que ocorrem nessas áreas (Morrone & Crisci 1995). Neste campo estudam-se os fatores que governam a história da distribuição geográfica dos organismos, considerando os fatores geológicos e evolutivos (Cecca 2002). Os mecanismos alocíclicos da deriva continental, clima e variação do nível do mar influenciaram os bioeventos sob os aspectos global, regional e local.

O estudo dos eventos biológicos relaciona os processos geológicos, correspondentes à criação ou a mudança nos biótopos e ecossistemas, que levaram ao aparecimento ou desaparecimento de grupos de organismos, propiciando colonização ou substituição dos elementos das comunidades, permitindo correlações diretas com os eventos de natureza física e química (Santos & Carvalho 2009).

No âmbito global os bioeventos correlacionam-se com os eventos geológicos em grande escala que marcam a evolução dos continentes, tais como as derivas dos continentes e as variações globais do nível do mar, estimulando as maiores mudanças nos processos evolutivos, principalmente aquelas observadas em níveis taxonômicos superiores. No nível regional trata da interpretação e correlação de bacias, as adequações ecológicas dos grupos, abertura ou extinção dos biótopos, cujas respostas evolutivas são nas categorias de família, gênero e espécie, refletindo os diferentes estágios de isolamento nas bacias. O deslocamento de linhas de costa é muito importante e, em geral as categorias taxonômicas dão as respostas evolutivas abaixo de famílias, os gêneros endêmicos. Na esfera local, relaciona os organismos com o paleoambiente, definindo as respostas ecológicas locais e as conseqüentes substituições de espécies e gêneros, que acompanham os processos evolutivos através do tempo geológico, através do estudo da estrutura de uma comunidade fóssil (Kaufmann 1986, Santos & Carvalho 2009). Quando utilizados em correlações estratigráficas, os bioeventos são considerados locais se ocorrem dentro da mesma bacia, regionais se ocorrem em bacias da mesma região cratônica, e globais, quando identificados em correlações extra-continuais (Kaufmann 1986).

Os eventos biológicos resultam de modificações expressivas ocorridas com os organismos durante o passado geológico. Correlacionam-se com os eventos geológicos, já que esses são os agentes modificadores dos ecossistemas e provocam o surgimento e a extinção dos diversos grupos de organismos. A identificação desses eventos é muito útil na análise de bacia. Walliser (1986) definiu eventos biológicos como mudanças

extraordinárias na fauna e flora em diferentes escalas, diferenciando-se em inovação, radiação, expansão biogeográfica e extinção.

O evento de **inovação** caracteriza-se por mudanças significativas na biota mundial, principalmente no nível macroevolutivo. Os novos modelos anatômico-fisiológicos surgiram para ocupar os novos biótopos que se diferenciaram a partir de eventos geológicos modificadores da geografia da Terra. Também os novos táxons podem surgir como resultado de adaptação às novas dimensões e/ou condições dos ecossistemas pré-existentis.

Uma inovação sempre é seguida de um bioevento de **radiação**, que corresponde ao nível microevolutivo, onde após a estabilização dos novos táxons, ocorre um aumento exponencial da diversidade específica. A radiação reflete o sucesso de um grupo na ocupação de um novo ecoespaço e o estabelecimento de novos padrões de comunidades, em consonância com a capacidade de suporte dos seus respectivos ambientes.

O bioevento de **expansão biogeográfica** está relacionado com a dispersão e irradiação de um táxon a partir de sua área de endemismo, ou seja, seu ponto de origem. A translocação geográfica favorece a diversificação taxonômica e ecológica dos grupos biológicos. Podem ser causados por inovações biológicas de sucesso ou processos geológicos globais.

Por fim, o bioevento de **extinção** corresponde aos bioeventos mais facilmente reconhecíveis, que ocorrem em um curto espaço de tempo, podendo se caracterizar em uma ou mais etapas e atingir diferentes grupos de organismos.

Os bioeventos podem ser reconhecidos pelas mudanças em padrões normais de parâmetros abióticos (tais como a litologia ou composição química). A alteração desses parâmetros pode conduzir a mudanças do ecossistema. O reconhecimento de um evento deve partir do ponto de vista da sua dimensão, dessa forma podendo indicar se o mesmo afetou ou não um ou alguns táxons, ou mesmo causou a extinção em massa deles. Em definição, um bioevento global sempre vai afetar a população total de uma ou mais espécies. Dessa forma, é possível que a extinção de uma dessas espécies, a qual pode ser um membro fundamental de uma determinada cadeia alimentar, desencadeie assim uma posterior extinção de outras espécies. Outro aspecto, diz respeito às condições de criação e extinção das espécies, dessa forma devem ser cuidadosamente analisadas causa e efeito, e uma análise como um todo do ecossistema, deve ficar provado que a criação ou extinção de uma espécie é muito rara e extraordinária causada pelo evento.

Todos os bioeventos de extinção estão relacionados diretamente com eventos geológicos globais, tendo em vista que estes desencadeiam instabilidades em todos os nichos ecológicos da área, começando pela alteração dos fatores abióticos, atingindo a seguir os componentes bióticos. Os padrões evolutivos de grande durabilidade decorrem de extinções normais, enquanto que as extinções em massa resultam de fenômenos episódicos de grande intensidade.

GEOLOGIA HISTÓRICA DO MIOCENO DO NORTE DO BRASIL A história da Terra revela que os processos geológicos crustais são cíclicos, ao contrário dos eventos biológicos, unidirecionais, que podem atingir dimensões significativas quando a interação com a dinâmica da Geologia não resultam em adaptações com as novas condições do meio físico. Ao longo do Fanerozóico, a tectônica de placas favoreceu mudanças geográficas que se alternaram entre continentes mais unidos ou mais afastados, gerando alternância entre cosmopolitismo e endemismo dos organismos.

Uma análise paleobiogeográfica corresponde à descrição e caracterização do lugar de origem, habilidades de migração e rotas de dispersão dos elementos bióticos, visando com isso, compreender a sua distribuição geográfica ao longo do tempo geológico (Govindan 2008). A tectônica de placas e o reconhecimento de eventos biogeográficos de vicariância favoreceram o estabelecimento dos padrões de distribuição e rotas de dispersão, dependentes da geografia regional, fatores oceanográficos, preservação do registro e grau de detalhamento da pesquisa nas regiões estudadas.

O progressivo deslocamento da placa continental sulamericana para oeste, e em contraposição, a resistência causada pelos esforços contrários produzidos pela movimentação das placas do Caribe e do Pacífico, contribuíram para que a margem equatorial brasileira apesar de ocorrer em margem divergente passiva, assumisse um papel de deformação estrutural bastante complexo, fundamentais à preservação das sucessões sedimentares cretáceas. Esforços dessa natureza mostraram-se importantes até mesmo no Terciário, quando houve reativação de estruturas mais antigas do embasamento, e conseqüente subsidência. Com isto houve a criação de um novo espaço de acomodação, com preservação de sedimentação expressiva, como verificado, por exemplo, nos sistemas de Graben do Marajó e da Foz do Amazonas, onde as sucessões sedimentares terciárias atingem 6 e 10 km de espessura, respectivamente (Rossetti & Góes 2004).

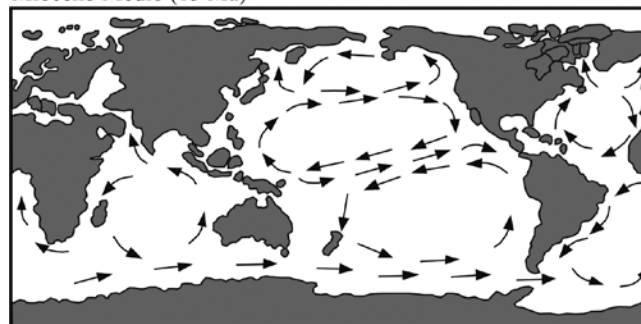
Os eventos tectônicos do Neógeno desenvolveram províncias latitudinais e longitudinais no Cenozóico, onde seus modelos de biodiversidade se desenvolveram a partir de ligações terrestres e passagens oceânicas. Considera-se que as intensas interações biológicas entre os vários grupos taxonômicos contribuíram para a grande diversificação marinha do Cenozóico mundial (Crame & Rosen 2002).

A quebra do Pangea e, a conseqüente formação do Atlântico Sul no Cretáceo, modificou os padrões de circulação oceânica, desencadeando fragmentação de populações por vicariâncias, resultando em dois componentes, norte e sul, com intercâmbio caracterizado pelos padrões de distribuição anfítropical e bipolar entre o Jurássico e o Eoceno. Este intercâmbio foi mais intenso durante os momentos de aquecimento da água do mar, principalmente durante o Ótimo Climático do Mioceno Médio (OCMM), que aumentou a zona de influência das águas quentes no Pacífico Norte e águas costeiras do Atlântico Sul na Argentina, favorecendo a

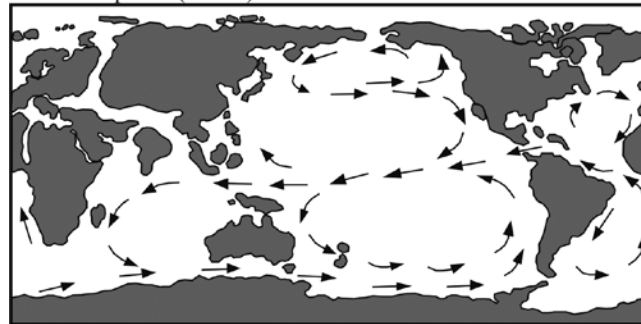
introdução de novos grupos tropicais e subtropicais. A modificação dos padrões de correntes oceânicas permitiu expansões biogeográficas de táxons que surgiram no Mar de Tethys e alcançaram a costa dos Estados Unidos e América do Sul pelo corredor americano central (Fig. 1). Assim a evolução geológica e ambiental global favoreceu a dispersão larval da Europa e África do Norte, ao mesmo tempo em que isolou a Antártica, fazendo com que esta região perdesse o papel de significativa área fonte de origem de novos elementos (Feldmann & Schweitzer, 2006). Os eventos geológicos e biológicos supracitados atingiram todos os grupos taxonômicos, estabelecendo um padrão similar na geohistória dos invertebrados marinhos cenozóicos.

Durante o Cretáceo e Paleogeno o corredor te-

Mioceno Médio (15 Ma)



Eoceno Superior (40 Ma)



Cretáceo Superior (75 Ma)

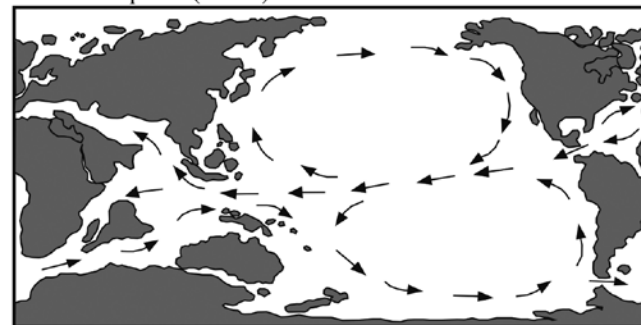


Figura 1 - Evolução paleogeográfica da terra em três momentos de sua história. O fechamento do Mar de Tethys e do Istmo do Panamá, diminuiu a área do corredor circun-equatorial e modificou o padrão das correntes oceânicas, desencadeando bioeventos regionais e locais de radiação, expansão e biogeográfica e extinção (modificado de Crame & Rosen 2002).

tiano teve importância significativa para a dispersão dos elementos marinhos tropicais de águas rasas (Fig. 2). Este corredor distribuiu-se ininterruptamente desde o Golfo do México até a Australásia, via regiões caribena, mediterrânea e indopacífica oeste. Em tempos cenozóicos ocorreram surgimento e expansão de muitos gêneros e espécies, sendo que a maior diversidade faunística foi registrada nas províncias indopacífica oeste e atlântico-caribena-pacífico leste (Crame & Rosen 2002, Govindan 2008).

A partir do Eoceno, o bioma tropical foi reduzido em torno de 40%, e expandiram-se as regiões temperadas e polares (Crame & Rosen 2002), aumentando o endemismo na região atlântica tropical, desencadeando bioeventos regionais de radiações com limitadas expansões biogeográficas.

O registro geológico e paleontológico permite caracterizar nos estratos terciários (Paleoceno e Mioceno) das américas, uma fauna rica, variada, comum e peculiar, que define uma importante unidade biogeográfica, a Província Biogeográfica Caribena-PBC, compartimentada em duas regiões, Atlântico Oeste Tropical-AOT, que englobava desde a região do norte do Brasil (Formação Pirabas), até o Estado da Flórida (formações Tampa, Chipola e Shoal River), passando pela Venezuela (formações Pozón, Cubágua e Falcón), República Dominicana (formações Baitoa, Cercado, Yaqui e Gurabo), Cuba (formações Paso Real e Pinar del Rio), Haiti (Formação Thomonde) e México (formações Tamaulipas e Tuxpán), e Pacífico Leste Tropical-PLT, que incluía o Peru, Colômbia (Formação Tubará), Panamá (formações Gatun, Culebra e La Boca), Trinidad (formações Manzanilla, Matura e Brasso), Jamaica (Formação Bowden) e Costa Rica (formações Los Puertos, Ponce e Quebradillas) (Ferreira 1967, Woodring 1974, 1978).

Durante o Mioceno Inferior houve um incremento na dispersão de microcrustáceos e foraminíferos bentônicos em toda a Província Biogeográfica Caribena a partir do contínuo arrasamento do mar caribeano, eventos tectônicos que ocorreram no sul da América

do Sul (por exemplo, separação entre América do Sul e Antártica) e, padrões oceanográficos da época, como a expansão das águas quentes da Corrente do Brasil para o sul, além dos limites atuais, em conjunto com a ausência do sistema de circulação oceânica circunantártico, posteriormente estabelecido com a abertura da passagem de Drake (Wood *et al.* 1999).

A diminuição e retração da PBC a partir do Paleoceno e, hoje reliquiariamente preservada na América Central, relaciona-se diretamente com a diminuição da zona tropical e o soerguimento do Istmo do Panamá, que afetou os padrões de circulação oceânica e desencadeou mudanças ambientais de larga escala, que impuseram à biota, importantes respostas adaptativas e evolutivas, já que toda a estrutura trófica foi afetada, principalmente nos padrões de produtividade, dispersão larval e relações ecológicas de predação e competição. A distribuição anfítropical foi quebrada, e o soerguimento do Istmo do Panamá representa um dos mais expressivos exemplos de diversificação faunística por vicariância. Na região AOT foram afetados os substratos rochosos, que eram dominantes antes do fechamento desta conexão marinha. O caráter reliquiar da PBC também está relacionado com a imensa barreira ecológica que é o rio Amazonas, que alimenta continuamente o Oceano Atlântico equatorial com grande volume de água e sedimentos, afetando principalmente a salinidade e turbidez, que impedem o intercâmbio entre as faunas do norte e sul.

O último episódio de manifestação extensional na margem equatorial brasileira, relacionado ao evento de separação América do Sul- África corresponde à instalação de uma bacia assimétrica e alongada de direção NW-SE, onde se depositaram sedimentos que testemunham um ciclo transgressivo-regressivo. O preenchimento desta bacia se processou pela instalação de depósitos marinhos de águas rasas e quentes (Formação Pirabas), substituídos gradativamente por depósitos regressivos siliciclásticos (Formação Barreiras), indicando forte soerguimento da borda da bacia e inibição da deposição de carbonatos (Costa *et al.* 1993). Este ambiente acha-se ge-

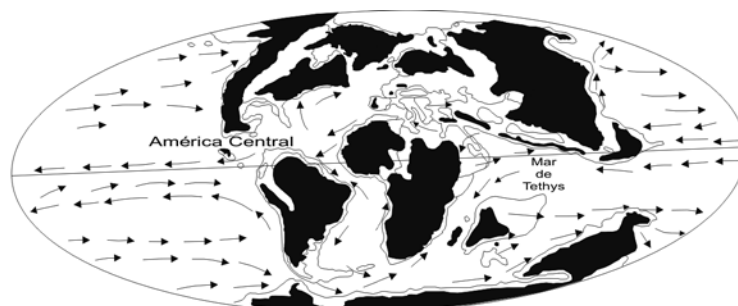


Figura 2 - Mar Tethys, o principal ponto de origem e corredor natural para dispersão dos elementos marinhos que ocuparam a Província Biogeográfica Caribena no Paleógeno e Neógeno, formas ancestrais das biotas atlânticas modernas (modificado de Schweitzer *et al.* 2000).

neticamente relacionado com outros depósitos comuns a sistemas estuarinos, tais como delta de maré, baía/laguna estuarina, planície de maré e mangue, englobados na seqüência Pirabas/Barreiras, cujo sistema deposicional deveria incluir um complexo de vales incisivos separados por áreas de interflúvios, aproximando-se bastante da configuração da atual margem equatorial localizada entre os estados do Amapá e Maranhão (Góes *et al.* 1990, Rossetti 2000, Rossetti & Góes 2004). As estruturas que controlaram o desenvolvimento da seqüência Pirabas/Barreiras são falhas normais NW-SE inclinadas para NE, e falhas transcorrentes NE-SW, que funcionaram como zonas de transferência (Costa *et al.* 1993).

Esta invasão marinha alcançou os estados do Piauí, Maranhão e principalmente o Pará, onde atingiu a região onde atualmente localiza-se o rio Guamá, municípios de Irituia e Mãe do Rio. Tal evento propiciou a abertura de novas passagens, geração de espaço deposicional e criação de novos biótopos. Foram os habitats favoráveis para a colonização por elementos da fauna que já habitava desde o Paleoceno, a região entre os estados da Carolina do Norte (EUA) e Pernambuco (Brasil). Vale ressaltar que a maioria dos táxons tiveram como ponto de origem as américas tropical e subtropical, cujos ancestrais foram tipicamente tetianos.

Na área de ocorrência da Formação Pirabas no Estado do Pará, as condições ambientais favoreceram o desenvolvimento de um bioherma, que pode ser considerado um evento geológico local. A composição, espessura, variação textural e relações espaciais das litofácies identificadas, bem como a extensão areal do bioherma, sugerem que esta bioconstrução constitui uma unidade de sedimentação contínua, acumulada e desenvolvida sob condições de trato de sistema transgressivo passando a trato de sistema transgressivo de mar alto, durante um curto intervalo de tempo, cuja instalação de condições ambientais relacionadas a um trato de sistema regressivo impediu o aumento de sua acreção. Foram reconhecidos três estágios que correspondem a fases de sua sucessão ecológica, onde nem todos foram preservados (“*arrested succession*”).

Este pequeno recife apresenta nos três estágios reconhecidos (estabilização, colonização e diversificação) e ecologicamente sucessivos uma comunidade abundante e pouco diversa, ainda que se observe um aumento nestes parâmetros bióticos da base para o topo. A ausência do registro da quarta e última fase da sua sucessão ecológica, domínio, pode ter sido causada tanto pela continentalização do sítio deposicional, que passou a um sistema deposicional siliciclástico continental, abortando seu desenvolvimento completo, quanto por intensa atividade de processos erosivos ou diagenéticos que destruíram a parte superior do bioherma.

RESULTADOS

Eventos Biológicos da Formação Pirabas Os processos tectônicos de quebra do Pangea e abertura do Atlântico Sul desencadearam mudanças nos gradientes dos parâmetros oceanográficos, clima e nível do mar, considerados eventos geológicos ou abióticos por Walli-

ser (1986), podem ser considerados como as causas dos bioeventos globais e regionais registrados na Formação Pirabas. A Província Biogeográfica Caribeana, onde estava inserida a comunidade do mar de Pirabas foi reduzida e passou a reliquiar nos tempos holocênicos, devido a instalação de eventos geológicos posteriores, principalmente o soerguimento do Istmo do Panamá e da Cordilheira dos Andes, a inversão no sentido da corrente para leste e a atividade neotectônica de regime transcorrente (Costa *et al.* 2001), resultando na gênese da atual região do canal do Rio Amazonas.

Assim, estes bioeventos globais e regionais reconhecidos no Mioceno marinho do norte e nordeste brasileiro foram causados por diferentes eventos geológicos intrinsecamente ligados, assim como particularidades ambientais produziram bioeventos locais.

BIOEVENTOS GLOBAIS Os eventos geológicos de grande escala que ocorreram a partir do Cretáceo estimularam significativas mudanças globais nas biotas marinhas, com destaque para o incremento do *status* filogenético e adaptativo do filo Mollusca.

A grande abundância e diversidade nos níveis taxonômicos família, gênero e espécie dos principais filos animais predominantemente marinhos, com aspecto moderno, e supremacia dos moluscos, em todas as comunidades terciárias, principalmente a partir do Neógeno estando, pois de acordo com o estágio evolutivo do grupo na biota mundial, é evidenciado também na Formação Pirabas, que guarda aproximadamente 324 espécies. Desta forma, os bioeventos de radiação e espalhamento biogeográfico da malacofauna mundial, que tem se expandido continuamente desde o Paleoceno, resultam de um bioevento de inovação que data do Cretáceo, momento de abertura de novos biótopos e/ou significativas mudanças nos nichos ecológicos já existentes.

Os eventos de natureza física e química estabeleceram a ocorrência do bioevento global de inovação na ordem Sirenia, onde foram diferenciadas suas quatro famílias, sendo que Dugongidae é o elemento que ocorre na Formação Pirabas (Costa *et al.* 2004).

BIOEVENTOS REGIONAIS Os elementos faunísticos da Província Biogeográfica Caribeana possuem ancestrais cretáceos típicos do Mar de Tethys (Fig. 2), principal ponto de origem das faunas marinhas cenozóicas. A sua dispersão para oeste por correntes oceânicas superficiais, aliada à sua tolerância ecológica que favoreceu sua diversificação e adaptação a diversos substratos e batimetrias neríticas, possibilitou a ocupação bem sucedida, inicialmente atual região da América Central e México, o corredor marinho centro americano. A partir dessa área ocorreram migrações para o Atlântico Norte e Sul, atingindo também o Pacífico Norte e Central via estreito do Panamá. Na região Pacífico Leste Tropical (PLT) a paleofauna parece ser um produto de múltiplas derivações dos elementos da região Atlântico Oeste Tropical (AOT), aparentemente mais antiga. O soerguimento do Istmo do Panamá ocasionou bioeventos regionais de extinção, afetando principalmente moluscos, corais e briozoários.

A diversidade específica da região PLT ficou mais alta, devido a natureza dos substratos não ter sido grandemente afetada (Beu 2001, Marko & Jackson 2001).

Em escala regional foram registrados na Formação Pirabas os bioeventos de radiação e espalhamento biogeográfico dos bivalvíos das famílias Arcidae, Cardiidae, Glycymerididae, Crassatellidae, Veneridae, Donacidae e Corbulidae, gastrópodes das famílias Marginellidae, Muricidae, Xenophoridae, Turbinidae, Turritellidae, Strombidae, Cypraeidae e Trochidae, cujas espécies surgiram no Oligoceno e Mioceno, e são consideradas as precursoras diretas das atuais, refletindo assim o sucesso atingido pelos moluscos (Beu 2001, Marko & Jackson 2001). Os gêneros mais representativos são *Architectonica*, *Calyptrea*, *Crasispira*, *Comus*, *Crucibulum*, *Fasciolaria*, *Natica*, *Polystira*, *Strombus*, *Terebra*, *Turbinella* e *Turritella*, entre os gastrópodes, e *Anadara*, *Anomia*, *Amusium*, *Arca*, *Arcinella*, *Chlamys*, *Chione*, *Clementia*, *Glycymeris*, *Leptopecten*, *Nemocardium*, *Noetia*, *Pitar*, *Potamides*, *Siphocypraea* e *Trachycardium*, entre os bivalvíos (Távora et al. 2004).

Um importante táxon entre os moluscos é o gênero de gastrópode *Orthaulax*, endêmico da PBC, que surgiu no Oligoceno Superior e não tendo sido até hoje, registrado acima do Mioceno Inferior, e representado por sete espécies, *O. pugnax*, *O. gabbi*, *O. aguadillensis*, *O. caepa*, *O. canoides* e *O. bermudezi*. Sua curta distribuição temporal e exclusiva distribuição biogeográfica, faz do *Orthaulax* um fóssil guia nos sentidos biocronológico e paleobiogeográfico (Ferreira 1967, Távora et al. 2004).

Com relação aos crustáceos decápodes, a distribuição biogeográfica das formas cretáceas e terciárias mostra que houve intercâmbio entre os hemisférios norte e sul. A grande maioria dos táxons tiveram seu ponto de origem e diversificação nas américas tropical e subtropical, entre o Cretáceo e o Mioceno, ali permanecendo endêmicos até o Eoceno aproximadamente. As pesquisas apontam que no Eoceno houve um bioevento de radiação genérica, enquanto no Cretáceo, em nível de famílias. Estas radiações micro e macroevolutivas foram favorecidas pela elevação do nível do mar e clima quente, que criaram uma variedade de nichos e habitats onde os decápodes se adaptaram (Feldmann et al. 1998). Os elementos anfitropicais derivados forçam o deslocamento das formas primitivas para as latitudes médias e altas. Os crustáceos decápodes de origem anfitropical do Terciário marinho brasileiro, portunídeos e cancrídeos, cujos táxons derivados e mais avançados viveram e muitos ainda vivem nas latitudes baixas de clima tropical e seus ancestrais, distribuem-se nas regiões temperadas (Schweitzer 2001, Schweitzer et al. 2002). Assim na Formação Pirabas podem ser reconhecidos também bioeventos de dispersão biogeográfica das famílias Calappidae, Hepatidae, Leucosidae, Parthenopidae, Cancridae, Portunidea, Xanthidae, Grapsidae e Ocypodidae. O padrão de distribuição taxonômica, geográfica e temporal dos crustáceos decápodes sugere duas possíveis rotas de migração, uma no sentido oeste, a partir do sul da Europa e mar de Tethys, para leste, atingindo a costa dos Estados Unidos e América do Sul pelo corredor americano central. O segundo caminho

parece ter sido a movimentação dos táxons para oeste da Europa, mar de Tethys e Japão, a partir da costa leste dos Estados Unidos (Schweitzer 2001).

A associação de equinóides reconhecida na Formação Pirabas é composta por 17 representantes das ordens Cassiduloidea, Cidaroida, Clypeasteroidea e Spatangoidea, que guardam afinidades com os elementos da Província Biogeográfica Caribeana, em especial com as equinofaunas miocênicas da Flórida, Porto Rico, Trinidad, Panamá, Cuba, Haiti e República Dominicana (Brito 1981). Os aspectos biogeográficos e filogenéticos do grupo mostram padrão similar ao dos demais elementos da PBC, ou seja, tiveram ancestrais cretáceos do Mar de Tethys, e na região do Caribe, um importante centro de radiação e expansão biogeográfica. Assim o rico conteúdo fóssilífero de equinóides da Formação Pirabas permite reconhecer aqui estes bioeventos regionais, bem caracterizados em todo o Mioceno marinho registrado entre o sudeste dos Estados Unidos e o norte da América do Sul.

O centro de origem e diversidade dos corais escleractíneos cenozóicos é a região caribeana, com ancestrais diretos da Europa (Cairns 1979). Durante o Oligoceno ocorreram bioeventos de radiação e expansão biogeográfica de formas hermatípicas, trazendo um importante pulso de desenvolvimento de recifes, enquanto que no Mioceno Inferior a coralinofauna tornou-se reduzida e tendendo a endêmica (Crame & Rosen 2002, Owen & Crame 2002). Observa-se uma marcada diminuição na composição genérica do grupo do Neógeno em direção ao Recente, onde os corais atuais do Pacífico leste e Brasil podem ser considerados como elementos reliquias da associação neogênica da região caribeana (Budd et al. 2004). O alto grau de endemismo da coralinofauna caribeana moderna relaciona-se com a modificação no padrão das correntes oceânicas, que impediu dispersão a partir do Mediterrâneo durante o Mioceno Superior, e a partir da região indopacífica desde o Plioceno, impondo isolamento biogeográfico (Budd et al. 2004).

Na Formação Pirabas os escleractíneos são frequentes os elementos da família Flabelliidae, e pouco frequentes a raros, representantes das famílias Agariciidae, Caryophylliidae, Dendrophylliidae, Faviidae, Fungiidae, Montlivaltiidae e Pocilloporidae. Estas abundância e diversidade moderadas são pertinentes com a redução dos corais já identificadas em unidades sincrônicas da Província Biogeográfica Caribeana durante o Mioceno Inferior, sendo também possível reconhecer através destes registros, os bioeventos regionais de expansão biogeográfica das supracitadas famílias.

Os briozoários ciclostromados e queilostomados co-existem no mesmo ecoespaço, experimentam interações competitivas e, mostram respostas similares às mudanças ambientais. Nestes dois clados foram abundantes e em taxas similares, bioeventos globais de radiação durante o Cretáceo Superior, tendo como principal ponto de origem, a região norte da Europa. Entretanto, na passagem K/T e no Daniano, ambos sofreram bioeventos de extinção, sendo que entre os ciclostromados, este drástico declínio fez com que o grupo voltasse aos

níveis de abundância e diversidade que tiveram ao longo de sua história, antes da marcada radiação cretácea (McKinney & Taylor 2001, Sepkoski Jr *et al.* 2000). Na Formação Pirabas os ciclostomados são pouco frequentes, estando representados pelas famílias Crisidae, Tubuliporidae e Lichenoporidae, enquanto os queilostomados possuem elementos das famílias Adeonidae, Bugulidae, Catenicellidae, Cupuladriidae (um dos mais abundantes táxons no Neógeno dos mares tropicais e subtropicais), Farciminariidae, Flustridae, Membraniporidae, Metrarabdotosidae, Pasytheidae e Steginoporellidae. Estas ocorrências caracterizam bioeventos regionais de radiação e expansão biogeográfica destes ectoproctos no Mioceno marinho do Estado do Pará.

Durante o Oligoceno, os ostracodes começaram sua dispersão a partir da região caribeana, tanto para o sudeste da América do Norte, como para o norte da América do Sul, sendo o Caribe, portanto, considerado um importante centro de origem. Apesar desta dispersão, os índices de similaridade genérica em ambas as áreas foram muito baixos e, conseqüentemente, os níveis de endemismo foram altos, apontando dispersão restrita. Poucos foram os gêneros que se expandiram além destes limites, a não ser aqueles cosmopolitas, como o gênero *Orionina*. Já no Mioceno Inferior, a dispersão dos ostracodes foi significativa, quando foram registrados os maiores índices de similaridades entre a ostracofauna marinha brasileira e da região caribeana, resultando, pois em um endemismo nulo na região da América Central (Wood *et al.* 1999). O evento biológico de expansão biogeográfica dos ostracodes relaciona-se com os processos geológicos que resultou na expansão de seus biótopos.

A distribuição biogeográfica dos foraminíferos bentônicos é controlada por fatores ambientais tais como temperatura, luz e nutrientes, que se relacionam diretamente com a batimetria. Durante o Paleógeno o grupo experimentou irradiações adaptativas, espalhando-se por grandes áreas. Os táxons de foraminíferos distribuíram-se uniformemente na região atlântica tropical, constituindo importantes elementos da PBC.

Entre os foraminíferos planctônicos são caracterizados no Terciário, bioeventos globais de inovação, quando surgiram linhagens filogenéticas de globorotalídeos lisos, e se tornaram cosmopolitas os gêneros *Catapsydrax*, *Globoquadrina* e *Globorotalia* (Haynes 1981). Também são reconhecidos bioeventos regionais de radiação, o surgimento de espécies dos gêneros *Globorotalia* e *Globigerinoides* na região Atlântico tropical, cujas amplitudes temporais permitem sua utilização para datação e correlação entre camadas neogênicas.

Todos os eventos regionais acima descritos foram reconhecidos nos estratos do Mioceno marinho do norte brasileiro, ainda que a batimetria do mar de Pirabas limitasse a diversidade entre as formas planctônicas, pois ocorrem aqui os táxons que mais tipificam este evento regional, tais como as quatro espécies de *Globigerinoides*.

Também foram os fatores ligados a mudanças ambientais, principalmente clima, tectonismo e padrão de correntes marinhas, que influenciaram a história evolutiva dos sirenídeos, principal grupo de vertebrados do

mar de Pirabas. Assim, o registro dos gêneros *Dioplotherium*, *Rytiodus* e *Metaxytherium* constitui a caracterização do bioevento regional de expansão biogeográfica dos sirenídeos durante o Mioceno, amplamente distribuídos nas zonas intertropicais (Costa *et al.* 2004).

BIOEVENTOS LOCAIS A expressiva ocorrência de fósseis na Formação Pirabas que guarda uma rica e variada paleofauna, cujas populações alcançaram grande tamanho, aliada ao registro de um bioherma, evidenciam que a Bacia de Pirabas foi desenvolvida sob condições de trato de sistema transgressivo passando a trato de sistema transgressivo de mar alto. Nos calcáriosossilíferos, esta vasta documentação do Cenozóico marinho brasileiro, pode ser considerada como um bioevento local, considerando que a sua instalação, desenvolvimento e alta diversidade específica estão relacionados com o máximo da transgressão marinha miocênica ocorrida na margem equatorial brasileira, atingindo principalmente o Estado do Pará.

As condições de trato de sistema transgressivo de mar alto, que possibilitou o desenvolvimento de um bioherma, também desencadearam outro bioevento local, que foi a instalação e estabilização de uma fauna estenobiônica, composta basicamente por corais hermatípicos, algas coralíneas, briozoários, espongiários e o gastrópode *Orthaulax pugnax*, além de corais anermatípicos, bivalvíos epibentônicos sésseis (*Ostreidae* e *Plicatula*), equinóides regulares e foraminíferos bentônicos, principalmente *Archaias* e *Amphistegina*. Toda esta fauna associada e sem evidências de transporte a longa distância tipificam um pequeno recife, cujos elementos em grande parte compõem os elementos faunísticos dos recifes modernos.

No Mioceno a floresta amazônica já estava estabilizada, e constituída por cobertura vegetal de árvores altas e com folhas perenes, que se misturavam com árvores baixas, de folhas caducas e típicas de savanas ou cerrados (Duarte 2004).

Na localidade Caieira, município de Capanema, tem-se um registro único na Formação Pirabas, de uma rica e variada flórua, cujos táxons estão arrançados em 19 gêneros e 20 espécies, constituindo um importante conjunto florístico da região amazônica, idêntica a atual, evidenciando condições climáticas também muito similares às atuais (Duarte 1967, 2004).

A arquitetura deposicional sugere que esta flora desenvolveu-se em ambientes litorâneos de águas rasas e calmas, e que estes depósitos correspondam à associação de fácies de plataforma restrita/lagunar, podendo ocorrer intercalação com depósitos de mangues, e outros depósitos comuns a sistemas estuarinos (Duarte 2004). Desta forma, o registro desta flora onde nenhum elemento é extrahielano atual, corresponde a um bioevento local, onde seu desenvolvimento deve estar relacionado com as condições ambientais da fase de progradação, certamente instalada após o início do recuo da transgressão marinha, quando a borda da bacia soergueu e foi inibida a deposição de carbonatos.

O aspecto eutrófico do Mar de Pirabas recebeu contribuição desta flórua, considerando que a sua instala-

ção aumentou o fluxo de detritos orgânicos vegetais nos corpos aquáticos do sistema deposicional, acarretando também um aumento na produtividade primária bentônica, favorecendo assim os níveis basais da cadeia trófica.

Considera-se que província biogeográfica é uma área definida por uma uniformidade de fatores bióticos e abióticos, e que segundo Kaufmann (1973) tenha uma taxa de endemismo dentro da faixa entre 25 e 50%. Convém ressaltar que os gradientes destes fatores podem apresentar pequenas diferenças, que produzem variações ecofenotípicas na associação faunística e/ou florística.

No conteúdo fossilífero da Formação Pirabas observam-se inúmeros exemplos de variação intraespecífica, no tocante a forma, tamanho e padrões de ornamentação, principalmente entre os moluscos bivalvíos e gastrópodes, crustáceos decápodes, corais anermatípicos e peixes cartilagosos.

Essa peculiaridade causou alguns equívocos na caracterização taxonômica de muitas espécies, e pode ser considerada como um bioevento local, pois as feições diagnósticas das espécies do paleomar de Pirabas apresentam algumas diferenças em relação aos seus

congêneres presentes nas unidades litoestratigráficas do sul dos Estados Unidos e região caribeana, outros testemunhos da Província Biogeográfica Caribeana.

CONCLUSÕES O estudo dos bioeventos da Formação Pirabas permitiu reconhecer os bioeventos globais de radiação e espalhamento biogeográfico do filo Mollusca e o de inovação da ordem Sirenia. Em escala regional foram evidenciados os bioeventos de radiação e espalhamento biogeográfico dos bivalvíos, gastrópodes, crustáceos decápodes, equinóides e briozoários, bem como expansão biogeográfica dos ostracodes e de radiação dos foraminíferos planctônicos. No âmbito dos bioeventos locais, o expressivo registro fossilífero da Formação Pirabas, o desenvolvimento de uma comunidade estenobiônica, de uma flórua tipicamente hileana e a grande variação intraespecífica podem assim ser considerados. Esta metodologia de pesquisa favorece a análise integrada de bacias sedimentares, por relacionar intimamente os processos crustais tanto geológicos quanto biológicos.

Referências

- Beu A.G. 2001. Gradual Miocene to Pleistocene uplift of the Central American isthmus: evidence from tropical American tonnoidean gastropods. *Journal of Paleontology*, **75** (3):706-720.
- Brito I.M. 1981. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. A ocorrência de *Abertella* (Echinoidea Clypeasteroidea) na Formação Pirabas. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, Nova Série, Geologia, **23**:1-8.
- Budd A.F., Stemann T.A., Johnson K. G. 2004. Stratigraphic distributions of genera and species of Neogene to Recent caribbean reef corals. *Journal of Paleontology*, **68**(5):951-977.
- Cairns S.D. 1979. The deep-water Scleractinia of the Caribbean sea and adjacent waters. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, **180**:1-250.
- Cecca F. 2002. *Paleobiogeography of marine fossil invertebrates- concepts and methods*. London, Taylor & Francis, 273 p.
- Costa J.B.S., Borges M.S., Bemerguy R.L., Fernandes J.M.G., Costa Jr P.S., Costa M.L. 1993. Evolução Cenozóica da Região de Salinópolis, Nordeste do Estado do Pará. *Geociências*, **12**(2):373-396.
- Costa J.B.S., Bemerguy R.L., Hasui Y., Borges M.S. 2001. Tectonics and paleogeography along the Amazonas river. *Journal of South American Earth Sciences*, **14**:335-347.
- Costa S.A.F., Toledo P.M., Moraes-Santos H.M. 2004. Paleovertebrados. In: Rossetti D.F. & Góes A.M. (eds.) *O Neógeno da Amazônia Oriental*. Belém, Editora do Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção Friederich Katzer, p. 135-166.
- Crame J.A. & Rosen B.R. 2002. Cenozoic palaeogeography and the rise of modern biodiversity Patterns. In: Crame J.A. & Owen A.W. (eds.) 2002. *Palaeobiogeography and Biodiversity Change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations*. London, Geological Society, Special Publications, **194**:153-168.
- Duarte L. 1967. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. A flórua fóssil da Formação Pirabas. In: CNPq, Simp. Biota Amaz., 1, *Atas*, **1**:145-149.
- Duarte L. 2004. Paleoflórua. In: Rossetti D.F. & Góes A.M. (eds.) *O Neógeno da Amazônia Oriental*. Belém, Editora do Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção Friederich Katzer, p. 169-196.
- Feldmann R.M., Bice K.L., Hopkins C.S., Salva E.W., Pickford K. 1998. *Decapod Crustaceans from Eocene Castle Hayne Limestone, North Carolina: Paleooceanographic Implications*. *Journal of Paleontology*, **72**(1), The Paleontological Society, Memoir 48, 28p.
- Feldmann R.M. & Schweitzer C.E. 2006. Paleobiogeography of Southern Hemisphere Decapod Crustacea. *Journal of Paleontology*, **80**(1):83-103.
- Ferreira C.S. 1967. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. O gênero *Ortaulax* Gabb, 1872 na Formação Pirabas. In: CNPq, Simp. Biota Amaz., 1, Belém, *Atas*, **1**:169-181.
- Góes A.M., Rossetti D.F., Nogueira A.C.R., Toledo P.M. 1990. Modelo deposicional preliminar da Formação Pirabas no nordeste do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, série Ciências da Terra, **2**:3-15.
- Govindan A. 2008. Paleobiogeography of Cretaceous and Tertiary Larger Foraminifera and Paleo-Seas. In: Int. Symp. Geosci. Res. Environ. Asian Terr., 4, *Proceedings*, 1, p. 166-168.
- Haynes J. R. 1981. *Foraminifera*. Macmillan Publishers Ltd., Hong Kong, 433 p.
- Kaufmann E.G. 1973. Cretaceous bivalvia. In: Hallam A. (ed.), *Atlas of Paleobiogeography*. London, Elsevier, p. 353-383.
- Kaufmann E.G. 1986. High-Resolution Event Stratigraphy Regional and Global Cretaceous Bio-events. In: Walliser

- O.H. (ed.) *Global Bio-events, a Critical approach*. Lecture Notes in Earth Science, **8**:279-335.
- Marko P.B. & Jackson J.B.C. 2001. Patterns of morphological diversity among and within arcid bivalve species pairs separated by the Isthmus of Panama. *Journal of Paleontology*, **75**(3):590-606.
- McKinney F.K. & Taylor P.D. 2001. Bryozoan generic extinctions and origination during the last one hundred million years. *Palaeontologia Electronica*, **4**(1):1-26.
- Morrone J.J. & Crisci J.V. 1995. Historical Biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**:373-401.
- Owen A.W. & Crame J.A. 2002. Palaeobiogeography and the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic biotic radiations. In: Crame J.A. & Owen A.W. (eds.) *Palaeobiogeography and Biodiversity Change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations*. *Geological Society of London, Special Publications*, **194**: 1-11.
- Rossetti D.F. 2000. Influence of low amplitude/high frequency relative sea-levels changes in a wave-dominated estuary (Miocene), São Luis Basin, northern Brazil. *Sedimentary Geology*, **133**:295-324.
- Rossetti D.F. & Góes A.M. 2004. Geologia. In: Rossetti D.F. & Góes A.M. (eds.) *O Neógeno da Amazônia Oriental*. Belém, Editora do Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção Friederich Katzer, p.13-52.
- Santos M.E.C.M. & Carvalho M.S.S. 2009. *Paleontologia das bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís- reconstituições paleobiológicas*. 1ª edição, Rio de Janeiro, CPRM Serviço Geológico do Brasil, 211 p.
- Schweitzer C.E. 2001. Paleobiogeography of Cretaceous and Tertiary Decapod Crustaceans of the North Pacific Ocean. *Journal of Paleontology*, **75**(4):808-826.
- Schweitzer C.E., Feldmann R.M., Gonzáles-Barba G., Vega F.J. 2002. *New Crabs from the Eocene and Oligocene of Baja California Sur, México and an assessment of the evolutionary and paleobiogeographic implications of Mexican fossil, decapods*. *Journal of Paleontology*, **76**(6), Memoir 59, The Paleontological Society, 43 p.
- Sepkoski Jr. J.J., McKinney, F.K., Lidgard S. 2000. Competitive displacement among post-Paleozoic cyclostome and cheilostome bryozoans. *Paleobiology*, **26**(1):7-18.
- Távora V.A., Imbeloni E.F.F., Cacela A.S.M., Baia N. B. 2004. Paleoinvertebrados. In: Rossetti D.F. & Góes A. M. (eds.) *O Neógeno da Amazônia Oriental*. Belém, Editora do Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção Friederich Katzer, p. 111-131.
- Walliser O.H. 1986. Towards a more critical approach to Bio-events. In: Walliser O.H. (ed.) *Global Bio-Events, a Critical approach*, Notes in Earth Science, **8**:5-16.
- Wood A.M., Ramos M.I.F., Whatley R.C. 1999. The palaeozoogeography of Oligocene to Recent marine Ostracoda from the Neotropics (mid- and South America) and Antarctica. *Marine Micropaleontology*, **37**:345-364.
- Woodring W.P. 1974. Affinities of Miocene marine molluscan faunas on Pacific side of Central America. *Publicaciones Geológicas del Instituto Centroamericano de Investigación y Tecnología Industrial*, **4**:179-188.
- Woodring W.P. 1978. Distribution of Tertiary marine molluscan faunas in Southern Central America and Northern South America. *Institut Geologico Universidad Autonome*, **101**:153-166.

Manuscrito ID 14936

Submetido em 03 de agosto de 2009

Aceito em 15 de junho de 2010