

# Paleocomunidades e guildas: conceitos chave para a compreensão da fauna de invertebrados marinhos bentônicos fósseis

## Paleocommunities and Guilds: key concepts for understanding the fossil benthic marine invertebrate fauna

## Paleocomunidades y guildas: conceptos claves para entender la fauna fossil de invertebrados marinos bentónicos

Iniwara Pereira Kurovski

<https://orcid.org/0000-0002-8325-2128>

iniwara47@gmail.com

*Universidade Estadual de Ponta Grossa, UEPG, Ponta Grossa, PR, Brasil*

Elvio Pinto Bosetti

<https://orcid.org/0000-0002-6755-4513>

elviobosetti@gmail.com

*Universidade Estadual de Ponta Grossa, UEPG, Ponta Grossa, PR, Brasil*

Gabrieli Goltz

<https://orcid.org/0000-0002-5664-8872>

gabrieligoltz@gmail.com

*Universidade Estadual de Ponta Grossa, UEPG, Ponta Grossa, PR, Brasil*

**Resumo:** Este artigo visa fornecer um referencial teórico para os trabalhos de paleoecologia de fauna marinha bentônica para a melhor compreensão de termos em estudos recentes, ou não, do tema. Através de uma pesquisa bibliográfica elencando os trabalhos mais relevantes no tema, concluiu-se que os autores empregam os termos paleocomunidades e guildas para a classificação da fauna, mas na atualidade conceitos como grupos funcionais e nicho ecológico têm sido usados como seus sinônimos. Assim muitos trabalhos mais antigos podem enfim ser revisados de um ponto vista diverso, fornecendo um maior detalhamento e respondendo questões ainda em aberto. Além disso, foi observado que há pouca discussão a respeito do uso de conceitos da Paleoecologia para elucidar o modo de vida de assembleias fósseis, principalmente da Bacia do Paraná.

**Palavras-chave:** Paleoecologia do Devoniano, Malvinocáfrica, *Malvinoxhosan*, *Assembléias fósseis*, Modos de vida.

**Abstract:** This paper aims to provide a theoretical reference for studies on the paleoecology of benthic marine fauna to better understand the terms used in recent studies, or not, on the subject. Through a literature search listing the most relevant works on the subject, it was concluded that the authors use the terms paleocommunities and guilds for the classification of fauna, but nowadays concepts such as functional groups and ecological niches have been used as synonyms. Thus, many older papers can finally be reviewed from a different point of view, providing more detail, and answering open questions. Furthermore, it was observed that there is little discussion on the use of paleoecological concepts to elucidate the life history of fossil assemblages, especially from the Paraná Basin.

**Keywords:** Devonian Paleocology, Malvinokaffrik, Malvinoxhosan, Fossil assemblages, Ways of life.

**Resumen:** Este trabajo pretende ofrecer una referencia teórica para los estudios sobre la paleoecología de la fauna marina bentónica para una mejor comprensión de los términos en los estudios recientes, o no, sobre el tema. A través de una investigación bibliográfica en la que se enumeran los trabajos más relevantes sobre el tema, se concluyó que los autores utilizan los términos paleocomunidades y guildas para la clasificación de la fauna, pero en la actualidad se han utilizado como sinónimos conceptos como grupos funcionales y nicho ecológico. Así, muchos trabajos antiguos pueden ser revisados por fin desde un punto de vista diferente, aportando más detalles y respondiendo a preguntas abiertas. Además, se observó que hay poca discusión sobre el uso de conceptos paleoecológicos para dilucidar la historia de vida de los conjuntos fósiles, principalmente de la Cuenca del Paraná.

**Palabras clave:** Paleoecología del Devónico, Malvinocáfrica, *Malvinoxhosan*, Conjuntos fósiles, Formas de vida.

## INTRODUÇÃO

Através de estudos em Paleoecologia podemos avaliar como se organizavam os animais de atuais grupamentos fósseis enquanto vivos, de que se alimentavam, porque ocupavam determinado ambiente e com quem interagem. Esse tipo de análise é excepcionalmente relevante quando se tratando de grupos de invertebrados fósseis, pois ao contrário dos vertebrados, muitas vezes encontrados fragmentados e separados, os invertebrados são mais facilmente encontrados completos, em conjunto com diferentes espécies ou em agrupamentos da mesma espécie. Assim como na ecologia contemporânea, os indivíduos são agrupados hierarquicamente em assembleias, populações e comunidades dentro do ecossistema.

A Biorregião *Malvinoxhosan* (Penn-Clarke & Harper, 2021)<sup>1</sup>, definida como de primeira-ordem<sup>2</sup>, se caracteriza por águas geladas e paleolatitudes entre 60° e 90°, forte

1 Para outras concepções ver Schwarz, 1905, 1906 (*Flabelite Land*), Clarke, 1913 (*Austral Province*), Clarke, 1919 (*Falklandia*), Richter, 1941; Richter e Richter, 1942 (Província Malvinocáfrica) e Boucot, 1975 (Domínio Malvicáfrico).

2 Estratigráficamente falando, os eventos são divididos hierarquicamente em ordens de grandeza, portanto aqueles de 1ª ordem são, por exemplo, o registro total de uma Bacia, ou seja, o registro de maior magnitude, enquanto as 2ª, 3ª e 4ª ordens são supersequências, sequências de escala regional e parasequências respectivamente, sendo esses os registros de menor magnitude que abrangem um menor território, portanto estão inseridas umas dentro das outras e todas estão contidas na de 1ª ordem.

endemismo e baixa diversidade, abrangendo países da África, América do Sul, Ilhas Malvinas e Antártica (Copper, 1977; Boucot & Gray, 1983; Isaacson & Sablock, 1990; Scotese, Boucot & McKerrow 1999; Cocks & Torsvik, 2002; Boucot et al., 2013; Penn-Clarke, 2019).

Boucot (1971) foi o pioneiro ao analisar a fauna *Malvinohosan* e estabelecer cinco paleocomunidades de acordo com suas semelhanças taxonômicas, hábitos inferidos e localização dentro da bioregião. Anos depois, Hiller e Theron (1988) revisaram as paleocomunidades bênticas do Devoniano Sul Africano e identificaram cinco paleocomunidades no Grupo *Bokkeveld* do Devoniano Inferior, realizando algumas mudanças de composição e nomenclatura atendendo a novas descobertas e métodos de pesquisa. Outros autores como Aberhan (1994), Ghilardi (2004) e Sedorko et al. (2021) optaram também por uma classificação mais específica pelo uso de termos da ecologia como “paleocomunidades” e “guildas” para se referirem às associações fósseis encontradas. Porém, atualmente não há consenso na utilização desse tipo de classificação e surge a necessidade de uma revisão conceitual e de terminologias.

Em vista disso, apresentamos uma revisão dos estudos ecológicos e paleoecológicos relacionados à fauna conhecida de invertebrados marinhos bentônicos, com enfoque nas faunas devonianas da Biorregião *Malvinohosan* (Penn-Clarke & Harper, 2021), com um breve histórico e definições de termos segundo ecólogos e paleoecólogos.

## CONTEXTO GEOLÓGICO

A maioria dos trabalhos aqui referenciados, com exceção de Hiller e Theron (1988) e Aberhan (1994), apresenta uma classificação paleoecológica com enfoque na fauna de invertebrados característica da Bacia do Paraná, que por sua vez apresenta idade entre o Ordoviciano Superior e o Cretáceo Superior. Trata-se de uma ampla região de sedimentação situada na porção centro-oriental da América do Sul, em formato ovalado, com aproximadamente 1.600,000 km<sup>2</sup>, abrangendo além do Brasil, territórios do Paraguai, Argentina e Uruguai (Milani, 1997; Milani & Ramos, 1998; Milani, 2004; Bosetti et al., 2012).

A Bacia apresenta seis ciclos sedimentares de segunda ordem e divide-se em duas sub-bacias (Apucarana e Alto-Garças), mas neste trabalho o foco volta-se ao a Supersequência Paraná correspondente ao Período Devoniano da sub-bacia Apucarana (Milani, 1997; Milani & Ramos, 1998; Milani, 2004). O Devoniano aflorante se configura pela erosão generalizada, a partir da regressão final do mar epírico devoniano (Melo, 1985). Derby (1878), Maack (1947), Petri (1948) e Lange e Petri (1967) foram os primeiros a propor diferentes arcabouços estratigráficos para a região. Bergamaschi (1999) o dividiu nas seguintes sequências estratigráficas:

- Sequência Depositional “A” - Pridoliano-Lochkoviano
- Sequência Depositional “B” - Neolochkoviano-Emsiano
- Sequência Depositional “C” - Neo-Emsiano-Eo-Eifeliano
- Sequência Depositional “D” - Eifeliano

- Sequência Depositional “E” - Neo-Eifeliano-Neo-Givetiano
- Sequência Depositional “F” - Frasniano

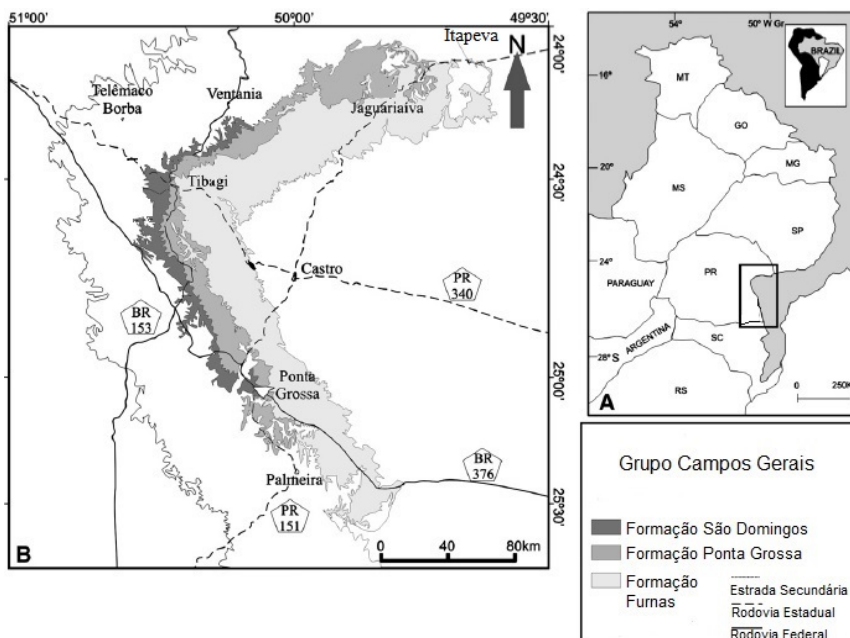
Grahn et al. (2013)<sup>3</sup> propõe o seguinte arcabouço: Grupo Campos Gerais subdividido em Formação Furnas, Formação Ponta Grossa e Formação São Domingos (Fig. 1).

A Formação Furnas (correspondente a Seq. A de Bergamaschi) (Fig. 2) foi interpretada inicialmente como de idade Lochkoviana (Grahn et al., 2010), no entanto posicionada no Siluriano Inferior ao Devoniano por Sedorko et al. (2017), depois de análises icnoestratigráficas. Litologicamente ela contém arenitos grossos fluviais e costeiros com camadas de siltitos e argilitos intercaladas com arenitos e fósseis vegetais e icnofósseis (Grahn et al., 2010) importantes para o entendimento dos paleoambientes e comportamento das paleofaunas.

Logo acima está posicionada a Formação Ponta Grossa (correspondente a Seq. B de Bergamaschi), de sedimentos escuros transgressivos, siltico-argilosos, de idade entre o Praguiano Superior a Emsiano Médio. Em sua parte superior, há folhelhos piríticos de coloração escura e de maior dureza. Nela se encontra grande parte da fauna marinha (Grahn et al., 2010).

Mais recentemente Grahn et al. (2013) elevaram o Membro São Domingos de Lange e Petri (1967) à categoria de Formação (correspondente as Seqs. C, D, E e F de Bergamaschi), que já havia sido proposta pela primeira vez por Maack em 1947 como “Folhelhos São Domingos”. Possui litologia composta por rochas argilosas interceptadas por pequenas quantidades de folhelhos escuros, e em sua parte basal há arenitos conglomeráticos seguidos de folhelhos e siltitos micáceos ricos em detritos vegetais.

Figura 1: Mapa da localização do Grupo Campos Gerais no estado do Paraná, Brasil.



Fonte: Modificado de Grahn et al. (2013).

3 Para concepções diferentes, veja Assine (1996) e Sedorko, Netto e Horodyski (2018).

Figura 2: Coluna Cronoestratigráfica da Bacia do Paraná.

Age	Paraná Basin		Sequências	Spores		Chitinozoans Grahn2005 Mendlowicz Mauileretal. 2009
	Apucarana Sub-basin	Alto Garças Sub-basin*		A	B	
Frasnian						U. bastosi S. largei
				IV	TP	
				BM	BMu	Hoeghsphaera glabra
				BJ	BPI	
Givetian	São Domingos Fm.	Chapada Group unit 4	F	TCo	Trg	Fungochitina microspinata Ancyrochitina taouratinensis
				TA		
Eifelian	São Domingos Fm.	Chapada Group unit 2	E	AD	Lem	Ramochitina stiphrospinata
				Pre-Lem	LII	Alpenachitina eisenacki
					Per	?
Eifelian	São Domingos Fm.	Chapada Group unit 3	D	AP	Val	Ancyrochitina varispinosa**
				Pre-Val	GS	Ancyrochitina parisi
Emsian	Ponta Grossa Fm.	Chapada Group unit 2	B	FD	not yet defined	Ancyrochitina pachycerata
				AB		
Pragian	Ponta Grossa Fm.	Chapada Group unit 2	B	Su		
				Pre-Su	Ems	Ramochitina magnifica
Lochkovian	Furnas Fm.	Chapada Group unit 1	A	BZ	in	Urochitina loboi
				MN	NsZ	Angochitina strigosa

Fonte: Grahn et al. (2013).

## CONTEXTO PALEOBIOGEOGRÁFICO

O Gondwana foi a unidade de continente mais extensiva em território por mais de duzentos milhões de anos. Suas altas latitudes foram ocupadas pela Biorregião *Malvinohosan* contemporaneamente com os Domínios das Américas Orientais de clima quente e o Velho Mundo de clima tropical e subtropical (Boucot & Gray, 1983). Durante o Devoniano inferior e médio (Praguiano/Emsiano-Eifeliano) essas águas geladas *Malvinohosan* proporcionaram um refúgio para vida e permitiram que organismos marinhos oportunistas se diversificassem isoladamente formando distintas regiões paleobiogeográficas (Penn-Clarke, 2019). É nesse contexto que se situam os invertebrados marinhos da Bacia do Paraná.

Segundo Boucot (1985), a Biorregião *Malvinohosan* é distinguida por depósitos com ausência de características comuns para regiões de clima quente (cor avermelhada, bauxita, calcretes, evaporitos, recifes, calcário e dolomita). Além disso, essa biorregião apresenta abundante fauna euritópica *Australocoelia* (ausente na Antártica) e *Australospirifer* (Boucot, 2005). Seus braquiópodes são possivelmente derivados do Domínio das Américas Orientais, e com relação a trilobitas existe a hipótese defendida por Boucot (2005) de que eles derivam do Domínio Velho Mundo, porém Carbonaro et al. (2018) demonstra a entrada do gênero *Metacryphaeus* na biorregião via bacias bolivianas. Nuclóides variados e alguns



bivalves são distribuídos vastamente na biorregião, mas possuem poucas informações biogeográficas e os poucos gastrópodes são relativamente cosmopolitas (Boucot, 2005).

Hiller e Theron (1988), em sua revisão das paleocomunidades de Boucot (1971), trabalharam com a fauna da África do Sul, mais especificamente com o grupo *Bokkeveld* de folhelhos fossilíferos e arenitos brancos. Ademais, sabe-se que o subgrupo *Ceres* da formação *Waboomberg* de *Bokkeveld* possui invertebrados marinhos, dentre eles os Brachiopoda que Boucot (1971), a partir de sua distribuição geográfica, tentou reconhecer como comunidades bentônicas (Melo, 1985). Já Aberhan (1994) revisou amplamente diversos trabalhos referentes a fauna e gradientes de temperatura com baixa latitude do Mesozoico na Europa, América do Norte, alguns da América do Sul e oeste da Índia.

No trabalho de Penn-Clarke e Harper (2021) foram empregados efeitos da latitude como parâmetro para a regionalização de braquiópodes marinhos ao redor do mundo, juntamente com análises paleobiogeográficas mais acuradas.

A Biorregião *Malvinoxhosan* se divide, portanto, em dois grupos de bacias constituídos por biorregiões menores de 3ª ordem (Fig. 3):

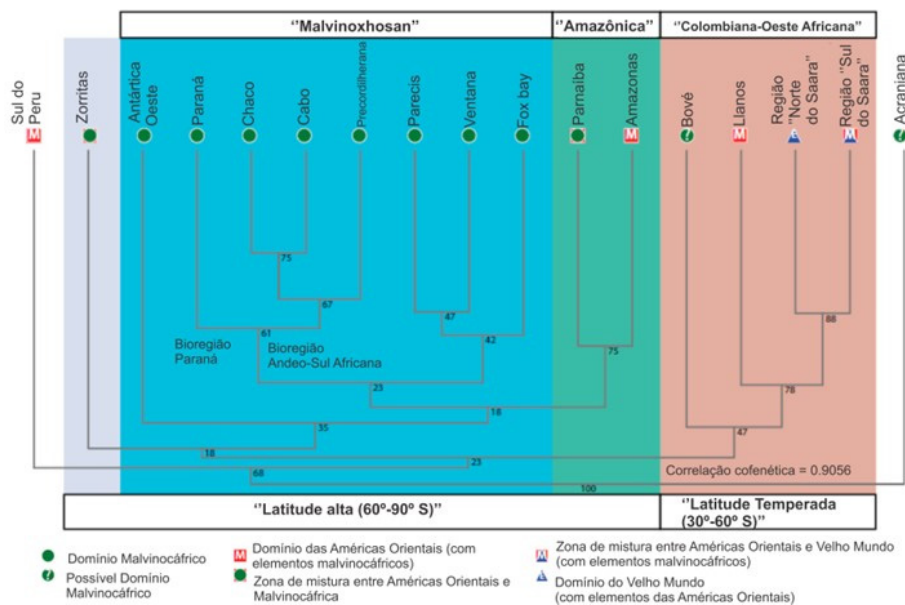
- Bacias Chaco, Cabo, Precordilherana e Paraná;
- Bacias *Fox Bay*, Parecis e Ventana.

A Antártica Oeste vem como “irmã” de ambas as anteriores. A bioregião Chaco, Cabo, Precordilherana e Paraná pode ser dividida entre duas de 4ª ordem:

- Andeo-Sul Africana (Chaco, Cabo e Precordilherana);
- Paraná.

A bioregião temperada consiste inteiramente pela bioregião de 2ª ordem: Colombiana-Oeste Africana constituída das Bacias Bové, Lhanos e Regiões Norte e Sul do Saara (Penn-Clarke & Harper, 2021).

Figura 3: Cladograma com a nova organização das bioregiões conforme suas latitudes.



Fonte: Modificado de Penn-Clarke e Harper (2021).

Com relação a história da Biorregião *Malvinoxhosan*, sabe-se que no intervalo Siluriano Superior - Devoniano Inferior há um aumento no provincialismo dos bentos marinhos (Boucot, 1985). Porém, fatores ambientais como salinidade, temperatura e oxigenação são determinantes para a sua sobrevivência e conseqüentemente refletem o tipo de depósitos onde se encontram (exceto por fauna alóctone) (*sensu* Bosetti et al., 2012).

Esses fatores são afetados quando se registra o primeiro declínio do Domínio Malvinocáfrico (Biorregião *Malvinoxhosan*), conectado a um hiato sedimentologicamente condensado no Praguiano Superior - Emsiano Inferior ao começo do Emsiano Superior (Bosetti et al., 2012). Ademais uma subida global do nível do mar, transgressiva e gradual (Chlupáč & Kukal, 1986), ocorreu no Praguiano Superior - Emsiano Inferior (Seq. B) (Bosetti et al., 2012). A transgressão inicial no Emsiano Superior é caracterizada por seis ciclos orbitais de Milankovitch com periodicidade de aproximadamente 400.000 anos (Bosetti et al., 2012).

As extinções que ocorreram na regressão entre o Praguiano Superior e o Emsiano Inferior e a transgressão inicial no começo do Emsiano Superior apresentam dados mais devastadores que os apresentados para o colapso final da clássica fauna *Malvinoxhosan* relatados por Bosetti et al. (2011). O declínio no Emsiano aumentou bastante a vulnerabilidade da fauna com relação a mudanças ambientais e o colapso posterior foi inevitável (Bosetti et al., 2012). Quando o evento *KAČÁK*<sup>4</sup> ocorreu, a fauna já havia passado por um declínio em biodiversidade (Bosetti et al., 2012) e apenas sete famílias, nove gêneros e onze espécies foram mantidos, porém apresentando fenótipos subnormais identificados com o Efeito Lilliput (*sensu* Urbanek, 1993; Bosetti et al., 2011). Somente alguns trilobitas sobreviveram até o Givetiano (Boucot, 2005). Os sobreviventes ao *KAČÁK*, passaram por outro evento de extinção no Eifeliano, desaparecendo ou se tornando raros a partir do Givetiano Inferior (Melo, 1988; Bosetti et al., 2012).

## DEFINIÇÃO DE TERMOS ECOLÓGICOS

Entre os vários níveis de organização dos seres vivos no espaço vital, o nível de organismo corresponde aos seres individuais ou que, em nível de grupo, indivíduos da mesma espécie se reúnem por interesse mútuo ou para reprodução, de forma duradoura ou passageira (p.ex. grupos de aves migratórias). Em nível de população, indivíduos da mesma espécie formam parte de um ecossistema com relações intraespecíficas envolvendo interesse alimentar, de defesa diante predadores e se reproduzindo mais frequentemente entre si. Por fim, o nível de comunidade envolve um conjunto de populações que interagem entre si, com relações de caráter interespecífico envolvendo principalmente relações tróficas (Puente et al., 2008). MacMahon et al. (1981, p. 287) também definem comunidade como “um grupo de populações coevolutivas interagindo conectadas pelo efeito de uma população na constituição demográfica ou genética de outra”. Paleocomunidades

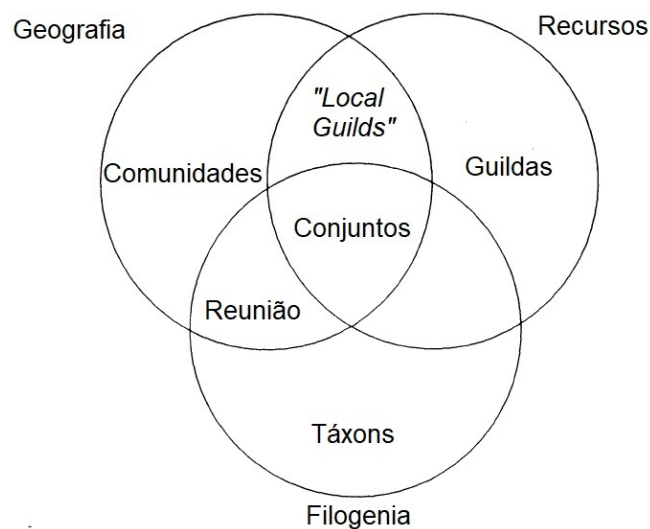
4 Possui registro no Paraestratótipo da Formação São Domingos (24° 30' 10" S, 50° 26' 40" W–24° 28' 26" S, 50° 31' 30" W) na transição Eifeliano-Givetiano (Grahn et al., 2013).

referem-se a comunidades não contemporâneas e que normalmente não possuem registros de flutuações a curto prazo, perturbações ou sucessões ecológicas dentro do paleoambiente (Aberhan, 1994). Dentro de comunidades ou paleocomunidades existem outros níveis de organização como nichos ecológicos, grupos funcionais e guildas.

Hutchinson (1957) foi o primeiro a formalizar o conceito de nicho ecológico como um espaço abstrato n-dimensional no qual variáveis ecológicas bióticas e abióticas formam seus eixos mais importantes e independentes. Essa ideia já foi modificada algumas vezes, mas basicamente define-se como o espaço multidimensional no qual a espécie vai exercer seu comportamento geral (Newsome et al., 2007; Kearney et al., 2010).

O termo guilda foi proposto por Schimper (1898) e mais tarde definido por Root (1967) como sendo um grupo de espécies com nicho ecológico parecido que utiliza os recursos de maneira similar. Schoener (1986) determinou como *taxon guild* grupos de espécies relacionadas intimamente, em nível de gênero ou família, que utilizam os mesmos recursos. Mais tarde Fauth et al. (1996) propuseram o termo *local guild* para espécies que, além de compartilharem recursos, também são da mesma comunidade. Essa proposta consiste num conjunto com divisões de comunidades que formariam grupos determinados geograficamente, táxons determinados filogeneticamente e guildas determinadas troficamente (Fig. 4). Na intersecção entre comunidades e táxons formam-se reuniões (*assemblages*), contendo grupos filogeneticamente relacionados dentro de uma comunidade. Já na intersecção entre comunidades e guildas se formam *local guilds* para espécies que compartilham os mesmos recursos e estão na mesma comunidade. Por fim, na intersecção dos três temas conjuntos (*ensembles*) que são grupos limitados filogeneticamente utilizando os mesmos recursos dentro de uma comunidade.

Figura 4: Níveis de organização de organismos em relação à distribuição, uso de recursos e evolução.



Fonte: Modificado de Fauth et al. (1996).

Outro termo, proposto por Wilson & Gitay (1999), foi *intrinsic guild*, com a ideia de que espécies da mesma guilda provavelmente não ocorrem no mesmo ambiente para não competirem entre si, porém essa terminologia é mais utilizada em classificações de



plantas. Blondel (2003), por exemplo, defende que guildas são moldadas por competição por recursos limitados, independentemente das consequências ecológicas.

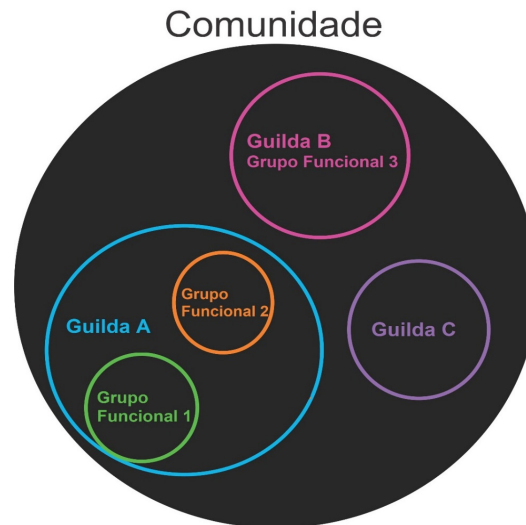
Ainda de acordo com Wilson e Gitay (1999), duas ou mais guildas podem conviver dentro da mesma comunidade, de forma ortogonal, pois não são relacionadas nem operam simultaneamente. Tentativas de correlacionar os membros das guildas com características dentro das espécies mostraram poucas relações, exceto em crescimento, forma e peso. Além disso, esses autores diferenciam dois tipos presentes na literatura que costumam gerar confusões:

- Guilda Beta - baseadas na resposta a um fator ambiental, que combina espécies que tendem a coabitar pela preferência pelo mesmo habitat;
- Guilda Alfa - guildas de espécies que não coabitam, pois a utilização de recursos de maneira muito semelhante pode resultar na exclusão por competição.

Alguns anos após a primeira definição de guildas, Cummins (1974) cunhou o termo “grupo funcional” a respeito da capacidade funcional das espécies no ecossistema, ou seja, processos físicos como a participação nos ciclos biogeoquímicos, resistência à invasão ou ao fogo, defesas contra predação, dispersão de sementes, polinização, filtração, entre outras (Blaum et al., 2011). A partir de grupos funcionais é possível fazer uma relação entre diversidade funcional e o funcionamento e manutenção dos processos da comunidade (Petchey & Gaston, 2006). Outros conceitos emergentes foram tipos funcionais (Botkin, 1975; Menge et al., 1986; Barbault, 1991), módulo (Paine, 1980), guildas operacionais (Jaksic, 1981), cliques (Yodzis, 1982), grupos ecológicos de espécies (Bahr, 1982), guildas estruturais, guildas de resposta (Szaro, 1986), guilda funcional (Szaro, 1986; Menge et al., 1986), espécies tróficas (Briand & Cohen, 1987) e liga (Faber, 1991).

É comum a confusão entre guildas, grupos funcionais e comunidades, uma vez que possuem definições algo semelhantes, e muitos autores as adaptam conforme as suas necessidades. Basicamente, comunidade é um termo mais abrangente e não necessariamente segrega espécies por alimentação, comportamento ou desempenho no ecossistema. Blondel (2003) diferencia guilda como o conjunto que explora os recursos de maneira similar e o grupo funcional é aquele que leva em conta processos ecossistêmicos pela exploração do recurso. Porém, dependendo da questão (veja exemplo na figura 5), a mesma associação de espécies pode constituir uma guilda ou um grupo funcional (Blondel, 2003), mas ambos sempre estarão inseridos em uma comunidade.

Figura 5: Dentro de uma mesma comunidade podemos encontrar a guilda A que consome matéria suspensa com o grupo funcional 1 de suspensívoros e o grupo funcional 2 de filtradores; a guilda B com grupo funcional 3 de detritívoros, e guilda C de sedimentófagos.



Boucot (2005) comenta que ecólogos normalmente nomeiam as assembleias recorrentes como comunidades, porém o termo guilda seria mais adequado nesse sentido, já que se refere a grupos ecologicamente semelhantes, enquanto o termo comunidade deveria englobar todos os organismos da assembleia, até mesmo organismo virais ou bactérias. Mas como nem sempre é possível empregá-lo dessa maneira tão ampla, comunidade continuará sendo usado no lugar de guilda em muitos trabalhos, inclusive por Boucot.

As espécies dentro das paleocomunidades são colocadas em guildas de acordo com o reconhecimento da classe à qual pertencem, a determinação do tipo de alimentação e a interpretação do hábito de vida ou posição de vida de cada espécie (Bambach, 1983). Alguns agrupamentos de espécies apresentam assembleias repetitivas e um maior número de guildas acima do que a comunidade realmente possui, sendo comum encontrar fósseis em *time-averaging* (mistura temporal), o que pode afetar a interpretação das guildas (Bambach, 1983).

Além disso, guildas são moldadas por competição por recursos limitados independentemente das consequências ecológicas e algumas espécies estão estruturadas com os processos do ecossistema, enquanto outras não (Blondel, 2003), ou seja, nem sempre grupos funcionais se formam a partir das guildas. MacMahon et al. (1981) comentam que não importa se o recurso foi usado para alimentação ou forrageamento, os organismos que o tomaram pertencem à mesma guilda, no entanto o que foi feito com o recurso (alimento ou forrageio) define o grupo funcional. Assim como guilda, grupo funcional não requer nenhuma relação filogenética, mas algumas espécies podem estar relacionadas entre si (Blondel, 2003). Portanto, a maneira mais rigorosa de colocar espécies em guildas é testar se seus associados estão ou estavam em competição exploradora (MacNally, 1983), ao passo que para uma melhor definição de grupo funcional é necessário primeiro elencar os processos ecossistêmicos envolvidos (Blondel, 2003). Sugere-se empregar grupos funcionais

quando se relaciona o organismo com o ambiente e guilda quando a performance da espécie é estudada (Lavorel & Garnier, 2002; Blondel, 2003). Farias e Jaksic (2006) propõe que a consideração simultânea de guildas e grupos funcionais oferece uma descrição mais acurada da organização funcional da comunidade.

O uso de guildas posiciona as espécies em várias regiões do ecoespaço, pois uma comunidade simples, com poucas guildas, apresentaria espécies em apenas uma pequena parte do ecoespaço, enquanto comunidades complexas exibiriam espécies mais distribuídas (Bambach, 1983). Em busca de um modelo para definir guildas, Bambach (1983) definiu três critérios gerais - recursos alimentares, espaço e *bauplan* (estrutura). Na representação diagramática do ecoespaço da figura 6, observa-se que uma guilda deve ser representada pelas espécies de uma comunidade em que todas se enquadrem em cada eixo que compõe o cubo do escopoço, isso porque o intuito do uso de guildas é eleger não somente o potencial de recursos limitantes que podem desenvolver competições, mas também revelar estratégias de escopo adaptativo na comunidade.

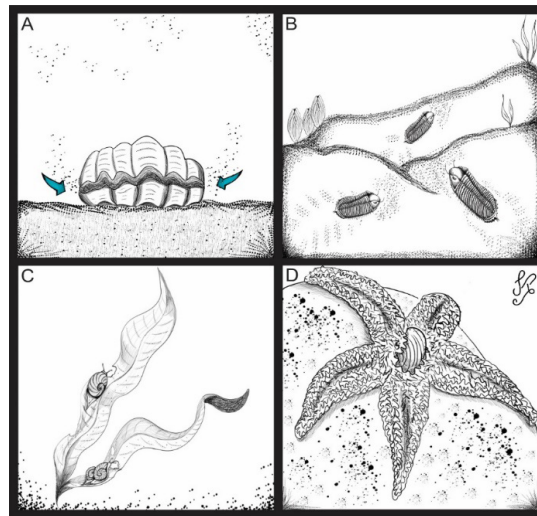
Figura 6: Utilização do ecoespaço e guildas em comunidades marinhas do Fanerozóico.



Fonte: Modificado de Bambach (1983).

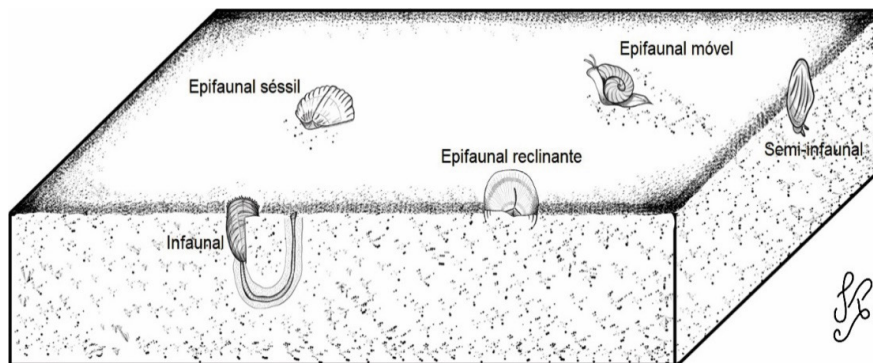
A alimentação, nesse caso, envolve estratégias alimentares heterotróficas classificadas de diversas maneiras: herbívoro, carnívoro ou onívoro; pelo tipo de estratégia: pastejadores, predadores e saprófagos; pelo tamanho das partículas: micrófagos ou macrófagos; ou ainda pela fonte do alimento: suspensívoros, comedores de depósitos ou detritívoros (Brusca & Brusca, 2013). Sendo que, para Brusca e Brusca (2013), suspensívoros e depositívoros são as categorias de onivoria que prevalecem entre os invertebrados (Fig. 7).

Figura 7: Hábitos alimentares bentônicos: (A) braquiópoda suspensívoro, (B) trilobitas detritívoros, (C) gastrópodes herbívoros, (D) estrela-do-mar carnívora.



A utilização do espaço converge com o posicionamento da fauna na coluna d' água. Os pelágicos podem ser planctônicos, como a maioria das larvas, ou nectônicos como os peixes Devonianos. Para Brusca e Brusca (2013) e Bambach (1983), os organismos epifaunais podem ser móveis, presos ou reclinados; os infaunais podem ser ativos, passivos de ambiente raso ou profundo; e ainda os semi-infaunais vivem com metade do corpo enterrado e o restante em contato com a água (Fig. 8).

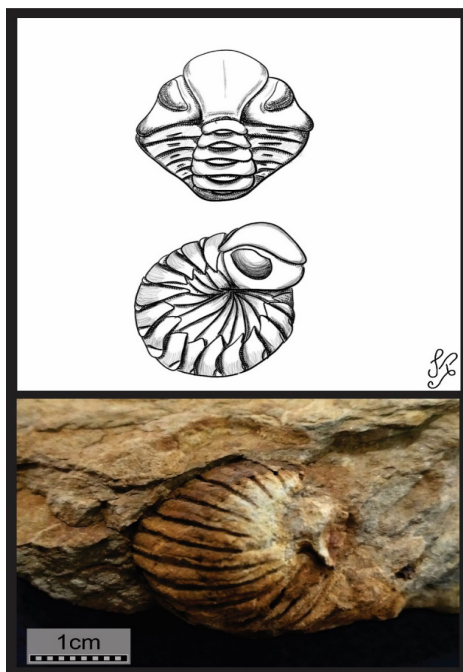
Figura 8: Representação dos modos de vida bentônicos.



*Bauplan* significa “plano ou projeto estrutural”, ou seja, tem relação com a estrutura corporal necessária para que um organismo consiga exercer suas funções. (Brusca & Brusca, 2013). O *Bauplan* do organismo inclui todos os aspectos da sua fisiologia, estratégia reprodutiva, crescimento e outros como características intrínsecas que influenciam a presença ou sucesso do organismo no habitat (Bambach, 1983). Um determinado animal possui seu próprio *Bauplan*, mas pode também compartilhar o *Bauplan* da família a qual pertence sendo, portanto, um conjunto e mistura de caracteres ancestrais derivados (Brusca & Brusca, 2013). Bambach (1983) complementa ainda que a variedade de modos de vida

possíveis e abundância e distribuição das espécies em um ambiente são controlados pelas condições físicas do habitat e a competição por espaço. Como exemplo, aponta-se trilobitas que dispõem de meio anéis indicando uma possível capacidade de enrolamento (Kesling & Chilman, 1975), que indica algum distúrbio ambiental ou proteção aos predadores (Brito et al., 2000; Domingues, 2003) (Fig. 9).

Figura 9: Representação ilustrativa acerca de um fóssil de trilobita Homalonotídeo em posição de enrolamento em situação de estresse (escala 1 cm).



Porém, segundo Ximenes, Mateus e Penha (2011), determinar padrões alimentares em guildas dentro de uma comunidade pode ser um trabalho árduo, já que as espécies podem variar sua dieta em função do espaço e tempo e de seu desenvolvimento, e sua presença no habitat influencia diretamente o tamanho das cadeias alimentares. Somado a isso, variações podem ser confundidas no registro fóssil enriquecendo a diversidade local por mistura lateral e temporal como já comentado (Sepkoski et al., 1981).

## PALEOCOMUNIDADES E GILDAS MARINHAS BENTÔNICAS

No sistema marinho bentônico ocorre uma divisão trófica entre herbívoros, detritívoros, onívoros, carnívoros, filtradores, sedimentófagos e suspensívoros. Além disso, em termos de estudo de comunidades, recentes ou não, alguns zoólogos passaram a assumir que a maioria delas é constituída de maneira a haver pouca ou quase nenhuma interação entre as espécies, permitindo em algum momento a invasão por diferentes espécies (Valkenburgh, 1995). Essa concepção, entretanto, não constitui consenso no meio acadêmico.



As comunidades bentônicas são caracterizadas por histórias de vida similares às plantas terrestres que possuem adultos sésseis produzindo propágulos diversos (Chang & Marshall, 2016). Como essas comunidades marinhas costumam apresentar um período larval curto, podem ser encontrados altos níveis de variação, frequentemente em escalas espaciais pequenas, que podem ser explicados por interações entre diferentes espécies ou por variações ambientais de pequena escala (Chang & Marshall, 2016). Competidores mais fracos ao chegarem cedo no seu novo local (via larval) evitam extinção na comunidade por meio de antecipação do nicho; já espécies dominantes também tentam monopolizar o local chegando mais cedo que outros membros das guildas (Chang & Marshall, 2016).

O espectro das guildas, segundo Aberhan (1994), tende a ser amplamente controlado por fatores biológicos, diante disso, o autor dividiu as comunidades bentônicas do Mesozoico em cinco paleoambientes: salinidade controlada; granulação grosseira em águas rasas; granulação finas em águas rasas; plataforma média a externa; oxigenação controlada. A partir disso, as seguintes guildas foram definidas:

- Animais suspensívoros de infauna rasa a moderadamente profunda que incluem alguns bivalves anomalodesmatas (moluscos de água salgada) e *Lingula* sp;
- Animais detritívoros de infauna rasa como bivalves nuculoides;
- Animais suspensívoros de infauna profunda;
- Animais suspensívoros endobissados;
- Animais suspensívoros epibissados (essas três últimas podendo ser representados também por certos bivalves);
- Animais suspensívoros de epifauna livre como *Australocoelia* sp, *Schuchertella* sp, *Australospirifer inheringe* e *Orbiculoidea* sp;
- Animais suspensívoros de epifauna sésil representados por *Conularia quíchuá*;
- Animais detritívoros e herbívoros de epifauna móvel sendo esses, trilobitas, gastrópodes e Tentaculitoideos;
- Animais carnívoros de epifauna móvel.

Esse estudo não distinguiu rastejantes de animais de infauna rápida suspensívora sifonada ou suspensívoros epibissados eretos de reclinados (Aberhan, 1994).

O trabalho de Aberhan (1994), apesar de não se referir especificamente ao Devoniano, pode ser aplicado nas classificações paleoecológicas deste período ao discernir guildas e posicioná-la em seus paleoambientes, além de abordar uma fauna marinha bentônica muito similar à fauna presente na Biorregião *Malvinoxhosan* em hábitos de vida e alimentação.

O primeiro pesquisador a se dedicar à organização das assembléias fósseis até então Malvinocáfricas (*Malvinoxhosan*) foi Clarke (1913). Mais tarde Boucot (1971) passou a utilizar paleocomunidades para compreender a distribuição da fauna desse período. Para isso, organizou as espécies identificadas em comunidades de acordo com as suas semelhanças taxonômicas e hábitos inferidos. Boucot (1971) identifica cinco paleocomunidades essenciais nas águas rasas *Malvinoxhosan*:

- *Lingula* composta por braquiópodes como *Lingula* e *Orbiculoidea*, bivalves, Trilobitas Homalonotídeos e gastrópodes *Plectonotus* (Fig. 10);
- Comunidade *Eocoelia* (*Australocoelia*) com braquiópodos mutationelídeos como *Pleurothyrella*, *Derbyina* e *Scarphiochoelia* (Fig. 11);
- Comunidade *Notichonetes* (*Pleurochonetes*) intermediária a *Eocoelia* (Fig. 12);
- Comunidade *Australospirifer* representada em grande parte por braquiópodos, alguns trilobitas, bivalves e gastrópodes (Fig. 13);
- Comunidade Pelágica de microfósseis palinomórficos e Asterozoa.

Figura 10: Paleocomunidade *Lingula*: 1- *Lingula*; 2- *Orbiculoidea*; 3- *Plectonotus*; 4- *Derbyina*; 5- Bivalvia; 6- Trilobitas Homalonotídeos.

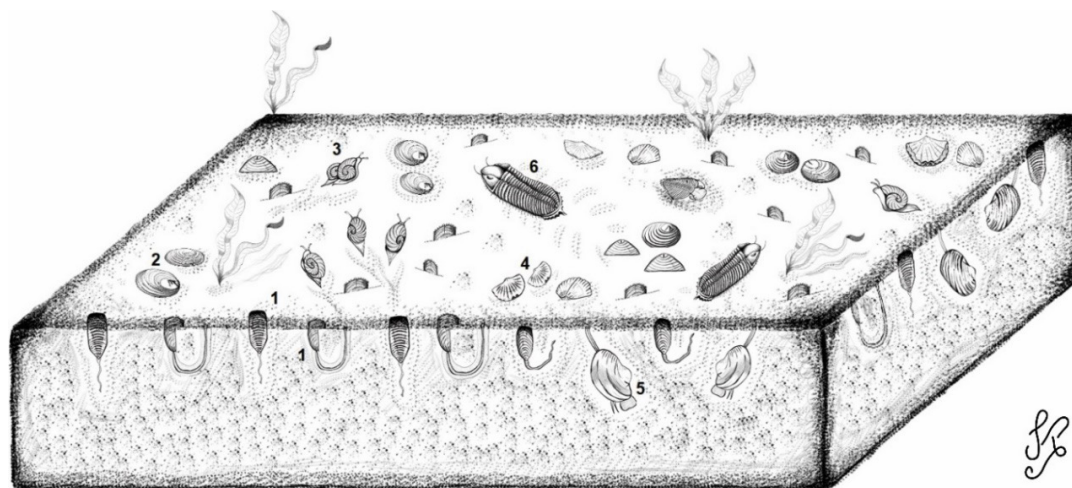


Figura 11: Paleocomunidade *Eocoelia* (*Australocoelia*): 1- *Australocoelia*; 2- *Derbyina*.

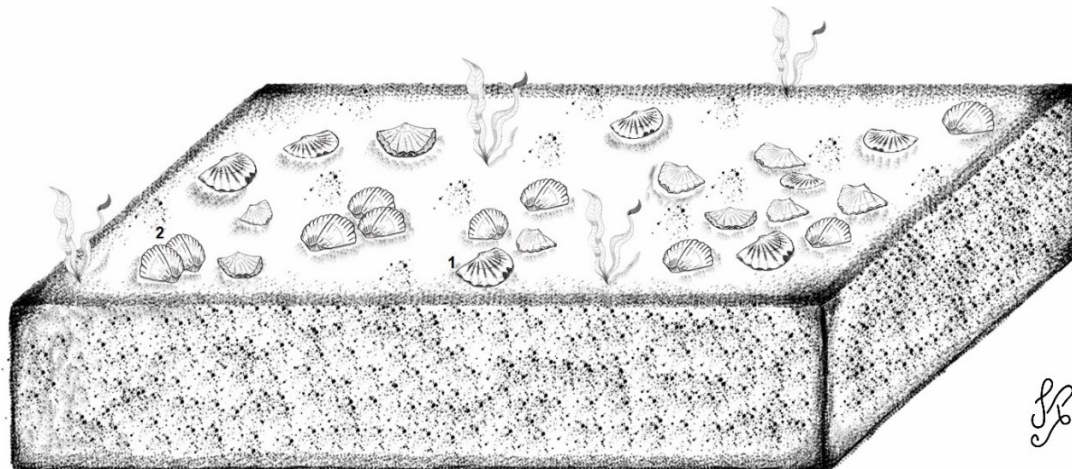


Figura 12: Paleocomunidade de *Notichonetes* (*Pleurochonetes*): 1- *Pleurochonetes*; 2-*Schuchertella*; 3-*Australocoelia*; 4-*Orbiculoidea*; 5- *Bivalvia*.

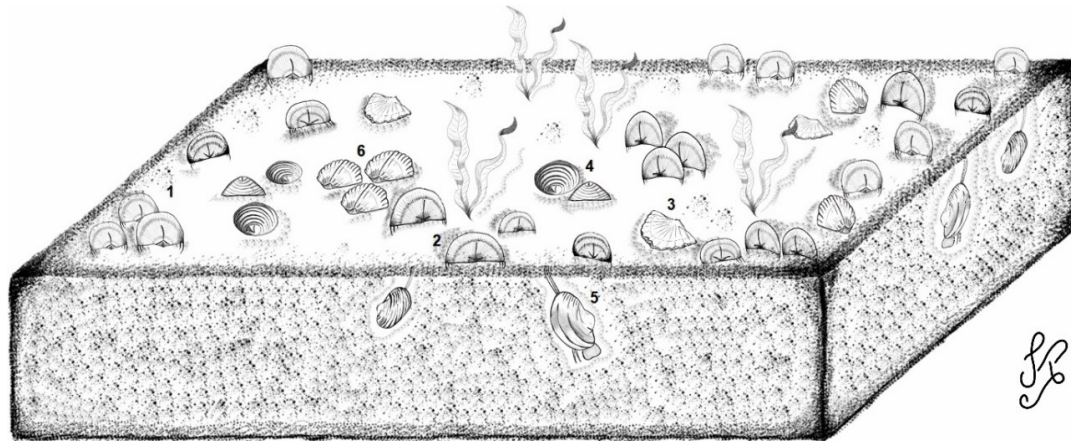
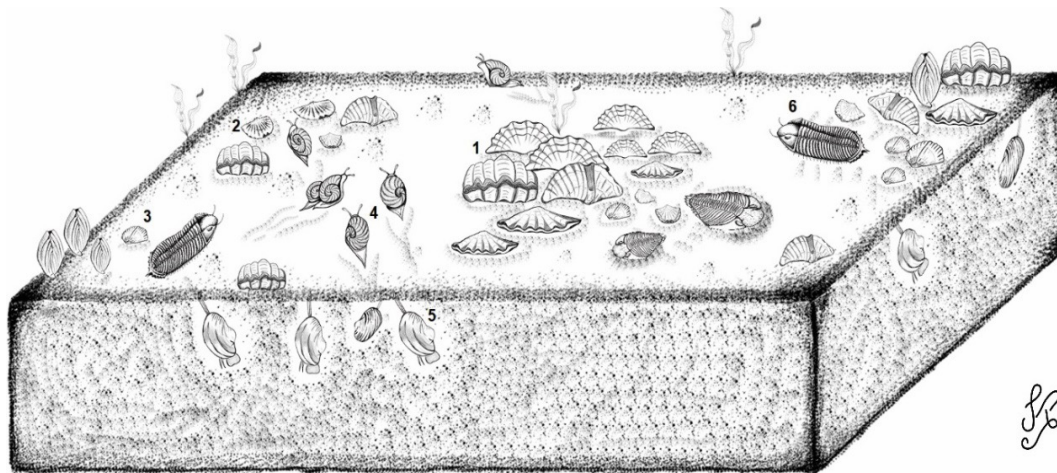


Figura 13: Paleocomunidade *Australospirifer*: 1- *Australospirifer*; 2 e 3- Braquiópodes mutacionelídeos; 4- Gastrópode; 5- *Bivalvia*; 6- *Trilobita*.



A partir do trabalho de Boucot (1971), Hiller e Theron (1988) reavaliaram as paleocomunidades bentônicas do Devoniano Sul Africano e identificaram cinco paleocomunidades no Grupo Bokkeveld do Devoniano Inferior:

- Comunidade *Tidal Flat*, que corresponde a região de planície de maré com gêneros como *Lingula*, *Orbiculoidea*, *Tropidoleptus*, *Plectonotus*, *Burmesisteria*, *Nuculites*, *Sanguinolites*, *Paraprothyris*, *Janeia*, *Palaeoneilo* e *Modiomorpha*;
- Comunidade *Distributary Mouth Bar*, que representa o ambiente de maior energia no *Bokkeveld* com substrato grosso e firme onde se estabeleceram suspensívoros epinaunais como braquiópodes (*Australospirifer*);
- Comunidade *Delta Slope*, intermediária entre plataformais e deltaicas. Sua fauna é mais diversa por esse motivo, e consiste predominantemente de suspensívoros



- epifaunais representados por braquiópodes como *Australocoelia*, mas também bivalves, gastrópodes e trilobitas, além de crinoides e animais da classe Tentaculitoidea;
- Comunidade *Shelf*, que ocupa ambientes de águas profundas abaixo da turbulência das ondas. Sua fauna é a mais diversa das comunidades, predominantemente de braquiópodes, seguido de trilobitas, bivalves e gastrópodes. Observados poucos equinodermas, hyolittídeos corais, briozoários, conularídeos e cefalópodes. Os grupos alimentares consistem em suspensívoros, bivalves infaunais e epifaunais de vida livre, número significativo de detritívoros, e alguns predadores e herbívoros gastrópodes que sugerem ter existido uma profundidade suficiente para o desenvolvimento de plantas;
  - Comunidade *Lower Shoreface*, dominada por suspensívoros epifaunais, a maioria adaptada para viver presa ao sedimento ou rocha em ambientes de águas rasas turbulentas.

No trabalho de Hiller e Theron (1988), ao contrário de Boucot (1971), evitou-se nomear as comunidades pela sua composição faunística, dando preferência ao ambiente habitado, pois isso impede confusão na hora da análise de comunidades que tenham os mesmos organismos, mas em ambientes diferentes. Entretanto Frest, Witzke e Brett (1999) sugerem denominar as comunidades com o nome do táxon numericamente mais expressivo, comumente pertencente a uma única guilda e a um táxon principal, assim evitando que táxons menores sejam estudados predominantemente em uma comunidade que possua um táxon mais expressivo.

No Brasil, referente a guildas de invertebrados do Devoniano, Ghilardi (2004) realizou um estudo tafonômico de trilobitas da Formação Ponta Grossa, agrupando-as de maneira satisfatória conforme sua alimentação, localização nas camadas oceânicas e aparatos taxonômicos. Seguindo Bambach (1983), que os dividiu em guildas de céfalo assimétrico em relação ao pigídio; céfalo simétrico em relação ao pigídio; os de ornamentação elaborada; cegos de tórax curto e os de forma agnostidea, Ghilardi (2004) propõe que essas diferenciações morfológicas implicam em seus hábitos alimentares, que podem ser (a) predadores (incluindo os necrófagos); (b) comedores de partículas; (c) suspensívoros; (d) filtradores (adotada principalmente pelos trilobites em estágio ontogenético larval); (e) parasitas. Aqueles que mantêm o hipóstoma ligado à dobra cefálica pertencem à guilda predadora e os que não apresentam essa característica (no caso, todos os da Bacia do Paraná) são detritívoros (Ghilardi, 2004).

Sedorko et al. (2021) realizaram uma divisão em icnoguildas do intervalo Praguiano-Frasniano na Bacia do Paraná de acordo com as suas distribuições estratigráfica chegando às seguintes icnoguildas: *Asterosoma*, *Zoophycos*, *Glossifungites*, *Phycosiphon*, *Macaronichnus*, *Teichichnus*, *Skolithos* e *Planolites*, não existindo até o momento nenhum outro trabalho mais aprofundado com esse enfoque.

Assim, Certain, Dormman e Planque (2013) observam que a relação entre biodiversidade e ambiente pode ser muito diferente entre guildas e modelar essas diferenças permite uma previsão e descrição mais detalhadas da relação entre ambiente e biodiversidade.

Portanto, aplicar análises com enfoque ecológico sobre o material fóssil pode oferecer maiores informações sobre os paleoambientes e sua composição. Além disso, Simberloff e Dayan (1991) lembram que guildas focam em espécies competindo simpatricamente, apesar de suas diferenças taxonômicas, eliminando o duplo uso de nicho tanto para o papel funcional das espécies quanto para as condições necessárias para uma espécie existir em um ambiente em particular, e ainda são úteis no uso comparativo de comunidades.

## CONCLUSÃO

Percebe-se que pesquisadores de paleoinvertebrados marinhos só passaram a abordar questões paleoecológicas após o tema já estar bem estabelecido na área da ecologia, isso porque no início da paleontologia o enfoque principal eram estudos estratigráficos e taxonômicos. Também, a maioria optou por realizar suas pesquisas usando as classificações de comunidades e guildas.

Na Bacia do Paraná, dentre os trabalhos mais aprofundados nesse tema destacam-se Boucot (1971), Ghilardi (2004) e Sedorko et al. (2021). Aqui também procurou-se trazer outros trabalhos relacionados, como Aberhan (1994), que apresenta uma excelente análise paleoambiental da fauna de invertebrados marinhos, e Hiller e Theron (1988), possivelmente os únicos que revisaram as paleocomunidades de Boucot (1971) até o momento.

Com o advento da tafonomia, da estratigrafia de sequência e incorporação de outras classificações ecológicas, como grupos funcionais, anteriormente não empregadas, sequer formuladas, entre os paleontólogos, há necessidade de uma revisão dos trabalhos sob essa nova ótica.

## REFERÊNCIAS

- Aberhan, M. (1994). Guild-Structure and Evolution of Mesozoic Benthic Shelf Communities. *Palaios*, 9 (6), 516-545. <https://doi.org/10.2307/3515126>
- Assine, M. L. (1996). *Aspectos da estratigrafia das seqüências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil*. 1996. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, IGc/USP, São Paulo, SP, Brasil. Recuperado de <https://teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44136/tde-10112015-154800/pt-br.php>
- Bahr, L.M.J. (1982). Functional taxonomy: an immodest proposal. *Ecol. Modelling*, 15, 211-233. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(82\)90027-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(82)90027-8)
- Bambach, R. K. (1983). Ecospace Utilization and Guilds in Marine Communities through the Phanerozoic. In M.J.S. Tevesz et al. (Orgs.). *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities* (Cap. 15, pp. 719-744). New York: Springer Science+Business Media.
- Barbault, B. et al. (1991) Conceptual Framework and Research Issues for Species Diversity at the Community Level. In O. Solbrig (ed.) *From genes to ecosystems: A research agenda for biodiversity*. (pp. 37-71). Cambridge: International Union of Biological Science.
- Bergamaschi, S. (1999). *Análise estratigráfica do Siluro-Devoniano (Formações Furnas e Ponta Grossa) da sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, IGc/USP, São Paulo, SP, Brasil. Recuperado de <https://teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44136/tde-18112015-101431/pt-br.php>



- Blaum, N. et al. (2011) How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodivers Conserv*, 20, 2333–2345. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-9995-1>
- Blondel, J. (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100, 223–231. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12152.x>
- Bosetti, E.P., Grahn, Y., Horodyski, R.S., Mendlowicz Mauller, P., Breuer, P., & Zabini, C. (2011). An earliest Givetian “Lilliput effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. *Paläontologische Zeitschrift*, 85, 49–65. <https://doi.org/10.1007/s12542-010-0075-8>
- Bosetti, E.P., Grahn, Y., Horodyski, R.S., & Mauller, P.M. (2012). The first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidence. *Journal of South American Earth Sciences*, 37, 228–241. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2012.02.006>
- Botkin, D.B. (1975) Functional groups of organisms in model ecosystems. In S.A. Levin (ed.) *Ecosystem analysis and prediction*. (pp. 98–102). Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics, Recuperado de <https://www.scopus.com/record/display.uri?eid=2-s2.0-84917815030&origin=inward&txGid=b1767e0ba9c6df81e8659c6630a74303>
- Boucot, A.J., Johnson, J.G., & Talent, J. A. (1969). Early devonian brachiopod zoogeography. *Special Paper of the Geological Society of America*, 119, 1–59. <https://doi.org/10.1130/SPE119-p1>
- Boucot, A.J. (1971). Malvinokaffric Devonian Marine Community Distribution- and Implications for Gondwana. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 43, 23–49. Recuperado de <http://memoria.bn.br/DocReader/DocReaderMobile.aspx?bib=158119&PagFis=36510&Pesq=>
- Boucot, A.J. (1975). *Evolution and extinction rate controls: Developments in paleontology and Stratigraphy*. New York: Elsevier. Recuperado de <https://www.elsevier.com/books/evolution-and-extinction-rate-controls/boucot/978-0-444-41182-2>
- Boucot, A.J. (2005). Ecostratigraphy’s Basis, using Silurian and Devonian Examples, with Consideration of the Biogeographic Complication. In E. A. M. Koutsoukos. *Applied Stratigraphy*. (Cap. 3, pp. 55–71). Dordrecht: Springer.
- Boucot, A.J., & Gray, J. (1983). A Paleozoic Pangea. *Science*, 222 (4624), 571–781. <https://doi.org/10.1126/science.222.4624.571>
- Boucot, A.J. (1985). Late Silurian-Early Devonian Biogeography, Provincialism, Evolution and Extinction. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 309, 323–339. <https://doi.org/10.1098/rstb.1985.0089>
- Boucot, A.J., Xu, C., Scotese, C., & Morley, R.J. (2013). Phanerozoic Paleoclimate: An Atlas of Lithologic Indicators of Climate. *SEPM*. (11). Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/344396011\\_PHANEROZOIC\\_PALEOCLIMATE\\_AN\\_ATLAS\\_OF\\_LITHOLOGIC\\_INDICATORS\\_OF\\_CLIMATE\\_SEPM\\_no\\_11](https://www.researchgate.net/publication/344396011_PHANEROZOIC_PALEOCLIMATE_AN_ATLAS_OF_LITHOLOGIC_INDICATORS_OF_CLIMATE_SEPM_no_11)
- Briand, F., & Cohen, J. E. (1987). Environmental Correlates of Food Chain Length. *Science*, 238, 956–960. <https://doi.org/10.1126/science.3672136>
- Brito, I.M., Carvalho, I.S., Vicalvi, M.A., & Carvalho, M.G.P. (2000) Artrópodes. In I.S. Carvalho (ed.). *Paleontologia*, (pp. 423–451). São Paulo: Interciência.
- Brusca, R.C., & Brusca, G.J. (2013) Arquitetura Animal e o Conceito de Bauplan. In R.C. Brusca, & G.J. Brusca. *Invertebrados* (Cap. 3, pp. 42–95). Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Carbonaro, F.A., Langer, M.C., Nihei, S.S., Ferreira, G.S., & Ghilardi, R.P. (2018). Inferring ancestral range reconstruction based on trilobite records: a study-case on *Metacryphaeus* (Phacopida, Calmoniidae). *Scientific Reports*, 8 (15179), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33517-5>
- Certain, G., Dormman, C. F., & Planque, B. (2013). Choices of abundance currency, community definition and diversity metric control the predictive power of macroecological models of biodiversity, *Global Ecology and Biogeography*, 31 (9), 1–11. <https://doi.org/10.1111/geb.12119>Richter

- Chang, C.Y., & Marshall, D.J. (2016). Spatial pattern of distribution of marine invertebrates within a subtidal community: do communities vary more among patches or plots? *Ecology and Evolution*, 6, 8330-8337. <https://doi.org/10.1002/ece3.2462>
- Chlupáč, I., & Kukul, Z. (1986). Reflection of possible global Devonian events in the Barrandian area, CSSR. In O.H. Walliser (ed.), *Global Bio-events* (pp.171-179). Berlin: Springer. <https://doi.org/10.1007/BFb0010201>
- Clarke, J. M. (1913). *Fosseis Devonianos do Paraná*. Rio de Janeiro: Ministério Da Agricultura, Industria e Comercio.
- Clarke, J. M. (1919) *Falklandia*. Albany: State Museum. <https://doi.org/10.1073/pnas.5.4.102>
- Cocks, L.R.M., & Torsvik, T.H. (2002). Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review. *Journal of the Geological Society*, 159, 631-644.
- Copper, P. (1977). Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian – Famennian mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 21, 165 – 207.
- Cummins, K.W. (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24, 631-641. <https://doi.org/10.2307/1296676>
- Derby, O. A. (1878) Geologia da região diamantífera da província do Paraná, no Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, 3, 89-96.
- Domingues, M.L. (2003) *Efeito das variações de salinidade na taxa de sobrevivência de Sphaeroma serratum (Fabricius, 1787) encontrados na Região da Marina da Glória, Rio de Janeiro*. Monografia de Graduação em Ciências Biológicas. Universidade do Rio de Janeiro, URJ, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Faber, J.H. (1991). Functional Classification of Soil Fauna: A New Approach. *Oikos*, 62(1), 110-117. <https://www.jstor.org/stable/3545458>
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits Jr, W.J., Buskirk, J.V., & McCollum, S.A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147, 282-286.
- Farias, A.A., & Jaksic, F.M. (2006). Assessing the relative contribution of functional divergence and guild aggregation to overall functional structure of species assemblages. *Ecological Informatics*, (1), 367-375. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2006.09.003>
- Frest, T.J., Witzke, B.J., & Brett, C.E. (1999). Caradocian-Gedinnian echinoderm associations of central and eastern North America. In A. J. Boucot, & J. D. Lawson. *Paleocommunities – A Case Study from the Silurian and Lower Devonian* (pp. 638-783). Cambridge: Cambridge University Press.
- Ghilardi, R.P. (2004). *Tafonomia Comparada e Paleocologia dos macroinvertebrados (ênfase em Trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub- Bacia Apucarana), Estado do Paraná, Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, IGc/USP, São Paulo, SP, Brasil. Recuperado de <https://teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44136/tde-08012016-144025/pt-br.php>
- Grahn, Y., Mauller, P.M., Breuer, P., Bosetti, E.P., Bergamaschi, S. & Pereira, E. (2010). The Furnas/Ponta Grossa contact and the age of the lowermost Ponta Grossa Formation in the Apucarana Sub-Basin (Paraná Basin, Brazil): integrated palynological age determination. *Rev. bras. Paleontol.*, 13 (2), 89-102. <https://doi.org/10.4072/rbp.2010.2.02>
- Grahn, Y., Mauller, P.M., Bergamaschi, S. & Bosetti, E.P. (2013). Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Subbasin (Paraná Basin, south Brazil): Additional data and correlation. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 198, 27-44. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.10.006>
- Hiller, N., & Theron, J.N. (1988). Bentic Communities in the South African Devonian. *Canadian Society of Petroleum Geologists*, 14, 229-242.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, p. 415-427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Isaacson, P.E., & Sablock, P.E. (1990). Devonian palaeogeography and palaeobiogeography of the Central Andes. *Geological Society Memoir*, 12, 431-435. <https://doi.org/10.1144/GSL.MEM.1990.012.01.40>
- Jaksić, F.M. (1981) Abuse and Misuse of the Term “Guild” in Ecological Studies. *Oikos*, 37(3), 397-400.

- Kearney, M., Simpson, S.J., Raubenheimer, D., & Helmuth, B. (2010) Modelling the ecological niche from functional traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, London*, 365, 3469-3483. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0034>
- Kesling, R.V., & Chilman, R.B. (1975). Strata and megafossils of the Middle Devonian Silica Formation. *Papers on Paleontology*, 8, 1-408.
- Lange, F.W., & Petri, S. (1967). The Devonian of the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências*, 21(22), 5-55.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, 16, 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Maack, R. (1947). Breves notícias sobre a geologia dos Estados do Paraná e Santa Catarina. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 2, 63-154.
- MacNally, R. C. (1983). On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology*, 64, 1646-1652. <https://doi.org/10.2307/1937517>
- MacMahon, J.A., Schimpf, D., Andersen, D.C., Smith, K.G., & Bayn Jr, R.L. (1981). An Organism-centered Approach to some Community and Ecosystem Concept. *Journal of Theoretical Biology*, 88, 287-307. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90077-1](https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90077-1)
- Melo, J.H.G. (1985). *A Província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil: Estado Atual dos Conhecimentos*. Tese de Mestrado em Ciências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, IGEO/UFRJ, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Melo, J.H.G. (1988). The Malvinokaffric Realm in The Devonian of Brazil. *The Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir*, 14, 669-703. Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/265520052\\_A\\_Provincia\\_Malvinocafrika\\_no\\_Devoniano\\_do\\_Brasil\\_MSc\\_Dissertation\\_UFRJ\\_1985\\_vol\\_23\\_except\\_Figs\\_1-182\\_and\\_Col\\_Sections\\_1-25](https://www.researchgate.net/publication/265520052_A_Provincia_Malvinocafrika_no_Devoniano_do_Brasil_MSc_Dissertation_UFRJ_1985_vol_23_except_Figs_1-182_and_Col_Sections_1-25)
- Menge, B.A. et al. (1986). Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 100, 225-69. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(86\)90164-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(86)90164-4)
- Milani, E.J. (1997). *Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana Sul-ocidental*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, IGc/UFRS, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Milani, E.J. (2004). Comentários sobre a origem e a evolução tectônica da Bacia do Paraná. In V. Mantesso-Neto, A. Bartorelli, C.D.R. Carneiro, & B.B. Brito-Neves (Org.). *Geologia do Continente Sul-Americano: Evolução da obra de Fernando Flavio Marques de Almeida* (Cap. 16, pp. 265-279). Rio de Janeiro: BECA.
- Milani, E.J., & Ramos, V.A. (1998). Orogenias Paleozóicas no Domínio Sul-ocidental do Gondwana e os Ciclos de Subsidência da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, 28(4), 473-484.
- Newsome, S.D., Del Rio, C.M., Bearshop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and Environment*, 5, 429-436. Recuperado de [http://www.ibiologia.unam.mx/directorio/r/d\\_renton/pdf/2012/Newsome%20et%20al%202007%20Frontiers%20in%20Ecology.pdf](http://www.ibiologia.unam.mx/directorio/r/d_renton/pdf/2012/Newsome%20et%20al%202007%20Frontiers%20in%20Ecology.pdf)
- Oliveira, A.P., & Cunha, A.N. (1937). Contribuição a geologia do município de Tibagy. In E. P. Oliveira. *Relatório anual do director, anno de 1936*. (pp. 62-71). Rio de Janeiro: Serviço Geológico e Mineralógico.
- Paine, R.T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.*, 49, 667-685.
- Penn-Clarke, C.R. (2019). The Malvinokaffric Realm in the Early-Middle Devonian of South Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 158, 1-19. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2019.103549>
- Penn-Clarke, C.R. & Harper, D.A.T. (2021). Early-Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitudes: A case study from southwestern Gondwana. *The Geological Society of America*, 133(3/4), 819-836. <https://doi.org/10.1130/B35670>

- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Petri, S. (1948). *Contribuições ao Estudo do Devoniano Paranaense*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, IGEO/UFRJ, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. Recuperado de <https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44994/tde-07072016-161100/pt-br.php>
- Puente, M.A.A. et al. (2008). A Biosfera e os Ecossistemas. In E. J. Redal (Orgs.). *Enciclopédia do Estudante: Ecologia e Desenvolvimento Sustentável*. (pp.16-58) São Paulo: Moderna.
- Richter, R. (1941). *Devon. Geologische jahresbericht*, 3A, 31-43.
- Richter, R., & Richter, E. (1942). Die Trilobiten der Weismes-Schichten am Hohen Venn, mit Benmerkungen uber die Malvinocaffrische provinz. *Seckenbergianna*, A.M. 25 (1/3), 156-79.
- Root, R.B. (1967). The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Society of America*, 37(4), 317-350. <https://doi.org/10.2307/1942327>
- Schimper, A.F.W. (1898). *Pflanzen-Geographie auf physiologis- cher Grundlage*. Jena: Fischer.,
- Schoener, T.W. (1986). Mechanistic Approaches to Community Ecology: A New Reductionism. *American Zoologist*, 26, 81-106.
- Schwarz, E.H.L. (1905). The rocks of Tristan D'acunha, brought back by H.M.S. Odin, 1904, with their bearing on the question of the permanence of ocean basins. *Transactions of the South African Philosophical Society*, 16, 9-51. <https://doi.org/10.1080/21560382.1905.9526044>
- Schwarz, E.H.L. (1906). The Former Land Connection Between Africa and South America. *The Journal of Geology*, 14 (2), 81-90. <https://doi.org/10.1086/621283>
- Scotese, C.R., Boucot, A.J., & Mckerrow, W.S. (1999). Gondwanan paleogeography and paleoclimatology. *Journal of African Earth Sciences*, 28, 99-114. Recuperado de [https://www.academia.edu/11794003/Gondwanan\\_paleogeography\\_and\\_paleoclimatology?from=cover\\_page](https://www.academia.edu/11794003/Gondwanan_paleogeography_and_paleoclimatology?from=cover_page)
- Sedorko, D., Netto, R., Savrda, C., Assine, M., & Tognoli, F.M.W. (2017). Chronostratigraphy and environment of Furnas Formation by trace fossil analysis: Calibrating the lower Paleozoic Gondwana realm in the Paraná Basin (Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487, 307-320. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.09.016>
- Sedorko, D., Netto, R., & Horodyski, R.S. (2018). A Zoophycos carnival in Devonian beds: Paleoecological, paleobiological, sedimentological, and paleobiogeographic insights. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83, 81-95. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.07.016>
- Sedorko, D. et al. (2021). Paleoecologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. *Journal of South American Earth Sciences*, 109, 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103200>
- Sepkoski Jr, J.J., Bambach, R. K., Raup, D.M., & Valentine W. (1981). Phanerozoic marine diversity and the fossil record, *Nature*, 293, 435-437.
- Simberloff, D., & Dayan, T. (1991). The guild concept and the structure of ecological Communities. *Annu. Rev. Ecol., Syst.* 22, 115-43. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.22.110191.000555>
- Szaro, R.C. (1986). Guild management- an evaluation of avian guilds as a predictive tool. *Environ Manag*, 10, 681-688. <https://doi.org/10.1007/BF01866772>
- Urbanek, A. (1993). Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: A Palaeobiological model. *Historical Biology*, 7(1), 29-50. <https://doi.org/10.1080/10292389309380442>
- Valkenburgh, B.V. (1995). Tracking ecology over geological time: evolution within guilds of vertebrates. *Tree*, 10(2), 71-76.
- Ximenes, L.Q.L., Mateus, L.A.F., & Penha, J.M. F. (2011). Variação temporal e espacial na composição de guildas alimentares da ictiofauna em lagoas marginais do Rio Cuiabá, Pantanal Norte. *Biota Neotropica*, 11(1), 205-216.

Wilson, J.B., & Gitay, H. (1999). Alternative classifications in the intrinsic guild structure of a New Zealand tussock grassland. *Oikos*, 86, 566-572. <https://doi.org/10.2307/3546661>

Yodzis, P. (1982). The compartmentation of real and assembled ecosystems. *Am. Nat.*, 120 (55), 1-70. <https://doi.org/10.1086/284013>

*Recebido em 05/out./2022*

*Aceito em 17/nov./2022*

*Publicado em 01/dez./2022*