

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**INTERAÇÕES PREDADOR-PRESA E SUAS CONSEQUÊNCIAS
PALEOECOLÓGICAS EM INVERTEBRADOS DO DEVONIANO DA BACIA
DO AMAZONAS**

Lorenzo Valenza Calabria

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Juliana de Moraes Leme Basso

MONOGRAFIA DE TRABALHO DE FORMATURA
(TF-2015 / 29)

SÃO PAULO
2015

TF
C141
LV.i •

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS



**INTERAÇÕES PREDADOR-PRESA E SUAS CONSEQUÊNCIAS
PALEOECOLÓGICAS EM INVERTEBRADOS DO DEVONIANO DA BACIA
DO AMAZONAS**

Lorenzo Valenza Calabria

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Juliana de Moraes Leme Basso

MONOGRAFIA DE TRABALHO DE FORMATURA

(TF-2015 / 29)

IGc-Instituto de Geociências



Interações predador-presa e suas consequências
paleoecológicas em invertebrados do Devoniano da
M26517

SÃO PAULO

2015

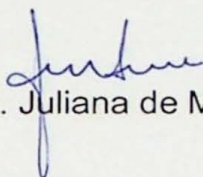
AGRADECIMENTOS

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**INTERAÇÕES PREDADOR-PRESA E SUAS CONSEQUÊNCIAS
PALEOECOLÓGICAS EM INVERTEBRADOS DO DEVONIANO DA BACIA
DO AMAZONAS**

Lorenzo Valenza Calabria



Orientadora: Profª. Drª. Juliana de Moraes Leme Basso

MONOGRAFIA DE TRABALHO DE FORMATURA

(TF-2015 / 29)

SÃO PAULO

2015

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao meu pai, minha mãe e meu irmão, por toda a educação, cultura, ética e justiça que se dispuseram a me ensinar.

Gostaria também de agradecer a todos meus professores, do colégio e da faculdade, que despertaram em mim o interesse pelo questionamento e pela ciência.

Gostaria de agradecer aos meus amigos da escola e da faculdade, pelo imenso apoio em todas as decisões.

Gostaria de agradecer a Amanda Magalhães, por ter tornado o ano de 2015 incrível e por estar ao meu lado durante todo meu último ano de faculdade.

E por fim, gostaria de agradecer a professora e orientadora Juliana, que teve paciência para me orientar durante esses últimos dois anos de graduação e que me deu a oportunidade de conhecer uma ciência até então pouco conhecida para mim.

Índice

Resumo	2
Abstract.....	3
1. Introdução.....	4
1.1. Problemática envolvida	5
2. Objetivo	7
3. Trabalhos Prévios.....	7
3.1. Contexto Geológico	7
3.2. A importância do estudo das marcas de predação.....	11
3.3. Predação no registro fossilífero.....	12
4. Materiais e Métodos.....	17
4.1. Coleção/Amostragem.....	17
4.2. Metodologia para definição da origem predatória das perfurações.....	17
4.3. Preparação dos fósseis	18
4.4. Identificação das espécies	19
4.5. Análises de implicações paleoecológicas	19
5. Resultados e Interpretações	19
5.1. Espécies identificadas	19
5.2. Análise das marcas de predação	20
5.3. Seletividade da presa/espécie.....	29
5.4. Seletividade por local	29
5.5. Seletividade por tamanho	30
6. Discussão	35
7. Conclusões.....	37
8. Referências Bibliográficas.....	38
9. Anexo.....	46

RESUMO

A sucessão de rochas sedimentares do Devoniano da Bacia do Amazonas encerra, sem dúvida, um dos mais ricos e diversificados conteúdos fossilíferos no que tange aos macrofósseis de invertebrados marinhos. Por terem sido animais dotados de conchas de calcário e carapaças biomineralizadas, os braquiópodes e trilobitas, respectivamente, deixaram um extenso registro fossilífero no Paleozoico. As informações que as perfurações criadas por predação geram e a abundância dessas no registro fossilífero permitem o estudo paleoecológico e o entendimento do papel que essas interações biológicas têm na evolução das espécies. Os vestígios fósseis deixados por predadores nas carapaças de suas presas são os mais comuns e mais bem estudados indicadores da interação biótica, e dentro desses vestígios, as perfurações criadas por predação nas conchas de braquiópodes e carapaças de trilobitas foram o objeto de estudo deste projeto. Portanto, o projeto teve como objetivo avaliar as interações predador-presa e suas consequências paleoecológicas nos braquiópodes e trilobitas do Devoniano da Bacia do Amazonas. Foram analisadas 137 amostras de braquiópodes e 7 exemplares de trilobitas. Dentre os 137 braquiópodes analisados, foram reconhecidas perfurações de origem predatória em 3 espécimes. A frequência predativa foi de 2,18%. Frequências altas de predação (maiores que 20%) são comuns no final do Mesozoico e no Cenozoico, principalmente em assembleias fósseis de moluscos, enquanto que as assembleias fósseis do Paleozoico, composta principalmente por braquiópodes como presa, raramente excedem a frequência predativa de 10%. Sendo assim, os resultados encontrados no estudo estão de acordo com os dados do Paleozoico. Dos 7 espécimes de trilobitas analisados, foram encontrados 4 espécimes com marcas de predação. Diferentemente dos raros casos apresentados pela literatura de perfurações em trilobitas, as estruturas estudadas estão localizadas no céfalo do animal. Portanto, esses novos dados incorporam uma relação rara de dados de perfuração de origem predatória em trilobitas, tornando-se um dos casos mais antigos já registrados de predação por perfuração em trilobitas. A partir do estudo realizado, foi possível inferir que os estratos marinhos do Devoniano Médio da Bacia do Amazonas apresentam o fenômeno de predação a partir de perfurações deixadas nos braquiópodes e trilobitas, e que esse fenômeno apresentou baixa frequência predativa, indicando possivelmente que: a predação, como interação ecológica não foi localmente determinante na evolução dos grupos de invertebrados marinhos dessa localidade, ou, alternativamente, o Devoniano Médio da Bacia do Amazonas passava por um período em que os predadores não tinham desenvolvido aparatos morfológicos suficientes para perfurar em grande escala suas presas.

ABSTRACT

The sequence of Devonian sedimentary rocks of the Amazon Basin closes, undoubtedly, one of the most rich and diverse fossiliferous content as concerning to macrofossils of marine invertebrates. Because they were animals with limestone and biomineralized shells, brachiopods and trilobites, respectively, left an extensive fossil record in the Paleozoic. The information generated by perforations created by predation and its abundance in the fossil record enable paleoecological study and understanding of the role that these biological interactions have on the evolution of species. Fossil traces left by predators in the shells of their prey are the most common and best studied of the biotic interaction indicators, and within these traces, the holes created by predation in the shells of brachiopods and shells of trilobites were this project's object of study. Therefore, the project aimed to evaluate the predator-prey interactions and their paleoecological consequences on brachiopods and trilobites from the Devonian of the Amazon Basin. There were analyzed 137 samples of brachiopods and 7 specimens of trilobites. Among the 137 analyzed brachiopods, predatory origin of perforations were recognized in 3 specimens. The predation frequency was 2.18%. High predation frequencies (greater than 20%) are common in the late Mesozoic and Cenozoic, especially in fossil mollusks assemblage, while fossil assemblage of the Paleozoic, mainly composed of brachiopods as prey, rarely exceed the predation frequency of 10%. Thus, the results found in the study are in accordance with the Paleozoic data. From 7 analyzed specimens of trilobites, four specimens were found with predation marks. Unlike the rare cases presented in the literature of perforations in trilobites, the studied structures are located in the animal's head region. Therefore, these new data incorporate a rare relation of predatory origin of drilling data in trilobites, making it one of the oldest cases on record of predation by drilling in trilobites. From the study, it was possible to infer that marine strata from the Middle Devonian of the Amazon Basin presents the predation phenomenon from perforations left in brachiopods and trilobites, and that this phenomenon had low predation frequency; possibly indicating that: predation as ecological interaction was not locally determinant in the evolution of marine invertebrate groups at that location, or, alternatively, the Middle Devonian of the Amazon Basin went through a period in which predators had not developed enough morphological apparatus for drilling their prey in large-scale.

1. INTRODUÇÃO.

Dentre os principais grupos de invertebrados preservados nos sedimentos do Devoniano da Bacia do Amazonas, destacam-se braquiópodes, moluscos bivalves, gastrópodes, tentaculites, trilobitas, conulários, dentre outros (Fonseca, 2001).

Rathbun (1874, 1879), publicou os primeiros estudos sobre a classificação de braquiópodes da Bacia do Amazonas proveniente de coletas durante as expedições norte-americanas "Morgan" às regiões da Serra do Ererê e Monte Alegre, no Estado do Pará (Tabela 1). Segundo Rathbun, a fauna de braquiópodes da região de Ererê era muito semelhante à do Grupo Hamilton, Devoniano, EUA. Posteriormente, a expedição da Comissão Geológica do Império coletou amostras de braquiópodes de novos afloramentos nas margens dos rios Maecuru e Curuá. Clarke (1899) acrescentou informações sobre os braquiópodes da Bacia do Amazonas em relação às prováveis correlações do Devoniano da Bacia do Amazonas com estratos norte-americanos de mesma idade. A Expedição "Orville A. Derby", em 1896, também investigou os depósitos Devonianos desta bacia, na Serra do Ererê e Rio Maecuru. Esta campanha foi importante para os estudos de Katzer (1897 a, b, 1903, 1933), que descreveu novas espécies de braquiópodes e contribuiu para o entendimento da geologia das formações Maecuru e Ererê. Clarke (1913) comparou as faunas de braquiópodes da B. do Paraná e B. do Amazonas. Após décadas sem serem estudados, uma revisão sistemática das formações Maecuru e Ererê foi apresentada por Carvalho (1972, 1975). Melo (1985, 1988) discutiu o caráter paleobiogeográfico e geocronológico da fauna, baseado nos trabalhos de Lange & Petri (1967), Boucot (1971) e Cooper (1977). Machado *et al.*, (1996) fizeram um estudo preliminar sobre a distribuição espacial dos invertebrados marinhos da Formação Maecuru. Todos esses trabalhos serviram de embasamento para estudos subsequentes envolvendo macroinvertebrados da bacia (e.g., Távora & Souza, 1999; Fonseca, 2001; Fonseca, 2004; Silva & Fonseca, 2005; Scheffler *et al.*, 2006; Faria *et al.*, 2007; Ponciano & Machado, 2007; Ponciano *et al.*, 2007; Fonseca & Ponciano, 2011; Scheffler *et al.*, 2015). Fonseca (2001, 2004) apresentam a mais recente revisão sistemática e considerações geocronológicas e paleobiogeográficas sobre os braquiópodes da Bacia do Amazonas.

Tabela 1: Relação das campanhas feitas à Bacia do Amazonas. Referências em Fonseca & Ponciano (2011).

Expedição / Instituição /Pesquisador	Ano	Formação Geológica	Coleção Científica
Expedição “Morgan”.	1870 e 1871	Ererê	Museu Nacional/UFRJ; National Museum of Natural History/Smithsonian Institute (EUA)
Comissão Geológica do Império do Brasil	1876	Maecuru e Ererê	Museu Nacional/UFRJ
Expedição “Orville A. Derby”	1896	Maecuru e Ererê	Museu Nacional/UFRJ; Museu de Ciências da Terra/DNPM/RJ; Laboratório de Estudos de Comunidades Paleozoicas/UNIRIO
Friedrich Katzer (geólogo do Museu Paraense Emílio Goeldi)	1897 a 1903	Maecuru e Ererê	Museu Paraense Emílio Goeldi; New York State Museum (Albany, EUA)
Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil	1907	Maecuru e Ererê	Museu de Ciências da Terra/DNPM/RJ

1.1. Problemática Envolvida.

Por terem sido animais dotados de conchas de calcário, os braquiópodes deixaram um extenso registro fóssilífero, principalmente no Paleozoico, no qual foram os animais mais abundantes e diversificados da fauna Marinha. Porém, estudos sobre esses grupos do Período Devoniano presentes nas bacias sedimentares brasileiras são muito escassos (Fonseca, 2001).

No caso dos braquiópodes Calciata do Devoniano da Bacia do Amazonas, nenhum estudo paleoecológico sobre as relações predador-presa foi realizada, portanto, esse tipo de abordagem constitui um estudo inédito a ser realizado por esse projeto. Os braquiópodes são diversificados e podem ser localmente muito

abundantes. Estão representados tanto por elementos dos Lingulata, como dos Calciata, com destaque para os gêneros *Lingula* e *Australocoelia*, respectivamente. Ampla revisão dos braquiópodes das Bacias do Amazonas e Parnaíba foi realizada por Fonseca (2001).

Os trilobitas, por terem sido animais de corpo biomineralizado, também deixaram um abundante registro fossilífero nesse período (Silva & Fonseca, 2005). Muitas das evidências sobre interações predatórias nesse período vêm desses animais, sendo eles presas ou predadores (Babcock, 2003). Como principal grupo de artrópodes dos mares Paleozoicos, diferentes estudos sobre trilobitas vêm sendo realizados há pelo menos três décadas, porém, no Brasil, estudo paleontológicos recentes foram feitos por Ghilardi, (2004); Soares *et al.* (2008), Simões *et al.* (2009), Stasi (2013) na Bacia do Paraná, mas pouco foi acrescentado ao conhecimento dos trilobitas da Bacia do Amazonas desde os trabalhos de Hartt e Rathbun, (1875), Clark, (1895) e Katzer, (1903) (Silva & Fonseca, 2005). Por possuírem uma variação grande de tamanho, de hábitos de vida e de ocuparem diversos nichos marinhos, a predação em trilobitas e por trilobitas têm papel importante no desenvolvimento de ecossistemas e influência no desenvolvimento morfológico dos metazoários durante o Paleozoico (Babcock, 2003). Na bacia do Amazonas, os trilobitas do Devoniano ocorrem no Grupo Urupadi, tanto na Formação Maecuru, quanto na Formação Ererê (Silva & Fonseca, 2005).

A informação que as perfurações (de origem mecânica e não de origem química), criadas por predação geram, e a abundância dessas marcas no registro fossilífero permitem o estudo paleoecológico e o entendimento do papel que essas interações têm na evolução das espécies (Kelley & Hansen, 2003). Os vestígios fósseis deixados por predadores nas carapaças de suas presas são os mais comuns e mais bem estudados indicadores de interação biótica (Kowalewski, 2002) e dentre esses vestígios, as perfurações criadas por predação nas conchas de braquiópodes e corpos de trilobitas serão o objeto de estudo deste projeto. Esses vestígios de predação são uma das ferramentas mais poderosas e amplamente aplicadas para medir a intensidade de predação, uma vez que fornecem evidências diretas da interação predador-presa (Gorzalak *et al.*, 2013) e podem oferecer incrível riqueza de dados, tanto ecológicos quanto de comportamento (Kowalewski, 2002).

Kowalewski, (2002) discute as virtudes de se usar esses vestígios fósseis como indicadores de predação, entre elas, a de serem comuns em diferentes tipos de ambientes deposicionais, sua presença em carapaças de diversas presas, incluindo

invertebrados marinhos, o fato de estarem presentes ao longo do registro geológico e espacialmente espalhados, seu potencial de preservação em carapaças biomineralizadas, e por fim, oferecem evidências diretas de interação biótica, e consequentemente, uma variedade quantificável de dados sobre a interação predador-presa.

2. OBJETIVO.

O presente projeto de pesquisa teve como objetivo avaliar as interações predador-presa e suas consequências paleoecológicas nos braquiópodes e trilobitas do Devoniano da Bacia do Amazonas a partir da análise de perfurações predatórias.

3. TRABALHOS PRÉVIOS.

3.1. Contexto Geológico.

A Bacia do Amazonas é limitada ao norte pelo Escudo das Guianas, ao sul pelo escudo Brasil (ambas áreas de embasamento Arqueano-Proterozóico), a oeste limita-se com a Bacia dos Solimões pelo Arco de Purus e a leste é limitada pelo Arco de Gurupá. Envolve uma área de cerca de 500.000 Km² e está inserida em parte dos Estados do Pará e Amazonas (Cunha *et al.*, 1994; Cunha *et al.*, 2007).

A origem da Bacia do Amazonas ainda é tema de discussões, mas postula-se uma origem relacionada à dispersão de esforços no fechamento do Ciclo Brasileiro, com esforços compressivos leste-oeste e zonas de alívio sentido norte-sul, que corresponderia ao rifte precursor da Bacia do Amazonas. Após esse evento distensivo, ocorreu o resfriamento das massas magmáticas iniciando o processo de subsidência térmica regional e o desenvolvimento da sinéclise intracontinental (Cunha *et al.*, 2007).

As Formações Prosperança e Acari, reunidas no Grupo Purus, correspondem a depósitos localizados cuja gênese é anterior à efetiva implantação da sinéclise (Cunha *et al.*, 2007).

Os depósitos sedimentar e ígneo da Bacia do Amazonas correspondem estratigraficamente aos Grupos Trombetas (Neordoviciano – Lochkoviano/Eoemsiano - início da história deposicional da bacia), Urupadi (Neoemsiano- Eogivetiano), Curuá (Eofrasniano – Mesotournaisiano), Formação Faro (Neoviseano), Grupo Tapajós (Neobashkeriano – Neopermiano) e Grupo Javari (Aptiano – Mioceno/Plioceno) e são reflexo tanto das variações eustáticas do nível do mar quanto dos eventos tectônicos Paleozoicos que ocorreram na borda oeste da placa Gondwânica. Já a sua borda leste sofreu influência da tafrogenia Mesozoica do Atlântico Sul que resultou na formação

de grandes arcos e discordâncias regionais (Cunha *et al.*, 2007). Dados bioestratigráficos a partir de palinomorfos (Playford & Dino, 2000; Melo & Loboziak, 2003; Grahn & Melo, 2004; Grahn, 2005) e conodontes (Nascimento *et al.*, 2006) permitiram o estabelecimento dessas idades.

O Devoniano Médio na Bacia do Amazonas (Figura 1) é formado por sedimentos correspondentes a parte superior da Formação Maecuru e à Formação Ererê (Fonseca, 2004) e está bioestratigraficamente relacionado às Formações Jandiatuba/Uerê (Bacia do Solimões), Itaim/Pimenteira (Bacia do Parnaíba) e Ponta Grossa (Bacia do Paraná) (Cunha *et al.*, 2007).

As Formações Maecuru e Ererê, constituintes do Grupo Urupadi (Figura 2), representam juntamente com o Grupo Curuá, sobreposto, um estágio de deposição marinha com incursões glaciais (Cunha *et al.*, 2007; Carneiro & Almeida, 2012).

No final do Eodevoniano e início do Mesodevoniano (Emsiano a Eifeliano), o mar penetrou a Bacia do Amazonas pela região da ilha de Marajó como extensão de bacias africanas inundadas pelo oceano Tethys. Inexistia o Arco de Gurupá, então a transgressão estendeu-se na Bacia do Amazonas até o Arco de Purus, com deposições do grupo Urupadi e Curuá, em mares epicontinentais, regredindo ao final do Devoniano (Fameniano ao Eocarbonífero) (Carneiro & Almeida, 2012).

A Formação Maecuru, base do Grupo Urupadi, primeiramente reconhecida por Derby (1878), a partir dos siliciclastos aflorantes no Rio Maecuru, no Estado do Amazonas, é constituída por arenitos finos a grossos, ferruginosos, em parte biotubados e fossilíferos, silicificados, com pelitos e cherts subordinados. Tem idade neo-emsiana/eo-eifeliana e ocorre em quase toda a bacia, em contato concordante com a Formação Ererê, estratigraficamente em posição superior (Cunha *et al.*, 2007). A fauna de invertebrados marinhos presentes nessa formação é considerada a mais diversificada das faunas devonianas brasileiras, tendo em seu registro além de braquiópodes, trilobitas, bivalves, gastrópodes, briozoários, corais, crinoides e tentaculídes (Fonseca & Carvalho, 2007).

A Formação Ererê, topo do Grupo Urupadi, é constituída por siltitos, arenitos e folhelhos fossilíferos bioturbados, comumente apresentando estruturas *wavy-linsen*, e *hummocky* nos psamitos, com pelitos predominando na porção meso inferior e os psamitos na porção meso superior. Tem idade neo-eifeliana/eo-givetiana e ocorre em toda a bacia (Cunha *et al.*, 2007). A fauna fóssil dessa unidade é composta por

trilobitas, braquiópodes, pelecípodes, gastrópodes, tentaculídes e crinóides, embora sejam menos diversificados do que os da unidade sotoposta (Melo, 1988).

A fauna de invertebrados marinhos devonianos da Formação Maecuru está posicionada nos sedimentos do topo do Membro Lontra, caracterizado por serem tempestitos marinhos rasos constituídos principalmente por arenitos com estratificação cruzada *hummocky*, enquanto que na Formação Êrere, invertebrados marinhos devonianos ocorrem em todos os tipos litológicos (Fonseca, 2004).

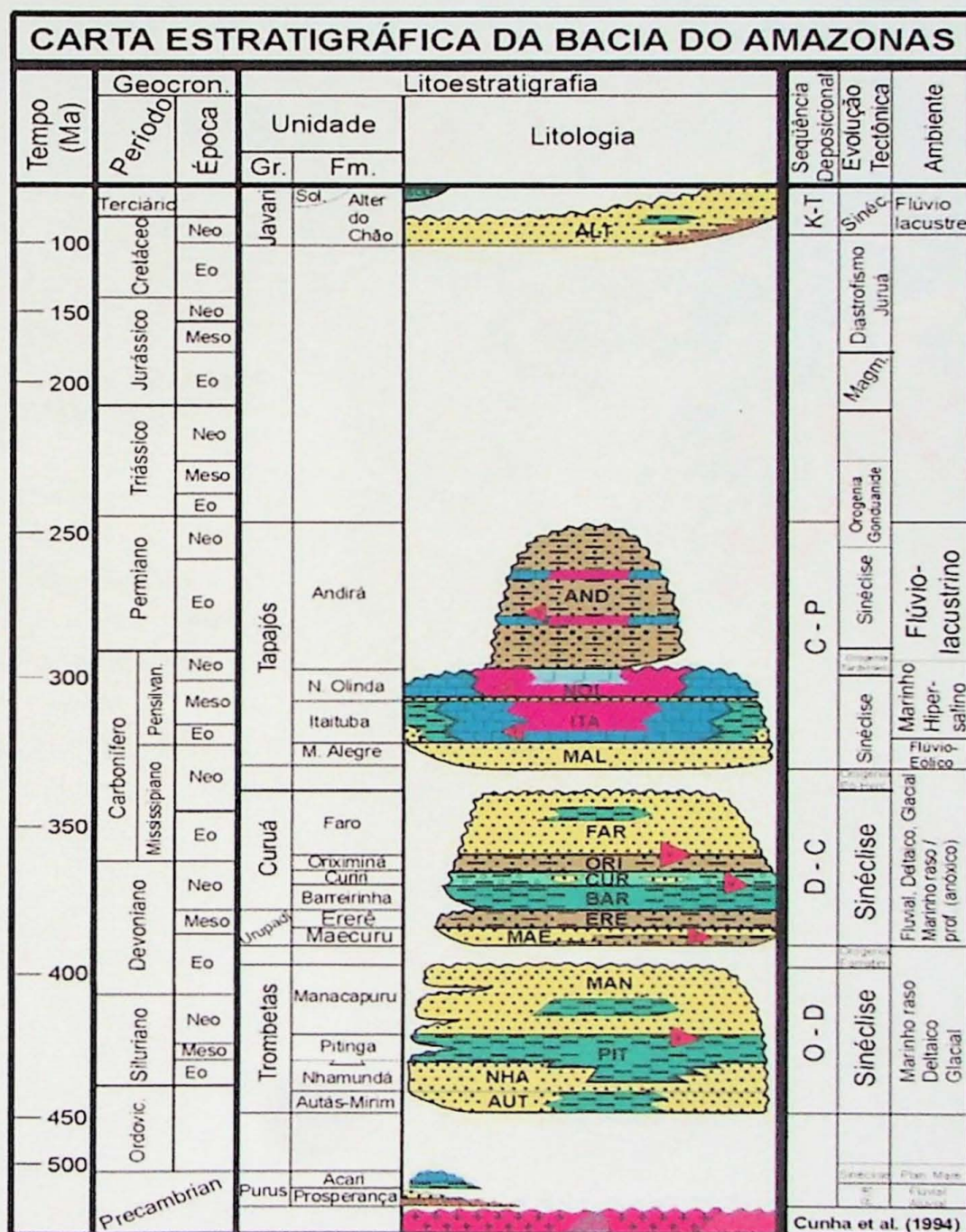


Figura 1 – Carta Estratigráfica da Bacia do Amazonas. Modificado de Scmazzon, (1999).

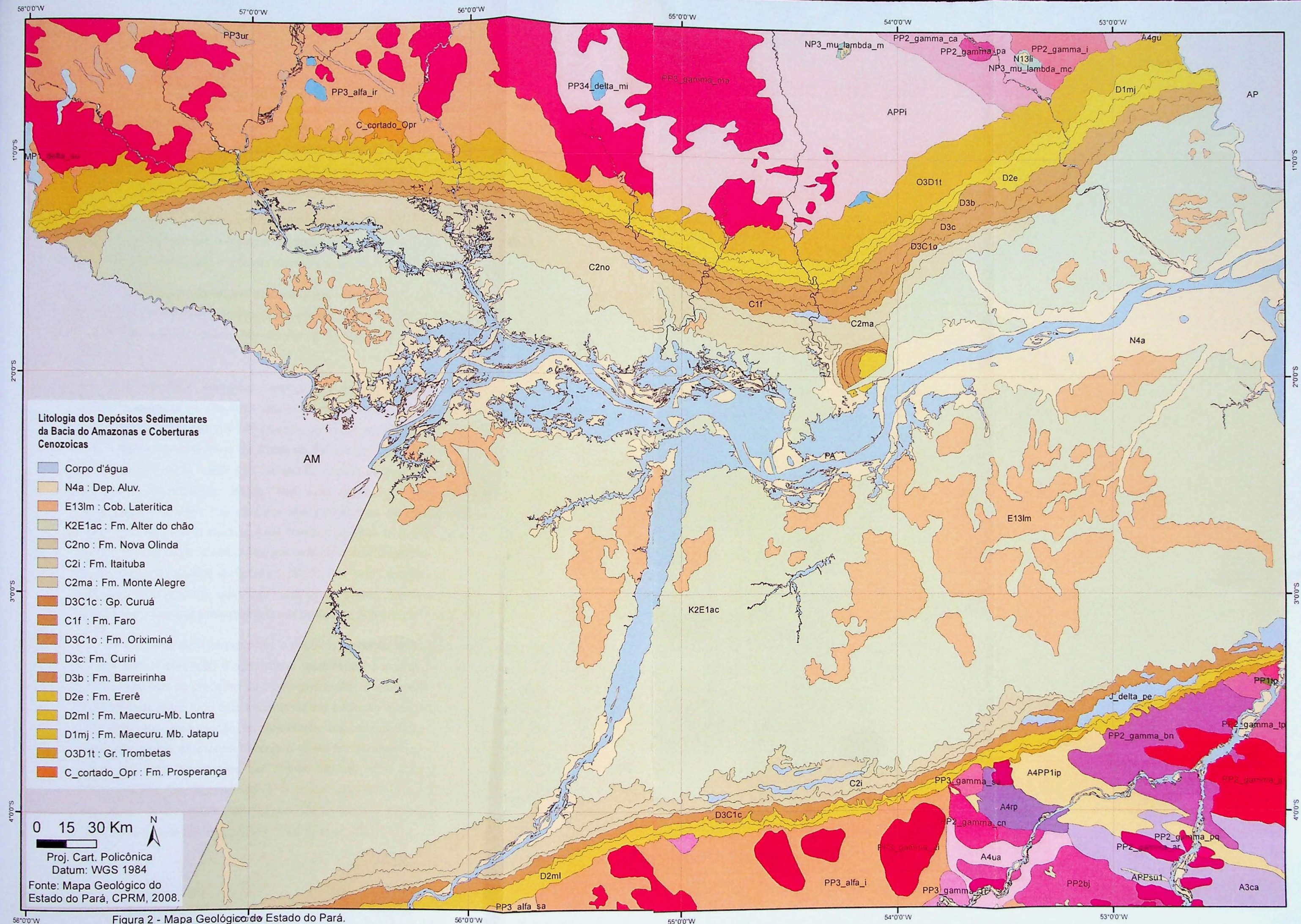


Figura 2 - Mapa Geológico do Estado do Pará.
Modificado de CPRM, 2008.

3.2. A importância do estudo das marcas de predação.

As interações entre predadores e presas tem papel fundamental para a compreensão da evolução dos organismos em ecossistemas tanto modernos quanto do passado e as marcas de predação são uma das evidências diretas dessa interação (Gorzelak *et al.*, 2013).

A oportunidade de estudar interações individuais no registro fóssilífero e a chance de documentar o sistema predador-presa num contexto evolutivo, tornou a predação por perfuração um objeto de muito interesse (Hoffmeister *et al.*, 2004).

Perfurações de origem predatória são excepcionais no que tange preservação no sistema de relações predador-presa por ser uma das poucas situações do passado que podem ser estudadas em detalhe e analisadas quantitativamente (Leighton, 2001).

A principal interação ecológica entre organismos é a predação, e consequentemente, é um fator relevante na evolução dos metazoários durante o Fanerozoico, tanto porque é reconhecida como um agente da seleção natural, quanto porque apresenta uma base de dados na história geológica acessível e que pode ser analisada em muitos casos, pelo estudo de marcas deixadas no esqueleto das presas (Huntley & Kowalewski, 2007). Por essa razão, o registro da predação no Fanerozoico, baseado praticamente em perfurações de origem predatória (Vinn, 2009), tem sido usada para explicar diversos padrões evolutivos (Baumiller & Gahn, 2004) e é vista como responsável por mudanças morfológicas e comportamentais de várias espécies (Kelley & Hansen, 2003), ou seja, a predação é um processo ecológico fundamental que tem profundos efeitos na morfologia, distribuição, abundância e evolução dos metazoários (Babcock, 2003).

Do ponto de vista evolutivo, o papel da predação ainda é controverso, pois se por um lado a predação é vista como responsável por grandes eventos biológicos como a evolução do processo de biomineralização, diversificação e extinção de várias espécies, por outro lado sua importância na evolução é disputada por aqueles que enfatizam uma dissociação de processos macroevolucionários de processos de adaptação dentro da própria espécie e ainda por aqueles que acreditam que fatores físicos são mais importantes que fatores bióticos como agentes seletivos. Mesmo dentre aqueles que argumentam a favor da importância da predação na evolução, ainda existe debate sobre qual processo está envolvido, se a coevolução ou escalada evolutiva, proposta por Vermeij, 1973 (Kelley *et al.*, 2003).

A predação contribui determinando a biodiversidade da fauna marinha global (Kowalewski & Huntley, 2007; Stanley, 2009; Smith *et al.*, 1985), mas estudar seus efeitos ao longo da história da vida no planeta é difícil devido a falta de material preservado, principalmente do Paleozoico (Chattopaghyay & Dutta, 2013).

Existem diversos tipos de indicadores diretos de predação, entre os quais os mais importantes são as perfurações, as cicatrizes de raspamento, as marcas de dentes, os coprólitos e os conteúdos estomacais, além de eventos de preservação excepcional (Kowalewski, 2002). Esses são os indicadores mais utilizados para estudar interações entre predador e presa porque seus vestígios são encontrados no esqueleto de uma grande variedade de presas, são comuns em diversos ambientes deposicionais, estão presentes em diversos períodos da história geológica da vida, são deixados em esqueletos biomineralizados que consequentemente tem bom potencial de preservação e são uma evidência direta de predação (Kowalewski, 2002). Somado a isso, as perfurações causadas por predadores em suas presas são os indicadores mais usados para estudar essas interações, por ser caracterizada por apresentar uma rica quantidade de dados relacionados aos aspectos ecológicos, evolutivos e comportamentais da predação (Kowalewski, 2004).

3.3. Predação no registro fóssil

O registro fóssil de perfurações predatórias tem sido estudado em detalhe principalmente para os grupos de invertebrados maiores: bivalves, gastrópodes, braquiópodes e equinodermos (Klompaker *et al.*, 2015).

As evidências mais antigas de atividades de predação animal no registro fóssil foram encontradas em fósseis Pré-cambrianos de *Cloudina*, tanto em espécimes fosfatizados da Formação Dengying, China (Bengtson & Zhao, 1992; Hua *et al.*, 2003), quanto em dois indivíduos calcificados no Grupo Nama, Namíbia (Brain, 2001). Esses casos de predação corroboram com a ideia de que a pressão seletiva a partir da predação foi um fator significativo na evolução dos animais com exoesqueleto biomineralizado nos limites do Pré-Cambriano-Cambriano (Bengtson & Zhao, 1992; Hua *et al.*, 2003). Dessa forma, embora escasso comparado ao Cenozoico, perfurações de origem predatória estão presentes no registro de fósseis marinhos desde o Pré-Cambriano (Bengtson & Zhao, 1992). Várias causas para esse evento biológico são descritas, mas o aparecimento de partes duras gerou interesse, uma vez que o comportamento predatório dos predadores pode ficar marcado no registro fóssil (Morris & Bengtson, 1994). Essa primeira onda de predação pode ter

instigado a aquisição de carapaças duras por diversos táxons no evento conhecido como “Explosão Cambriana da Vida” (Brett & Walker, 2002).

Segunda Hua, *et al.* (2003), as principais implicações funcionais, ecológicas e evolutivas dessas perfurações são que a cadeia alimentar já contava com predadores, o predador já possuía um certo grau de complexidade neural, as conchas biomineralizadas serviam para frustrar os predadores e, a predação pode ter sido o gatilho que motivou o aparecimento de conchas e outras novidades evolutivas, bem como, provocado uma ampla diversificação de espécies.

Pelo menos 3 maneiras de predação estavam estabelecidas até o meio do Período Cambriano, por volta de 525M.a. Além da perfuração no organismo *Cloudina* (Bengtson & Zhao, 1992), esqueletos de trilobitas “quebrados” (Babcock & Robison, 1989) e animais filtradores que coletavam suas presas em suspensão (Vannier & Chen, 2000) já existiam (Vermeij, 2002).

O registro de predação a longo do tempo geológico é caracterizado por uma larga variação na frequência predativa (indivíduos predados / indivíduos totais coletados) e nos grupos de presas preferenciais, como evidenciado pela Figura 3. No que trata do fator presa, nota-se uma grande participação dos braquiópodes como presas durante o Paleozóico, enquanto que a partir do Triássico, vemos a crescente participação dos moluscos bentônicos como presas preferenciais, e no que trata do fenômeno da predação, percebe-se o imponente volume de ocorrências de perfurações predatórias por milhão de anos durante o Cenozoico em detrimento do Paleozoico e Mesozoico, onde as ocorrências tornam-se globalmente mais raras (Kowalewski *et al.*, 1998). O pico de ocorrências de perfurações encontradas no Devoniano podem estar associada ao aumento da atividade de predadores que perfuram, como identificado por Signor & Brett, (1984), conhecida como Revolução Marinha do Médio Paleozoico.

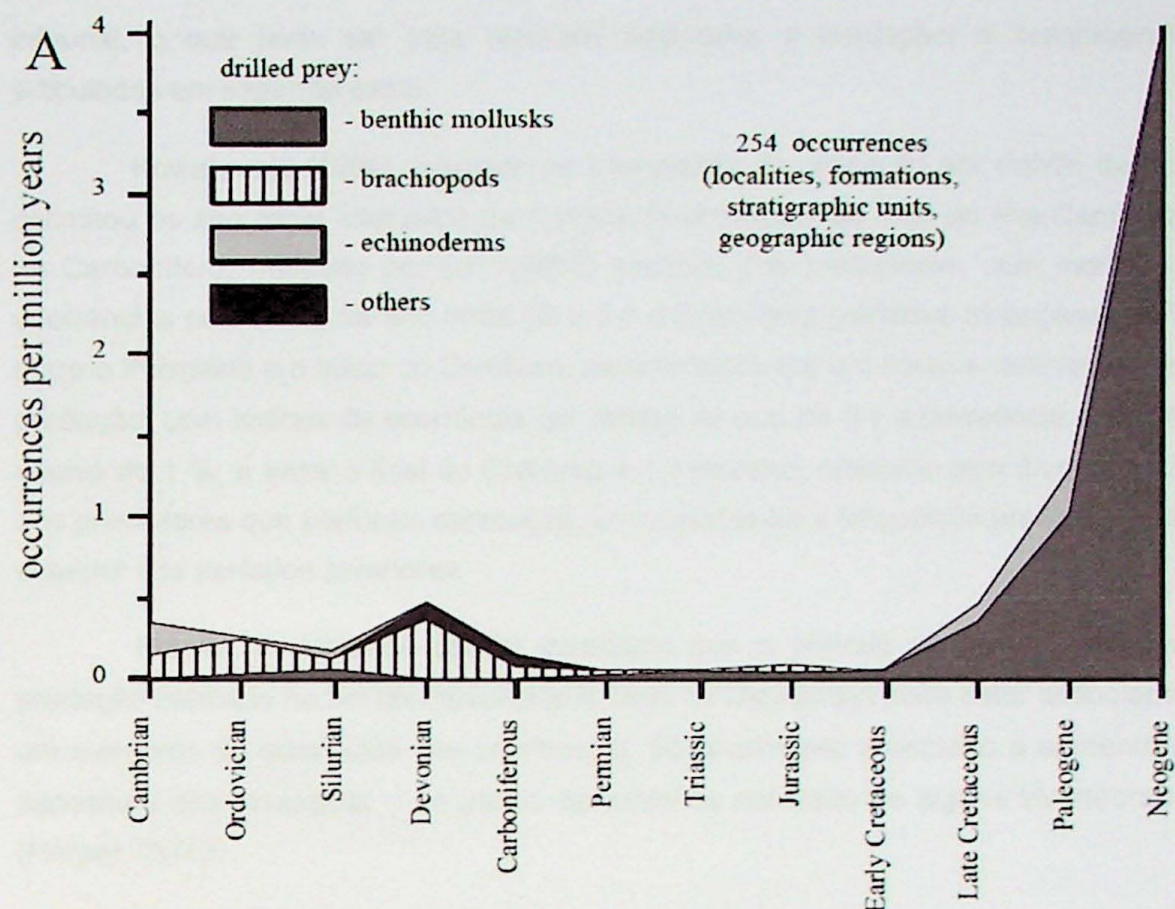


Figura 3 - Frequência de Ocorrência de perfuração *versus* milhão de ano e principais grupos de presas correspondentes. (Kowalewski *et al.*, 1998).

O crescimento nos estudos das relações predador-presa no período pré Cretáceo vem demonstrando um registro de marcas de predação contínuo e muito mais rico do que se imaginava (Kowalewski *et al.*, 2000), sendo descritas em praticamente todos os períodos do Fanerozoico: final do Neoproterozoico (Bengston & Zhao, 1992, Hua *et al.*, 2003), Cambriano (Morris & Bengston, 1994), Ordoviciano (Rohr, 1991), Siluriano (Rohr, 1976), Devoniano (Smith *et al.*, 1985), Carbonífero (Hoffmeister *et al.*, 2003), Permiano (Kowalewski *et al.*, 2000), Triássico (Fursich & Jablonski, 1984) e Jurássico (Harper & Wharton, 2000).

Harper, (2003), também faz uma análise das principais presas de perfuradores no registro fóssil ao longo do tempo geológico, tendo início no começo do Paleozoico, sendo o enigmático organismo *Morberghella* e braquiópodes *Llingulata* como presa principal. Nos períodos finais do Paleozoico, a fauna de presa era composta principalmente por equinodermos e braquiópodes articulados, tendo um gap importante de registro no Período Permiano. Fósseis com perfurações no Mesozoico são constituído principalmente por moluscos (principalmente de hábito de vida

infaunal, o que pode ser uma resposta adaptativa a predação) e braquiópodes articulados em segundo plano.

Kowalewski (1998), baseado na intensidade de predação por milhão de ano, delimitou os seguintes intervalos na história da predação: do final do Pré-Cambriano ao Carbonífero, marcado por um relativo sucesso dos predadores, com índices de ocorrências por milhão de ano entre 0,3 e 0,5 e frequência predativa alcançando 12%; entre o Permiano e o início do Cretáceo, caracterizado por um baixo e raro registro de predação, com índices de ocorrência por milhão de ano de 0,1 e frequência predativa abaixo do 1 %; e entre o final do Cretáceo e o Holoceno, marcado pela diversificação dos predadores que perfuram carapaças, com ocorrência e frequência predativa muito superior aos períodos anteriores.

Fursich & Jablonski (1984) acreditam que o período de baixo registro de predação marcado no fim do Paleozoico e início do Mesozoico pode estar associado a um momento de adaptação dos predadores, possivelmente associado a aumento da espessura das carapaças e ao ganho de espinhos por parte de alguns invertebrados (Harper, 2005).

Enquanto alguns autores (Smith *et al.*, 1985) defendem que pela similaridade da perfuração, essas marcas de perfuração devam ter sido feitas por um tipo de gastrópode do Paleozoico, semelhante ao da atualidade, outros levantam a questão que de não existem linhagens de gastrópodes descobertas no registro fóssilífero do Paleozoico até o Cretáceo (Fursich & Jablonski, 1984). Fursich e Jablonski (1984) publicaram evidências de perfurações de gastrópodes durante o Triássico. Baumiller (1990, 1995) também encontraram evidências de organismos semelhantes a gastrópodes perfurando suas presas no Mississípiano (parasitismo) e Devoniano respectivamente, sendo que na publicação de 1990, a evidência preservada é do próprio ato da perfuração. Essas informações indicam que esse predador do Paleozoico ao início do Mesozoico não era restrito a um único período geológico (Baumiller, 1996) e de que a ideia proposta por Fursich & Jablonsky (1984) possa ser verdadeira, ou seja, animais predadores da linhagem dos gastrópodes modernos poderiam ter adquirido a capacidade de perfurar carapaças biomineralizadas, porém não tiveram sucesso ao passar essa capacidade a frente pelo menos até o Cretáceo.

As interações entre predadores e presas tem papel fundamental para a compreensão da evolução dos organismos em ecossistemas tanto modernos quanto do passado e as marcas de predação são uma das evidências diretas dessa interação

(Gorzelak *et al.*, 2013). A principal interação ecológica entre organismos é a predação, e consequentemente, é um fator relevante na evolução dos metazoários durante o Fanerozoico, tanto por ser reconhecida como um agente da seleção natural, quanto por apresentar uma base de dados na história geológica acessível e que pode ser analisada em muitos casos, pelo estudo de marcas deixadas nas carapaças das presas (Huntley & Kowalewski, 2007). Por essa razão, o registro da predação no Fanerozoico é baseado praticamente em perfurações de origem predatória (Vinn, 2009), que tem sido usada para explicar diversos padrões evolutivos (Baumiller & Gahn, 2004) e é vista como responsável por mudanças morfológicas e comportamentais de várias espécies (Kelley & Hansen, 2003). Ou seja, a predação é um processo ecológico fundamental que tem profundos efeitos na morfologia, distribuição, abundância e evolução dos metazoários (Babcock, 2003).

Do ponto de vista evolutivo, o papel da predação ainda é controverso, pois se por um lado a predação é vista como responsável por grandes eventos biológicos como a evolução do processo de biomineralização, diversificação e extinção de várias espécies, por outro lado sua importância na evolução é disputada por aqueles que enfatizam uma dissociação de processos macroevolutivos e processos de adaptação dentro da própria espécie, e ainda por aqueles que acreditam que fatores físicos são mais importantes que fatores bióticos como agentes seletivos. Mesmo dentre aqueles que argumentam a favor da importância da predação na evolução, ainda existe debate sobre qual processo está envolvido, se a coevolução ou escalada evolutiva, proposta por Vermeij (1987) (Kelley & Hansen, 2003).

Três propriedades da predação a tornam um importante agente da evolução: 1- todas as espécies tem seus predadores em algum momento de sua vida, 2- alta frequência de predação de maneira que os indivíduos tenham encontros com seus predadores e 3- a predação não é perfeita, de maneira que as presas podem evoluir de maneira a adaptar-se a aquele mecanismo de predação (Vermeij, 2002)

Adicionalmente, a predação contribui determinando a biodiversidade da fauna marinha global (Smith *et al.*, 1985; Huntley & Kowalewski, 2007), mas estudar seus efeitos ao longo da história da vida no planeta é difícil devido a falta de material preservado, principalmente do Paleozoico (Chattopadhyay & Dutta, 2013). Existem diversos tipos de indicadores diretos de predação, entre os quais os mais importantes são as perfurações, as cicatrizes de raspamento, as marcas de dentes, os coprólitos e os conteúdos estomacais, além de eventos de preservação excepcional (Kowalewski, 2002). As perfurações causadas por predadores em suas presas são os indicadores

mais usados para estudar essas interações, por apresentarem uma rica quantidade de dados relacionados aos aspectos ecológicos, evolutivos e comportamentais da predação (Kowalewski, 2004).

Leighton (2001) apresentou os primeiros dados quantitativos acerca de evidências de estruturas anti-predatórias em braquiópodes de idade Devoniana, o que sugere que estudos comparativos de faunas de invertebrados marinhos do Paleozoico podem esclarecer os *GAPS* na evolução desses organismos e propor hipóteses sobre os processos de diversificação dos invertebrados marinhos no Paleozoico (Benton, 1995). Além disso, Leighton (2001) ainda observou a preferência por predação em braquiópodes que estavam em níveis mais rasos do substrato.

4. MATERIAIS E MÉTODOS.

4.1. Coleção / Amostragem.

Após as expedições científicas pioneiras para estudo da fauna Devoniana da Bacia no Amazonas, os braquiópodes da Bacia do Amazonas deixaram de ser estudados até 1972, quando o Professor Ronaldo G. de Carvalho do Instituto de Geociências/USP, defendeu sua tese de doutoramento, publicada em 1975, intitulada "*Braquiópodes do Devoniano da Bacia do Amazonas*", publicada no ano de 1975 e dedicada à descrição e revisão sistemática dos braquiópodes das formações Ererê e Maecuru (Fonseca, 2001).

Diversos métodos de coleta de material podem ser utilizados para o estudo de marcas de predação, que variam desde descobertas em afloramentos, passando por estudo de coleções de museus e de universidades e incluindo estudos de artigos (Kowalewski, 2002).

Os espécimes estudados para esse trabalho estão hospedados no Laboratório de Paleontologia Sistemática do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. A coleta do material foi realizada pelo Professor do Instituto de Geociências Ronaldo G. de Carvalho no ano de 1972 para desenvolvimento da sua tese de Doutorado.

4.2. Metodologia para definição da origem predatória das perfurações.

Após a identificação das espécies presentes na coleção, o trabalho seguinte foi separar os indivíduos que apresentaram perfurações de origem predatória. Todos os

indivíduos que ao microscópio ou visualmente apresentaram perfurações nas suas valvas foram submetidos aos testes de características para identificar o caráter predatório ou não dessas perfurações, uma vez que essas podem ser criadas por interações abióticas como abrasão, choque com sedimentos (Gorzalak *et al.*, 2013), ou por interações bióticas, como parasitismo ou comensalismo (Kowalewski, 2002).

4.3. Preparação dos Fósseis

O material estudado consiste em moldes internos preservados em siliciclastos finos (arenito fino, siltito e folhelho). No entanto, ficam preservadas as principais características morfológicas empregadas na descrição e classificação dos braquiópodes e trilobitas. A preparação do material estudado seguiu as etapas abaixo relacionadas:

a- Pintura à tinta: Foram pintados a tinta nanquim preta os fósseis em melhor estado de conservação e que apresentaram estruturas de predação. Embora a pintura seja permanente, tal procedimento realça as estruturas morfológicas do fóssil e tornam a captura de imagem fotográfica com melhor qualidade.

b- Imagens Digitais: Os espécimes foram também analisados e fotografados em estereomicroscópio Zeiss, modelo SV6, câmera digital, JVC, microcomputador PC e o software AxioVision. Tendo em vista o alto poder de resolução e ampliação das imagens, oferecido pelo estereomicroscópio e pelo fato do aplicativo (software) fornecer a possibilidade de obtenção dos principais parâmetros biométricos dos braquiópodes Calciata e dos trilobitas, diretamente na tela do computador, esse método, em trabalhos prévios, foi eleito como o mais adequado e eficiente para o material estudado. Para cada valva perfurada foram recolhidos os seguintes dados: qual valva apresentava a perfuração, tamanho da valva, número de perfurações presentes, diâmetro da perfuração, forma da perfuração e local da perfuração. Fósseis que apresentaram forma da perfuração irregular, ou perfuração incompleta ou ainda perfuração não perpendicular à valva foram excluídos da análise.

4.4. Identificação das espécies.

Foram identificados e analisados 137 exemplares de braquiópodes e 7 amostras de trilobitas. Para a identificação das espécies foram observadas as feições morfológicas dos braquiópodes, com base em Clarke (1913) e Williams *et al.* (1996) e para os trilobitas, Clarke (1913) e Whittington *et al.* (1997).

4.5. Análises de implicações paleoecológicas.

A partir dos dados quantitativos e qualitativos obtidos das perfurações, foi possível realizar uma análise de seletividade, destacando a preferência do predador por algum local específico da presa, por alguma espécie dentre todas coletadas ou por algum tamanho de presa específico. Essas informações foram apresentadas na forma de gráficos e imagens e os dados foram confrontados a estatística de frequência predativa e aos dados da literatura.

5. RESULTADOS E INTERPRETAÇÕES.

5.1. Espécies Identificadas

✓ Braquiópodes

A partir da análise de 137 amostras de braquiópodes, os fósseis foram agrupados por espécies, totalizando 9 espécies de braquiópodes encontradas (Tabela 2). A grande maioria da coleção, 80 indivíduos ou 58,40% do material estudado, pertence à espécie *Streptorhynchus agassizi*. A espécie *Chonetes herbertsmithi* possui 15 indivíduos, as espécies *Microspirifer cf. pedroana* e *Plicoplasia curupira* possuem 12 indivíduos cada, *Tronidoleptos carinatus* possui 10 indivíduos, *Amphigelia elongata* e uma espécie não identificada possuem 3 exemplares cada, *Platyerthis* e *Derbyana jamesiana* 1 exemplar cada.

Tabela 2 – Identificação das espécies de braquiópodes estudados.

Espécie	Amostras (n)	%
<i>Streptorhynchus agassizi</i>	80	58,40
<i>Chonetes herbertsmithi</i>	15	10,94
<i>Microspirifer cf pedroana</i>	12	8,76
<i>Amphigelia elongata</i>	3	2,19
<i>Tronidoleptos carinatus</i>	10	7,30
<i>Plicoplasia curupira</i>	12	8,76
Espécie não identificada	3	2,19
<i>Rlatyerthis</i>	1	0,73
<i>Derbyana jamesiana</i>	1	0,73
<i>Total de espécies</i>	137	100,00

✓ Trilobitas

O estudo da coleção de braquiópodes do Devoniano médio da Bacia do Amazonas revelou em suas amostras 7 amostras de trilobitas do gênero *Burmeisteria*, sendo que 4 desses fósseis apresentaram perfurações de origem predatória.

Os 4 espécimes que apresentaram marcas de predação tiveram suas estruturas analisadas qualitativamente e quantitativamente para confirmar sua origem predatória.

As quatro perfurações têm contornos circulares, eixo perpendicular à superfície do animal e abstenção de múltiplas perfurações. Além disso, todas as perfurações estão localizadas no céfalo do animal, caso inédito na literatura do Devoniano.

5.2. Análise das marcas de predação

O reconhecimento da origem predatória das perfurações em presas com carapaça biomineralizada em detrimento de outras origens como parasitismo, dissolução química, abrasão ou bioerosão, ainda é problemática tanto sob critérios quantitativos quanto sob critérios qualitativos (Gorzelak *et al.*, 2013).

Kowaleski (2002) apresentou uma revisão dos métodos usados para o estudo do registro de predação, com foco nas marcas deixadas nas carapaças das presas dos invertebrados marinhos. Segundo ele, para identificar a origem predatória do vestígio, deve-se: I- comprovar primeiro a origem biológica do vestígio, visto que agentes físicos ou químicos podem deixar marcas semelhantes; II- demonstrar que a interação ocorreu entre dois organismos vivos, e por fim; III- identificar a natureza ecológica da interação, por exemplo, se foi uma relação de parasitismo, predação ou comensalismo.

Leighton (2001) e Kowaleski (2002) enumeraram as mais importantes evidências até o momento que comprovam a origem biológica do vestígio dessas interações: I- vestígios tem a forma geométrica própria, na maioria das vezes circular; II- os vestígios apresentam uma variação pequena de tamanho; III- a natureza do vestígio sugere que ele foi feito para ganhar acesso a presa; IV- os vestígios não são distribuídos aleatoriamente pelos táxons; V- os vestígios não são distribuídos aleatoriamente na carapaça da presa; VI- os vestígios deixados por predadores tendem a ser únicos em cada carapaça; VII- os vestígios tendem a ocorrer preferencialmente em uma classe particular de tamanho da presa e VIII- há uma tendência de correlação positiva entre o tamanho do vestígio e o tamanho do fóssil, embora esse caráter não seja exclusivo.

Além disso, Harper, (2005), Baumiller *et al.*, (2006) e Gorzelak *et al.*, (2013) elegeram as principais características para que uma perfuração seja caracterizada como de origem predatória: I- linha externa circular; II- orientação do eixo perpendicular a superfície; III- diâmetro externo superior ao diâmetro interno.

✓ Braquiópodes

Dentre os 137 braquiópodes analisados, foram reconhecidas perfurações de origem predatória em 3 espécimes, divididas em 2 espécies: 2 fósseis da espécie não identificada e 1 fóssil da espécie *Streptorhynchus agassizi*. As perfurações analisadas tem diâmetro variando entre 2,07mm e 1,26mm (uma variação de 0,81mm), forma da linha externa circular, eixos perpendiculares à superfície da valva, estão localizadas na valva dorsal dos indivíduos e são únicas por espécime. As características fundamentais da perfuração, como o tamanho da valva e o tamanho da perfuração estão apresentadas na Tabela 3, a seguir:

Tabela 3 – Relação de braquiópodes predados e as características das perfurações analisadas.

Espécie	Número amostra na coleção	Posição Estratigráfica	Valva Perfurada	Tamanho da valva perfurada	Tamanho (comprimento) da Perfuração	Forma da linha externa da Perfuração
Espécie não identificada.	5013	Fm. Ererê	Dorsal	20,32mm	1,26mm	Circular
Espécie não identificada.	5015	Fm. Ererê	Dorsal	19,63mm	1,60mm	Circular
<i>S. agassizi</i> .	5014	Fm. Ererê	Dorsal	17,65mm	2,07mm	Circular

As perfurações estão localizadas em locais específicos da valva, no caso dos indivíduos 5013 (Figuras 4A e 4B) e 5015 (Figuras 5A e 5B) as perfurações estão na porção esquerda inferior, e no indivíduo 5014 (Figuras 6A e 6B), a perfuração esta localizada na porção esquerda superior.

A frequência predativa (número de indivíduos predados, dividido pelo número total da coleta) é de 2,18%. O número relativamente baixo de organismos predados, 3 braquiópodes predados dentre os 137 braquiópodes analisados (Figura 7) dificulta a análise estatística de preferência por alguma espécie, no entanto, dentro da amostragem, o fato de apenas as espécies *Streptorhynchus agassizi* e a espécie não identificada apresentarem marcas de predação pode ser um indício de que existia uma predileção por predação de uma espécie em detrimento de outras.

O diâmetro da perfuração é utilizado para reconhecer um possível tamanho do predador (Kowalewski, 2004), já a frequência das perfurações é utilizada para medir a intensidade das interações predador–presa (Kowalewski, 2004).

Estudos recentes se baseiam na hipótese de que os predadores de invertebrados marinhos não atacam aleatoriamente suas presas, buscando um maior ganho de energia ou facilidade de predação (Chattopaghyay & Dutta, 2013). Devido a isso, o local da perfuração e as espécies predadas dentre todas as estudadas localmente podem ser utilizadas para estimar o comportamento do predador (Kowalewski, 2004).

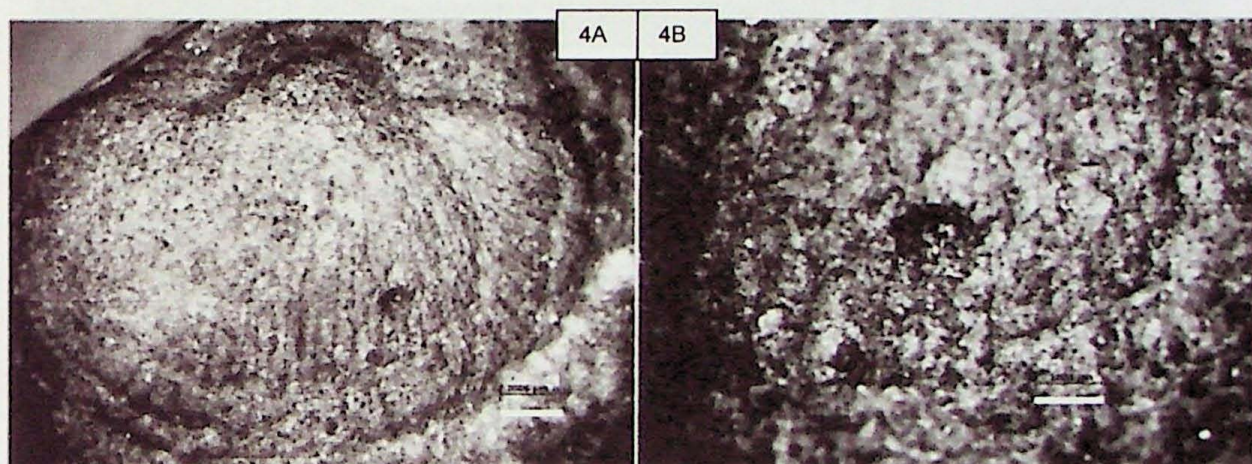
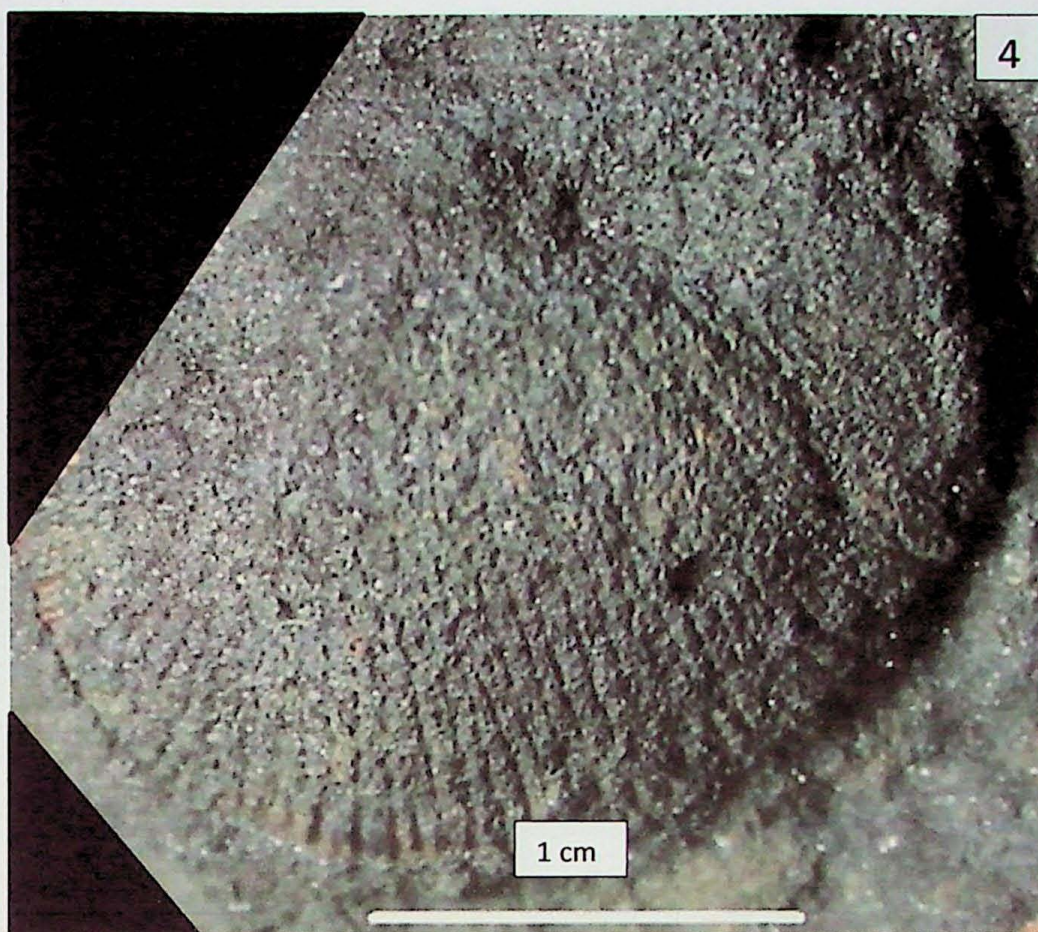


Figura 4 - Imagem fotográfica a partir do Microscópio Zeiss, com aumento de 0,6x e escala igual a 2000um (4A) e 2,5x e escala igual a 1000um (4B), do espécime 5013(4).

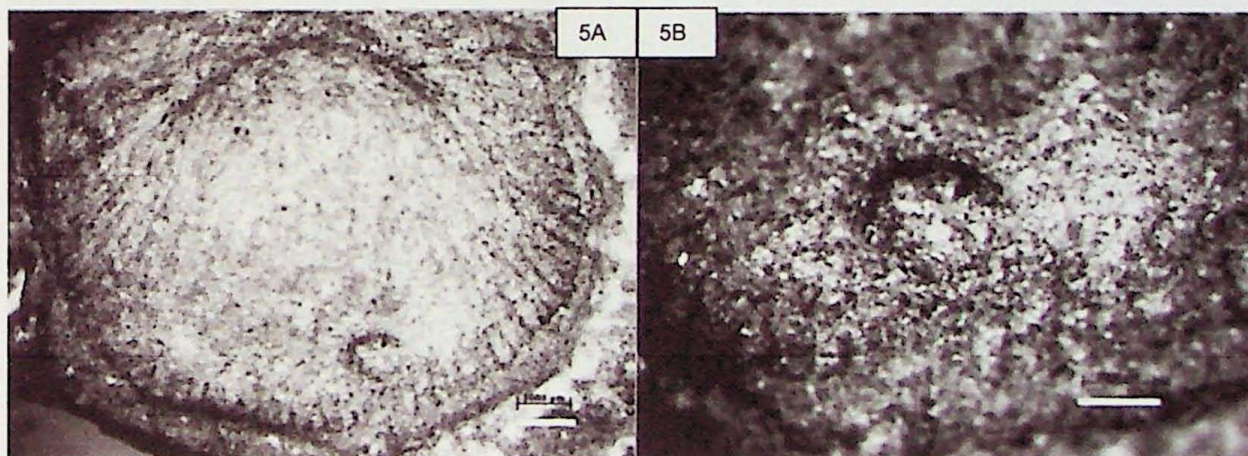
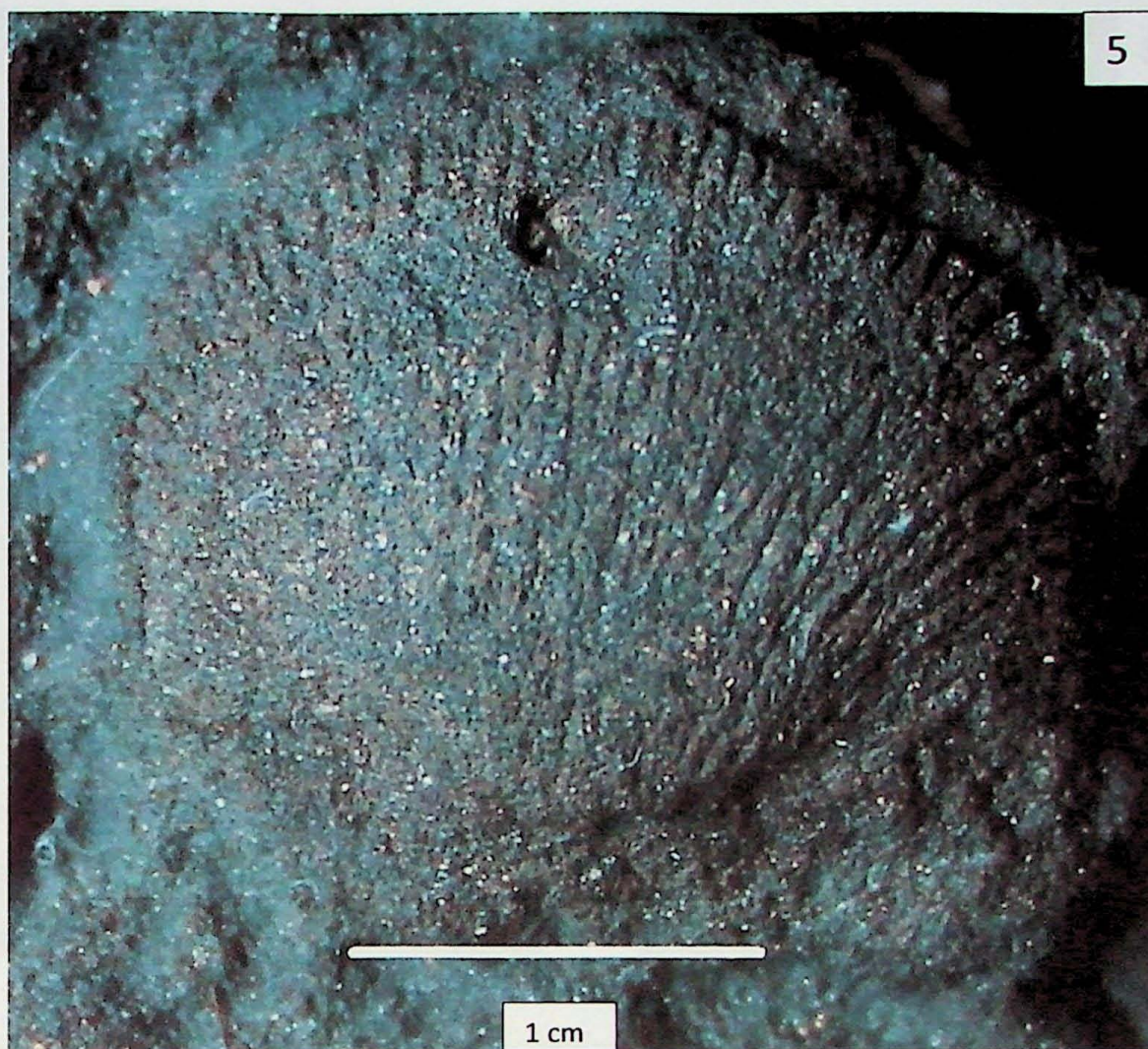


Figura 5 - Imagem fotográfica a partir do Microscópio Zeiss, com aumento de 0,6x e escala igual a 2000um (5A) e 2,5x escala igual a 1000um (5B), do espécime 5015 (5).

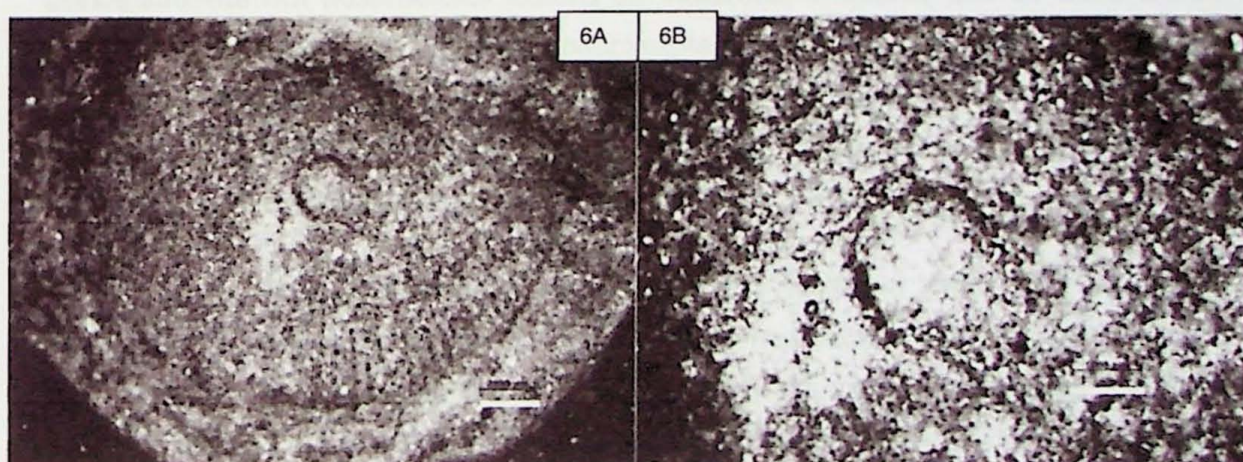
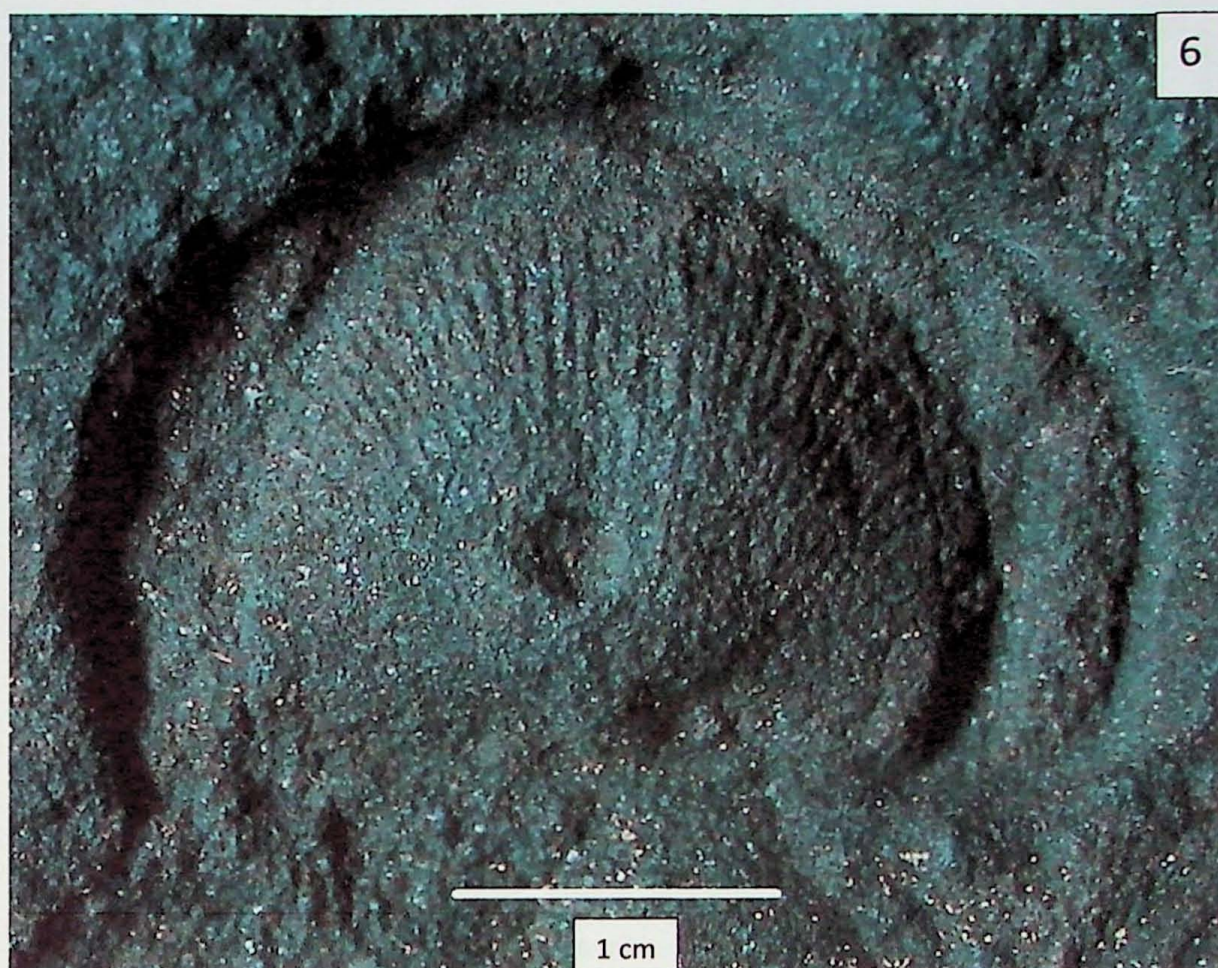


Figura 6 – Imagem fotográfica a partir do Microscópio Zeiss, com aumento de 0,6x e escala igual a 2000um (6A) e 2,5x e escala igual a 1000um (6B), do espécime 5014 (6).

A figura 7, abaixo, apresenta a relação entre o diâmetro da perfuração e o diâmetro da valva perfurada de cada organismo que apresentou marca de predação. Esse gráfico apresentou correlação negativa e a análise da plotagem não sugere uma associação direta entre os parâmetros envolvidos.

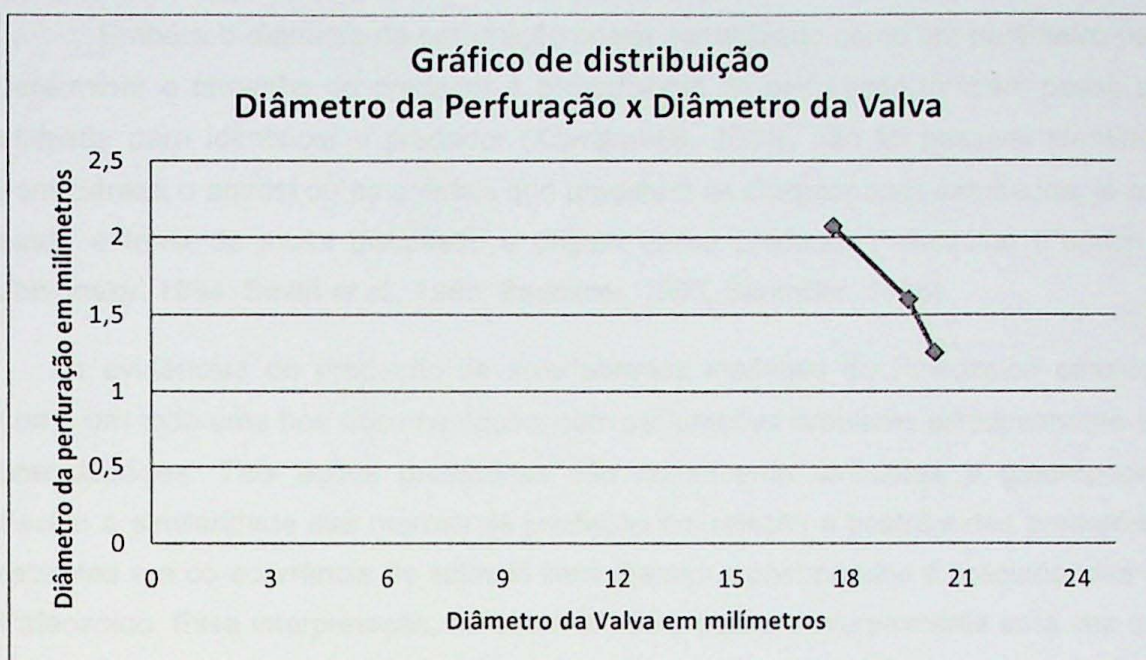


Figura 7 – Distribuição dos espécimes segundo os parâmetros diâmetro da perfuração e diâmetro da valva.

Foi possível estabelecer certos parâmetros estatísticos relacionados à interação entre predador e presa, entre eles, a frequência predativa. Frequências altas de predação (maiores que 20%) são comuns no final do Mesozoico e no Cenozoico, principalmente em assembleias fósseis de moluscos, enquanto que as assembleias fósseis do Paleozoico, composta principalmente por braquiópodes como presa, raramente excedem a frequência predativa de 10% (Hoffmeister *et al.*, 2003). Sendo assim, os resultados encontrados no estudo (2,18% de frequência predativa) estão de acordo com os dados do Paleozoico (Hoffmeister *et al.*, 2003).

Ainda não existe consenso se a frequência predativa deva ser medida pela razão de espécimes que apresentam perfurações de origem predatória por total de indivíduos coletados, ou se essa razão deva ser separada por táxons, visto que predadores tendem a preda uma quantidade pequena de espécies por diversos motivos, entre eles uma possível superioridade defensiva adaptativa de algumas espécies, ou devido ao tamanho da concha, ou ainda simplesmente porque a parte energética do animal não é acessível (Harper, 2003).

A morfologia da perfuração nas amostras estudadas, bem como sua veracidade foram comprovadas a partir da análise via microscópio, tendo como base a literatura sobre perfurações em animais com exoesqueleto biomineralizado (Kowaleski, 2002).

Embora o diâmetro da perfuração possa ser utilizado como um parâmetro para determinar o tamanho do predador e a morfologia da perfuração também possa ser utilizada para identificar o predador (Kowalewski, 2004), não foi possível identificar com clareza o animal ou os animais que predaram os braquiópodes estudados, já que ainda é tema de muita discussão a origem desse predador Paleozóico (Fursich & Jablonsky, 1984; Smith *et al.*, 1985; Baumiller, 1990; Baumiller, 1996).

As evidências de predação de invertebrados marinhos do Paleozoico possuem como um todo uma boa documentação, com perfurações circulares principalmente em braquiópodes. Tais ações predatórias são comumente atribuídas a gastrópodes, devido à similaridade das marcas de predação em relação a gastrópodes predatórios recentes e a co-ocorrência de animais semelhantes a gastrópodes e braquiópodes no Paleozoico. Essa interpretação, no entanto, não é aceita universalmente uma vez que os gastrópodes perfuradores relacionados aos modernos não são originados até o meio do Mesozoico (Baumiller *et al.*, 1999). Evidências já comprovadas de atividade de perfuração (parasitismo) realizadas por gastrópodes em outros invertebrados marinhos no Paleozoico, como crinóides (Baumiller, 1990), corroboram para a interpretação de que possivelmente esse grupo de predadores modernos tenham se originado no médio Paleozoico, mas suas linhagens não tiveram sucesso ao passar à frente sua habilidade de predação, pelo menos até o Cretáceo (Fursich & Jablonsky, 1984).

As Figuras 8 e 9 são exemplos de espécimes presentes na coleção analisada fotografados para elucidar perfurações de origem abiótica. A Figura 8 apresenta uma concha braquiópode com múltiplas perfurações na mesma valva, com tamanhos variados e contornos sem forma circular definida, além de perfurações cujos eixos não estão perpendiculares a superfície da valva. A Figura 9 apresenta uma segunda concha de braquiópode com uma única perfuração em sua valva com contorno totalmente irregular, indicando sua origem por abrasão ou choque de sedimentos. Ambos cenários não foram considerados como perfurações de origem predatória e, portanto, foram excluídas das análises posteriores.

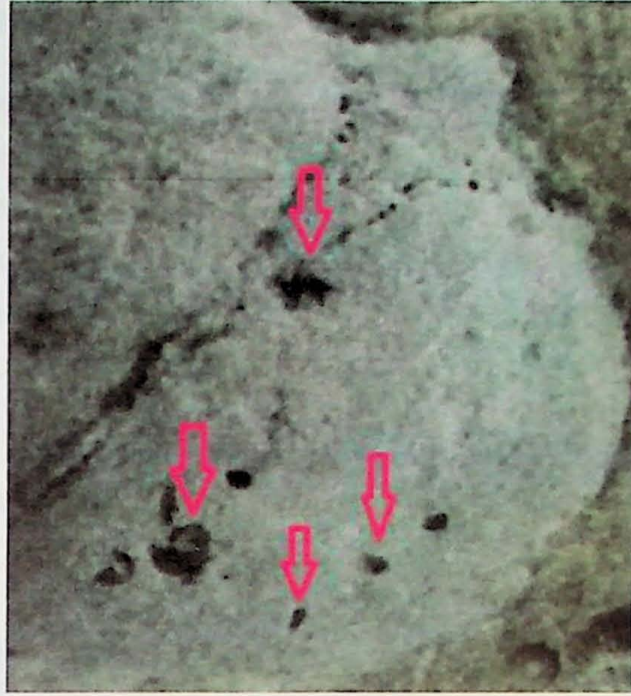


Figura 8 – Valva de braquiópode com múltiplas perfurações. Notar o contorno irregular de algumas perfurações assim como o eixo não perpendicular de outras.



Figura 9 – Valva de braquiópode com perfuração com contorno irregular. Notar na Figura 9 o contorno irregular da perfuração evidenciado a partir dos traços brancos sobre a borda da perfuração.

5.3. Seletividade da presa/espécie

Os três espécimes de braquiópodes predados estão divididos em 2 espécies, a Espécie não identificada e a *S. agassizi*. A Espécie não identificada possui 2 indivíduos predados dentre os 3 coletados, tendo portando um alto valor de frequência predativa, 66,6% de frequência predativa na espécie, enquanto que a espécie *S. agassizi* apresenta 1 indivíduo predado dentre os 80 analisados, produzindo uma frequência de apenas 1,25% na respectiva espécie.

A Figura 10, a seguir, compara a quantidade de indivíduos predados por indivíduos não predados por espécie.

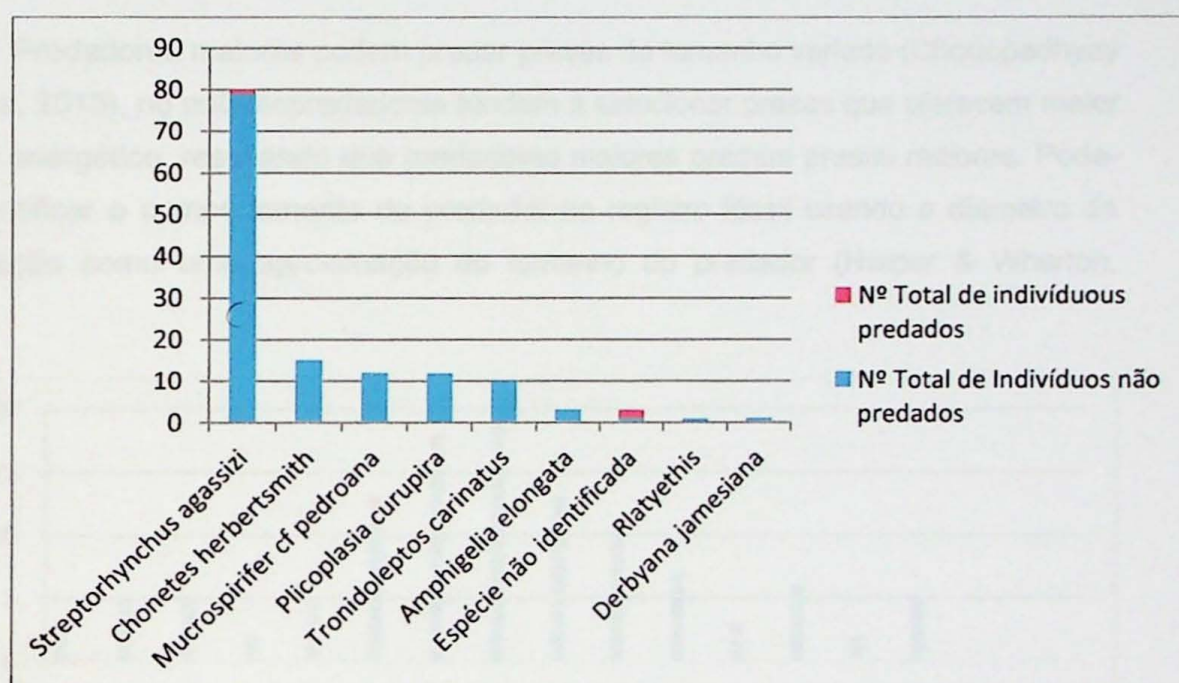


Figura 10 – Número total de indivíduos predados em relação ao número total de indivíduos coletados.

5.4. Seletividade por local

Os indivíduos 5013 e 5015, ambos da espécie não identificada apresentam suas perfurações na porção inferior direita da valva e a amostra 5014 apresenta sua perfuração na porção central superior, ou apical, como indicado na Figura 11, abaixo.

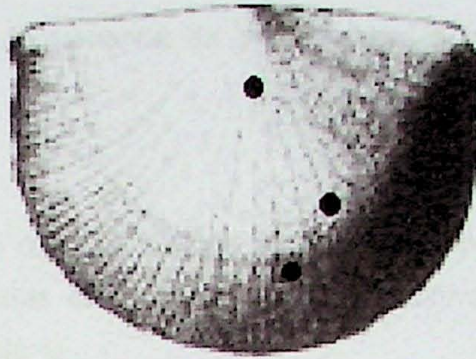


Figura 11 – Esquema da localização das perfurações na valva de braquiópode.

5.5. Seletividade por Tamanho

Predadores maiores podem preda presas de tamanho variado (Chottopadhyay & Dutta, 2013), no entantopredadores tendem a selecionar presas que oferecem maior ganho energético, resultando que predadores maiores predam presas maiores. Pode-se identificar o comportamento do predador no registro fóssil usando o diâmetro da perfuração como uma aproximação do tamanho do predador (Harper & Wharton, 2000):

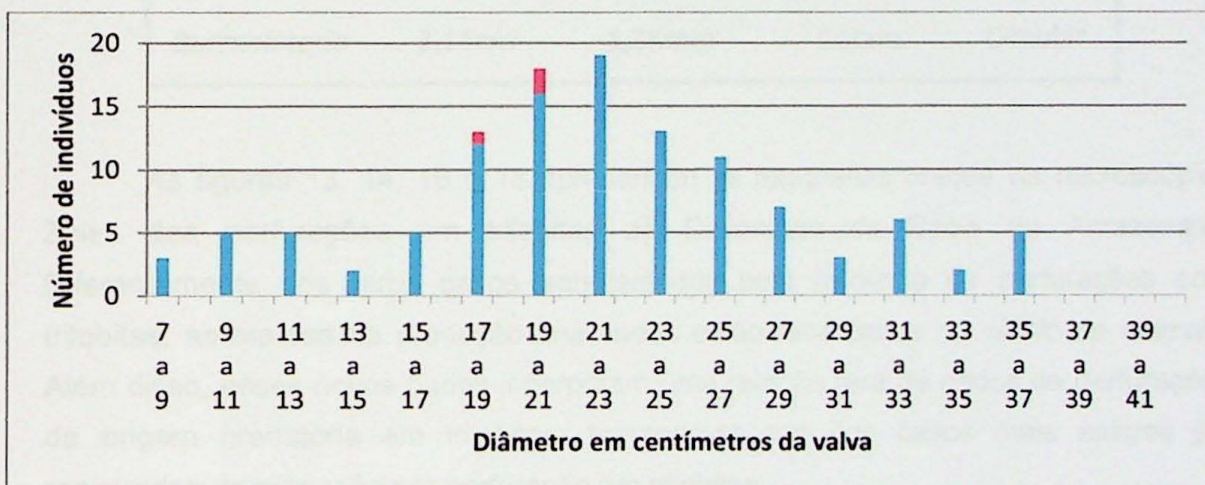


Figura 12- Relação de tamanho da valva dos espécimes de braquiópodes, com destaque em vermelho para os espécimes predados e em azul para os espécimes não predados.

A análise da relação entre o tamanho das carapaças dos braquiópodes *versus* o numero de indivíduos (Figura 12), mostrou que tanto predados quanto não predados, há uma preferencia dos predadores por presas de tamanho médio (17,00 cm a 21 cm) dentro da amostragem (7,00 cm a 42,00 cm). O gráfico também pode ser interpretado não como uma preferência por determinado tamanho da presa, mas sim pela quantidade elevada de braquiópodes de tamanho mediano em relação a braquiópodes de tamanho pequeno ou grande. Sob essa interpretação, a predação

não estaria associada ao tamanho da presa, e sim a abundância de presas com tamanho médio.

✓ Trilobitas

Os 4 espécimes de trilobitas que apresentaram marcas de predação tiveram suas estruturas analisadas qualitativamente e quantitativamente para confirmar sua origem predatória (Tabela 4).

Tabela 4 – Características das perfurações em trilobitas analisadas.

Espécie	Diâmetro do Céfalo	Diâmetro da perfuração	Local Perfurado	Forma da Linha Externa da Perfuração
<i>Burmeisteria</i>	2,52cm	1,67mm	Céfalo	Circular
<i>Burmeisteria</i>	3,07cm	1,47mm	Céfalo	Circular
<i>Burmeisteria</i>	4,38cm	1,71mm	Céfalo	Circular
<i>Burmeisteria</i>	2,11cm	1,36mm	Céfalo	Circular

As figuras 13, 14, 16 e 18 apresentam as fotografias tiradas via microscópio Zeiss das perfurações em trilobitas do Devoniano da Bacia do Amazonas. Diferentemente dos raros casos apresentados pela literatura de perfurações em trilobitas, as marcas de predação analisadas estão localizadas no céfalo do animal. Além disso, esses novos dados incorporam uma relação rara de dados de perfuração de origem predatória em trilobitas, tornando-se um dos casos mais antigos já registrados de predação por perfuração em trilobitas.

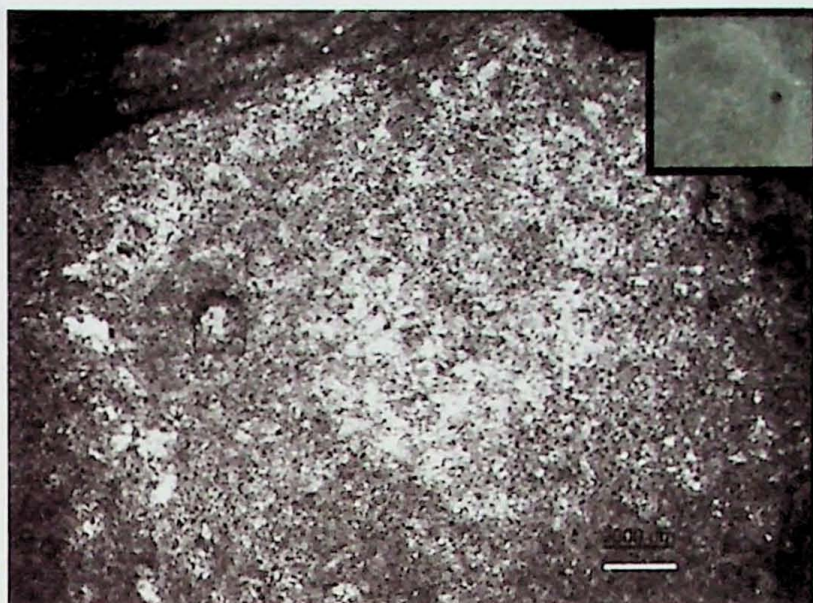


Figura 13 – Imagem fotográfica de céfalo de trilobita a partir do Microscópio Zeiss, com aumento de 0,6x e escala igual a 2000um do espécime 4987.

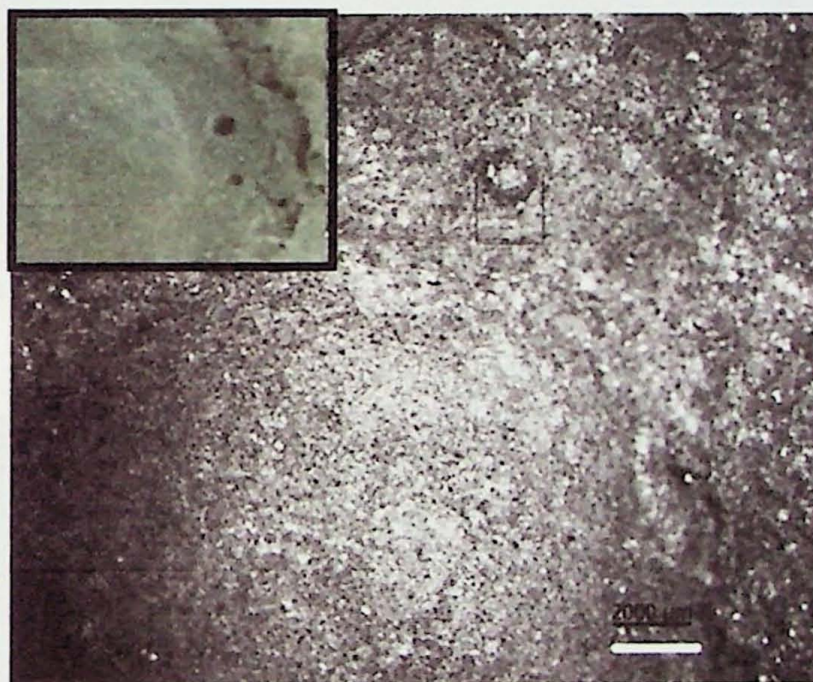


Figura 14 – Imagem fotográfica de céfalo de trilobita a partir do Microscópio Zeiss, com aumento de 0,6x e escala igual a 2000um do espécime 4992.

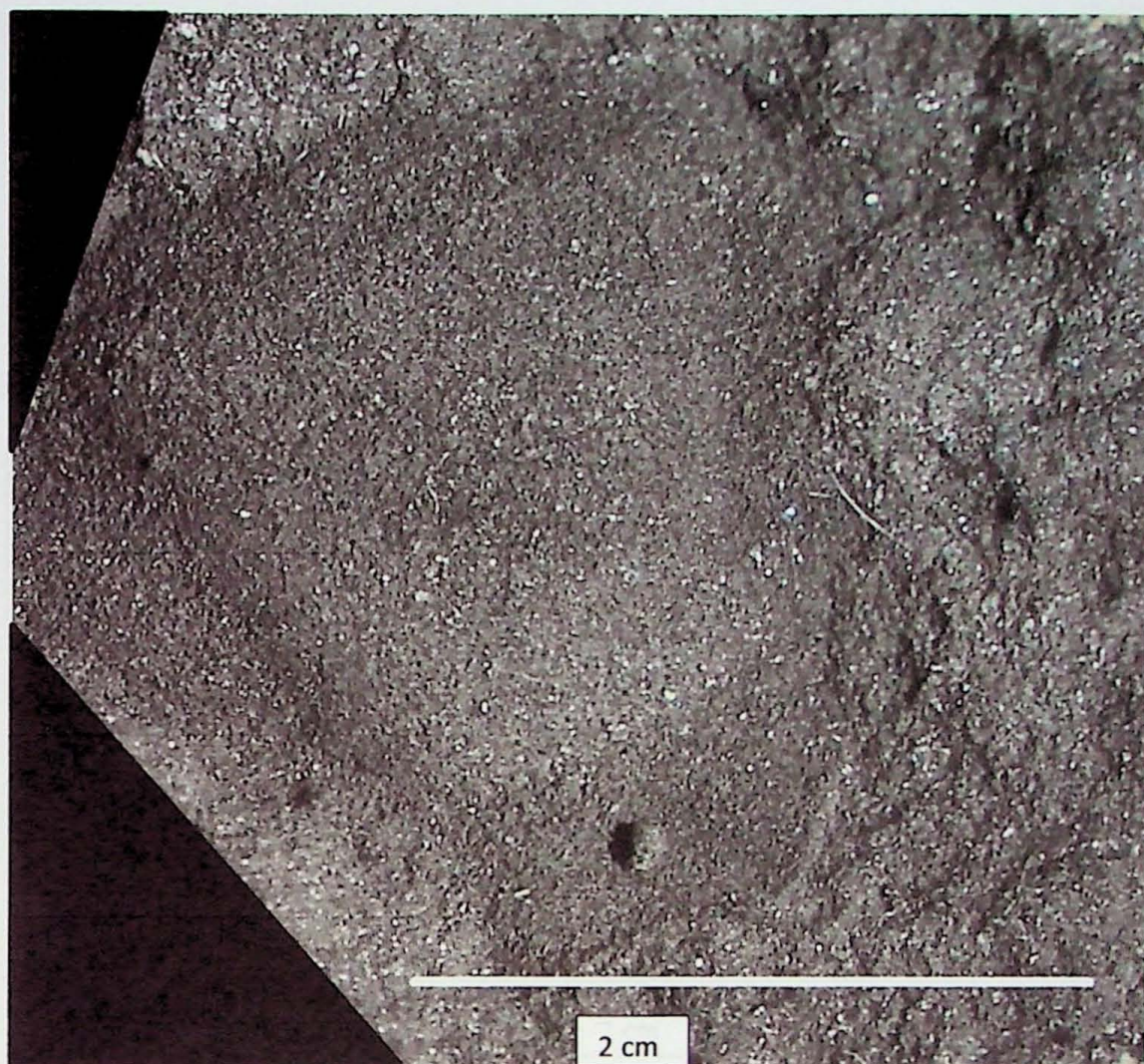


Figura 15 – Imagem fotográfica de céfalo de trilobita a partir de câmera digital Canon e escala igual a 2 cm do espécime 5008.

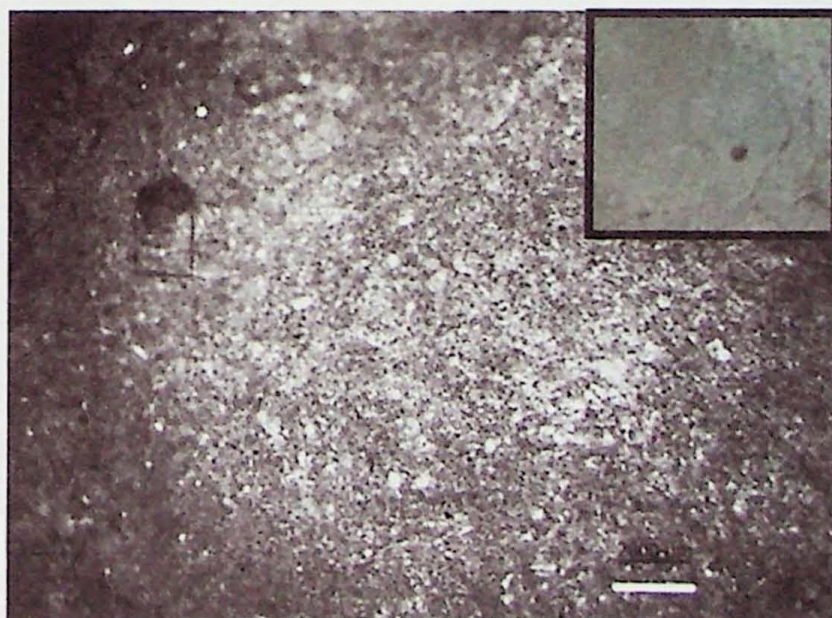


Figura 16 – Imagem fotográfica de céfalo de trilobita a partir do Microscópio Zeiss, com aumento de 0,6x e escala igual a 2000um do espécime 5008.

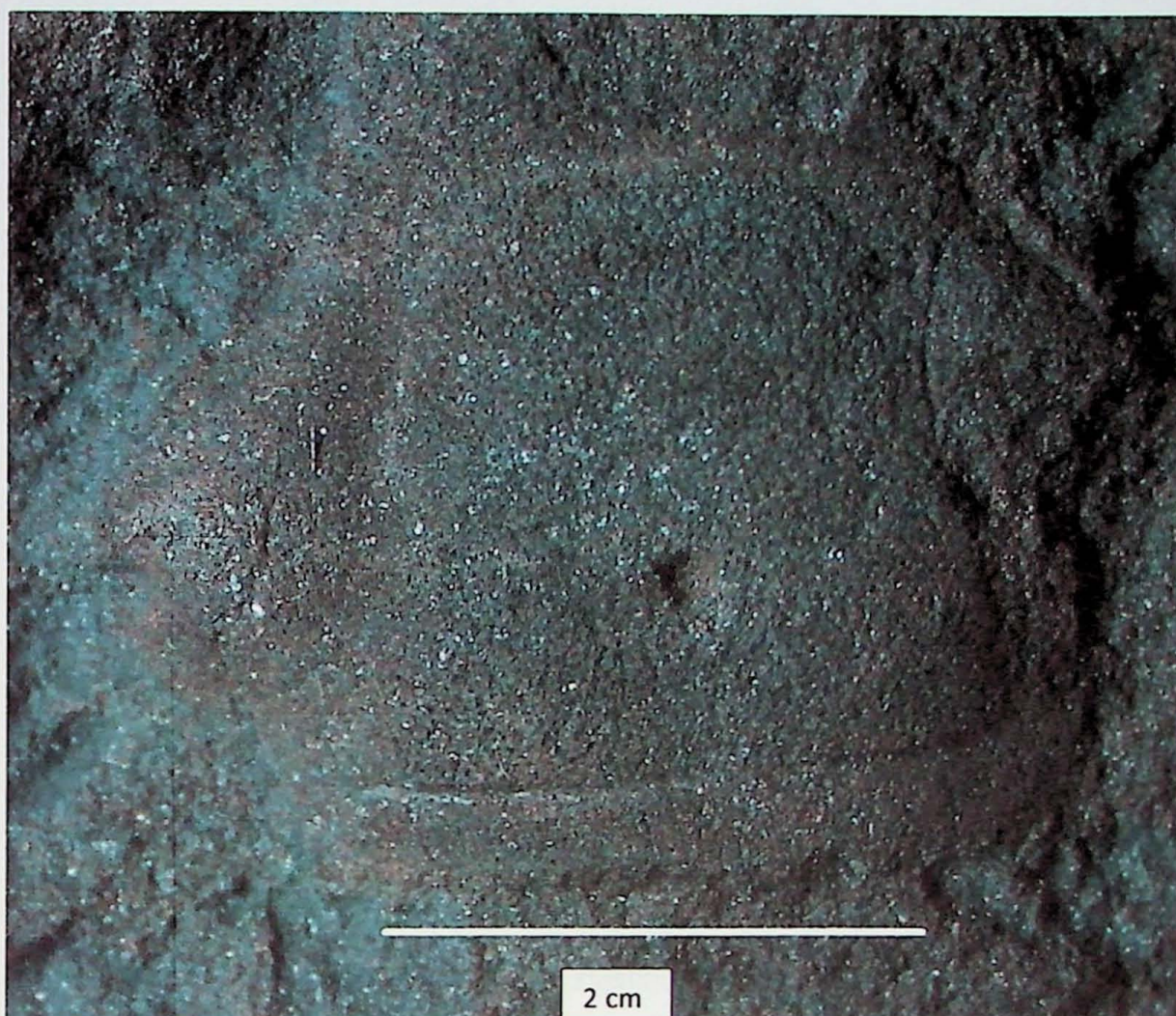


Figura 17 – Imagem fotográfica de céfalo de trilobita a partir de câmera digital Canon e escala igual a 2 cm do espécime 4964.

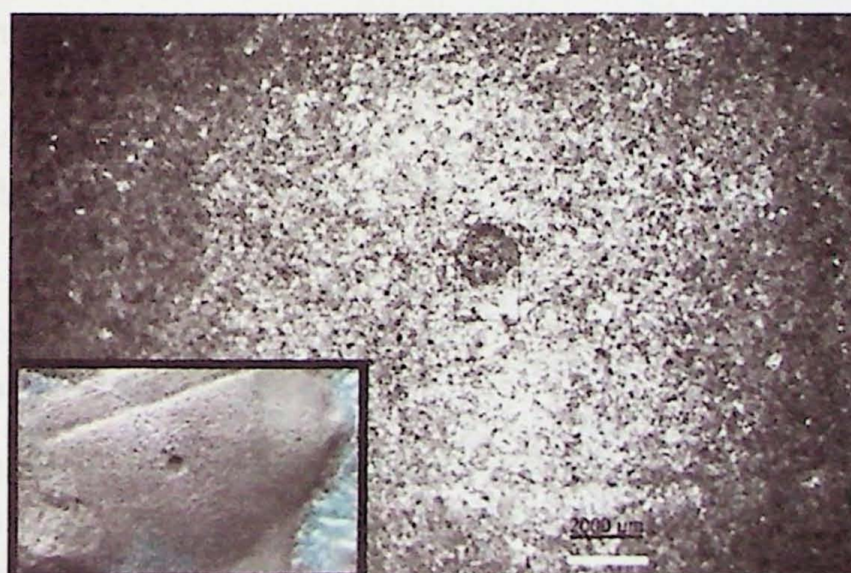


Figura 18 – Imagem fotográfica de céfalo de trilobita a partir do Microscópio Zeiss, com aumento de 0,6x(15A) e escala igual a 2000um do espécime 4964

A Figura 19 indica os locais de perfuração dos 4 espécimes de trilobitas predados.

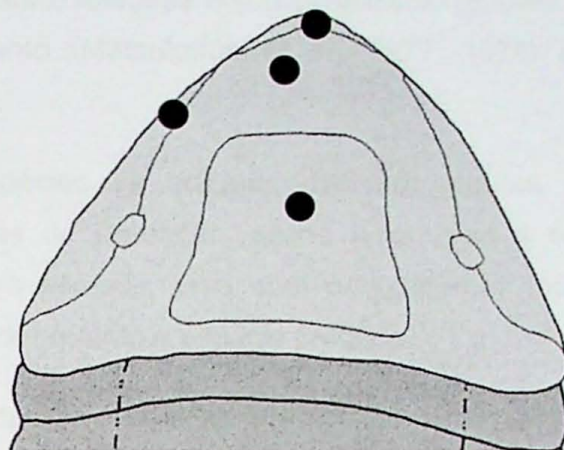


Figura 19 – Imagem esquema de um céfalo de trilobita com a localização das 4 perfurações analisadas.

Dentre as diferentes evidências de predação em trilobitas, como coprólitos contendo fragmentos de trilobitas (Zhu *et al.*, 2004), conteúdos estomacais e trilobitas com feridas cicatrizadas (Morris & Jenkins, 1985), aquelas relacionadas a predação por perfuração, que são o foco deste trabalho, são raros, com destaque para os trabalhos de Stormer (1931), Babcock (1993) e Babcock & Peng (2001).

Pesquisas sobre trilobitas na Bacia do Amazonas são muito escassas, e pesquisas sobre perfurações de origem predatória nos estratos devoniano são inexistentes até a presente data, tornando a incorporação dos dados apresentados por esse trabalho uma análise inédita. Além disso, é a primeira ocorrência de perfurações por predação na região do céfalo em trilobitas conhecida e representa um dos casos mais antigos já registrados de predação por perfuração em trilobitas na literatura.

6. DISCUSSÃO

- **Implicações Paleoecológicas**

Os dados qualitativos e quantitativos analisados para esse projeto indicam a origem biológica das perfurações encontradas, uma vez que as características necessárias para sua comprovação, como eixo da perfuração perpendicular a valva, linha externa da perfuração circular, perfurações única em cada valva de espécime predado e evidência de que as perfurações não estavam distribuídas aleatoriamente pelas espécies, indicando um grau de seletividade pela predação foram aplicadas com

êxito nas amostras estudados. A origem predatória da interação é mais difícil de se avaliar, uma vez que relações de parasitismo também podem deixar marcas parecidas com as deixadas pela predação, como demonstrado por Baumiller (1996) e Baumiller *et al.* (1999). No entanto, relações como parasitismo tendem a deixar vestígios como marcas de raspamento (Matsukuma *et al.*, 1977, 1978) e múltiplas perfurações (Warren *et al.*, 1994).

Dentre as 9 espécies de braquiópodes encontradas, apenas duas espécies apresentavam marcas de predação, sendo uma delas a espécie mais abundante localmente, e a outra espécie, uma com pouquíssimos indivíduos, indicando uma preferência do predador quanto a espécie predada.

Quando observada sob o aspecto do intervalo de tamanho da valva perfurada em confronto com o tamanho da valva dos indivíduos não perfurados, observa-se que as perfurações estão concentradas no intervalo de 17 a 21 mm, diante da variação ampla de 7 a 41 mm. Como esse intervalo de tamanho corresponde a maior porcentagem em número de indivíduos da coleção, não é possível afirmar se o predador escolheu selecionando sua presa pelo tamanho.

O baixo número de informações adquiridas devido a amostragem não permitiu interpretações ecológicas relacionadas a seletividade dos predadores em relação a sua presa quando olhada sob o enfoque da localização da perfuração na concha do braquiópodes.

Segundo Leighton (2000) e Baumiller *et al.* (2006), a interpretação correta para o número apresentado como frequência predativa é a medida de frequência de mortalidade por predação por perfuração, e não a medida de mortalidade, visto que outros predadores podem comer suas presas destruindo a carapaça ou ainda predadores podem comer suas presas sem perfurar (Baumiller *et al.*, 2006).

- **Implicações quanto ao predador**

Embora o diâmetro da perfuração possa ser utilizado como um parâmetro para o tamanho do predador e a morfologia da perfuração também possa ser utilizada para identificar o predador (Kowalewski, 2004), não foi possível identificar com clareza o animal ou os animais que predaram os braquiópodes e trilobitas estudados, uma vez que ainda é tema de muita discussão a origem desse predador Paleozoico (Fursich & Jablonsky, 1984; Smith *et al.*, 1985; Baumiller, 1990; Baumiller *et al.*, 1996).

Considerando que até o momento os gastrópodes perfuradores modernos não têm registro fóssil anterior no Paleozoico, que as perfurações de origem moderna têm semelhança com perfurações encontradas no registro fóssil e que nos oceanos modernos, os perfuradores são os principais predadores de invertebrados com conchas e os gastrópodes (Harper, 2003) são os principais culpados dessa ação, são consideradas algumas possibilidades de predadores para as perfurações analisadas. Alguns autores acreditam que possa ser algum tipo de gastrópode do Paleozoico cuja linhagem se extinguiu (Smith *et al.*, 1985), outros acreditam em gastrópodes modernos que não sofreram radiação e diversificação e não tiveram sucesso até o final do Mesozoico (Fursich & Jablonsky, 1984) e outros acreditam em organismos de corpo mole já extintos (Kowalewski *et al.*, 1998).

Devido a alta variação no diâmetro da perfuração e a não correlação positiva entre o tamanho da valva e o tamanho da perfuração nesse estudo, é possível que as perfurações tenham sido feitas por predadores de diferentes táxons.

7. CONCLUSÕES

A primeira conclusão que pode ser detalhada é a de que as formações do Devoniano Médio da Bacia do Amazonas apresentaram fósseis de invertebrados marinhos com marcas de predação. Essas ocorrências são importantes para preencher a lacuna de dados que existe no estudo paleoecológico sobre registro de marcas de predação, principalmente durante o Paleozoico das bacias sedimentares brasileiras, e que uma campanha de estudo paleoecológico aos estratos Devonianos da Bacia do Amazonas podem oferecer uma importante complementação de dados para a literatura paleoecológica de um período em que muitas lacunas existem.

A partir do estudo das interações de predação foi possível concluir que os estratos marinhos do Devoniano Médio da Bacia do Amazonas apresentam o fenômeno de predação a partir de perfurações, e que esse fenômeno pôde ser medido pela frequência predativa (2,18%), indicando possivelmente que: a predação, como interação ecológica interação não foi localmente determinante na evolução dos grupos de invertebrados marinhos (Smith *et al.*, 1985). Adicionalmente, o Devoniano Médio da Bacia do Amazonas possivelmente passava por um período em que os predadores não tinham desenvolvido aparatos morfológicos suficientes para perfurar em grande escala suas presas (Baumiller *et al.*, 2006), ou alternativamente, não sentiam necessidade de predação dessa maneira (Harper, 2003).

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BABCOCK, L. E. Trilobites in Paleozoic predator-prey systems, and their role in reorganization of early Paleozoic ecosystems. In: Predator-prey interactions in the fossil record.(KELLEY, P.H.;KOWALEWSKI, M.; HANSEN, T. A.). Topics in Geobiology, v. 20, pp: 55-92, 2003.
- BABCOCK, L. E.; ROBISON, A. R. Preferences of Palaeozoic predators. Nature, v. 337, issue 6209, pp: 695-696, 1989.
- BAUMILLER, T. K. Non-predatory drilling of Mississippian crinoids by *platyceratid* gastropods. Paleontology, v. 33, part. 3, pp: 743-748, 1990.
- BAUMILLER, T. K.; GAHN, F. J. Testing predator-driven evolution with crinoid arm regeneration. Science, v. 305, pp: 1453- 1455, 2004.
- BAUMILLER, T. K.; MACURDA, B. Jr. Borings in Devonian and Mississippian Blastoids (Echinodermata). Journal of Paleontology, v. 69, pp: 1084-1089, 1995.
- BAUMILLER, T. K. Boreholes in the Middle Devonian blastoid *Heteroschisma* and their implications for gastropod drilling. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 123, pp: 343-351, 1996.
- BAUMILLER, T. K.; LEIGHTON, L. R.;THOMPSON, D. L. Boreholes in Mississippian spiriferide brachiopods and their implications for Paleozoic gastropod drilling. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 147, pp: 283-289, 1999.
- BAUMILLER, T. K.; BITNER, M. A.; EMIG, C. C. High frequency of drill holes in brachiopods from the Pliocene of Algeria and its ecological implications. Lethaia, v. 39. Issue 4, pp: 313-320, 2006.
- BENGSTON, S.; ZHAO, Y. Predatorial borings in Late Precambrian mineralized exoskeletons. Science, v. 257, pp: 367-369, 1992.
- BENTON, M. J. Diversification and extinction in the history of life. Science, v. 268, pp: 52-58 , 1995.
- BOUCOT, A.J. Malvinokaffric Devonian marine community distribution and implications for Gondwana. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 43 (suplemento):23-49, 1971.

- BRAIN, C. K. Some observation on *Cloudina*, a terminal Proterozoic index fossil from Namibia. *Journal of Earth Sciences*, v. 33, pp: 475-480, 2001.
- BRETT, C. E.; WALKER, S. E. Predators in the Paleozoic marine environments. *Paleontological Society Papers*, v. 8, pp: 93-118, 2002.
- CARNEIRO, C. D. R.; ALMEIDA, F. F. M. Inundações marinhas Fanerozoicas no Brasil e recursos minerais associados. In: *Geologia do Continente Sulamericano* (NETO, V. M.; BARTORELLI, A.; CARNEIRO, C. D. R.; BRITO-NEVES, B. B.).pp:43-59, 2012.
- CARVALHO, R. G. *Braquiópodes do Devoniano da Bacia do Amazonas*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. São Paulo, 1972.
- CARVALHO, R.G. Braquiópodes devonianos da bacia do Amazonas: Orthida, Strophomenida, Spiriferida e Terebratulida. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova Série, Geologia*, (21):1-35, 1975.
- CHATTOPADHYAY, D.; DUTTA, S. Prey selection by drilling predators: A case from Miocene of Kuntch, India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 374, pp: 187-196, 2013.
- COOPER, P. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 21(3):165-207, 1977.
- CLARKE, J.M. As trilobitas do grez de Ereré e Maecurú. *Archivos do Museu Nacional*, v. 9, pp: 1-58, . 1895.
- CLARKE, J.M. – Moluscos devonianos do Estado do Pará, Brasil. *Archivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, 10:49-174, 1899.
- CLARKE, J.M. Fósseis devonianos do Paraná. *Monografias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, 1:1-353, 1913.
- CPRM. Serviço Geológico do Brasil. Brasília (DF): Mapa geológico do Estado do Pará. Escala 1:1.000.000. 2008.
- CUNHA P. R. C.; GONZAGA F. G., CONTINHO L. F. C., FEIJÓ. F.J. Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 8 (1),pp:47-55, 1994.

- CUNHA, P. R. C.; MELO, J. H. C.; SILVA, O. B. Bacia do Amazonas. Boletim de Geociências da Petrobras, v. 15, nº 2, p. 227-251. Rio de Janeiro, 2007.
- DERBY, O.A. Contribuições para a geologia da região do baixo Amazonas. Arquivos do Museu Nacional, 2: 77-104, 1878.
- FARIA, A.C.G.; MACHADO, D.M.C.; PONCIANO, L.C.M.O.; SOUZA, A.C. & VIEIRA, A.C.M. 2007. Afloramento OAD 22 da Formação Ererê (Bacia do Amazonas, Brasil): análises sistemática, paleoecológica e paleoambiental. *In*. Paleontologia: Cenários de Vida (CARVALHO, I.S.; CASSAB, R.C.T.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, M.A), v. 1, pp:83-91, 2007.
- FONSECA, V. M. M. *Brachiopoda (Strophomenoidea, Clonetoidea e Delthyridoidea) do Devoniano Médio das Bacias do Amazonas e Parnaíba*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, 2001.
- FONSECA, V. M. M. . Chonetoida (Brachiopoda, Strophomenata, Productida, Chonetidina) do Devoniano Médio das bacias do Amazonas e Parnaíba, Brasil. Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, v. 62, n.2, p. 193-215, 2004
- FONSECA, V.M.M. & PONCIANO, L.C.M.O. Braquiópodes do Devoniano Médio das bacias do Amazonas e Parnaíba. *In*: CARVALHO, I.S.; SRIVASTAVA, N.K.; STROHSCHOEN Jr., O.; LANA, C.C. (org.). Paleontologia: cenários de vida. Rio de Janeiro: Interciência, v. 4, p. 169-190, 2011.
- FURSICH, F. T.; JABLONSKY, D. Late Triassic naticid drillholes: Carnivorous gain a major adaptation but fail to radiate. Science (New Series), v. 224, pp: 78-80, 1984.
- GORZELAK, P.; SALAMON, M. A.; TRZESIOK, D.; NIEDZWIEDZKI, R. Drill holes and predation traces versus abrasion-induced artifacts revealed by tumbling experiments. PloS ONE 8(3): e58528. Doi:10.1371/journal.pone.0058528. 2013.
- GRAHN, Y. & MELO, J.H.G. Integrated Middle Devonian chitinozoan and miospore zonation of the Amazonas Basin, northern Brazil. *Revue de Micropaléontologie*, 47:71-85, 2004.
- GRAHN, Y. Devonian chitinozoan biozones of Western Gondwana. Acta Geologica Polonica, 55:211-227, 2005.

- HARPER, E. M. Assessing the importance of drilling predation over the Paleozoic and Mesozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v 201, issues 3-4, p.185-198, 2003.
- HARPER, E. M.; WHARTON, D. S. Boring predation and Mesozoic articulate brachiopods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 158, pp: 15-24, 2000.
- HARPER, E. M. Recognizing predator-prey interaction in the fossil record. *Geology Today*, v. 21, nº 5, pp: 191-196, 2005.
- HARTT, C.F. & RATHBUN, R. Devonian trilobites and mollusks of Ereré, Province of Pará, Brazil. *Annals of the Lyceum of Natural History*, v. 11pp:110-127. 1875
- HOFFMEISTER, A. P.; KOWALEWSKI, M.; BAMBACH, R. K.; BAUMILLER, T. K. Intense drilling in the Carboniferous brachiopod *Cardiarina cordata* Cooper 1956. *Lethaia*, v. 36-118, 2003.
- HOFFMEISTER, A. P.; KOWALEWSKI, M.; BAUMILLER, T. K.; BAMBACH, R. K. Drilling predation on Permian brachiopods and bivalves from the Glass Mountains, west Texas. *Acta Paleontologica Polonia*, 49(3), pp: 443-454, 2004.
- HUA, H. PRATT, B. R.; ZHANG, L. Borings in Cloudina shells: complex predator-prey dynamics in the terminal Neoproterozoic. *Palaios*, v. 18, p. 454-459, 2003.
- HUNTLEY, J. W.; KOWALEWSKI, M. Strong coupling of predation intensity and diversity in the Phanerozoic fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 104, pp: 15006- 15010 , 2007.
- KATZER, F. 1897a. Das Amazonas-Devon und seine Beziehungen zu den anderen Devongebieten der Erde. *Sitzungsberichte der königlichen böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften*, Prag, Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe, 46:1-50, 1897.
- KATZER, F. 1897b. A fauna devoniaca do rio Maecurú e as suas relações com a fauna de outros terrenos devônicos do globo. *Boletim doo Museu Paraense de História Natural e Ethnographia*, 2(2):204-246, 1897.
- KATZER, F.. *Grundzüge der geologie des unteren Amazonasgebietes (des Staates Pará in Brasilien)*. Leipzig, Max weg, 298p, 1903.

- KATZER, F. Geologia do estado do Pará (Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi de História Natural e Etnografia*, 9:1-269, 1933 (Tradução frei Hugo Mense, do original alemão: KATZER, F. Grundzüge der geologie..., 1903).
- KELLEY, P. H.; HANSEN, T. A. The fossil record of predation. Drilling predation on bivalves and gastropods. *Topics in Geobiology*, v. 20, p. 113-139, 2003.
- KLOMPMAKER, A. A.; PORTYELL, R. W.; LAD, S. E.; KOWALEWSKI, M. The fossil record of drilling predation on barnacles. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 426, pp: 95-111, 2015.
- KOWALEWSKI, M. DULAI, A.; FURSICH, F. T. A fossil record full of holes: The Phanerozoic history of drilling predation. *Geological Society of America*, v. 26, n. 12, p. 1091-1094, 1998.
- KOWALESKI, M.; SIMÕES, M. G.; TORELLO, F. F.; MELLO, L. H. C.; GHILARDI, R. P. Drill holes in shells of Permian benthic invertebrates. *Journal of Paleontology*, v. 74(3) p. 532-543, 2000.
- KOWALEWSKI, M. The fossil record of predation. *Paleontologica Society Papers*, v. 8, p.3-42, 2002.
- KOWALEWSKI, M.; KELLEY, P. H. The fossil record of predation: methods, patterns, and processes. *Paleontological Society Papers*, v. 8, p.396-398, 2002.
- KOWALEWSKI, M. Drill holes produced by the predatory gastropod *Nucella Lamellosa* (Muricidae): Palaeobiological and ecological implications. *Journal of Molluscan Studies*, v. 70, pp: 359-370, 2004.
- LANGE, F.W. & PETRI, S. The Devonian of the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências*, 21-22:5-55, 1967.
- LEIGHTON, L. R. New example of Devonian predatory boreholes and the influence of brachiopods spines on predator success. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 165, issues 1-2, pp: 53-69, 2001.
- MACHADO, D.M.C., FONSECA, V.M.M. & REGO, L.V.M. Estudos preliminares sobre a distribuição espacial da macrofauna da Formação Maecuru (Devoniano Médio) da Bacia do Amazonas, Estado do Pará. In: SIMPÓSIO SUL-AMERICANO DO SILURO-DEVONIANO, Ponta Grossa. Anais...Ponta Grossa, Prefeitura de Ponta Grossa/UFGP/UFPR, p.239-246., 1996.

- MATSUKUMA, A. Notes on *Genkaimurex varicosa* (Kuroda 1953) (Prosobranchia: Neogastropoda). *Venus*, v. 36 pp: 81–88, 1977.
- MATSUKUMA, A. Fossil boreholes made by shell-boring predators or commensals, Part I: Boreholes of capulid gastropods. *Venus*, v. 37, pp: 29–45, 1978.
- MELO, J.H.G.de. A Província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil; estado atual dos conhecimentos. UFRJ, Rio de Janeiro, RJ (Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências), 1800p, 1985.
- MELO, J.H.G. The Malvinokaffric realm in the Devonian of Brazil. In: Devonian of the world: proceedings of the second international symposium on the Devonian system, proceedings... Calgary, Alberta: Canadian Society of Geologists, 669-673p, 1988.
- MELO, J.H.G. & LOBOZIAK, S. Devonian – Early Carboniferous miospore biostratigraphy of the Amazon Basin, Northern Brazil. *Review of Paleobotany and Palynology*, 124 (3-4):131-202, 2003.
- MORRIS, S. C.; BENGSTON, S. Cambrian predators: possible evidence from boreholes. *Journal of Paleontology*, v. 68 (1), pp: 1-23, 1994.
- MORRIS, S. C.; JENKINS, R. J. F.; Healed injuries in Early Cambrian trilobites from South Australia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Paleontology*, v. 9, pp: 167-177, 1985
- NASCIMENTO, S.; LEMOS, V. B.; SCOMAZZON, A. K. & MOUTINHO, L. P. Bioestratigrafia de Conodontes na Borda Sul da Bacia do Amazonas, Pará – Brasil.. In: SEMANA ACADÊMICA DOS ALUNOS DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS, UFRGS, 1, Porto Alegre, 2006, Resumos. p. 109-112, 2006.
- PLAYFORD, G. & DINO, R. Palynostratigraphy of upper Paleozoic strata (Tapajós Group), Amazonas Basin, Brazil. *Palaeontographica Abteilung B*, 255:1-46, 2000.
- PONCIANO, L.C.M.O. & MACHADO, D.M.C. Macroinvertebrados da Formação Maecuru (Devoniano, Bacia do Amazonas, Brasil) - considerações tafonômicas. In: CARVALHO, I.S.; CASSAB, R.C.T.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, M.A.; FERNANDES, A.C.S.; RODRIGUES, M.A.C.; CARVALHO, M.S.S.; IRAI, M.; OLIVEIRA, M.E.Q. Paleontologia: cenários de vida. Rio de Janeiro:, v. 1, p. 131-137, 2007.

- RATHBUN, R. On the devonian Brachiopoda of Ererê, province of Paraná, Basil. *Buffalo Society of Natural Sciences, Bulletin*, 1:236-261, 1874.
- RATHBUN, R. The Devonian Brachipoda of the province of Para, Brazil. *Boston Society of Natural History, Proceedings*, 20:14-39, 1879.
- ROHR, D. M. Borings in the shell of an Ordovician (Whiterockian) gastropod. *Journal of Paleontology*, v. 65, pp: 687-688, 1991.
- ROHR, D. M. Silurian predator borings in the brachiopod *Dicaelosia* from the Canadian arctic. *Journal of Paleontology*, v. 50, pp: 1175-1179, 1976.
- SCHEFFLER, S. M.; FERNANDES, A. C. S.; FONSECA, V. M. M. Crinoidea da Formação Maecuru (Devoniano da Bacia do Amazonas), Estado do Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 9 (2), pp: 235-242, 2006.
- SCHEFFLER, S. M.; FONSECA, V. M. M.; FERNANDES, A. C. S. New crinoids from the Maecuru formation (Middle Eifelian; Amazon basin, State of Pará, Brasil). *Geobios*, v. 48, pp: 57-69, 2015.
- SCOMAZZON, A. K. Refinamento bioestratigráfico com base em Conodontes, no Pensilvaniano da Bacia do Amazonas – Região do Tapajós. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, p.141, 1999.
- SILVA, C. F.; FONSECA, V. M. M. Hábitos de vida dos trilobitas das Fomrações Maecuru e Ererê, Devoniano da Bacia do Amazonas, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 8(1), pp: 73-82, 2005.
- SIMÕES, M.G., LEME, J.M., SOARES, S.P. 2009. Systematics, taphonomy and paleoecology of Homalonotid trilobites (Phacopida) from the Ponta Grossa Formation (Devonian), Paraná Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12: 27– 42.
- SIGNOR, P. W.; BRETT, C. E. The Midle-Paleozoic precursor to the Mesozoic Marine Revolution. *Paleobiology*, v. 10, nº. 2, pp: 229-245, 1984.
- SMITH, S. A.; THAYER, C. W.; BRETT, C. E. Predation in the Paleozoic: Gatropod-Like drillholes in Devonian brachiopods. *Science (Reprint Series)*, v. 230, pp: 1033-1035, 1985.

- SOARES, S.P., SIMÕES, M.G., & LEME, J.M. 2008. O papel da fossilização e do intemperismo na sistemática dos trilobites Phacopida (Calmoniidae e Homalonotidae), Formação Ponta Grossa, (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11: 117– 128.
- STASI, A.M.D. 2013. Revisão sistemática dos Calmoniidae (Trilobita, Phacopida) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Geoquímica e Geotectônica, Universidade de São Paulo, São Paulo, 41 p.
- TÁVORA, V. A.; SOUZA, S. R. Primeira ocorrência de corais rugosos na Formação Maecuru (Devoniano)- Bacia do Amazonas, Estado do Pará. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 29, pp: 415-418, 1999.
- VANNIER, J.; CHEN, J. Y. The Early Cambrian colonization of pelagic niches exemplified by *Isoxys* (Artrophoda). *Lethaia*, v. 33, pp: 295-311, 2000).
- VERMEIJ, G. J. *Evolution and escalation: An history of life*. 538 p, 1987.
- VERMEIJ, G. J. Evolution in the consumer age: Predators and the history of life. *Paleontologica Society Papers*, v. 8, p.375-393, 2002.
- VINN, O. Attempted predation on early Paleozoic cornulitids. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 273, pp: 87-91, 2009.
- WHITTINGON, H.B.; CHATTERTON, B.D.E.; SPEYER, S.E.; FORTEY, R.A.; OWENS, R.M.; CHANG, W.T.; DEAN, W.T.; JELL, P.A; LAWRIE, J.; PALMER, A.R.; REPINA, L.N.; RUSHTON, A.W.A.; SHERGOLD, J.H.; CLARKSON, E.N.K.; WILMOT, N.V. & KELLY, S.R.A. 1997. *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Pt. O, Arthropoda 1, Trilobita (revised edition). Lawrence, Geological Society of America and the University of Kansas Press.
- WILLIAMS, A.; CARLSON, S. J.; BRUNTON, C. H. C.; HOLMER, L. E.; POPOV, L. A. Supraordinal classification of the Brachiopoda. *The Royal Society*, v. 351, Issue. 1344, 1996.
- ZHU, M. Y.; VANNIER, J.; ITEN, H. V.; ZHAO, Y. L. Direct evidence for predation on trilobites in the Cambrian. *The Royal Society*, v. 271, 2004.

9. ANEXO

Tabela de Dados sobre Predação por Perfuração no Paleozoico				
Ano da Publicação	Autor	Revista	Presa	Período
1992	Bengston & Zhao	Science	Cloudina	Neoproterozoico
1985	Smith, Thayer & Brett	Science	Braquiópodes Articulados	Devoniano
2003	Hua, Pratt & Zhang	Palaos	Cloudina	Neoproterozoico
1994	Morris & Bengston	Journal of Paleontology	Braquiópodes Inarticulados	Cambriano
1994	Morris & Bengston	Journal of Paleontology	Braquiópodes Inarticulados	Cambriano
1991	Rohr	Journal of Paleontology	GAstrópode	Ordoviciano
1976	Rohr	Journal of Paleontology	Braquiópodes	Siluriano
1976	Rohr	Journal of Paleontology	Braquiópodes	Siluriano
2003	Hoffmeister, Kowalewski, Bambach & Baumiller	Lethaia	Braquiópodes	Carbonífero
2000	Kowalewski, Simões, Torello, Mello, Ghilardi	Journal of Paleontology	Moluscos Bivalves	Permiano
1999	Baumiller, Leighton & Thompson	Palaeo	Braquiópodes	Carbonífero
1996	Baumiller	Palaeo	Equinodermos	Devoniano
2001	Leighton	Palaeo	Braquiópodes	Devoniano
1995	Baumiller, Macurda	Paleontology	Equinodermos	Devoniano
1996	Baumiller	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology	Equinodermos	Devoniano
2004	Hoffmeister, Kowalewski, Bambach & Baumiller	Acta Paleontological Polonia	Braquiópodes e Bivalves	Permiano
2001	Leighton	Palaeogeography,	Braquiópodes	Devoniano

		Palaeoclimatology, Palaeoecology		
2003	Babcock	Journal of Paleontology	Trilobitas	Cambriano
1978	Sheehan & Lesperance	Journal of Paleontology	Braquiópodes	Devoniano
1968	Carriker & Yochelson	U.S Geological Survey Professional Paper	Braquiópodes	Ordoviciano
1987	Chatterton & Whitehead	Lethaia	Braquiópodes	Siluriano
1969	Richards & Shabica	Journal of Paleontology	Braquiópodes	Ordoviciano
1984	Signor & Brett	Paleobiology	Braquiópodes	Devoniano

