



**Malacostráceos da Formação Manacapuru
(Siluro-Devoniano) da Bacia do Amazonas, Estado do Pará, Brasil**
Malacostracean Of The Manacapuru Formation (Silurian-Devonian) Pará State, Brazil

Vladimir de Araújo Távora¹ & Maria Inês Feijó Ramos²

¹Universidade Federal do Pará, Instituto de Geociências,
Faculdade de Geologia, Laboratório de Paleontologia, 1611, 66075-110, Belém, Pará, Brasil

²Coordenação de Ciências da Terra e Ecologia (CCTE),
Museu Paraense Emílio Goeldi, Av. Perimetral 1901, Terra Firme, 66077-530, Belém, Pará, Brasil

E-mails: vladimir@ufpa.br; mramos@museu-goeldi.br

Recebido em: 01/04/2019 Aprovado em: 19/07/2019

DOI: http://dx.doi.org/10.11137/2019_3_420_431

Resumo

Este trabalho trata da caracterização sistemática e paleobiológica de malacostráceos siluro-devonianos da Formação Manacapuru, Bacia do Amazonas, coletados em afloramentos situados na região do Sítio Belo Monte, sudoeste do Estado do Pará. Foram individualizados Paranebalidae indet. A e Paranebalidae indet. B, filocarídeos, e Stenasellidae indet., isópode. No intervalo Siluro-Devoniano os filocarídeos leptostráceos e os isópodes flabelíferos tiveram expressiva radiação e expansão biogeográfica, coincidente com a expansão contínua dos ecoespaços marinhos a partir do Paleozoico Médio. A associação de malacostráceos estudada é composta por formas de carapaça robusta, predominantemente articulados, com baixos graus de fragmentação e abrasão, indicando baixo nível de energia do meio durante o evento de soterramento. A preservação dos pleópodes e urópode articulado ao corpo em Stenasellidae indet. e do pleonito articulado ao pleópode de Paraneballidae indet. B sugerem articulações mais robustas ou soterramento rápido, e morte catastrófica destes indivíduos, constituintes da biocenose original. O exopodito isolado em Paraneballidae indet. A pode indicar conexão mais frágil entre seu epipodito e exopodito em relação aos demais pleópodes, que sofreu transporte a curta distância, devido a preservação dos delicados espinhos de sua margem posterior, e por isso considerado um elemento da tanatocenose durante o evento de soterramento. O padrão de fossilização pode significar que o pequeno registro de malacostráceos na Formação Manacapuru esteja associado com a presença de sedimentos terrígenos nas rochas onde estes fósseis foram encontrados, que não propicia a boa preservação de animais com o corpo levemente mineralizado.

Palavras-chave: Malacostráceos; Formação Manacapuru; Siluro-Devoniano

Abstract

This work deals the systematic and paleobiologic studies on malacostraca siluro-devonian in two outcrops of the Manacapuru Formation, located at Belo Monte site, Pará state, Amazonas Basin. Were identified the taxa Paranebalidae indet. A and Paranebalidae indet. B, phyllocarids, as well as Stenasellidae indet. isopod. During the siluro-devonian times these malacostraceans were very rich and diverse, cosmopolitan, lived in all marine regions and common elements of the benthic life. The specimens had robust and articulated carapaces with fragmentation and abrasion low grades that suggest low energy during the burial and less time of permanence in the taphonomic active zone. The pleopods and uropod articulated in Stenasellidae indet. and the exopodit and pleonite articulated with the pleopod in Paraneballidae indet. B suggest stronger articulations or fast burial and catastrophic death of these elements of biocoenosis. The isolated exopodite of Paraneballidae indet. A reveals weaker articulations among the others epipodites and exopodites, as well as short distance transport before the final burial, due the preservation of delicate spines of posterior margin and therefore considered as an element of thanatocoenosis. The pattern of the fossiliferous record may be related to siliciclastic sediments in the rocks of Manacapuru Formation, which does not lead to accumulation of animals with poorly mineralized body.

Keywords: Malacostraca; Manacapuru Formation; Silurian-Devonian

1 Introdução

A Bacia do Amazonas, situada entre os crátons das Guianas ao norte e do Brasil ao sul, possui área de aproximadamente 500.000 km². Abrange parte dos estados do Amazonas e Pará, e separa-se a leste da bacia tafrogênica do Marajó através do Arco de Gurupá, e a oeste da Bacia do Solimões pelo Arco de Purus. O arcabouço estratigráfico da Bacia do Amazonas apresenta duas importantes megasseqüências de primeira ordem que totalizam 5.000 m de preenchimento sedimentar e ígneo (Cunha *et al.*, 2007; Vasquez & Rosa-Costa, 2008).

A Formação Manacapuru é uma seqüência clástica marinha siluro-devoniana incluída no Grupo Trombetas, correspondente ao estágio inicial de deposição nesta sinéclise (Cunha *et al.*, 2004, 2007). Até o momento, o conhecimento de sua Paleontologia está restrito às associações de microfósseis (acritarcas e quitinozóários), alguns braquiópodes inarticulados e icnofósseis.

Na região de instalação da Usina Hidroelétrica (UHE) de Belo Monte foi registrada por Tomassi *et al.* (2015) a ocorrência de afloramentos das formações Pitanga, Manacapuru, Jatapu, Maecuru e Alter do Chão, onde durante o salvamento paleontológico foram recuperadas 1744 amostras, que estão depositadas na coleção paleontológica do Museu Paraense Emílio Goeldi, com macrofósseis de vegetais, graptozoários, braquiópodes, moluscos, artrópodes, peixes agnatos e icnofósseis, além de outros somatofósseis não identificados, e mais palinórfos (miósporos, acritarcas, cistos de algas, esporos de fungos e tipos indeterminados). Especificamente nas rochas atribuídas à Formação Manacapuru, os autores registraram a ocorrência de braquiópodes lingulídeos e rinconeliformes, conularídeos, tentaculídeos, raros malacostráceos e cefalópodes nautilídeos.

Dentre a supracitada coleção, Tomassi *et al.* (2015) noticiaram e figuraram a presença inédita de malacostráceos para a Formação Manacapuru, sem entretanto adequado tratamento sistemático. O estudo desses espécimens representa o registro inédito de filocarídeos e amplia o conhecimento sobre os eumalacostráceos do Paleozoico do Brasil, atualmente restrito aos isópodes do Permiano da Bacia do Paraná.

O escopo da presente pesquisa é a caracterização sistemática e paleobiológica dos quatro exemplares de malacostráceos procedentes de dois afloramentos (Ponto 1- 3°7'36"S, 51°47'23"W e Ponto 2- 3°7'44"S, 51°46'14"W) situados nas margens da rodovia BR 230, região do Sítio Belo Monte, sudoeste paraense (Figura 1).

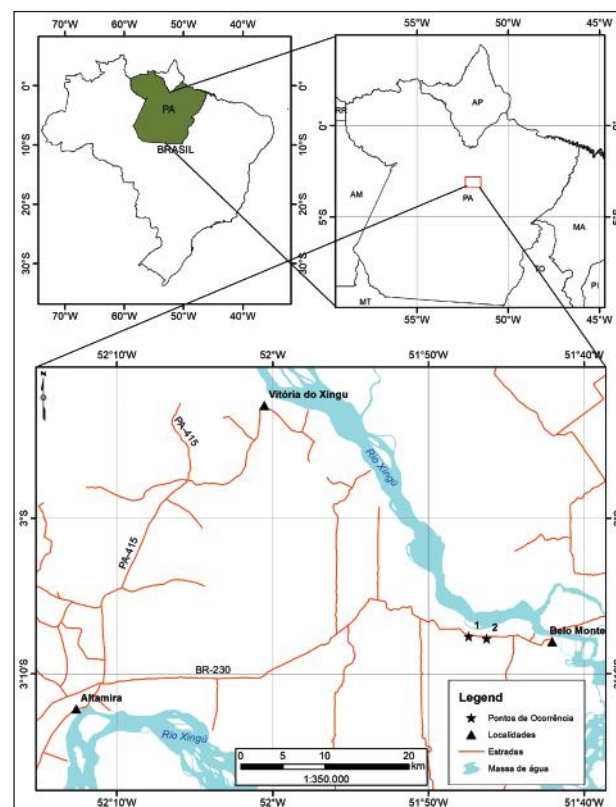


Figura 1 Mapa de localização dos pontos de coleta dos exemplares estudados.

2 Materiais e Métodos

A consecução desta pesquisa contou com levantamento bibliográfico completo sobre os aspectos geopaleontológicos da Formação Manacapuru bem como caracteres de morfologia, sistemática e biologia/paleobiologia de filocarídeos e isópodes. Os equipamentos utilizados para descrição e obtenção das dimensões incluíram ponteiras manuais com pontas diamantadas, estereomicroscópio Leica S6E e paquímetro de precisão, e para a classificação sistemática e caracterização paleobiológica foram

utilizadas as bibliografias pertinentes aos temas e de enfoques diversos a partir das necessidades relacionadas à investigação paleontológica em tela.

As abreviaturas aqui utilizadas para indicar as dimensões dos filocarídeos são **ce**- comprimento do exopodito, **le**- largura do exopodito, **cpl**- comprimento do pleonito, **lpl**- largura do pleonito, **cplp**- comprimento do pleópode e **lplp**- largura do pleópode. Para o isópode, **ccp**- comprimento do corpo, **lcp**- largura do corpo, **ccf**- comprimento do céfalo, **lcf**- largura do céfalo, **cpl**- comprimento dos pleópodes, **lplp**- largura proximal dos pleópodes, **ldpl**- largura distal dos pleópodes, **cur**- comprimento do urópode, **lur**- largura do urópode.

3 Geologia

A Bacia do Amazonas (Figura 2) situada entre os crátons das Guianas, ao norte e do Brasil, ao sul, possui área de aproximadamente 500.000 km². Abrange parte dos estados do Amazonas e Pará, e

separa-se a leste da bacia tafrogênica do Marajó através do Arco de Gurupá, e a oeste da Bacia do Solimões pelo Arco de Purus. O arcabouço estratigráfico da Bacia do Amazonas apresenta duas importantes megassequências de primeira ordem que totalizam 5.000 metros de preenchimento sedimentar e ígneo (Cunha *et al.*, 1994; Cunha *et al.*, 2007; Vasquez & Rosa-Costa, 2008). O registro sedimentar e ígneo da Bacia do Amazonas nada mais é que um reflexo tanto das variações eustáticas do nível do mar, quanto dos eventos tectônicos paleozoicos ocorrentes na borda oeste da pretérita placa gonduânica. Já a sua borda leste sofreu influência da tafrogenia do Atlântico Sul. Como consequência dos fenômenos orogênicos, ocorreram movimentações epirogênicas no interior da atual Placa Sul-Americana, resultando na formação de grandes arcos e discordâncias regionais. Além disso, esses eventos controlaram as ingressões e os recuos dos mares epicontinentais, com consequente influência nas fácies e ambientes deposicionais ligados às variações eustáticas do nível do mar. (Cunha *et al.*, 1994; Cunha *et al.*, 2007).



Figura 2 Principais bacias sedimentares brasileiras (Fonte: www.phoenix.org.br).

Após a discordância relacionada com a Orogenia Caledoniana, que separa os sedimentos do estágio inicial de deposição na sinéclise, um novo ciclo transgressivo-regressivo ocorreu na bacia, onde foram depositados sedimentos marinhos com novas incursões glaciais, que se estenderam até as bacias africanas, sem atingir a Bacia do Solimões. A trama estratigráfica paleozoica da Bacia do Amazonas comporta uma megassequência constituída por rochas sedimentares de naturezas variadas, associadas a um grande volume de intrusões de diques e soleiras de diabásio mesozoicos (Cunha *et al.*, 1994; Cunha *et al.*, 2007). Esta megassequência paleozoica pode ser dividida em quatro sequências de segunda ordem, aqui designadas como Sequência Ordovício-Devoniana, Sequência Devono-Tournaisiana, Sequência Neoviseana e Sequência Pensilvaniano-Permiana, todas delimitadas por quebras significativas da sedimentação, decorrentes dos eventos tectônicos atuantes nas bordas da Placa Gonduânica, retratadas pelas expressivas discordâncias regionais que as separam (Cunha *et al.*, 2007).

A Sequência Ordovício-Devoniana é definida por alternâncias entre sedimentos glaciais e marinhos, com sedimentos típicos de ingressões, que repousam em *onlap* sobre o Arco de Purus, que impedia a conexão com a Bacia do Solimões. Este ciclo transgressivo-regressivo marca o estágio inicial de deposição na bacia. As rochas dessa sequência compõem o Grupo Trombetas (Ludwig, 1964), que abrange as seguintes formações com suas respectivas idades (Grahn, 2005): Autás Mirim, composta por arenitos e folhelhos neríticos neo-ordovicianos (Caradociano?-Ashgillano); Nhamundá, definida por arenitos neríticos e glaciogênicos eossilurianos (Llandoveryano- Wenlockiano inferior); Pitinga, caracterizada por folhelhos e diamictitos marinhos silurianos (Llandoveryano médio- Pridolano inferior); Manacapuru, constituída por arenitos e pelitos neríticos neossilurianos- eodevonianos (Ludlowiano inferior- Lochkoviano superior); e a Formação Jatapu, composta por arenitos e siltitos marinhos parálcos, datados através de seu conteúdo palinológico como lochkoviana a eo-emsiana (Melo & Loboziak, 2003).

A Formação Manacapuru constitui a unidade de topo do Grupo Trombetas, sendo composta

litologicamente por arenitos finos a médios intercalados com siltitos acinzentados e laminados, que ocorre em todo o flanco norte da Bacia do Amazonas e rios Jarauçu e Xingu no seu flanco sul. De ambiente deposicional nerítico a litorâneo, caracteriza uma sequência transgressiva-regressiva, onde foram reconhecidos depósitos de praia e deltaico. A idade siluro-devoniana para esta unidade geológica está baseada em análises bioestratigráficas com quitinozoários e acritarcas (Ferreira *et al.*, 2006; Vasquez & Rosa-Costa, 2008). Além destes palinomorfos, os sedimentitos Manacapuru guardam icnofósseis e braquiópodes lingulídeos (Ramos *et al.*, 2001; Silva *et al.*, 2000, 2001).

4 Malacostráceos Filocarídeos e Isópodes

Os malacostráceos estão dispostos em arranjos filogenéticos empíricos compostos predominantemente pelas subclasses Peracarida, Eucarida, Syncarida, Phyllocarida e Hoplocarida, sendo as duas primeiras, as linhas evolutivas melhor sucedidas, devido a sua pluralidade morfoanatômica e ambiental (Schram, 1981; Storer, 2003; Ruppert *et al.*, 2005).

Os filocarídeos são os malacostráceos mais primitivos, atualmente representados por 36 espécies agrupadas em 10 gêneros e três famílias. Seu padrão corporal básico inclui uma delgada carapaça bivalve com até 50 mm de comprimento cujo tórax é recoberto, por um rostro saliente e um abdômen alongado (Bertini, 2016).

Por sua vez, os isópodes perfazem uma ordem de peracarídeos com grande representatividade numérica e diversidade específica, com cerca de 4.000 espécies descritas. A sua classificação sistemática clássica está baseada nos caracteres morfológicos das formas adultas, resultando em arranjos filogenéticos empíricos. Para avançar nestes estudos foram incluídos como elementos de classificação, as sequências moleculares, neuroanatômicos das partes moles e genéticos que, combinados, podem definir as relações filogenéticas entre os táxons. Entretanto, os resultados obtidos até o momento não são compatíveis com o registro fóssil, onde a grande variabilidade morfológica principalmente das regiões da carapaça e estilo bifásico das ecdises, aliados com a

ausência de partes moles tornam os arranjos sistemáticos ainda mais complexos. (Tudge, 1997).

A forma mais comum de preservação dos isópodes corresponde à porção posterior, onde o exoesqueleto se diferencia primeiro, peculiaridade que dificulta a identificação taxonômica, já que as feições diagnósticas estão no céfalo, região normalmente mal preservada no registro fóssil. Para o gênero *Palaega* estão definidas cerca de 27 espécies, que provavelmente não corresponde ao número real, já que apenas 30% delas possuem céfalos preservados (Wieder & Feldmann, 1992; Feldmann & Goolaerts, 2005). A grande irradiação adaptativa e alto grau de endemismo da família Cirolanidae permitem compreender a evolução da ordem Isopoda como um todo, muito embora os estudos até o momento sejam pontuais (Almeida, 2003).

Os malacostráceos primitivos fósseis brasileiros estão representados por oito espécies de isópodes, sendo cinco no Permiano do Estado de São Paulo (*Pseudopalaega granulifera*, *P. microcelata*, *Protourda tupiensis* e *P. circumscripta*- Formação Tatuí) e *Pseudopalaega iratiensis*- Formação Irati), uma no Cretáceo do Estado do Rio Grande do Norte (*Unosuropode castroi*- Formação Açú), uma no Cretáceo do Estado do Maranhão (*Codoisopus brejensis*- Formação Codó) e *Palaega tremembeenensis*, na Formação Tremembé, Oligoceno do Estado de São Paulo (Martins-Neto, 2001, 2005; Lindoso *et al.*, 2013). Além destes foram reconhecidas 12 espécies de eucarídeos pigocefalomorfos, a saber, *Clarkecaris brazilucus*, *Iraticaris damianii*, *Liocaris huenei*, *L. angusta*, *Paulocaris pachecoi*, *P. clarkei*, *P. marianoi*, *P. brasiliensis*, *Permocaris purperae*, *Pittinucaris wuerdigae*, *Pygaspis brasiliensis* e *P. quadrata* (Martins-Neto, 2005; Adami-Rodrigues *et al.*, 2016).

5 Sistemática

A classificação sistemática e a nomenclatura morfológica básica usada nas descrições deste trabalho estão baseadas principalmente em Calman (1904), Hansen (1921), Rolfé (1969), Dahl (1985), Walker-Smith & Poore (2001), Martin & Davis (2001) e Moreira (2015) para os filocarídeos, bem como Richardson (1905), Hessler (1969), Magniez (1974, 1999), Schram (1981), Perez-Farfante & Kensley, (1997), Brusca & Brusca (2007), Valério-Berardo (2016) e Kaiser *et al.* (2018) para

os isópodes. Além dessas foram utilizadas variadas bibliografias complementares específicas incluindo as originais onde as categorias taxonômicas hierarquicamente superiores foram propostas, descritas e algumas descrições foram revisadas e/ou complementadas, tais como Latreille (1802, 1803, 1817), Packard (1879), Clauss (1880), Grobben (1892), Sars (1896), Calman (1904) e Dudich (1924).

Classis Malacostraca Latreille, 1802

Sub Classis Phyllocarida Packard, 1879

Ordo Leptostraca Claus, 1880

Sub Ordo Nebaliacea Calman, 1904

Família Paraneballidae Walker-Smith & Poore, 2001

Paraneballidae indet. A

Figura 3A

Descrição: Exopodito do quarto pleópode subretangular achatado, alongado, quatro vezes mais comprido do que largo, com margens paralelas e extremidade distal produzida obliquamente formando um curto ângulo agudo. Margem anterior lisa, retilínea e suavemente recurvada em direção à porção distal. Margem posterior suavemente côncava e ornamentada por uma fileira de pelo menos 13 espinhos paralelos entre si, regularmente espaçados, com extremidades pontiagudas, retilíneos proximal e medianamente passando a suavemente recurvados na porção distal. Esta série de espinhos é definida por quatro unidades maiores intercaladas por outras três menores que se tornam mais contíguas no sentido proximal- distal.

Material: um fragmento de um pleópode (MPEG-3445a-I; MPEG-3445b-I), procedente de afloramento (Ponto 1) na localidade Sítio Belo Monte, margem da rodovia BR 230, sudoeste do Estado do Pará.

Medidas: ce: 27 mm; le: 3,8 mm.

Discussão: A preservação de uma parte isolada da carapaça não favoreceu a sua classificação em nível genérico e específico.

Paraneballidae indet. B

Figuras 3B, 3C

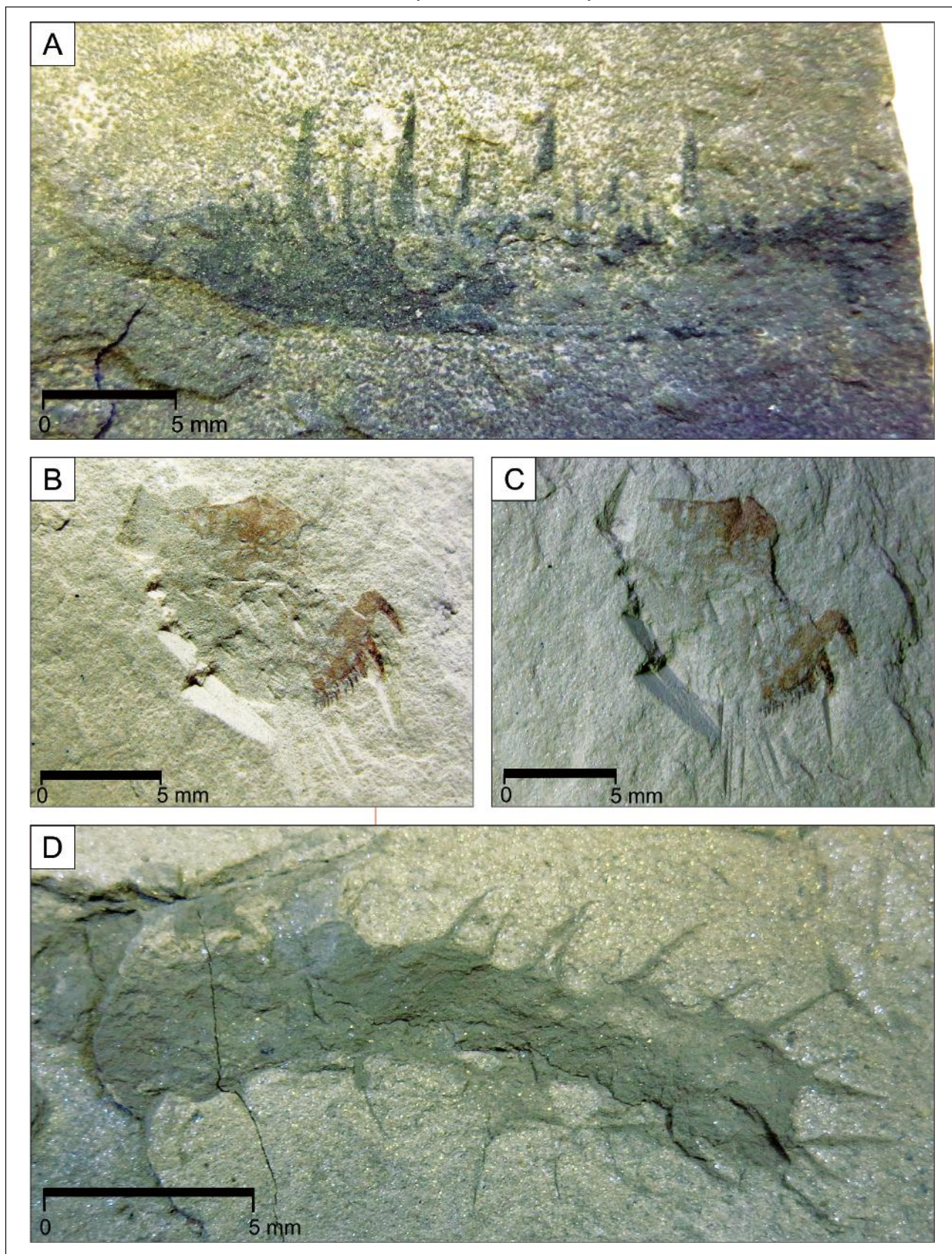


Figura 3 (A) Paranebalidae indet. (MPEG-3445a-I); (B), (C) Paranebalidae indet. B (MPEG-3443-I); (D) Stenasellidae indet. (MPEG-3444a-I).

Descrição: Sexto pleonito quadrangular estreito com margens laterais retas, margem anterior indistinta e margem posterior com espinhos agudos e bem espaçados dorsalmente, com pleópode articulado. Pleópode uniarticulado, reduzido, cuja articulação entre as partes proximal e distal forma uma proeminência suave, pouco convexa e topo arredondado. Porção proximal robusta, com bordo anterior retilíneo e liso; bordo posterior suavemente côncavo e apresentando 13 espinhos bem desenvolvidos, levemente truncados, que afunilam-se da base para o topo, aumentam de tamanho e se tornam gradualmente mais espaçados no sentido distal, sendo que os dois últimos, alcançam quase o dobro do tamanho dos demais. Porção distal subretangular curta com margens laterais retas e paralelas, terminando com um espinho bem desenvolvido em forma de lâmina encurvada (foice) e extremidade pontiaguda

Material: um fragmento composto por um pleonito e um pleópode articulados (MPEG-3443-I), procedente de afloramento (Ponto 2) na localidade Sítio Belo Monte, margem da rodovia BR 230, sudoeste do Estado do Pará.

Medidas: cpl: 10 mm; lpl: 7 mm; cplp: 5 mm; lplp: 2 mm.

Discussão: A preservação de uma porção resstrita da carapaça impediu o reconhecimento dos caracteres morfológicos que permitissem a sua caracterização sistemática em nível de gênero e espécie.

Sub Classis Eumalacostraca Grobben, 1892

Super Ordo Peracarida Calman, 1904

Ordo Isopoda Latreille, 1817

Sub Ordo Asellota Latreille, 1803

Superfamília Aselloidea Latreille, 1802

Família Stenasellidae Dudich, 1924

Stenasellidae indet. sp.

Figura 3D

Descrição: Corpo alongado, cilíndrico, achatado dorsoventralmente com seis pares de pleópodes distintos, bem desenvolvidos e subiguais. Céfalos

com largura e comprimento similares, margens anterior, posterior e laterais arredondadas, e apresentando um sulco frontolateral estreito e raso, que pode corresponder à área de inserção da antena direita. Pleópodes com margens laterais retas, mais espessos na porção proximal, afunilando-se em direção à extremidade distal, que possui terminações em ângulos agudos. Urópode bem desenvolvido, estiliforme, birramoso e projetado além da margem posterior. Pleonitos não diferenciados, assim como os protopoditos, endopoditos e exopoditos dos pleópodes e urópode.

Material: um exemplar (MPEG-3444a-I; MPEG-3444b-I), procedente de afloramento (Ponto 1) na localidade Sítio Belo Monte, margem da rodovia BR 230, sudoeste do Estado do Pará.

Medidas: ccp: 15 mm; lcp: 4 mm; ccf: 2,4 mm; lcf: 2,3 mm; cpl: 2,5 mm; lplp: 0,2 mm; ldpl: 0,1 mm; cur: 3 mm; lur: 3 mm.

Discussão: Apesar de estar com baixo grau de abrasão e apresentar céfalos, pleópodes e urópodes ainda articulados, a não preservação dos detalhes destes caracteres bem como a preservação indiferenciada dos pleonitos, feições diagnósticas em nível de gênero e espécie, a classificação sistemática do exemplar ficou aberta, restrita em nível de família.

6 Considerações Paleobiológicas

6.1 Filogenia

Os crustáceos constituem um grupo para ou polifilético de artrópodes arranados em um clado independente denominado Pancrustacea, Tetraconata ou Hexapoda- Crustacea (Koenemann *et al.*, 2010). Os malacostráceos são os crustáceos mais abundantes e melhor sucedidos que guardam um extenso registro fóssilífero (Schram, 1982).

Os filocarídeos estão organizados nas classes Archaeostraca, extinta e Leptostraca, viventes desde o Permiano até hoje (Collette & Hagadorn, 2010a), desde regiões litorâneas até abissais do ambiente marinho (Walker- Smith & Poore, 2001).

A classificação sistemática dos Archaeostraca necessita de uma profunda revisão, pois muitas

espécies foram definidas com base em espécimens isolados e fragmentados, particularmente as famílias Caryocarididae do Ordoviciano e Ceratiocarididae do Siluriano (Collette & Hagadorn, 2010a). Os Leptostraca possuem muitos caracteres que permitem separá-los de outros malacostráceos, tais como a transformação do rostro fixo para móvel, modificação morfológica da primeira antena, aspecto birramoso da segunda antena, redução dos pleópodes cinco e seis, modificação dos toracópodes para outras funções além da locomotora, para respiração, obtenção de alimentos e proteção, e desenvolvimento larval (Walker-Smith & Poore, 2001). A sua análise filogenética por sua vez utiliza os aspectos morfológicos da carapaça, rostro, setas, olhos, antenas, mandíbulas, maxilas, toracópodes, pleonitos e pleópodes (Walker-Smith & Poore, 2001).

A evolução dos Leptostraca foi marcada inicialmente pela diferenciação bifurcada do telson. Em um estágio posterior as novidades filogenéticas foram o aspecto móvel do rostro e olhos, modificações na carapaça, que se ampliou passando a recobrir o tórax, e uma extensão que envolveu a parte posterior do abdômen, que podem representar adaptação ao modo de vida epibentônico ou endobentônico (Raw, 1955; Dahl, 1983, 1992). Como caracteres plesiomórficos foram mantidos os sete segmentos abdominais anteriores ao telson e a furca anal (Raw, 1955). Este padrão corporal conservativo originou em tempos silurianos o padrão de organização eumalacostráceo (Dahl, 1983, 1992).

Considerando que Phyllocarida (Archaeostraca e Leptostraca) e Malacostraca bem como Leptostraca e Cephalocarida são grupos irmãos, além do caráter parafilético dos Peracarida, foi possível supor que Malacostraca seja um clado parafilético. Entretanto, estudos moleculares e morfológicos onde foram analisados alguns caracteres como o número de segmentos (toracômeros e pleômeros), a posição da abertura genital e o aspecto birramoso da primeira antena, comuns a todos os malacostráceos, permitiram definir como monofilético este grupo, teoria reforçada pela caracterização de Leptostraca e Eumalacostraca como grupos irmãos (Richter & Scholtz, 2001; Collette & Hagadorn, 2010a).

Com base em análises cladísticas, Brusca & Wilson (1991) listaram 13 sinapomorfias que permitiram considerar os isópodes como um grupo monofilético, sendo que uma de suas dez subordens, Flabellifera, foi considerada parafilética. Segundo estes autores, o grupo foi originado a partir de um ancestral similar a um Tanaidaceae moderno, com pleotelson reduzido e urópodes estiliformes.

Todas as subordens mais primitivas, Phreatoidea, Asellota, Microcerberidea, Oniscidea e Calabozoidea possuem distribuição geográfica restrita, sendo que Asellota surgiu no mar de Tethys, o ponto de origem de diversas espécies, e é considerada uma das mais primitivas entre os isópodes, por guardar alguns caracteres plesiomórficos (Fresi *et al.*, 1980).

A mudança na morfologia do plano corporal básico, principalmente na ampliação região do telson e maior robustez das placas coxais laterais, favoreceu uma considerável radiação devido a maior eficácia na sua hidrodinâmica, conquista da superfície do substrato e também que experimentassem novas estratégias alimentares incluindo parasitismo e carnivoría (Brusca & Wilson, 1991).

6.2 Geohistória, Paleocologia e Paleobiogeografia

Os registros mais antigos dos filocarídeos datam no Cambriano Inferior, e sua diversidade específica e tamanho de suas populações parecem ter diminuído expressivamente em direção aos dias atuais (Bertini, 2016).

No Cambriano é conhecida apenas uma espécie, e a partir deste momento a sua diversidade aumenta substancialmente no Paleozoico. No Ordoviciano já são contabilizadas 13 espécies formalizadas e outras 17 apenas sugeridas, sem tratamento taxonômico adequado, todas atribuídas à família Caryocarididae. No Siluriano a família Ceratiocarididae está representada até o momento por 80 espécies, declinando no Devoniano, juntamente com os arizozóides e nota-se também aqui uma marcada expansão dos Echinocarididae e Rhinocarididae, onde esta última predominou no Carbonífero (Collette & Hagadorn, 2010a). A partir do Permiano, estendendo-se por todo o Mesozoico e Cenozoico existe uma

escassez de registro de filocarídeos, restrito a apenas um táxon de Leptostraca no Permiano e outras raras ocorrências desde então. Atualmente a diversidade do grupo é moderada, contabilizando dez gêneros e 39 espécies (Dahl, 1987; Collette & Hagadorn, 2010a).

Estas lacunas inviabilizaram até agora a compreensão sobre o brusco desaparecimento dos Archaeostraca no Triássico, precedido de um marcado declínio no Permiano, bem como não é claro o esparsos registros de Leptostraca. A hipótese mais provável é que o ambiente de vida da maioria destes indivíduos, marinho litorâneo, não é propício à acumulação de tanatocenoses e nem com a fragilidade de suas carapaças, destruídas rapidamente após a sua morte (Spears & Abele, 1999; Collette & Hagadorn, 2010b).

Os filocarídeos são cosmopolitas, mais abundantes em regiões tropicais e temperadas, tipicamente marinhos, habitando desde os estuários das regiões intermarés até 2000 m de profundidade, sendo mais comuns até a cota batimétrica de 400 m. De hábito predominantemente epibentônico, estão associados a bancos de algas e ambientes pobres em oxigênio dissolvido e ricos em matéria orgânica. A sua estratégia alimentar varia entre suspensívora, sedimentívora e carnívora saprófaga (Rolfe, 1969; Rode & Lieberman, 2002; Brusca & Brusca, 2007; Bertini, 2016). A carapaça alongada, comprimida lateralmente e suavemente afunilada anteriormente representam adaptações à vida bentônica (Walker-Smith & Poore, 2001; Collette & Hagadorn, 2010b).

Os isópodes possuem ampla distribuição geográfica e importância ecológica no substrato dos diversos ambientes aquáticos. A maioria vive no ambiente marinho distribuídos em todas as profundidades (Flabellifera e Valvifera), mas existem representantes na água doce - rios, lagos, lagoas, água de chuva retida entre folhas de plantas tropicais e cavernas. Também colonizaram terra firme, e experimentam estratégias alimentares variadas, entre herbívoros, carnívoros, omnívoros, ectoparasitas de peixes e saprófagos (Wilson & Hessler, 1987; Ruppert *et al.*, 2005; Poore & Bruce, 2012; Valério-Berardo, 2016).

Os primeiros isópodes (subordem Phreatoicidea) surgiram em ambiente marinho raso durante o Paleozoico Inferior/Paleozoico Médio, e os estudos sobre a biogeografia do grupo restringe-se às subordens Valvifera e Asellota, ambas cosmopolitas

(Brusca & Wallerstein, 1979; Wallerstein & Brusca, 1982). A partir dos isópodes ancestrais, os Asellota apareceram entre o Carbonífero e o Triássico, e espalharam-se por todo o ambiente marinho, inclusive em águas profundas. Já os Valvifera surgiram em latitudes temperadas do hemisfério sul durante o Cretáceo, atingindo em seguida as latitudes tropicais. A distribuição biogeográfica mais ampla dos Asellota parece estar relacionada com o seu *datum* de surgimento ter sido anterior, e desta forma os seus eventos biológicos de radiação e expansão biogeográfica tiveram maior alcance (Brusca, 1984; Wilson, 1998, 2009).

6.3 Tafonomia

A associação estudada é composta por formas comprimidas, tridimensionais, pouco fragmentadas, com espessura delicada. O baixo grau de fragmentação reflete baixo nível de energia durante o evento de soterramento, pois apenas um meio pouco energético pode manter praticamente completos bioclastos de tamanho tão reduzido. Da mesma forma, foi baixo o grau de abrasão, pois os bioclastos não chegaram a ser destruídos pelo simples atrito com os sedimentos do substrato. Estas feições gerais também podem representar um evento de mortandade em massa causado por soterramento rápido.

Segundo Collette & Hagadorn (2010a) o transporte dos restos destes malacostráceos é seletivo, dependendo do tamanho, forma, densidade e grau de conexão das partes isoladas. Em ordem decrescente de distância por transporte hidráulico estão os pleópodes, toracópodes e *rami*, fracamente articulados com o corpo, seguido pelos abdomens com os pleonitos e finalmente as carapaças (Figura 4).

A preservação dos filocarídeos está diretamente relacionada com o seu pequeno tamanho, fina espessura e exoesqueleto delgado, frágil e pouco mineralizado, bem como por processos diagenéticos, metamórficos ou tectônicos, que podem achatar, alterar, distorcer ou destruir seus restos. Um efeito muito comum é encontrar somatofósseis enrolados que provêm da dissecação imediata de carapaças muito frágeis após a morte dos indivíduos. Ao contrário, exemplares fósseis não enrolados sugerem carapaças mais espessas e mais mineralizadas (Racheboeuf *et al.*, 2009).

A preservação tanto do molde externo do isópode (Stenasellidae indet.- Figura 3D), que apresen-

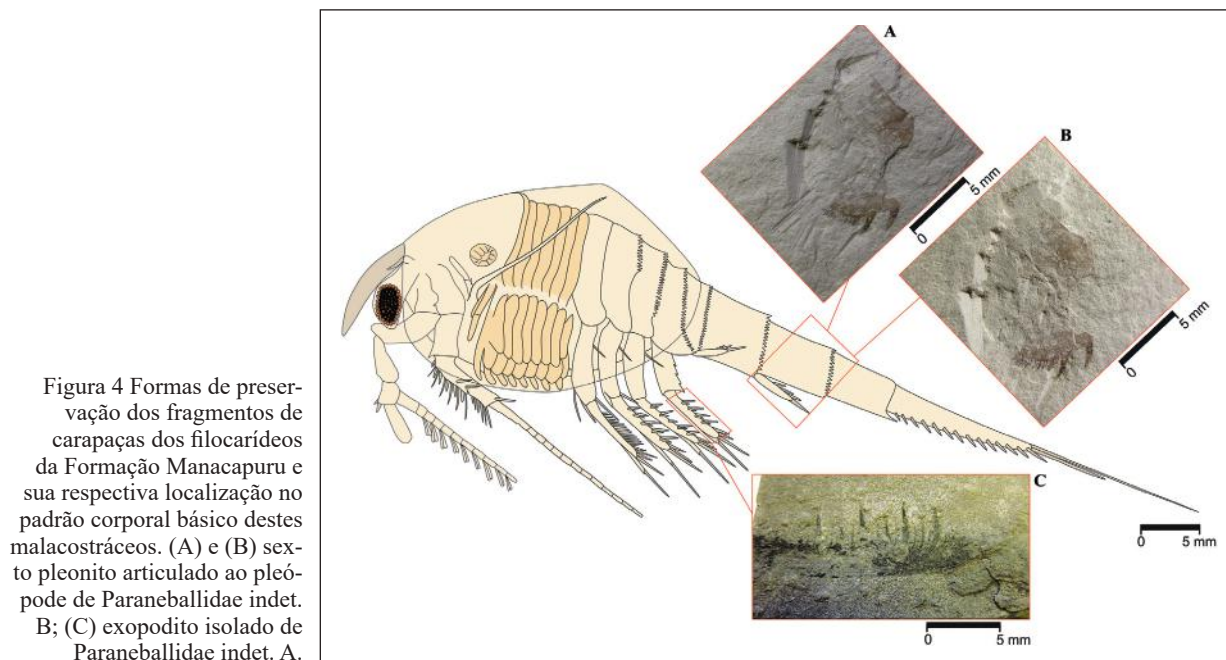


Figura 4 Formas de preservação dos fragmentos de carapaças dos filocarídeos da Formação Manacapuru e sua respectiva localização no padrão corporal básico destes malacostráceos. (A) e (B) sexto pleonito articulado ao pleópode de Paraneballidae indet. B; (C) exopodito isolado de Paraneballidae indet. A.

ta ainda pleópodes e urópode ainda articulados ao corpo, quanto do molde externo do sexto pleonito articulado ao pleópode (filocarídeo Paraneballidae indet. B- Figuras 5Ae 5B) sugerem articulações mais robustas ou soterramento rápido, e morte catastrófica dos indivíduos, ainda naquele momento, constituintes da biocenose original.

O registro do exopodito isolado (filocarídeo Paraneballidae indet. A- Figura 5C) pode indicar que

a conexão entre epipodito e exopodito dos pleópodes um a quatro seja bem mais frágil do que entre epipodito e exopodito dos demais pleópodes, e por isso tenham se desarticulado mais rapidamente. Entretanto, a sua ocorrência como elemento isolado em qualidade preservacional inferior aos demais, pode sugerir também que o indivíduo a que pertencia, fazia parte da tanatocenose, e tenha sofrido transporte a curta distância, já que foram preservados os delicados espinhos de sua margem posterior.

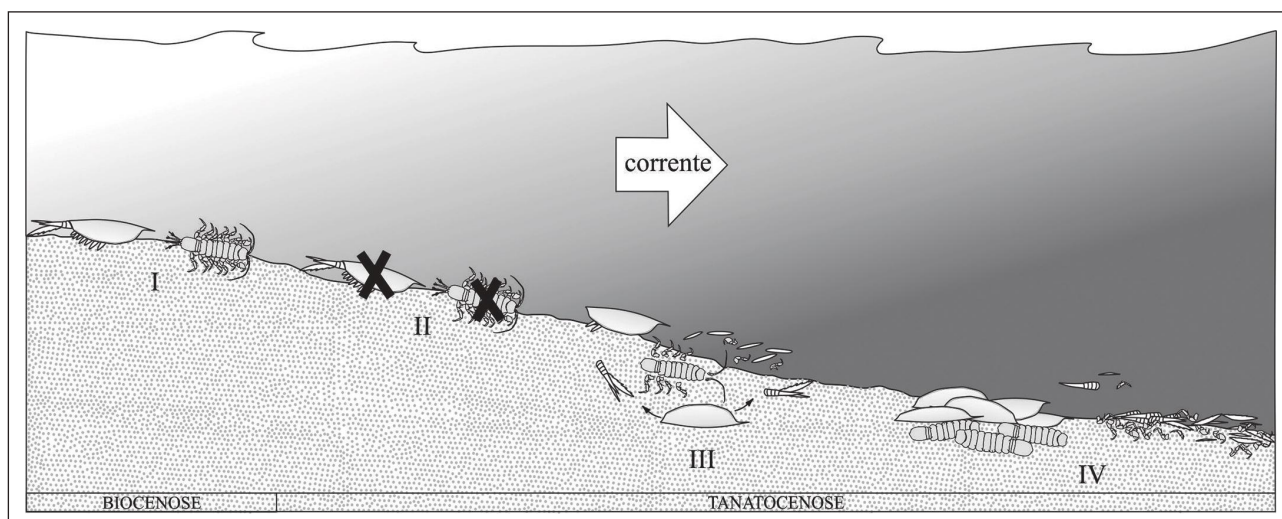


Figura 5 Representação esquemática da bioestratnomia dos filocarídeos e isópode da Formação Manacapuru. Biocenose- (I) indivíduos vivos; Tanatocenose- (II) morte; (III) desarticulação; (IV) acumulação dos restos por transporte seletivo e acumulação dos restos em função da velocidade da corrente (modificado de Collette & Hagaddorn, 2010b).

Para a preservação de um molde externo é necessário granulometria fina do fundo onde a carapaça foi depositada, e quando é mantida a diferença do relevo entre o nível do substrato e o molde em si, é possível afirmar que a rocha sofreu baixo grau de compactação, típico de nível diagenético raso (Collette & Hagadorn, 2010b). A ausência de feições de enrolamento por dissecação sugere que as carapaças eram mais espessas e mais mineralizadas.

O pequeno registro destes malacostráceos na Formação Manacapuru pode estar associado com a presença de sedimentos terrígenos nas rochas onde estes fósseis foram encontrados, que não propiciam a preservação de animais com o corpo levemente mineralizado. Nos exemplares estudados, a preservação diferenciada dos pleonitos em Stenasellidae indet. e a baixa qualidade preservacional do exopodito em Paraneballidae indet. A parecem corroborar esta hipótese.

7 Referências

- Adami-Rodrigues, K.; Pazinato, P.G. & Pinto, I.D. 2016. New species of Pygocephalomorpha (Crustacea) from the Irati formation, Paraná Basin, RS, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19(3): 389-400.
- Almeida, V.A.K. 2003. *Espécies de cirolanídeos (Isopoda, Crustacea) coletadas na plataforma continental e bancos oceânicos do norte e nordeste do Brasil*. Dissertação de Mestrado. Recife. Universidade Federal de Pernambuco. 118p.
- Bertini, G. 2016. Malacostraca: Phyllocarida, Hoplocarida e Syncarida. In: FRANSOZO, A. & NEGREIROS-FRANSOZO, M.L. (eds.) *Zoologia de Invertebrados*. Editora Roca, Rio de Janeiro, p. 459-460.
- Brusca, R.C. 1984. Phylogeny, evolution and biogeography of the marine isopod subfamily Idoteinae (Crustacea: Isopoda: Idoteidae). *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 20: 99-134.
- Brusca, R.C. & Brusca, G.J. 2007. Filo Arthropoda: os Crustacea. In: BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J. (eds.) *Invertebrados*. Editora Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro, 2ª edição, p. 531-612.
- Brusca, R.C. & Wallerstein, B.R. 1979. Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow-water zoogeography for the region. *Bulletin of Biological Society of Washington*, 3: 67-105.
- Brusca, R.C. & Wilson, G.D.F. 1991. A phylogenetic analysis of the Isopoda with some classificatory recommendations. *Memoirs of the Queensland Museum*, 31: 143-204.
- Calman, W.T. XVIII. 1904. On the Classification of the Crustacea Malacostraca. *The Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany and Geology*, 13: 144-160.
- Claus, C. 1880. *Grundzüge der Zoologie zum wissenschaftlichen Gebrauche*. Elwert, Marburg. v.1. 822 p.
- Collette, J.H. & Hagadorn, J.W. 2010a. Early evolution of phyllocarid arthropods: phylogeny and systematics of Cambrian-Devonian archaostrotracans. *Journal of Paleontology*, 84(5): 795-820.
- Collette, J.H. & Hagadorn, J.W. 2010b. Three-dimensionally preserved arthropods from Cambrian lagerstätten of Quebec and Wisconsin. *Journal of Paleontology*, 84(4): 646-667.
- Cunha, P.R.C.; Gonzaga, F.G.; Coutinho, L.F.C. & Feijó, F.J. 1994. Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 8(1): 47-55.
- Cunha, P.R.C.; Melo, J.H.G. & Silva, O.B. 2007. Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 15 (2): 227-251.
- Dahl, E. 1983. Malacostracan phylogeny and evolution. In: SCHRAM, F.R. (ed.) *Crustacean Phylogeny*. Crustacean Issues, Rotterdam, A. A. Balkema Publishers, p. 189-212.
- Dahl, E. 1985. Crustacea Leptostraca, principles of taxonomy and a revision of European shelf species. *Sarsia*, 70: 135-165.
- Dahl, E. 1987. Malacostraca maltreated- the case of the Phyllocarida. *Journal of Crustacean Biology*, 7(4): 721-726.
- Dahl, E. 1992. Aspects of malacostracan evolution. *Acta Zoologica*, 73(5): 339-346.
- Dudich, E. 1924. Über Protelsonia hungarica Mehely. *Zoologischer Anzeiger*, 60: 151-155.
- Feldmann, R.M. & Goolaeerts, S. 2005. *Palaega rugosa*, a new species of fossil isopod (Crustacea), from Maastrichtian Rocks of Tunisia. *Journal of Paleontology*, 79(5): 1031-1035.
- Ferreira, A.L.; Dreher, A.M.; Rizzotto, G.J.; Fraga, L.M.; Almeida, M.E.; Silva, M.A.; Oliveira, M.A.; Monteiro, M.A.S.; Quadros, M.L.E.S.; Brito, M.F.L.; Faria, M.S.G.; Reis, N.J.; Haddad, R.C.; Renê-Luzardo, R.; Dall'agnol, R. & Pinheiro, S.S. 2006. Unidades Litoestratigráficas. In: REIS, N.J.; ALMEIDA, M.E.; RIKER, S.L. & FERREIRA, A.L. (orgs.) *Geologia e Recursos Minerais do Estado do Amazonas*. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, Manaus, p. 1-125.
- Fresi, E.; Idato, E. & Scipione, M.B. 1980. Gnathostenetroides and the evolution of primitive asellote isopods. *Monitore Zoologico Italiano*, 14: 119-136.
- Grahn, Y. 2005. Silurian and Lower Devonian chitinozoan taxonomy and biostratigraphy of the Trombetas Group, Amazonas Basin, northern Brazil. *Bulletin of Geosciences*, 80(4): 245-276.
- Grobben, C. 1892. Zur Kenntnis des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Vienna. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe*, 101: 237-274.
- Hansen, H.J. 1921. On the Postembryonic occurrence of the median "dorsal organ" in Crustacea Malacostraca. In: HANSEN, H.J. (ed.) *Studies on Arthropoda I*. Bianco Luno, Copenhagen, p. 66-80.
- Hessler, R.R. 1969. Peracarida. Arthropoda 4. In: MOORE, R.C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, Part R, v.1, p. R360-R387.
- Kaiser, S.; Brix, S.; Kihara, T.C.; Janssen, A. & Jennings, R.M. 2018. Integrative species delimitation in the deep-sea genus *Thaumastosoma* Hessler, 1970 (Isopoda, Asellota, Nannoniscidae) reveals a new genus and species from the Atlantic and central Pacific abyss. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 148: 151-179.
- Koenemann, S.; Jenner, R.A.; Hoenemann, M. & Stemme, T. 2010. Arthropod phylogeny revisited with a focus on crustacean relationships. *Arthropod Structure & Development*, 39: 88-110.
- Latreille, P.A. 1802-1803. *Histoire naturelle et particulière des crustacés et des insectes. Ouvrage faisant suite à l'histoire naturelle générale et particulière, composé par Leclerc de Buffon, rédigée par C.S. Sonnini. Familles naturelles des genres*. Tome VI. Paris, 467p.
- Latreille, P.A. 1817. *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée, par M. le Cher. Cuvier avec figures, dessinées d'après nature, contenant les crustacés, les arachnides et les insectes*. Tome XII. Paris, 653p.
- Lindoso, R.M.; Carvalho, I.S. & Mendes, I.D. 2013. An isopod from the Codó Formation (Aptian of the Paraiíba Basin), northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Geology*, 43(1): 16-21.

- Ludwig, G. 1964. Divisão estrati-gráfico-faciológica do paleozóico da Bacia Amazônica. *Ciência, Técnica e Petróleo, Seção Exploração de Petróleo*, 1: 1-72.
- Magniez, G. 1974. Données Faunistiques et Ecologiques sur les Stenassellidae. *International Journal of Speleology*, 6: 1- 80.
- Magniez, G. 1999. A Review of the Family Stenassellidae (Isopoda, Asellota, Aselloidea) of Underground Waters. *Crustaceana*, 72(8): 837- 848.
- Martin, J.W. & Davis, G.E. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 39: 1- 24.
- Martins-Neto, R.G. 2001. Review of some Crustacea (Isopoda and Decapoda) from Brazilian deposits (Paleozoic, Mesozoic and Cenozoic) with descriptions of new taxa. *Acta Geologica Leopoldensia*, 24(52/53): 237- 254.
- Martins-Neto, R.G. 2005. Estágio atual da paleoartropodologia brasileira: hexápodes, miriápodes, crustáceos (Isopoda, Decapoda, Eucrustacea e Copepoda) e quelicerados. *Arquivos do Museu Nacional*, 63(3): 471- 494.
- Melo, J.H.G. & Loboziak, S. 2003. Devonian-Early Carboniferous miospore biostratigraphy of the Amazon Basin, Northern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 124(3-4): 131-202.
- Moreira, J. 2015. Orden Leptostraca. *Ibero Diversidad Entomológica*, 83: 1- 7.
- Packard, A.S. 1879. *Zoology for Students and General Readers*. Henry Holt & Co. New York, 719 p.
- Perez-Farfante, I. & Kensley, B. 1997. Penaeids and sergestoid shrimps and prawns of the world, Keys and diagnoses for the families and genera. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 175: 1-233.
- Poore, G.C.B. & Bruce, N.L. 2012. Global diversity of marine isopods (except Asellota and crustacean symbionts). *Plos One*, 7(8): 1-15.
- Racheboeuf, P.R.; Crasquin, S. & Brussa, E. 2009. South American Ordovician phyllocarids (Crustacea, Malacostraca). *Bulletin of Geosciences*, 84(3): 377- 408.
- Ramos, M.I.F.; Silva, M.B.; Bosetti, E. & Soares, E.A.A. 2001. Registro inédito de macrofósseis paleozóicos na Formação Manacapuru, região de Presidente Figueiredo, Bacia do Amazonas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17, *Boletim de Resumos*. Rio Branco, Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 183.
- Raw, F. 1955. The Malacostraca: their origin, relationships and phylogeny. *Annals and Magazine of Natural History*, 12: 731- 756.
- Richardson, H. 1905. Monograph on the isopods of the America. *Bulletin of the United States National Museum*, 54: 1- 727.
- Richter, S. & Scholtz, G. 2001. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 39: 113- 136.
- Rode, A.L. & Lieberman, B.S. 2002. Phylogenetic and biogeographic analysis of Devonian phyllocarid crustaceans. *Journal of Paleontology*, 76(2): 271- 286.
- Rolfe, W.D.I. 1969. Phyllocarida. Arthropoda 4. In: MOORE, R. C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, Part R, v.1. p. R296- R331.
- Ruppert, E.E.; Fox, R.S. & Barnes, R.D. 2005. Crustacea. In: RUPPERT, E.E.; FOX, R.S. & BARNES, R.D. (eds.). *Zoologia dos Invertebrados: uma abordagem funcional evolutiva*. Editora Roca, Rio de Janeiro, 2ª edição, p.702-780.
- Sars, G.O. 1896. *Fauna Norvegiae: Phyllocarida og Phyllopoda*. Joint-Stock Printing Company. Christiania, Bd.I, p. 4-7.
- Schram, F.R. 1981. On the classification of Eumalacostraca. *Journal of Crustacean Biology*, 1(1): 1-10.
- Schram, F.R. 1982. The fossil record and evolution of Crustacea. In: ABELE, L.G. (ed.) *The Biology of Crustacea, Systematics, the fossil record and biogeography*. Academic Press, New York, v. 1. p. 93- 147.
- Silva, M.B.; Ramos, M.I.F. & Soares, E.A.A. 2000. Taxonomia, paleoecologia e bioestratigrafia de macrofósseis de invertebrados paleozóicos da Formação Manacapuru. In: JORNADA DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, 9, *Boletim de Resumos*. Manaus, Universidade Federal do Amazonas, v. 1. p. 1.
- Silva, M.B.; Ramos, M.I.F. & Soares, E.A.A. 2001. Sistemática, paleoecologia e bioestratigrafia dos macrofósseis (invertebrados) do Siluriano Sup.- Devoniano Inf. da Formação Manacapuru, Bacia do Amazonas, Brasil. In: JORNADA DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, 10, *Anais*. Manaus, Universidade Federal do Amazonas, v. 1. p. 83.
- Spears, T. & Abele, L.G. 1999. Phylogenetic relationships of crustaceans with foliaceous limbs: an 18S rDNA study of Branchiopoda, Cephalocarida and Phyllocarida. *Journal of Crustacean Biology*, 19(4): 825-843.
- Storer, T.I. 2003. Classe Crustacea: Crustáceos. In: STORER, T.I. (ed.) *Zoologia Geral*. Companhia Editora Nacional, São Paulo, 4ª edição, p.484-503.
- Tomassi, H.Z.; Almeida, C.M.; Ferreira, B.C.; Brito, M.B.; Barberi, M.; Rodrigues, G.C.; Teixeira, S.P.; Capuzzo, J.P.; Gama Junior, J.M. & Santos, M.G.K.G. 2015. Preliminary results of paleontological salvage at Belo Monte powerplant construction. *Brazilian Journal of Biology*, 75(3): 277-289.
- Tudge, C.C. 1997. Phylogeny of the Anomura (Decapoda: Crustacea): Spermatozoa and Spermatophore Morphological Evidence. *Contributions to Zoology*, 67 (2):125-141.
- Valério-Berardo, M.T. 2016. Malacostraca: Peracarida. In: FRANSOZO, A. & NEGREIROS- FRANSOZO, M.L. (eds.). *Zoologia de Invertebrados*. Editora Roca, Rio de Janeiro, p. 464- 472.
- Vasquez, M.L. & Rosa-Costa, L.T. 2008. *Geologia e recursos minerais do Estado do Pará: sistema de informações geográficas-SIG: texto explicativo do mapa geológico e de recursos minerais do Estado do Pará*. Companhia de Pesquisas de Recursos Minerais. Belém, 28p.
- Wallerstein, B.R. & Brusca, R.C. 1982. Fish predation: a preliminary study of its role in the zoogeography and evolution of shallow water idoteid isopods (Crustacea: Isopoda: Idoteidae). *Journal of Biogeography*, 9(2): 135- 150.
- Walker-Smith, G.K. & Poore, G.C.B. 2001. A phylogeny of the Leptostraca (Crustacea) with keys to families and genera. *Memoirs of Museum Victoria*, 58(2): 383- 410.
- Wieder, R.W. & Feldmann, R.M. 1992. Mesozoic and Cenozoic Fossil Isopods of North America. *Journal of Paleontology*, 66(6):958-972.
- Wilson, G.D.F. 1998. Historical influences on deep-sea isopod diversity in the Atlantic Ocean. *Deep Sea Research II*, 45: 279- 301.
- Wilson, G.D.F. 2009. The phylogenetic position of the Isopoda in the Peracarida (Crustacea: Malacostraca). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 67(2): 159- 198.
- Wilson, G.D.F. & Hessler, R.R. 1987. Speciation in the deep sea. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 18: 185-207.