



**Hábitos de Vida da Associação “Schuchertella”
agassizi – *Ptychopteria eschwegei*, Formação Maecuru,
Devoniano, Bacia do Amazonas, Brasil**

Life Habits Analysis of the “*Schuchertella*” *agassizi*–*Ptychopteria eschwegei* Association,
Maecuru Formation, Devonian, Amazonas Basin, Brazil

Luiza Corral Martins de Oliveira Ponciano & Deusana Maria da Costa Machado

¹Departamento de Ciências Naturais, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro,
Prédio da Escola de Ciências Biológicas, Avenida Pasteur, 458. 22.240-290, Rio de Janeiro, RJ.
E-mail: luizapaleoarte@yahoo.com.br; deusana@unirio.br
Recebido em: 30/03/2007 Aprovado em: 27/07/2007

Resumo

Na Formação Maecuru podem ser reconhecidas duas associações de invertebrados marinhos bentônicos, cada qual representando um paleoambiente distinto. A associação analisada neste trabalho, presente em arenitos médios a grossos, apresenta como organismos predominantes “*Schuchertella*” *agassizi* (Rathbun, 1874) e *Ptychopteria eschwegei* (Clarke, 1899). Os fósseis estudados são oriundos de afloramentos nos rios Maecuru e Curuá, Estado do Pará, sendo procedentes dos estratos superiores da Formação Maecuru, de idade Eifeliana. Foram analisadas 337 amostras, coletadas pela Comissão Geológica do Império (1875-1877) e Expedição Orville A. Derby (1986). Composto esta associação foram identificadas 12 espécies de braquiópodes, 20 de bivalvíos, 12 de trilobitas, 8 de gastrópodes, 6 de belerofontídeos, 3 de crinóides e 3 de tentaculítídeos. Os braquiópodes representam aproximadamente 50% da associação, seguidos pelos tentaculítídeos e bivalvíos. Trilobitas, gastrópodes e belerofontídeos totalizam menos de 10%. Os crinóides não foram incluídos na análise quantitativa, pois são encontrados apenas como placas calcíneas e discos da coluna desarticulados. Os braquiópodes mostraram, através de suas características morfofuncionais, hábito suspensívoro epibentônico reclínante ou fixo por pedículo. Os bivalvíos apresentaram hábito suspensívoro semi-infaunístico endobissado, dominante, e infaunístico. Os trilobitas mostraram um hábito predador/necrófago, epibentônico móvel. Os gastrópodes platiceratídeos seriam epibentônicos de reduzida mobilidade (coprófagos/suspensívoros), enquanto os belerofontídeos teriam hábito epibentônico de média a alta mobilidade, pastor/predador. Os tentaculítídeos seriam suspensívoros semi-infaunísticos. As formas suspensívoras representam mais de 90% dos organismos, sendo o percentual restante distribuído entre os predadores/necrófagos (trilobitas), coprófagos/suspensívoros (gastrópodes), pastadores/predadores (belerofontídeos) e depositívoros (raros bivalvíos). A predominância de suspensívoros corrobora o ambiente inferido de plataforma interna a média para a associação, pois os suspensívoros se adaptam melhor a águas agitadas e sedimentos grossos. A presença de formas suspensívoras epibentônicas e semi-infaunísticas, juntamente com os outros hábitos secundários, indica um ambiente marinho raso de águas agitadas, temperadas, bem oxigenadas e com salinidade normal.

Palavras-chave: Devoniano; Formação Maecuru; Hábitos de vida

Abstract

The fossils studied came from outcrops of the Maecuru and Curuá rivers, State of Pará, belonging to the upper strata of the Maecuru Formation, Eifelian age. In this formation, two associations of marine benthic invertebrate can be identified, each inferring a distinct paleoenvironment. The association analyzed occurs in medium and coarse sandstones and shows “*Schuchertella*” *agassizi* and *Ptychopteria eschwegei* as predominant organisms. It was identified 12 species of brachiopods, 20 species of bivalves, 12 of trilobites, 8 of gastropods, 6 of bellerophonts, 3 of crinoids and 3 of tentaculitids in this association. Brachiopods are the most abundant organisms, responsible for approximately 50% of it, followed by tentaculitids and bivalves. Trilobites, gastropods and bellerophonts sum less than 10% of the aforementioned association. Crinoids were not included in the quantitative analysis because they are only found as calicinal plates and disarticulated column disks. The brachiopods showed, through their morphofunctional characteristics, suspension feeders recumbent (free-lying) epifaunal life habit or a pedicle attached mode of life. The bivalves showed a predominant suspension feeder semi-infaunal habit, attached by byssus threads to the substratum, and an infaunal mode of life. All the trilobites showed a predator/scavenger and vagile epifaunal habit. The epifaunal platyceratids represents the gastropods with low mobility (coprophagous/suspension feeders). The bellerophonts showed an epifaunal highly/medium mobility and grazing/predator habit. The tentaculitids having a semi-infaunal, suspension feeder habit. The suspension feeder forms (brachiopods, bivalves and tentaculitids) account for over 90% of the organisms, with the remaining percentage distributed among the predator/scavenger (trilobites), coprophagous/suspension feeders (gastropods), grazers/predators (bellerophonts) and deposit feeders (rare bivalves). The predominance of suspension feeder forms corroborates the environment inferred for the association, since suspension feeders adapt more easily to rough waters and coarse sediments. The life habits showed adaptations concerning a shallow marine environment with agitated waters, well-oxygenated, normal salinity and moderate temperatures.

Keywords: Devonian; Maecuru Formation; Life habits

1 Introdução

O presente trabalho trata da distribuição dos hábitos de vida de uma associação de macroinvertebrados bentônicos da Formação Maecuru, a qual possui duas associações bentônicas definidas (Machado *et al.*, 1996), compreendendo a macrofauna com maior grau de riqueza de espécies e abundância do Devoniano brasileiro.

A referida associação, denominada “*Schuchertella*” *agassizi* - *Ptychopteria eschwegei*, é característica de arenitos médios a grossos e denota um ambiente marinho de águas próximas à costa, rasas e com um nível de energia intermediário. Em sua composição está presente uma grande diversidade de braquiópodes, bivalvíos, tentaculítídeos, trilobitas, crinóides, gastrópodes e belerofontídeos. Nesta associação, observa-se o empacotamento frouxo a disperso, com a maioria das formas aparentemente desarticulada e sem uma orientação preferencial evidente, indicando que os espécimes ficaram expostos durante algum tempo na interface sedimento-água antes do soterramento definitivo. Os sinais de abração não são muito acentuados, caracterizando a existência de uma provável assembléia parautóctone.

Com o intuito de suprir parcialmente a escassez de estudos paleoecológicos nesta região, o presente trabalho foi desenvolvido a fim de obter um retrato de vida de uma das associações faunísticas que compõe a Formação Maecuru, unificando as informações paleoautoecológicas pré-existentes e complementando suas lacunas.

Os possíveis hábitos de vida dos macroinvertebrados foram inferidos através de uma análise de morfologia funcional, associada a uma análise semi-quantitativa das espécies encontradas na referida associação da Formação Maecuru a fim de auxiliar a caracterização do paleoambiente no qual as espécies estudadas estavam inseridas.

2 Geologia da Área

A Bacia do Amazonas estende-se por aproximadamente 500.000 km², ocupando parte dos estados do Amazonas, Pará e Amapá. Delimita-se a oeste com a Bacia do Solimões através do Arco de Purus e a leste com a Bacia do Marajó pelo Arco do Gurupá; ao norte é limitada pelo Escudo das Guianas e ao sul pelo Escudo Brasileiro (Cunha, 2001).

A referida bacia apresenta quatro seqüências sedimentares: Ordoviciano-devoniana; Devoniano-carbonífera; Permo-carbonífera e Cretácea-terciária. Dentre estas seqüências, a paleozóica pode ser subdividida em três seqüências limitadas por discordâncias regionais: (1) neo-ordoviciano-eodevoniana, que corresponde litoestratigraficamente ao Grupo Trombetas, depositado a partir da primeira invasão marinha paleozóica ocorrida na bacia, com ingresso a partir de leste, consistindo essencialmente em sedimentos fluviais, marinhos e glaciais; (2) eodevoniano-eocarbonífera, que ocorreu durante o segundo evento de subsidência e ingresso marinha na bacia, novamente proveniente de leste, estando representada pelos Grupos Urupadi e Curuá e (3) neocarbonífero-permiana, correspondente ao Grupo Tapajós, quando uma subsidência concomitante a uma mudança de clima frio para quente e árido condicionou a sua deposição (Damasceno, 2001).

O grupo Urupadi, representante basal da seqüência eodevoniana-eocarbonífera, corresponde à maior parte dos estratos devonianos da Bacia do Amazonas e está dividido em duas formações, denominadas Maecuru e Ererê.

A Formação Maecuru é caracterizada por camadas de arenitos e pelitos flúvio-deltaicos a neríticos (Cunha *et al.*, 1994). Encontra-se dividida em dois Membros: Membro Jatapu e Membro Lontra.

O Membro Jatapu caracteriza-se pelas camadas de siltitos argilosos bioturbados e arenitos argilosos, apresentando camadas hematíticas em sua base. Estende-se pelo flanco norte da Bacia do Amazonas, gradando lateralmente para o Membro Lontra em direção ao sul, não chegando a aflorar. A passagem de arenitos finos e siltitos bioturbados para arenitos finos a médios com estratificação cruzada caracteriza o contato gradacional superior e lateral do Membro Jatapu com o Membro Lontra. Até o momento não foram encontrados macrofósseis marinhos neste membro, somente quitinozoários, acritarcos e esporomorfos (Caputo, 1984).

O Membro Lontra é composto por uma seqüência de arenitos brancos a cinzas de estratificação cruzada, intercalados por conglomerados e poucos siltitos. Esta unidade estende-se por ambos os flancos da Bacia do Amazonas, com uma espessura máxima estimada de 100 metros (Melo & Loboziak, 2003).

No flanco norte da Bacia do Amazonas e em sub-superfície os sedimentos do topo do Membro Lontra são tempestitos marinhos rasos, onde é encontrada a fauna devoniana mais diversificada dentre todas as bacias brasileiras. Estes sedimentos consistem de arenitos finos a grossos com estratificação cruzada *hummocky*. O provável ambiente deposicional seria um sistema de leques deltáicos interrompidos por uma rápida e curta transgressão marinha (Caputo, 1984).

Estas invasões marinhas deveriam formar extensas lâminas de água, que parecem não ter atingido grandes profundidades, pois esta área funcionava como uma plataforma durante o Devoniano (Daemon & Contreiras, 1971).

3 Área de Coleta

As localidades de coleta no rio Maecuru estão entre as latitudes 01°34' e 01°35' S e longitudes 054°22' e 054°23' W. Durante a Expedição Orville A. Derby, realizada em 1986, a localização aproximada dos locais de coleta conhecidos previamente ao longo do rio Maecuru, no Membro Lontra, foram identificados como: OAD 2, OAD 3, OAD 4, OAD 4A, OAD 4B, de acordo com a caderneta de campo do geólogo José H. G. de Melo (Fonseca, 2001) (Figura 1).

Localidade OAD 4 (Amostras 94): margem direita do rio Maecuru, cerca de 400 m a montante da cachoeira Teuapixuna ou Alagação e cerca de 1,5 km a montante da foz do igarapé Ipixuna no rio Maecuru. Arenitos quartzosos finos intercalados com lâminas de argila; arenitos quartzosos de granulometria média a fina; arenitos quartzosos médios a grossos e arenitos quartzosos grossos.

Localidade OAD 4A (Amostras 94 A): cachoeira Teuapixuna ou Alagação, cerca de 1,2 km a montante da foz do igarapé Ipixuna no rio Maecuru. Arenitos quartzosos de granulometria média a grossa.

Localidade OAD 4B (Amostras 94 B): rio Maecuru, na cachoeira Teuapixuna, pouco a jusante da amostragem 94 A. Arenitos de granulometria média a fina recristalizada.

As localidades OAD 2 e OAD 3 são compostas por sedimentos finos, onde são encontradas as espécies características da outra associação faunística da Formação Maecuru, denominada *Mucrospirifer katzeri* - *Ptychopteria eschwegei*.

As localidades de coleta das amostras da Comissão Geológica do Império são referidas apenas como rio Curuá (cachoeira Lontra) e rio Maecuru (cachoeira Teuapixuna) - Pará, sem especificações mais detalhadas dos afloramentos.

4 Materiais e Métodos

Foram analisadas 337 amostras, depositadas na coleção do Laboratório de Estudo de Comunidades Paleozóicas (LECP/UNIRIO) e na coleção de paleoinvertebrados do Departamento de Geologia e

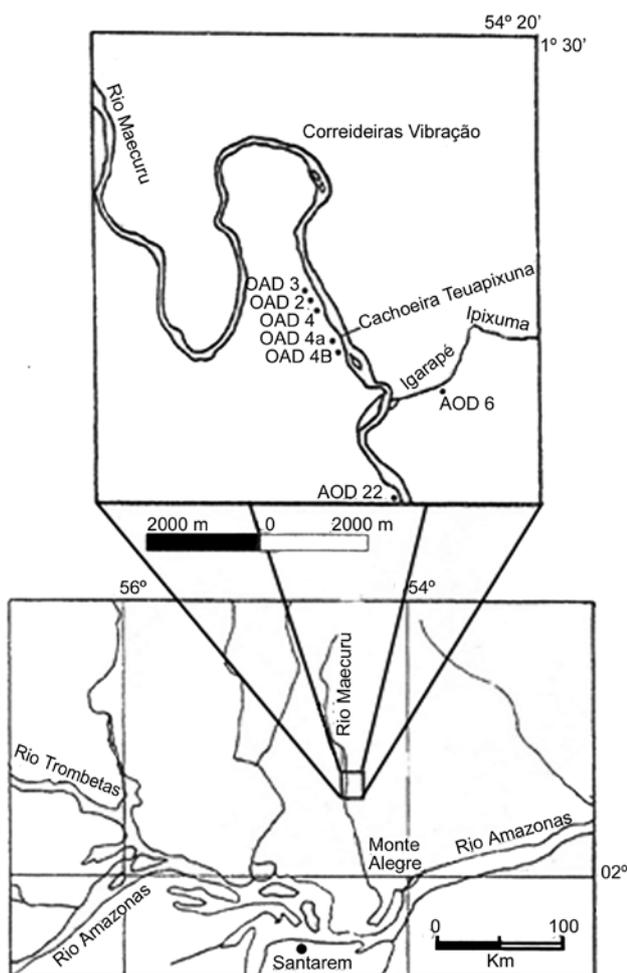


Figura 1 Mapa de localização dos afloramentos estudados (modificado de Fonseca, 2001).

Paleontologia do Museu Nacional/UFRJ, coletadas pela Comissão Geológica do Império e Expedição Orville A. Derby. O material pertencente à coleção do LECP/UNIRIO é proveniente apenas da Expedição Orville A. Derby, enquanto, no Museu Nacional/UFRJ, ambas as coletas estão representadas.

Para a determinação da paleoecologia dos braquiópodes foram utilizados Fürsich & Hurst (1974), Westbroek *et al.* (1975), Thayer (1975), Richardson & Watson (1975), Curry (1982), Fonseca & Melo (1987), Alvarez & Brunton (1990), Bordeaux & Brett (1990), Racheboeuf (1990,1992), Harper & Moran (1997), Richardson (1997), Racheboeuf & Herrera (1998), Clarkson (1998), Leighton (1998), Fonseca & Machado (1999), Logan (2004), e Simões *et al.* (2004).

No caso dos trilobitas, foram analisados os seguintes artigos e dissertação: Speyer & Brett (1985), Batt (1995), Fortey & Owens (1999), Silva (2004) e Silva & Fonseca (2005).

Os hábitos dos bivalvíos foram baseados em McAlester & Doumani (1966), McAlester & Rhoads (1967), Stanley (1970), Rhoads & Young (1970), Levinton (1974), Marsh (1984), Machado (1990 a,b), Bradshaw & McCartan (1991), Watkins (1995), Queiroz-Barroso & Perrilliat (1997) e Machado (1999).

Enfocando gastrópodes e belerofontídeos foram utilizados Linsley (1978, 1979), Harper & Rollins (1985), Blodgett *et al.* (1999) e Baumiller (2002); para o hábito dos crinóides, foram verificados Schmidt (1941), Moore & Jeffords (1968) e Scheffler (2004). Para os tentaculítídeos, Gaucher, Sprechmann & Barnech (1996), Lindemann & Melycher (1997) e Silva (2001).

Para finalizar foi realizada uma análise semi-quantitativa da associação em estudo a fim de auxiliar a caracterização do paleoambiente. Foram então utilizados os dados semi-quantitativos obtidos por Machado *et al.* (1996) e Moraes Rêgo (1997), através da análise direta dos blocos coletados pela Expedição Orville A. Derby, além do material da Comissão Geológica do Império, depositado na coleção do Museu Nacional/UFRJ. Durante este procedimento foram tomadas algumas medidas para evitar uma contagem superestimada dos espécimes, como: (1) quantificação apenas dos moldes convexos,

excluindo-se os côncavos e (2) contagem somente das peças mais numerosas de cada espécie, como a valva mais representativa (no caso dos braquiópodes - dorsal ou ventral e bivalvíos - direita ou esquerda) e céfalo ou pigídio dos trilobitas. Grupos menos expressivos na associação, como os crinóides, não foram passíveis de uma análise quantitativa, pois neste caso os discos desarticulados da coluna e as expansões das placas calcíneas encontradas isoladas nas amostras não permitiram inferir o número de organismos representados por essas peças dissociadas. Para uma interpretação mais rápida dos resultados foram elaborados gráficos, utilizando o programa “Microsoft Excel 2000”.

5 Resultados

Na associação “*Schuchertella*” *agassizi* - *Ptychopteria eschwegei* foram identificadas 12 espécies de braquiópodes, 20 de bivalvíos, 12 de trilobitas, 8 de gastrópodes, 6 de belerofontídeos, 4 de crinóides e 3 de tentaculítídeos.

Os braquiópodes são os organismos mais abundantes, responsáveis por 44% da associação, seguidos pelos bivalvíos (33%) e tentaculítídeos (17%). Totalizam somente 6% da referida associação os trilobitas (3%), gastrópodes (2%) e belerofontídeos (1%) (Figura 2).

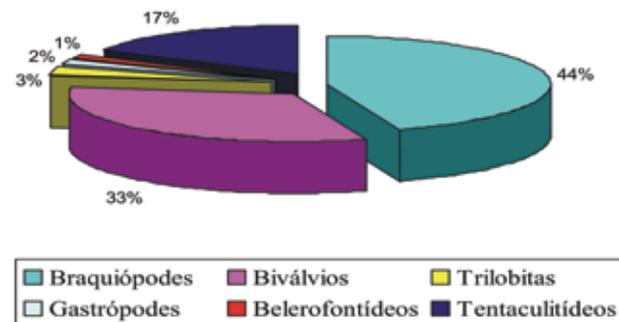


Figura 2 Distribuição percentual dos organismos da associação “*Schuchertella*” *agassizi* - *Ptychopteria eschwegei*, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

Os braquiópodes reclinantes apresentam maior abundância (52%) do que as formas fixas apesar de sua menor riqueza taxonômica. As espécies com hábito fixo são altamente diversificadas em número de espécies, mas representam 48% do total desse grupo (Figura 3).

Hábitos de Vida da Associação “Schuchertella” agassizi – Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Devoniano, Bacia do Amazonas, Brasil

Luiza Corral Martins de Oliveira Ponciano & Deusana Maria da Costa Machado

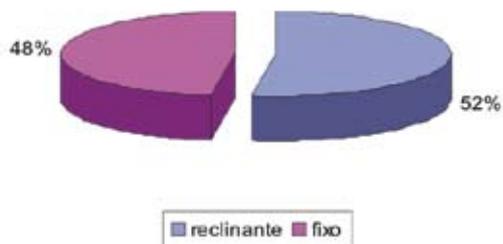


Figura 3 Distribuição percentual dos hábitos de vida dos braquiópodes da associação “Schuchertella” agassizi - Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

Dentre os braquiópodes com hábito epibentônico reclinante (Figura 4), “Schuchertella” agassizi domina quantitativamente (53%), seguida em ordem pelas espécies “Chonetes” freitasi (30%), Protoleptostrophia sp. (11%) e Patriaspirifer (?) cf. P. duodenarius (6%).

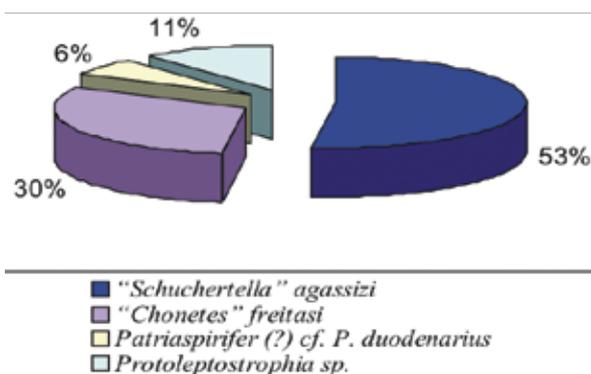


Figura 4 Distribuição percentual dos braquiópodes epibentônicos reclinantes da associação “Schuchertella” agassizi - Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

“Pustulatia” (?) curupira é o braquiópode de hábito suspensívoro epibentônico fixo mais relevante (31%), seguida em ordem decrescente por Amphigenia elongata (24%), Derbyina jamesiana (18%), Tropidoleptus carinatus (10%), Camaratoechia (?) aff. C. sappo (7%), Discomyorsthis hartti (6%), Platyorthis nettoana (2%) e “Podolella” rathbuni (2%) (Figura 5).

Dentre os bivalvíos o hábito suspensívoro semi-infaunístico é o mais importante, encontrado em 77% do grupo. Os bivalvíos de hábito infaunístico totalizam 23% (Figura 6).

Ptychopteria (Actinopteria) eschwegei apresenta uma dominância absoluta (60%) entre

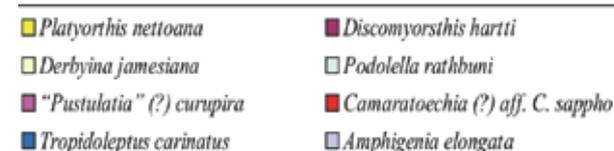
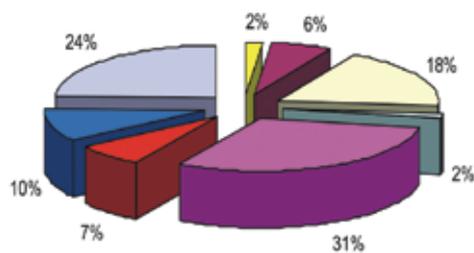


Figura 5 Distribuição percentual dos braquiópodes epibentônicos fixo por pedicelo da associação “Schuchertella” agassizi - Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

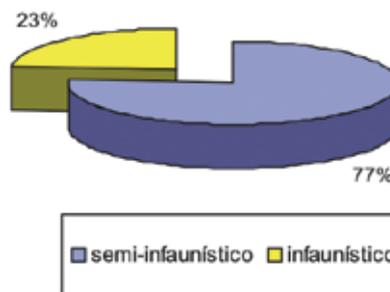


Figura 6 Distribuição percentual dos hábitos de vida dos bivalvíos da associação “Schuchertella” agassizi - Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

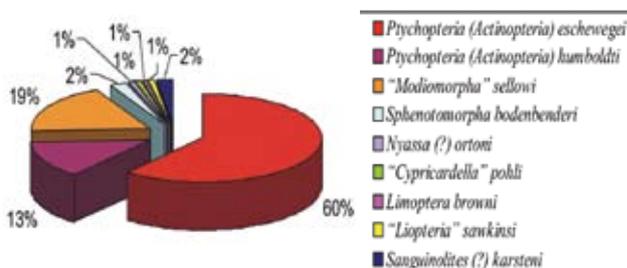


Figura 7 Distribuição percentual dos bivalvíos semi-infaunísticos da associação “Schuchertella” agassizi - Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

os bivalvíos semi-infaunísticos (Figura 7), seguida em menor proporção por “Modiomorpha” sellowi (19%) e P. (A.) humboldti (13%). Sphenotomorpha bodenbenderi, Sanguinolites (?) karsteni, Nyassa (?) ortoni, “Cypricardella” pohli, Limoptera browni e

Hábitos de Vida da Associação “Schuchertella” agassizi – Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Devoniano, Bacia do Amazonas, Brasil

Luiza Corral Martins de Oliveira Ponciano & Deusana Maria da Costa Machado

“Liopteria” sawkinsi somam 8% deste hábito.

Toechomya (?) *rathbuni* (35%), *Grammysioidea lundi* (13%) e *G.* (?) *pissisi* (13%) são os principais bivalvíos infaunísticos, seguidos em ordem decrescente por *G. gardneri*, *G.* (?) *sp. B*, “*M.*” *helmreicheni*, *Cypricardella hartti*, *Palaeoneilo orbignyi*, “*Grammysia*” *burmeisteri*, *Nuculites* (*Trilobonuculites*) (?) *smithi* e “*Nucula*” *bellistriata parvula*, cujo somatório resulta em 39% do referido hábito (Figura 8).

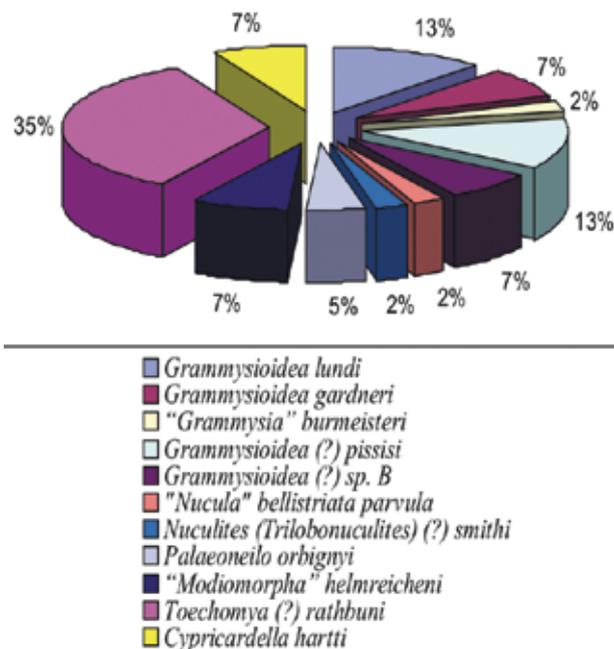


Figura 8 Distribuição percentual dos bivalvíos infaunísticos da associação “Schuchertella” agassizi - Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

“*Dalmanites*” *tumilobus* (27%), “*D.*” *maecurua* (17%) e *Homalonotus derbyi* (11%) são os mais expressivos entre os trilobitas (Figura 9), seguidos por “*Vogesina*” *gemellus*, “*D.*” *infractus*, “*D.*” *galeus*, *Phacopina braziliensis*, “*Malvinella*” *australis*, “*Phacops*” *macropyge*, “*P.*” *pullinus*, *Tarijactinoidea* (?) *acanthurus* e *Pennaia menurus*, cada um com 5% do hábito predador/necrófago e epibentônico móvel.

“*Platyceras*” (*O.*) *hussaki* (23%) é o único gastrópode que representa mais de 11% do hábito epibentônico de baixa mobilidade (coprófagos/suspensívoros) dessa associação (Figura 10), pois

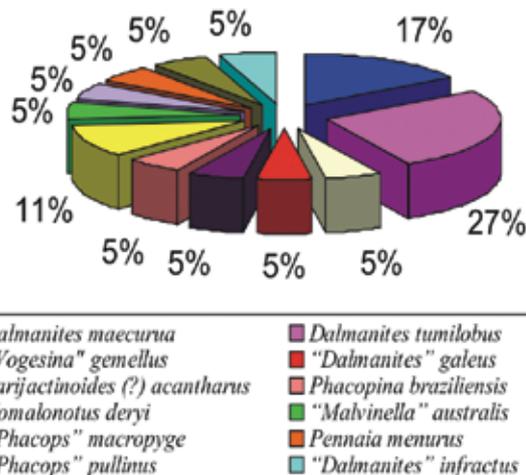


Figura 9 Distribuição percentual do hábito epibentônico móvel dos trilobitas da associação “Schuchertella” agassizi - Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

nas espécies *Platyceras* (*Orthonychia*) *steinmanni*, *P.* (*Tumbophalus*) *hartti*, *P.* (*Platystoma*) *darwinii*, *P.* (*P.*) (?) *agassizi*, “*P.*” (*O.*) *whittii*, “*P.*” (*O.*) *whittii*, var. *curuá* e “*P.*” *symmetricum*, var. *maecuruensis* não há uma aparente predominância.

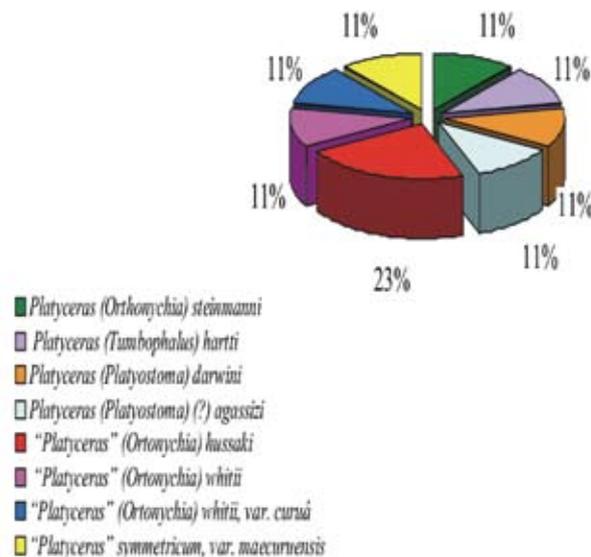


Figura 10 Distribuição percentual do hábito epibentônico de baixa mobilidade dos gastrópodes da associação “Schuchertella” agassizi - Ptychopteria eschwegei, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

Isto se repete nos belerofontídeos, com somente *Plectonotus* (*P.*) *derbyi* atingindo 30% do hábito epibentônico móvel de velocidade intermediária

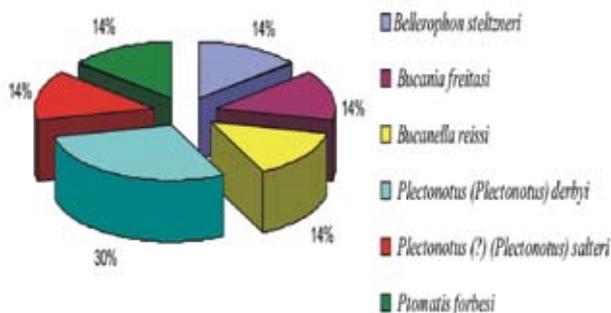


Figura 11 Distribuição percentual do hábito epibentônico de média a alta mobilidade dos belerofontídeos da associação “Schuchertella” agassizi - *Ptychopteria eschwegei*, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas.

a alta, com *Plectonotus (?) (Plectonotus) salteri*, *Bucanella reissi*, *Bucania freitasi*, *Ptomatis forbesi* e *Bellerophon steltzneri* representando 14% do hábito (Figura 11).

Os tentaculídeos presentes são *Tentaculites* sp., *T. stubeli* e *T. oseryi*, com hábito suspensívoro semi-infaunístico.

As formas suspensívoras (braquiópodes, bivalvíos e tentaculídeos) representam 92% dos organismos, estando o percentual restante distribuído entre os predadores/necrófagos (trilobitas – 4%), coprófagos/suspensívoros (gastrópodes – 2%), pastadores/predadores (belerofontídeos - 1%) e detritívoros (raros bivalvíos - 1%) (Figura 12).

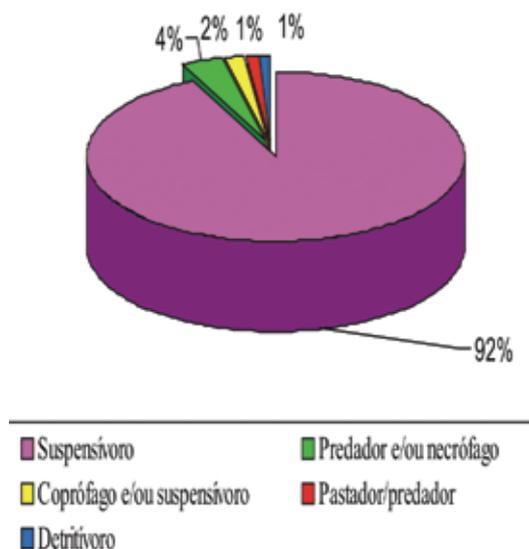


Figura 12 Distribuição percentual dos modos de alimentação dos organismos da associação “Schuchertella” agassizi - *Ptychopteria eschwegei*, Formação Maecuru, Bacia do Amazonas..

6 Considerações Finais

A predominância de organismos suspensívoros corrobora com o ambiente de plataforma interna a média, inferido para a associação a partir de estudos anteriores (Daemon & Contreiras, 1971; Caputo, 1984; Melo, 1988), pois um local com águas agitadas e sedimentos mais grossos é normalmente mais apropriado para os suspensívoros, além deste hábito ser menos evidente em comunidades mais profundas.

Dentre os braquiópodes, a maior relevância do hábito reclinante sobre o fixo confirma um ambiente com movimentação moderada das águas, pois as formas reclinantes não suportariam um ambiente de alta energia. Porém, a predominância do hábito reclinante sobre a valva ventral indica que as espécies características desta associação preferiam um ambiente de águas mais agitadas.

O significativo percentual de bivalvíos infaunísticos suspensívoros rasos e robustos também apóia a hipótese de um ambiente marinho raso de águas mais agitadas para a associação “Schuchertella” agassizi - *Ptychopteria eschwegei*.

A riqueza expressa pelo número de espécies e adaptações das formas de braquiópodes, bivalvíos, trilobitas, gastrópodes, belerofontídeos, crinóides e tentaculídeos encontradas nesta associação sugere um ambiente com águas bem oxigenadas e de salinidade normal, pois a maioria dos organismos presentes é tipicamente estenoalino, ou seja, não toleram valores muito extremos de salinidade; ao mesmo tempo, as formas infaunísticas necessitam de uma boa oxigenação na interface sedimento-água para sobreviverem.

A presença dos gêneros *Ptychopteria* e *Tropidoleptus* (mais abundantes em águas quentes) indica um aquecimento dos mares da bacia estudada por correntes marinhas durante o Devoniano Médio. Além disso, a composição geral da macrofauna apresenta características intermediárias entre as faunas equatoriais e as polares. O próprio posicionamento geográfico da Bacia do Amazonas durante o Devoniano Médio também reforça a temperatura das águas como intermediária entre as águas quentes e frias.

Conseqüentemente, a distribuição das formas suspensívoras epibentônicas, semi-infaunísticas e

infaunísticas, além dos outros hábitos secundários, indica um ambiente marinho raso de águas agitadas, bem oxigenadas, com salinidade normal e temperadas.

7 Referências

- Alvarez, F. & Brunton, C.H.C. 1990. The Shell-structure, growth and Functional Morphology of some Lower Devonian Athyrids from Northwest Spain. *Lethaia*, 23: 117-131.
- Batt, R. J. 1995. A Test of a new technique illustrating faunal dominance trends: Application to the “Trilobite Beds” interval of the Middle Devonian Wanakah Shale in Western New York. *Lethaia*, 28: 245-258.
- Baumiller, T.K. 2002. Multi-snail infestation of Devonian crinoids and the nature of platyceratid-crinoid interactions. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47 (1): 133-139.
- Blodgett, R. B., Fryda, J., Racheboeuf, P. R. 1999. Upper Middle Devonian (Givetian) Gastropods from the Kersadiou Formation, Brittany, France. *Journal of Paleontology*, 73(6): 1081-1100.
- Bordeaux, Y.L. & Brett, C.E. 1990. Substrate Specific Associations of Epibionts on Middle Devonian Brachiopods: Implications for Paleoecology. *Historical Biology*, 4: 203-220.
- Bradshaw, M.A. & McCartan, L. 1991. Palaeoecology and systematics of early devonian bivalves from the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica. *Alcheringa*, 15: 1-42.
- Caputo, M.V. 1984. *Stratigraphy, tectonics, paleoclimatology and paleogeography of northern of Brazil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, University of California, Tese de Doutorado, p. 201-209.
- Clarkson, E.N.K. 1998. *Invertebrate Palaeontology and evolution*. London, Blackwell Science, p.158-196.
- Cunha, R.C.P. 2001. Correlação das sequências Eo-Mesodevonianas da Bacia do Amazonas com outras Bacias do Gondwana. In: MELO, J.H.G. & TERRA, G.J.S. (eds). *Correlação de sequências Paleozóicas Sul-Americanas*. Ciência-Técnica-Petróleo, p. 91-98.
- Cunha, R.C.P.; Gonzaga, G.F.; Coutinho, F.C.L. & Feijó, J.F. 1994. Bacia do Amazonas, *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 8 (1): 47-55.
- Curry, G.B. 1982. Ecology and population structure of the recent brachiopod Terebratulina from Scotland. *Paleontology*, 25 (2): 227-246.
- Daemon, F.R.; Contreiras, J.A.C. 1971. Zoneamento Palinológico da Bacia do Amazonas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 25, 1971. *Anais*, São Paulo, p. 79-88.
- Damasceno, B. C. 2001. Gipsita do Rio Cupari, Região Centro-Oeste do Estado do Pará. *Informe de Recursos Minerais, Série Oportunidades Minerais - CPRM*, 9(1): 1-27.
- Fonseca, V.M.M. 2001. *Brachiopoda (Stropheodontoidea, Chonetoidea e Delthyridoida) do Devoniano Médio das Bacias do Amazonas e Parnaíba*. Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade do Rio de Janeiro, Tese do Doutorado, 167 p.
- Fonseca, V.M.M. & Melo, J.H.G. 1987. Ocorrência de *Tropidoleptus carinatus* (Conrad) (Brachiopoda, Orthida) na Formação Pimenteira, e sua Importância Paleobiogeográfica. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, 1987. *Anais*, Rio de Janeiro, p. 505-537.
- Fonseca, V.M.M. & Machado, D.M.C. 1999. Morfotipos de Chonetacea (Brachiopoda) como bioindicadores de paleoambientes do Devoniano Médio das bacias do Amazonas e Parnaíba. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, 1999. *Boletim de Resumos*, Crato, SBP, p. 42-43.
- Fortey, R. A. & Owens, R. A. 1999. Feeding Habits in Trilobites. *Palaeontology*, 42 (3): 429 – 465.
- Fürsich, F. T. & Hurst, J. M. 1974. Environmental Factors Determining the Distribution of Brachiopods. *Palaeontology*, 17(4): 879-900.
- Gaucher, C., Sprechmann, P. & Barnech, J. R., 1996. Contribución a la Tafonomia, Paleoecologia y Sedimentología de la Formación Córdobes (Devónico Inferior, Uruguay). In: SIMPÓSIO SUL – AMERICANO DO SILURO – DEVONIANO, 1, 1996. *Anais*, Ponta Grossa, p.147 – 161.
- Harper, J. A. & Rollins, H. B. 1985. Infaunal or Semi-infaunal Bellerophon gastropods: Analysis of Euphemites and functionally related taxa. *Lethaia*, 18: 21-37.
- Leighton, L.R. 1998. Constraining functional hypotheses: controls on the morphology of the concavo-convex brachiopod Rafinesquina. *Lethaia*, 31: 293-307.
- Levinton, J. 1974. Trophic Group and Evolution

- in Bivalve Molluscs. *Palaeontology*, 17(3): 579-585.
- Lindemann, R. H. & Melycher, D. A. 1997. Tentaculites (Tentaculitoidea) from the Manlius Limestone (Lower Devonian) at Schoharie, New York. *Journal of Paleontology*, 71 (3): p. 360 – 368.
- Linsley, R. M. 1978. Locomotion Rates and Shell Form in the Gastropoda. *Malacologia*, 17(2): 193-206.
- Linsley, R.M. 1979. Gastropods of the Devonian. In: House, M.R., Scrutton, C.T., and Bassett, M.G. (eds). The Devonian System. *Special papers in Palaeontology*. 23: 249-254.
- Logan, A. 2004. Ecological, Reproductive and Ontogenetic Features in Pajaudina atlântica Logan (Thecideidae, Brachiopoda, Recent) from the Canary Islands. *Marine Ecology*, 25(3): 207-215.
- Machado, D. M. C. 1990 a. *Biválvios Devonianos da Bacia do Amazonas (Formações Maecuru e Ererê): Considerações Sistemáticas e Paleoautoecológicas*. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 228p.
- Machado, D.M.C. 1990 b. Algumas Considerações Estratigráficas e Biogeográficas Acerca dos Biválvios Devonianos da Bacia do Amazonas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1990. *Anais*, Natal, 1: 425-435.
- Machado, D.M.C. 1999. *Nuculites Conrad, 1841 (Mollusca, Bivalvia): sistemática e implicações paleobiogeográficas*. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 298p.
- Machado, D. M. C.; Fonseca, V. M. & Moraes Rêgo, L. V. 1996. Estudos Preliminares sobre a distribuição dos macrofósseis na Formação Maecuru do Devoniano Médio da Bacia do Amazonas, Pará. In: SIMPÓSIO SUL – AMERICANO DO SILURO–DEVONIANO, 1, 1996. *Anais*, Ponta Grossa, p.237-245.
- Marsh, L.F. 1984. Mode of Life and Autecology of Silurian-Devonian Grammysiidae (Bivalvia). *Palaeontology*, 27 (4): 679-691.
- McAlester A. L. & Doumani, G. A. 1966. Bivalve Ecology in the Devonian of Antarctica. *Journal of Paleontology*, 40: 752-755.
- McAlester, A. L. & Rhoads, D. C. 1967. Bivalves as Bathymetric Indicators. *Marine Geology*, 5: 383-388.
- Melo, J.H.G. 1988. The Malvinokáffric Realm in the Devonian of Brasil. In: MCHILLAN, EMBEM & GLASS (eds), *Devonian of the world. Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir*, 14: 669-703.
- Melo, J.H.G. & Loboziak, S. 2003. Devonian-Early Carboniferous biostratigraphy of the Amazon basin, northern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 124: 131-202.
- Moore, R.C. & Jeffords, R.M. 1968. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 9:1-86.
- Moraes Rêgo, L. V. 1997. *Distribuição Espacial e Considerações Paleoambientais dos Macrofósseis da Formação Maecuru (Devoniano Médio)*. Programa Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, 62p.
- Queiroz-Barroso, S. A. & Perrilliat, M. C. 1997. Pennsylvanian Nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 71 (3): 400-407.
- Racheboeuf, P. R. 1990. Les Brachiopodes Chonetacés dans les Assemblages Benthiques Siluriens et Devonien. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 81: 141-171.
- Racheboeuf, P. R., 1992. Los Chonetáceos (Brachiópodos) del devónico boliviano: Bioestratigrafía y datos taxonómicos complementarios. *Revista Española de Paleontología*, 7 (1): 31-52.
- Racheboeuf, P. R. & Herrera, Z. A. 1998. Geometric shell growth and mode of life of a Devonian chonetoidean brachiopod. *Lethaia*, 31: 125 – 135.
- Rhoads, D. C. & Young, D. K. 1970. The Influence of Deposit-feeding Organisms on Sediment Stability and Community Trophic Structure. *Journal of Marine Research*, 28 (2): 150-163.
- Richardson, J. R. & Watson, J.E. 1975. Form and Function in a Recent Free Living Brachiopod *Magadina cumingi*. *Paleobiology*, 1: 379-387.
- Richardson, J. R. 1997. Ecology of Articulated Brachiopods. In: MOORE, R. *Treatise on Invertebrate Paleontology*, The Geological Society of America and The University of Kansas, Brachiopoda Revised, Part H, vol. 1, p: 441-471.
- Scheffler, S.M. 2004. *Os Crinóides e Blastóides da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Bacia do*

- Paraná), Estado do Paraná, Brasil. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 215 p.
- Schmidt, W.E. 1941. Die Crinoideen des Rheinischen Devons. II Die Crinoideen des Unterdevons bis zur Cultrijugaltus-Zone (mit Asschluss des Hunsrückschiefers). *Abhandlungen der Reichsstelle für Bodenforschung*, 182: 1-253.
- Simões, M.G.; Kowalewski, M.; Mello, L.H.; Rodland, D.L.; Carroll, M. 2004. Recent Brachiopods from the Southern Brazilian Shelf: Palaeontological and Biogeographical Implications. *Palaeontology*, 47 (3): 515-533.
- Silva, C. 2001. “Estudo dos Hábitos de Vida dos Macrofósseis da Formação Cabeças (Devoniano), da Bacia do Parnaíba”. Programa Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, 70p.
- Silva, C. 2004. “Hábitos de Vida dos Trilobitas das Formações Maecuru e Erêre (Devoniano), Bacia do Amazonas”. Programa de Pós graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Museu Nacional/UFRJ, Dissertação de Mestrado, 80p.
- Silva, C. & Fonseca, V.M.M. 2005. Hábitos de Vida dos Trilobitas das Formações Maecuru e Erêre (Devoniano), Bacia do Amazonas. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8: 73-82.
- Speyer, S. E. & Brett, C. E. 1985. Clustered trilobite assemblages in the Middle Devonian Hamilton Group. *Lethaia*, 18: 85-103.
- Stanley, S. M. 1970. *Relation of Shell Form to Life Habits of the Bivalvia (Mollusca)*. Geol. Soc. America. Boulder Memoir, p.125 – 296.
- Thayer, C. W. 1975. Strength of pedicle Attachment in Articulate Brachiopods: Ecologic and Paleoecologic Significance. *Paleobiology*, 1: 388-399.
- Watkins, R. 1995. Paleocology of Silurian reef bivalves, Racine Formation, North America. *Lethaia*, 29: 171-180.
- Westbroek, P.; Neijndorff, F. & Stel, J. H. 1975. Ecology and Functional Morphology of an Uncinulid Brachiopod from the Devonian of Spain. *Palaeontology*, 18(2): 367-375.