

João Gabriel Doria

**UMA SIMPLIFICAÇÃO DAS GUILDAS FUNCIONAIS DE
ALIMENTAÇÃO DE POLYCHAETA**

Dissertação submetida ao
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia da Universidade Federal
de Santa Catarina para a obtenção
do título de Mestre em Ecologia.
Orientador: Prof. Dr. Paulo
Roberto Pagliosa
Coorientador : Prof. Dr. Maurício
Garcia de Camargo

Florianópolis
2013

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Doria, João Gabriel

Uma simplificação das guildas funcionais de alimentação
de Polychaeta / João Gabriel Doria ; orientador, Paulo
Roberto Pagliosa ; co-orientador, Maurício Garcia de
Camargo. - Florianópolis, SC, 2013.

66 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Catarina, Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia.

Inclui referências

1. Ecologia. 2. Annelida. 3. análise funcional. 4.
atributos biológicos. 5. base de dados. I. Pagliosa, Paulo
Roberto. II. Camargo, Maurício Garcia de. III. Universidade
Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em
Ecologia. IV. Título.

“Uma simplificação das guildas funcionais de alimentação de
Polychaeta”
por

JOÃO GABRIEL DORIA

Dissertação julgada e aprovada em sua
forma final pelos membros titulares da
Banca Examinadora (Port.
05/PPGECO/2013) do Programa de Pós-
Graduação em Ecologia - UFSC, composta
pelos Professores Doutores:

Banca Examinadora:

Prof(a) Dr(a) Paulo Roberto Pagliosa Alves
(Orientador/GCN/CFH/UFSC)

Prof(a) Dr(a) Maurício Garcia de Camargo
(Co-orientador/CEM/UFPR)

Prof(a) Dr(a) Tito Cesar Marques de Almeida (UNIVALI)

Prof(a) Dr(a) Sergio Ricardo Floeter (ECZ/CCB/UFSC)

Prof(a) Dr(a) Alberto Lindner (ECZ/CCB/UFSC)

Profa Dra. Natália Hanazaki
Coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Florianópolis, 28 de fevereiro de 2013.

AGRADECIMENTOS

Nestes anos de mestrado várias pessoas foram importantes no desenrolar dos acontecimentos que culminaram nesta dissertação.

Em primeiro lugar, Paulo Pagliosa que aguentou me orientar por todos os altos e baixos. Obrigado pelos puxões de orelha e pelos vários ensinamentos que espero ter assimilado integralmente nesses anos. Valeu pela amizade e pela oportunidade de desenvolver este trabalho com você.

Em seguida, Maurício Camargo que mesmo a distância sempre se mostrou disposto a ajudar no que fosse preciso.

Agradeço a Banca, Profs. Tito Almeida, Sergio Floeter, Alberto Lindner e Bárbara Segal. Obrigado por tudo. Agradeço também aos avaliadores na Pré-banca, Alessandra Fonseca e Paulo Horta. Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina. Agradeço a CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

Agradeço a todas as coleguinhas que ajudaram na realização desse trabalho, Dairana Mitsurini, Mariana Paz Otegui, Mariana Serwy Oortman, Amanda Cerveira e Thais Costa. E claro, os caras também, Wilson Weis, André Rovai e Ricardo Scherer de Souza. Obrigado pela parceria no laboratório e as várias risadas que aliviaram o stress e o tornaram suportável.

Menção especial à Letícia Froza Teive, que passou por tudo isso junto comigo. Tita nós dois conseguimos. É nós!!

Agradeço aos amigos da Eco, da Bio, da K-zona, que sempre desejaram o melhor pra mim. Não citarei todos, mas sintam-se igualmente abraçados.

Obrigado Rodrigo, Flavinha e Maiara. Que nossos Domingos Gastronômicos se perpetuem. Parte da dissertação estar pronta agora se deve a vocês.

Finalmente, quero agradecer aos meus pais, Roberto e Danuzia, que sempre me incentivaram a prosseguir no caminho que escolhi. Meus irmãos Mariana e Rafael, e a Tia Jane, obrigado por tudo. Vocês são a base que sustenta todo o resto. Amo vocês.

Quão inapropriado é chamar este planeta “Terra”, quando ele é claramente “Oceano”.

(Arthur C. Clarke)

Não se pode mais tomar nenhuma decisão sensata sem levar em conta não apenas o mundo como ele é, mas o mundo como ele será.

(Isaac Asimov)

RESUMO

O tipo de alimento ingerido, o tamanho das partículas alimentares e a mobilidade dos organismos têm sido usados para formular as guildas alimentares dos poliquetas. Apesar de sua utilidade prática e conceitual em estudos ecológicos, o uso e interpretação dessa classificação funcional é complexa e por vezes trabalhosa. Um mesmo táxon pode ser classificado em mais de uma guilda e uma guilda pode ser representada por uma única espécie. Aqui, avaliamos as guildas alimentares de poliquetas utilizando uma base de dados sobre dieta contendo informações sobre 185 espécies e 80 famílias (de 90 existentes). Foi proposto um novo arranjo dos grupos tendo em vista a ocorrência de classificações únicas de guilda para cada táxon e a menor diferença de classificação relacionada com a resolução taxonômica. As 25 guildas clássicas foram simplificadas em apenas sete categorias: carnodepositívoros, fitodepositívoros, omnívoros, de interface, depositívoros, comensais e quimiossintetizadores. O desempenho da classificação simplificada, medida a partir do padrão de distribuição espacial de amostras de dois conjuntos distintos de dados, mostrou grande semelhança com o desempenho utilizando as guildas clássicas e a composição e abundância dos táxons. A simplificação das guildas em categorias mais fáceis de compreender e amplas na aplicação possibilita um ganho em potencial como ferramenta para estudos ecológicos com enfoque funcional.

Palavras-chave: Annelida, análise funcional, atributos biológicos, base de dados, resolução taxonômica.

ABSTRACT

The type of food ingested the size of food particles and the motility of organisms has been used to formulate the polychaete feeding guilds. Despite its conceptual and practical utility in ecological studies, the use and interpretation of functional classification is complex and sometimes cumbersome. A single species can be classified in more than one guild and a guild can be represented by a single species. Here, we evaluate the polychaete feeding guilds using a database with information on the diet of 185 species and 80 families (from the 90 known). A new arrangement of groups was proposed based on occurrence of single classification of guilds to each taxon and minimum difference of the classification related with taxonomic resolution. The 25 classic guilds were simplified in only seven categories: carnodeposit-feeders, phytodeposit-feeders, omnivorous, interface-feeders, deposit-feeders, commensals and chemo-synthesizers. The performance of the simplified classification, measured from the spatial distribution of samples of two distinct datasets showed great similarity with the performance using the traditional guilds and the composition and abundance of taxa. The simplification of the guilds into categories easier to understand and more comprehensive in its application enables a gain in potential as a tool for ecological studies with functional approach.

Keywords: Annelida, functional analysis, biological attributes, database, taxonomic resolution.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Esquema com a representação das guildas clássicas de poliquetas e a representação das guildas simplificadas em cores (verde - fitodepositívoros; marrom - carnodepositívoros; verde + marrom - omnívoros; vermelho - depositívoros; roxo - interface). Uma guilda clássica pode estar representada em mais de um grupo na nova classificação. Comensais e Quimiossintetizadores não estão representados, pois não correspondem a nenhuma guilda clássica. (Adaptado de Fauchald & Jumars, 1979)..... 30
- Figura 2: Ordenação n-MDS das amostras arenosas (símbolos cheios) e lodosas (símbolos vazados) da Baía da Ilha de Santa Catarina para dados de (a) 33 táxon, (b) 18 guildas clássicas e (c) cinco guildas simplificadas. 43
- Figura 3: Ordenação n-MDS das amostras de manguezais urbanizados (símbolos cheios), não-urbanizados (símbolos vazados) e intermediário (asterísco) para dados de (a) 13 táxons, (b) oito guildas clássicas e (c) quatro guildas simplificadas..... 44
- Figura 4: Modelo conceitual da localização onde é realizado o forrageamento nas 7 guildas simplificadas..... 49

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Esquema com as guildas clássicas de poliquetas. O (*) ao lado do código indica uma guilda clássica sem ocorrências e representada apenas teoricamente. (Adaptado de Fauchald & Jumars, 1979).....	22
Tabela 2: Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 espécies; 280 referências).....	27
Tabela 3: Registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de família classificados nas guildas clássicas mostrando a proporção de co-ocorrências entre guildas para um mesmo táxon.....	31
Tabela 4: Registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de gênero classificados nas guildas clássicas mostrando a proporção de co-ocorrências entre guildas para um mesmo táxon.....	33
Tabela 5: Registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de espécie classificados nas guildas clássicas mostrando a proporção de co-ocorrências entre guildas para um mesmo táxon.....	35
Tabela 6: Proporção dos registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de família, gênero e espécie classificados nas guildas simplificadas em relação com os registros classificados de acordo com as guildas clássicas.	37
Tabela 7: Famílias com registro conjunto de hábitos carnívoro e herbívoro.	41
Tabela 8: Guildas simplificadas. Definição e relação com a combinação das guildas clássicas registradas que compõem os grupos.	47

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	5
RESUMO	9
ABSTRACT.....	11
LISTA DE FIGURAS	13
LISTA DE TABELAS	15
SUMÁRIO	17
1 INTRODUÇÃO	19
2 MATERIAL E MÉTODOS	23
2.1 BASE DE DADOS SOBRE DIETA DOS POLIQUETAS	23
2.2 GUILDAS ALIMENTARES	23
2.2 ESTUDO DE CASO	24
2 RESULTADOS.....	26
3.1 BASE DE DADOS SOBRE DIETA DOS POLIQUETAS	26
3.2 SIMPLIFICAÇÃO DAS GUILDAS ALIMENTARES.....	29
3.3 ESTUDO DE CASO	41
4 DISCUSSÃO.....	45
REFERÊNCIAS	51
ANEXOS.....	57
MATERIAL COMPLEMENTAR	65

1 INTRODUÇÃO

Estudos ecológicos utilizando a classificação funcional das espécies surgiram a partir do conceito de que o nicho efetivo das espécies têm suas fronteiras definidas pela competição por recursos limitados (Hutchinson, 1959; Kylafis e Loreou, 2011). Aliado ao conceito de nicho desenvolveu-se a percepção de que as comunidades biológicas são formadas por grupos de espécies que apresentam certas similaridades ecológicas ou filogenéticas entre si (Blondel, 2003). São essas similaridades que permitiriam uma classificação que levasse em conta a função ou o papel que as espécies desempenham no ambiente, independentemente do grupo taxonômico a que pertencem. Este método é uma alternativa de agrupamento que incorpora a dinâmica do sistema (Cummins, 1974), em contraponto ao método tradicional e de relacionamento artificial baseado na composição de táxons.

O enfoque funcional em estudos ecológicos é costumeiramente usado para estimar a qualidade de um ambiente (Merritt et al., 1996; Merritt et al., 2002; Pagliosa, 2005; Gamito & Furtado, 2009), porém sua contribuição mais essencial é no entendimento de como as comunidade se estruturam e de como elas influenciam no funcionamento dos ecossistemas (Simberloff & Dayan, 1991; Usseglio-Polatera et al., 2000; Diaz & Cabido, 2001; Blondel, 2003; Bremner et al., 2003; Raghukumar & Anil, 2003; Halpern & Floeter, 2008). Essa abordagem permite o desenvolvimento de estratégias de conservação mais eficazes, principalmente quando pensamos em ambientes marinhos que são um grande reservatório de biodiversidade, mas são amplamente impactados pelas atividades antrópicas (Hawkings & MacMahon, 1989; Bremner, 2008; Halpern et al., 2008; Halpern et al., 2012).

Mesmo o uso de uma classificação funcional não ser novidade em estudos ecológicos (Hunt, 1925), foi apenas com o conceito de guilda (Root, 1967) e, posteriormente, com os de grupos funcionais (Cummins, 1974) e de atributos biológicos (Bremner et al., 2006; Bremner, 2008) que definiu-se um arcabouço teórico de como essa classificação funcional deveria ser desenvolvida. Aplicada inicialmente para invertebrados aquáticos (Cummins, 1974; Cummins & Klug, 1979), logo foi empregada também em outros grupos terrestres, como plantas (Diaz & Cabido, 2001; Liira et al., 2008; Liao & Wang, 2010), insetos (Meyer & Root, 1996) e aves (Gray et al., 2007). Assim como com organismos marinhos, tal como peixes (Nagelkerken et al., 2001; Ferreira et al., 2004; Floeter et al., 2004; Halpern & Floeter, 2008),

macroalgas (Steneck & Dethier, 1994), incluindo aí os poliquetas (Jumars & Fauchald, 1977; Fauchald & Jumars, 1979). As guildas alimentares de poliquetas, propostas no clássico artigo de Fauchald e Jumars (1979), foi a primeira classificação funcional estruturada para o grupo. Ela baseia-se em três características biológicas dos poliquetas: modo de alimentação (dois modos e cinco submodos), morfologia do aparato bucal (quatro estruturas básicas) e mobilidade (três graus). É através da combinação dessas três características que emergem as guildas. Com essa classificação tornou-se possível analisar as assembleias de poliquetas agrupando as espécies nas 25 guildas encontradas na natureza (Figura 1). As outras combinações teoricamente possíveis mostraram-se incompatíveis funcionalmente ou energeticamente inviáveis (Jumars & Fauchald, 1977).

Essa classificação passou a ser rapidamente utilizada em diversos trabalhos, mostrando que uma abordagem funcional tinha uma aplicação em estudos ecológicos com poliquetas, tanto em estudos de estrutura trófica da comunidade (Maurer & Leatherm, 1981; Paiva, 1993; Porras et al., 1996), quanto em investigações sobre impactos antrópicos no bentos (Carrasco & Carbajal, 1998; Muniz & Pires, 1999). Nos últimos anos, novos trabalhos vêm utilizando com sucesso a classificação funcional em diferentes ambientes bênticos, como praias arenosas (Mattos et al., 2012), estuários (Pabis & Sicinski, 2009; Magalhães & Barros, 2011), baías (Damianidis & Chintiroglou, 2000) e plataforma continental (Antoniadou & Chintiroglou, 2006; Cheung et al., 2008; Metcalfe & Glasby, 2008). Entretanto, questões relacionadas com a não exatidão e imprecisões na classificação dos grupos foram criticadas na época e permanecem em aberto atualmente (Dauer et al., 1981; Dauer, 1984). A possibilidade de um táxon ser classificado em mais de uma guilda ao mesmo tempo torna arbitrária a escolha de qual grupo selecionar para uma mesma espécie. Isso leva a problemas metodológicos, principalmente relacionados a análises estatísticas usadas em estudos ecológicos, com a possibilidade de aumentar ou diminuir a representatividade de um táxon classificado em mais de uma guilda dependendo da escolha de como utilizar os dados desses táxons, somando ou dividindo os valores de abundância entre as guildas. Além disso, a classificação pode, na prática, se tornar complexa a ponto de uma guilda ter representação monoespecífica (Dauer, 1984). Outro ponto importante é o de que outros fatores, não necessariamente relacionados com a alimentação, podem representar uma fração significativa da explicação dos padrões observados (Dauer et al., 1981). Essas dificuldades práticas levaram a um período de uso puramente

descritivo da classificação funcional para as assembleias de poliquetas, sem avanços no entendimento da estrutura e funcionamento do sistema bêntico como um todo. Porém a aplicação das guildas alimentares de poliqueta foi recentemente mostrada como um útil arcabouço conceitual e uma variável biológica a ser utilizada em análises ecológicas e ambientais (Pagliosa, 2005).

Passados mais de trinta anos desde a apresentação das guildas de poliquetas e apesar do desenvolvimento de diferentes ferramentas de análise da estrutura trófica (de captura de imagens a marcadores isotópicos), não houve até o presente nenhuma nova proposição que venha sanar as críticas levantadas. Foi com essa questão em mente que realizamos essa revisão, compilando novos dados sobre a alimentação das espécies, avaliando diferentes formas de agrupamentos e refazendo a classificação das famílias de poliquetas em guildas alimentares mais amplas, simples e em menor número. Procuramos resolver as questões de aplicabilidade da classificação, tornando mais acessível e fácil uma abordagem funcional aos trabalhos ecológicos que utilizam poliquetas. A partir da hipótese de que uma classificação funcional mais simples e com menos categorias responderia de forma similar à classificação clássica, testamos nossa classificação em contraponto com a classificação taxonômica e a classificação em guildas alimentares (abordagem clássica) proposta por Fauchald & Jumars (1979).

Tabela 1: Esquema com as guildas clássicas de poliquetas. O (*) ao lado do código indica uma guilda clássica sem ocorrências e representada apenas teoricamente. As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso. (Adaptado de Fauchald & Jumars, 1979)

	Móvel	Discretamente móvel	Sésil
Modos Macrófagos			
Herbívoros			
<i>Não-mandibulados</i>	HMX	HDX*	
<i>Mandibulados</i>	HMJ	HDJ	
Carnívoros			
<i>Não-mandibulados</i>	CMX	CDX	
<i>Mandibulados</i>	CMJ	CMJ	
Modos Micrófagos			
Depositívoros cavadores			
<i>Não-mandibulados</i>	BMX	BDX*	BSX
<i>Mandibulados</i>	BMJ	BDJ	
<i>Tentaculados</i>	BMT	BDT*	BST
Depositívoros de superfície			
<i>Não-mandibulados</i>	SMX	SDX	
<i>Mandibulados</i>	SMJ	SDJ	
<i>Tentaculados</i>	SMT	SDT	SST
Filtradores			
<i>Tentaculados</i>		FDT	FST
<i>Bombeadores ou aparato mucoso</i>		FDP	FSP

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 BASE DE DADOS SOBRE DIETA DOS POLIQUETAS

Foi realizado um levantamento bibliográfico em bases de dados on-line (Scopus, Web of Science, Scielo e Bancos de Teses da CAPES) em busca de publicações sobre alimentação de poliquetas, incluindo trabalhos de dieta, comportamento alimentar, e outros que mesmo não tendo a alimentação como foco principal trouxessem informações sobre o tema. Para isso foram usadas combinações de palavras chave (feeding, diet, functional, carbon ou fatty-acid vs Polychaeta). Nos trabalhos levantados foram identificadas as espécies de poliquetas estudadas, listadas as informações referentes à alimentação dessas espécies contidas nos artigos e criada uma base de dados sobre a dieta de poliquetas (ver material suplementar). Nessa base foram catalogadas as referências encontradas, os táxons estudados (Família, subfamília, gênero e espécie) e a informação sobre biologia alimentar descrita para cada táxon com dados de dieta (trabalhos de conteúdo estomacal), comportamento alimentar (trabalhos experimentais de preferência alimentar), morfologia funcional (trabalhos que descrevem funcionamentos de estruturas morfológicas usadas na alimentação) e bioquímica (trabalhos com ácidos-graxos, carbono e outros marcadores moleculares).

2.2 GUILDAS ALIMENTARES

A partir das informações da base de dados sobre dieta, cada táxon foi categorizado de acordo com as guildas alimentares clássicas (Fauchald & Jumars, 1979). Em um primeiro momento essa informação serviu para atualizar os dados sobre a alimentação dos poliquetas e avaliar a adequação da proposta original de classificação das guildas frente a novos dados de dieta, incluindo a classificação de táxons em mais de uma guilda alimentar. Desta forma, foi produzida uma matriz de dados comparando a ocorrência de guilda clássica versus guilda clássica. Nessa matriz, todas as ocorrências de guildas para um mesmo registro (um táxon em uma referência) foram contabilizadas, computando as ocorrências de cada guilda em conjunto com alguma outra guilda como uma única ocorrência. Assim, foi possível computar a proporção de vezes em que um táxon foi classificado em uma ou mais guildas e quais guildas coocorreram para um mesmo táxon. Essa análise foi realizada separadamente para matrizes com resolução taxonômica de

espécie, gênero e família a fim de verificar se a redundância de casos de coocorrência de guildas segue um padrão crescente com o aumento do nível taxonômico.

A partir da análise da ocorrência conjunta de guildas para um mesmo táxon foi proposta uma nova categorização simplificada dessa classificação funcional. O princípio que norteou o novo arranjo dos grupos teve por base a maximização de agrupamentos com: i) maior ocorrência de classificações únicas de guilda para cada táxon e ii) menor diferença de classificação relacionada com a resolução taxonômica. A verificação das possibilidades de agrupamentos com ocorrências únicas foi feita diretamente na matriz guilda versus guilda considerando tanto a ocorrência conjunta na classificação como a proporção relativa da ocorrência conjunta. Uma matriz contendo as guildas clássicas e o novo agrupamento de guildas proposto foi montada para verificar a adequação da maximização dos agrupamentos. Nestas matrizes, todas as ocorrências de guildas para um mesmo registro (um táxon em uma referência) foram contabilizadas, computando as ocorrências de cada guilda em relação à classificação simplificada proposta, identificando a proporção de vezes que uma guilda clássica ocorreu para um táxon classificado em cada uma das guildas simplificadas. Matrizes de guildas clássicas versus guildas simplificadas foram construídas separadamente para registros com resolução taxonômica de espécie, gênero e família a fim de verificar a influência da resolução taxonômica nos agrupamentos.

2.2 ESTUDO DE CASO

A aplicabilidade da nova classificação foi avaliada com dois conjuntos de dados, já utilizados em estudos ecológicos de classificação funcional dos poliquetas (Pagliosa, 2005). Os dados foram coletados na Baía da Ilha de Santa Catarina (27°34'S 48°34'W; datum WGS84) e são referentes a 144 amostras de áreas arenosas e lodosas (contendo dados de 33 táxons) e a 54 amostras de seis manguezais urbanizados e não urbanizados (contendo 13 táxons de poliquetas). Para os dois conjuntos de dados foram criadas três matrizes, com dados de composição e abundância dos táxons, de guildas alimentares clássicas (Fauchald & Jumars, 1979) e das guildas simplificadas propostas neste trabalho. O padrão de distribuição multidimensional das amostras foi descrito por uma análise de ordenação n-MDS utilizando índices de dissimilaridade de Bray-Curtis sob dados não transformados. A análise de permutação multivariada (Anderson, 2005) foi aplicada para verificar a significância das diferenças entre tratamentos (arenoso vs lodoso; urbanizado vs não-

urbanizado) para cada conjunto de dados. As análises foram realizadas nos programas Primer 6 e PERMANOVA.

2 RESULTADOS

3.1 BASE DE DADOS SOBRE DIETA DOS POLIQUETAS

O levantamento de dados identificou informações sobre a biologia alimentar de 185 espécies pertencentes a 146 gêneros e 80 famílias compreendendo um total de 784 registros (material suplementar). O grupo mais estudado foi a família Nereididae (13 espécies e nove gêneros), seguido por Spionidae (12 espécies e nove gêneros), Dorvilleidae (10 espécies e cinco gêneros), Cirratulidae (nove espécies e seis gêneros), Eunicidae (nove espécies e cinco gêneros) e Glyceridae (nove espécies e dois gêneros). A classificação segundo as guildas clássicas mostrou que metade das famílias (38) foram classificadas em mais de uma guilda. Lumbrineridae, Eunicidae e Nereididae foram as famílias com o maior número de guildas registradas (sete guildas), seguida pelos Onuphidae (seis guildas). Uma família foi registrada com cinco guildas, três com quatro guildas, 11 com três guildas e 18 com duas.

Ao todo foram levantados 280 trabalhos, o que adiciona 113 publicações ao levantamento original de Fauchald & Jumars (1979). A atualização das informações referentes às dietas acrescentou dados sobre a família Euphrosinidae e ampliou o registro de guildas para outras 25 famílias (Tabela 1). A principal variação na classificação esteve relacionada com o modo de alimentação, seguida pela mobilidade. Doze famílias apresentaram registros não reportados anteriormente de hábito micrófago (depositívoro de superfície e cavador). Ophellidae e Scalibregmatidae apresentaram registros como carnívoros, enquanto Goniadidae, Phyllococidae, Polynoidae e Dinophilidae apresentaram registros como herbívoros. Esses dados aumentaram para 12 o número de famílias com ocorrência conjunta de dois hábitos, um macrófago e outro micrófago (material suplementar). Da mesma forma, dez famílias apresentaram concomitantemente três ou mais tipos de hábitos alimentares: carnívoro, herbívoro e micrófago (filtrador, depositívoro de superfície ou cavador). Entre os micrófagos, houve um acréscimo no registro da ocorrência conjunta de depositívoros de superfície e cavadores (cinco famílias no total). Porém, o número de ocorrências conjuntas de filtradores e depositívoros de superfície permaneceu idêntico ao trabalho original (cinco famílias). As ocorrências previstas teoricamente (com base na morfologia do aparato bucal e na mobilidade) foram confirmadas em Dinophilidae e Eunicidae, enquanto aquelas previstas em outras seis famílias permanecem sem confirmação.

Tabela 2: Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 espécies; 280 referências). São apresentadas somente as famílias que apresentaram alterações referentes ao trabalho original de Fauchald & Jumars (1979) ou que apresentam guildas sem registro, mas que teoricamente devem ocorrer na família (representadas em itálico e com o símbolo “?”). Marcadas em negrito estão as guildas incorporadas com a atualização. A lista completa está disponível no Anexo 1.

Família	Fauchald & Jumars (1979)	Guildas Clássicas Atualizadas
Acrocirridae	SMT/ <i>BMT?</i>	SMT/ <i>BMT?</i>
Amphinomidae	CMX	CMX/ SMX
Aphroditidae	CMJ	CMJ/ SMJ
Arenicolidae	FDP/SDX	BDX /FDP/SDX
Chaetopteridae	FSP/SST	FSP/SST/ FST
Cirratulidae	SDT/SMT/SST	BMT /SDT/SMT/SST
Ctenodrilidae	SMX/ <i>HMX?</i>	SMX/ <i>HMX?</i>
Dinophilidae	FDP/SMX/ <i>HMX?</i>	FDP/SMX/ HMX
Eunicidae	CMJ/CDJ/HMJ/HDJ/ <i>BMJ?</i>	BDJ / BMJ /CMJ/CDJ/HMJ/HDJ
Euphrosinidae	-	CMX
Fauveliopsidae	BMX/BSX	SDX / SSX
Flabelligeridae	SDT/SMT/ <i>FDT?</i>	SDT/SMT/ <i>FDT?</i>
Glyceridae	BMJ/CDJ	BDJ /BMJ/CDJ
Goniadidae	CDJ	CDJ/ CMJ / HMJ
Hesionidae	CMJ /HMJ/BMJ/ <i>SMJ?</i>	CMJ/ CMX /HMJ/BMJ/ <i>SMJ?</i>
Lumbrineridae	BMJ/CMJ/CDJ/HMJ/SMJ	BMJ/CMJ/CDJ/ HDJ /HMJ/ SDJ /SMJ
Maldanidae	BSX	BSX/ SSX
Nephtyidae	CMJ/BMJ	BMJ/CMJ/ HMJ
Nereididae	CMJ/CDJ/FDP/HMJ/SDJ	CMJ/CDJ/HMJ/HDJ/FDP/ SMJ /SDJ
Onuphidae	CDJ/CMJ/HDJ/SDJ	CDJ/CMJ/HDJ/ HMJ /SDJ/ SMJ
Opheliidae	BMX	CMX /BMX
Paraonidae	HMX/SMX	BMX /HMX/SMX

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Tabela 2 (continuação): Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 espécies; 280 referências). São apresentadas somente as famílias que apresentaram alterações referentes ao trabalho original de Fauchald & Jumars (1979) ou que apresentam guildas sem registro, mas que teoricamente devem ocorrer na família (representadas em itálico e com o símbolo “?”). Marcadas em negrito estão as guildas incorporadas com a atualização. A lista completa está disponível no Anexo 1.

Família	Fauchald & Jumars (1979)	Guildas Clássicas Atualizadas
Parergodrilidae	SMX/HMX?	SMX/HMX?
Pectinariidae	BMX	BMT
Phyllodocidae	BMX/CMX	BMX/CMX/HMX
Pisionidae	BMX/HMX?	BMX/HMX?
Polynoidae	CMJ/CDJ	CMJ/CDJ/SDJ/HMJ
Protodrilidae	SMX/HMX?	SMX/HMX?
Scalibregmatidae	BMX	CMX/BMX
Sphaerodoridae	BMX	BMX/SMX
Syllidae	CMJ/HMJ	CMJ/HMJ/SMJ
Terebellidae	SST/SDT	SST/SDT/ FST

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Em doze famílias existem registros que não podem ser classificados em nenhuma das guildas clássicas originais. Onze famílias apresentaram registros de espécies comensais ou parasitas (Dorvilleidae, Flabelligeridae, Histriobdellidae, Ichtyotomidae, Lumbrineridae, Nereididae, Polynoidae, Sabellidae, Syllidae, Spionidae e Spintheridae). Todas, com exceção de Sabellidae e Histriobdellidae, tinham registros mencionados no trabalho original (Fauchald & Jumars, 1979), mas foram tratados como casos especiais e não tiveram influência na composição das guildas. Adicionalmente, a família Siboglinidae (os antigos Pogonophora e Vestimentifera) também foi considerada na relação, já que apenas recentemente esse táxon foi incorporado dentro da classe Polychaeta (Rouse, 2001; Rouse & Fauchald, 1997). Como esses organismos são simbioses com bactérias quimo-autotróficas, também não podem ser classificados em nenhuma das guildas clássicas originais.

3.2 SIMPLIFICAÇÃO DAS GULDAS ALIMENTARES

A proporção de registros guilda versus guilda (Tabelas 2, 3 e 4) evidencia uma menor coocorrência de guildas conforme a resolução taxonômica aumenta de nível (família, gênero e espécie). Este resultado reflete a variação do modo de alimentação, morfologia bucal e mobilidade de espécies de um mesmo gênero ou família e de gêneros dentro de uma mesma família. Nas três resoluções a maioria das guildas apresentou uma elevada porcentagem de registros guilda específico, porém com uma proporção menor na resolução de família (64% contra 82% para gênero e 85% para espécie). Entretanto, para família, nove guildas apresentaram maior proporção de registros ocorrendo juntamente com outras guildas do que registros guilda específico (em especial HDJ que coocorre com outras seis guildas e ocorre sozinha em apenas 12% dos registros).

A proporção de registros guilda versus guilda no nível de família (Tabela 2) mostrou que entre os micrófagos os táxons que apresentam tentáculos ou utilizam “bombeamento” corporal (“pumping”) para alimentação são classificados em guildas únicas (96% para FST, 34% para FDT, 30% para FDP, 63% para FSP, 63% para SMT, 71% para SDT, 82% para SST e 80% BMT) ou coocorrem entre si, independentemente da mobilidade. Nesses casos, filtradores foram comumente reportados como também sendo depositívoros de superfície tentaculados em 3% dos casos para FST, 56% para FDT, 11% para FDP e 36% para FSP. Apenas os FDP apresentam registros ocasionalmente com guildas de carnívoros e depositívoros de superfície mandibulados e com herbívoros, depositívoros de superfície não mandibulados. Nenhum táxon tentaculado foi classificado associado ao hábito cavador. Dessa forma, a fim de simplificar a classificação das guildas, os organismos tentaculados ou que se utilizam de bombeamento para alimentação foram agrupados e considerados como tendo hábito alimentar de interface (Figura 2). A análise da matriz das guildas clássicas versus a nova proposição mostra que 97% dos registros para os organismos de hábito de interface são formados pelos táxons classificados nas oito guildas clássicas que contêm tentaculados ou bombeadores (Tabela 5). A única família com organismos tentaculados que não são considerados como de hábito de interface são os tubícolas Pectinariidae (guilda clássica BMT), que escavam ativamente o sedimento na busca por alimento se posicionado com a cabeça voltada para o fundo.

	Móvel	Discretamente móvel	Séssil
Modos Macrófagos			
Herbívoros			
<i>Não-mandibulados</i>	HMX	HDX*	
<i>Mandibulados</i>	HMJ	HDJ	
Carnívoros			
<i>Não-mandibulados</i>	CMX	CDX	
<i>Mandibulados</i>	CMJ	CMJ	
Modos micrófagos			
Depositívoros cavadores			
<i>Não-mandibulados</i>	BMX	BDX	BSX
<i>Mandibulados</i>	BMJ	BDJ	
<i>Tentaculados</i>	BMT	BDT*	
Depositívoros de superfície			
<i>Não-mandibulados</i>	SMX	SDX	SSX
<i>Mandibulados</i>	SMJ	SDJ	
<i>Tentaculados</i>	SMT	SDT	SST
Filter-feeders			
<i>Tentaculados</i>		FDT	FST
<i>Bombeadores ou aparato mucoso</i>		FDP	FSP

Figura 1: Esquema com a representação das guildas clássicas de poliquetas e a representação das guildas simplificadas em cores (verde - fitodepositívoros; marrom - carnidepositívoros; verde + marrom - omnívoros; vermelho - depositívoros; roxo - interface). Uma guilda clássica pode estar representada em mais de um grupo na nova classificação. Comensais e Quimiossintetizadores não estão representados, pois não correspondem a nenhuma guilda clássica.. O (*) ao lado do código indica uma guilda clássica sem ocorrências e representada apenas teoricamente. As guildas clássicas são identificadas por um códigos de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - séssil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso. (Adaptado de Fauchald & Jumars, 1979)

Tabela 3: Registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de família classificados nas guildas clássicas mostrando a proporção de co-ocorrências entre guildas para um mesmo táxon.

Guildas	HMX	HMJ	HDJ	CMX	CDX	CMJ	CDJ	FDT	FST	FDP	FSP	SMJ	SDJ	SMT	SDT	SST	SMX	SDX	SSX
HMX	23,1	0	0	0	0	0	0	0	0	3,8	0	0	0	0	0	0	16,0	0	0
HMJ	0	27,4	8,0	0	15,2	7,1	0	0	0	7,7	0	34,0	7,1	0	0	0	0	0	0
HDJ	0	2,7	12,0	0	3,8	12,5	0	0	0	0	0	1,9	21,4	0	0	0	0	0	0
CMX	0	0	0	93,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,0	0	0
CDX	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMJ	0	27,4	20	0	50	12,5	0	0	0	7,7	0	30,2	21,4	0	0	0	0	0	0
CDJ	0	5,5	28,0	0	5,3	46,4	0	0	0	3,8	0	1,9	17,9	0	0	0	0	0	0
FDT	0	0	0	0	0	0	0	34,8	0	7,7	0	0	0	5,3	17,1	0	0	0	0
FST	0	0	0	0	0	0	0	0	96,7	0	0	0	0	0	1,4	0	0	0	0
FDP	7,7	2,7	0	0	1,5	1,8	8,7	0	30,8	0	1,9	3,6	0	0	4,3	0	10	0	0
FSP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	63,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMJ	0	24,7	4,0	0	12,1	1,8	0	0	3,8	0	22,6	7,1	0	0	0	0	0	0	0
SDJ	0	2,7	24,0	0	4,5	8,9	0	0	3,8	0	3,8	21,4	0	0	0	0	0	0	0
SMT	0	0	0	0	0	0	0	4,3	0	0	0	0	0	63,2	2,9	2,5	0	0	0
SDT	0	0	0	0	0	0	0	52,2	3,3	11,5	0	0	0	10,5	71,4	5,0	0	0	0
SST	0	0	0	0	0	0	0	0	0	36,4	0	0	0	5,3	2,9	82,5	0	0	0
SMX	61,5	0	0	2,3	0	0	0	0	19,2	0	0	0	0	0	0	0	60	0	0
SDX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
SSX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
BMX	7,7	0	0	4,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12,0	0	0
BDX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BDJ	0	0	0	0	0	0	1,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BSX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BMJ	0	6,8	4,0	0	0	7,6	7,1	0	0	0	0	3,8	0	0	0	0	0	0	0
BMT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15,8	0	0	0	0	0

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Tabela 3 (continuação): Registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de família classificados nas guildas clássicas mostrando a proporção de co-ocorrências entre guildas para um mesmo táxon.

Guildas	BMX	BDX	BDJ	BSX	BMJ	BMT
HMX	1,5	0	0	0	0	0
HMJ	0	0	0	0	15,6	0
HDJ	0	0	0	0	3,1	0
CMX	3,1	0	0	0	0	0
CDX	0	0	0	0	0	0
CMJ	0	0	0	0	31,3	0
CDJ	0	0	50	0	12,5	0
FDT	0	0	0	0	0	0
FST	0	0	0	0	0	0
FDP	0	0	0	0	0	0
FSP	0	0	0	0	0	0
SMJ	0	0	0	0	6,3	0
SDJ	0	0	0	0	0	0
SMT	0	0	0	0	0	20
SDT	0	0	0	0	0	0
SST	0	0	0	0	0	0
SMX	9,2	0	0	0	0	0
SDX	0	0	0	0	0	0
SSX	0	0	0	0	0	0
BMX	84,6	0	0	14,3	0	0
BDX	0	100	0	0	0	0
BDJ	0	0	50	0	0	0
BSX	1,5	0	0	85,7	0	0
BMJ	0	0	0	0	31,3	0
BMT	0	0	0	0	0	80

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Tabela 4: Registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de gênero classificados nas guildas clássicas mostrando a proporção de co-ocorrências entre guildas para um mesmo táxon.

Guildas	HMX	HMJ	HDJ	CMX	CDX	CMJ	CDJ	FDT	FST	FDP	FSP	SMJ	SDJ	SMT	SDT	SST	SMX	SDX	SSX
HMX	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HMJ	65,2	0	0	0	0	7,018	0	0	0	0	0	18,7	5,2	0	0	0	0	0	0
HDJ	0	0	14,2	0	0	1,754	6,20	0	0	0	0	15,7	0	0	0	0	0	0	0
CMX	0	0	0	90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7,1	0	0
CDX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMJ	0	17,3	14,2	0	0	77,193	0	0	0	0	0	12,5	10,5	0	0	0	0	0	0
CDJ	0	0	28,5	0	0	84,3	0	0	0	0	0	10,5	0	0	0	0	0	0	0
FDT	0	0	0	0	0	0	50	100	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
FST	0	0	0	0	0	0	0	0	0	66,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FDP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75	0	5,2	0	0	0	0	13,3	0
FSP	0	13,0	0	0	0	3,509	0	0	0	0	0	68,7	0	0	0	0	0	0	0
SMJ	0	4,3	42,8	0	0	3,509	6,2	0	0	11,1	0	52,6	0	0	0	0	0	0	0
SDJ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	76,9	0	0	0	0	0	0
SMT	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	95	0	0	0	0	0
SDT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	85	0	0	0	0
SST	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	71,4	0	0
SMX	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	86,6	0
SDX	0	0	0	0	0	0	0	0	22,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SSX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21,4	0	0
BMX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BDX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BDJ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BSX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BMJ	0	0	0	0	0	7,0	3,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BMT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23,1	0	0	0	0	0	0

* As guildas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Tabela 4 (continuação): Registros do banco de dieta com resolução taxonômica de gênero classificados nas guildas clássicas mostrando a proporção de co-ocorrências entre guildas para um mesmo táxon.

Guildas	BMX	BDX	BDJ	BSX	BMJ	BMT
HMX	0	0	0	0	0	0
HMJ	0	0	0	0	0	0
HDJ	0	0	0	0	0	0
CMX	0	0	0	0	0	0
CDX	0	0	0	0	0	0
CMJ	0	0	0	0	20	0
CDJ	0	0	0	0	5	0
FDT	0	0	0	0	0	0
FST	0	0	0	0	0	0
FDP	0	0	0	0	0	0
FSP	0	0	0	0	0	0
SMJ	0	0	0	0	0	0
SDJ	0	0	0	0	0	0
SMT	0	0	0	0	0	100
SDT	0	0	0	0	0	0
SST	0	0	0	0	0	0
SMX	7,3	0	0	0	0	0
SDX	0	0	0	0	0	0
SSX	0	0	0	0	0	0
BMX	92,6	0	0	0	0	0
BDX	0	0	0	0	0	0
BDJ	0	0	100	0	0	0
BXX	0	0	0	100	0	0
BMJ	0	0	0	0	75	0
BMT	0	0	0	0	0	0

*As guildas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Tabela 5: Registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de espécie classificados nas guildas clássicas mostrando a proporção de co-ocorrências entre guildas para um mesmo táxon.

Guildas	HMX	HMJ	HDJ	CMX	CDX	CMJ	CDJ	FDT	FST	FDP	FSP	SMJ	SDJ	SMT	SDT	SST	SMX	SDX	SSX
HMX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HMJ	0	81,8	0	0	0	3,8	0	0	0	0	0	13,3	0	0	0	0	0	0	0
HDJ	0	0	20	0	0	1,9	3,7	0	0	0	0	0	11,7	0	0	0	0	0	0
CMX	0	0	0	87,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3	0	0
CDX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMJ	0	9,0	20	0	0	80,7	0	0	0	0	0	13,3	5,8	0	0	0	0	0	0
CDJ	0	0	20	0	0	0	92,5	0	0	0	0	0	5,8	0	0	0	0	0	0
FDT	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	9,1	0	0	0	0
FST	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FDP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	54,5	0	0	5,8	0	0	0	0	28,5	0
FSP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75	0	0	0	0	15,7	0	0	0
SMJ	0	9,0	0	0	0	3,8	0	0	0	0	0	73,3	0	0	0	0	0	0	0
SDJ	0	0	40	0	0	1,9	3,7	0	0	9,1	0	0	70,5	0	0	0	0	0	0
SMT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	0	0	0	0	0
SDT	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	90,9	0	0	0	0
SST	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	84,2	0	0	0
SMX	0	0	0	12,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75	0	0
SDX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	36,3	0	0	0	0	0	0	0	71,4	0
SSX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BMX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16,6	0	0
BDX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BDJ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BSX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BMJ	0	0	0	0	0	7,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BMT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0

*As guildas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Tabela 5 (continuação): Registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de espécie classificados nas guildas clássicas mostrando a proporção de co-ocorrências entre guildas para um mesmo táxon.

Guildas	BMX	BDX	BDJ	BSX	BMJ	BMT
HMX	0	0	0	0	0	0
HMJ	0	0	0	0	0	0
HDJ	0	0	0	0	0	0
CMX	0	0	0	0	0	0
CDX	0	0	0	0	0	0
CMJ	0	0	0	0	12,5	0
CDJ	0	0	0	0	0	0
FDT	0	0	0	0	0	0
FST	0	0	0	0	0	0
FDP	0	0	0	0	0	0
FSP	0	0	0	0	0	0
SMJ	0	0	0	0	0	0
SDJ	0	0	0	0	0	0
SMT	0	0	0	0	0	100
SDT	0	0	0	0	0	0
SST	0	0	0	0	0	0
SMX	4,7	0	0	0	0	0
SDX	0	0	0	0	0	0
SSX	0	0	0	0	0	0
BMX	95,2	0	0	0	0	0
BDX	0	0	0	0	0	0
BDJ	0	0	100	0	0	0
B SX	0	0	0	100	0	0
BMJ	0	0	0	0	87,5	0
BMT	0	0	0	0	0	0

*As guildas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Tabela 6: Proporção dos registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de família, gênero e espécie classificadas nas guildas simplificadas em relação com os registros classificadas de acordo com as guildas clássicas.

Família	HMX	HMJ	HDJ	CMX	CDX	CMJ	CDJ	FDT	FST	FDP	FSP	SMT	SDT	SST	SMJ	SDJ
Fitodepositivos	20,4	46,3	5,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,0	0,0
Camodepositivos	0,0	0,0	0,0	25,0	0,6	46,0	17,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,6
Omnívoros	0,0	23,9	10,2	0,0	0,0	27,3	10,2	0,0	0,0	2,3	0,0	0,0	0,0	0,0	11,4	9,1
Interface	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,5	14,3	7,6	5,2	8,6	31,9	18,6	0,0	0,0
Deposítivos	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,3	3,7
Comensal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Quimiossintetizadores	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Gênero																
Fitodepositivos	8,5	57,4	8,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	17,0	2,1
Camodepositivos	0,0	0,0	0,0	16,9	0,0	50,0	22,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,2	0,8
Omnívoros	0,0	25,9	12,1	0,0	0,0	24,1	10,3	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	13,8	10,3
Interface	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,0	10,3	8,3	7,7	7,1	29,5	17,9	0,0	0,0
Deposítivos	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,9	7,7
Comensal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Quimiossintetizadores	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Espécie																
Fitodepositivos	5,7	62,3	5,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,8	0,0
Camodepositivos	0,0	0,0	0,0	15,0	0,0	50,0	26,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,2	0,8
Omnívoros	0,0	27,0	9,5	0,0	0,0	25,7	8,1	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	14,9	9,5
Interface	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	15,6	10,6	9,9	8,5	6,4	25,5	19,1	0,0	0,0
Deposítivos	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,6	11,6
Comensal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Quimiossintetizadores	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

*As guildas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - séssil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Tabela 6 (continuação): Proporção dos registros do banco de dados de dieta com resolução taxonômica de família, gênero e espécie classificadas nas guildas simplificadas em relação com os registros classificados de acordo com as guildas clássicas.

Família	SMIX										total	
	SDX	SSX	BMX	BDX	BDJ	BSX	BMJ	BMT	none			
Fitodepositivos	13,0	0,0	0,0	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,5
Carnodepositivos	0,6	0,0	0,0	1,1	0,0	0,6	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	24,5
Omnívoros	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,7	0,0	0,0	0,0	12,3
Interface	1,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0	29,2
Deposítivos	22,0	9,1	1,8	37,8	0,6	0,6	3,7	6,1	7,3	0,0	22,8	
Comensal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	3,2
Quimiossintetizadores	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,4
Gênero												
Fitodepositivos	6,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,6
Carnodepositivos	0,8	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	4,2	0,0	0,0	0,0	21,7
Omnívoros	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	0,0	10,6
Interface	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9	0,0	0,0	28,6
Deposítivos	18,9	10,5	2,1	32,2	0,7	1,4	3,5	10,5	0,7	0,0	26,2	
Comensal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	3,7
Quimiossintetizadores	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,6
Espécie												
Fitodepositivos	5,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,4
Carnodepositivos	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0	0,0	21,2
Omnívoros	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,1	0,0	0,0	0,0	13,1
Interface	0,0	2,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0	24,9
Deposítivos	12,3	8,4	1,3	29,0	0,6	2,6	3,9	18,1	0,6	0,0	27,4	
Comensal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	3,5
Quimiossintetizadores	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,5

*As guildas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Táxons classificados nas guildas de micrófagos depositívoros de superfície e cavadores apresentaram as maiores variações nos modos de alimentação, na morfologia bucal e na mobilidade, ocorrendo em 24 das 25 guildas clássicas analisadas (Tabela 2). Porém, a variação na dieta para uma mesma espécie, gênero ou família é pouco expressiva. Táxons com faringe mole foram classificados na maioria das vezes em guilda única ou associados a uma guilda também de não mandibulados ou não tentaculados (100% para BSX, BDX, SDX e SSX, 95% para BMX e 72% para SMX), sendo exclusivamente micrófagos ou, em sua maior proporção, relacionada com outro micrófago. Desta forma, micrófagos de faringe mole foram agrupados e considerados como tendo hábito alimentar depositívoro (Figura 2). A simplificação da classificação das guildas dos depositívoros englobou 74% dos registros dos táxons classificados nas seis guildas clássicas formadas por micrófagos de faringe não armada (Tabela 5). Os Pectinariidae são incluídos nesse grupo, uma vez que são cavadores comedores de depósito, embora possuam tentáculos.

Considerando os macrófagos, os táxons reportados como carnívoros não mandibulados foram classificados em uma única guilda em quase todos os registros (Tabela 2; 100% para CDX e 93% para CMX), sendo pouco diferenciados pela mobilidade. Carnívoros não mandibulados móveis (CMX) ocorreram associados a depositívoros de superfície e cavadores não mandibulados móveis. Já os carnívoros mandibulados coocorreram com um número maior de guildas. Em sua maioria (55% para CMJ e 59% para CDJ) foram registrados sozinhos ou coocorrendo entre si. Além disso, os carnívoros mandibulados coocorreram com outros grupos de mandibulados (HMJ, HDJ, SMJ, SDJ, BMJ ou BDJ), mais frequentemente (cerca de 20% dos registros) com depositívoros de superfície e cavadores. Desta forma, para a simplificação da classificação de guildas os táxons descritos como carnívoros foram agrupados na categoria de hábito carnodepositívoro (Figura 2). Esse agrupamento conta com 89% dos registros dos táxons que compõem as quatro guildas clássicas de macrófagos carnívoros (Tabela 5).

Herbívoros ocorreram na maioria dos registros dos táxons associados a carnívoros ou micrófagos (Tabela 2; 77% para HMX, 70% para HMJ e 80% para HDJ). Táxons classificados como herbívoros móveis não mandibulados (HMX) foram registrados em somente 23% dos casos como guilda única e coocorreram em 69% dos casos com depositívoros de superfície e cavadores móveis não mandibulados (SMX e BMX). Da mesma forma, os herbívoros mandibulados

apresentaram a maioria dos registros ocorrendo sozinhos ou com guildas de depositívoros de superfície e cavadores mandibulados (SMJ, SDJ e BMJ), somando 67% dos registros para HMJ e 52% para HDJ. Assim, para a simplificação da classificação das guildas os táxons herbívoros mandibulados e não mandibulados, móveis ou discretamente móveis e com íntima associação com depositívoros de superfície e cavadores foram agrupados na categoria de hábito fitodepositívoro (Figura 2). A análise cruzada dos dados das guildas clássicas e das guildas simplificadas mostra que 72% dos registros dos táxons de hábito fitodepositívoro são formados por táxons classificados nas três guildas clássicas formadas por macrófagos herbívoros (Tabela 5).

Já os herbívoros mandibulados (HMJ e HDJ) que ocorreram conjuntamente com guildas de carnívoros mandibulados (CMJ e CDJ), sempre ocorreram associados também a pelo menos um tipo de micrófago mandibulado (Tabela 2; SMJ, SDJ, BMJ FDP). Nesses casos, quando do registro conjunto de três ou mais modos de alimentação para um mesmo táxon (incluindo obrigatoriamente hábitos carnívoro e herbívoro), para efeito de simplificação da categorização esses foram denominados como de hábito Omnívoro (Figura 2). A análise da matriz das guildas clássicas versus as guildas simplificadas (Tabela 5) mostra a divisão proporcional de registros dos táxons entre essas três categorias (cerca de 1/3 cada), evidenciando a ocorrência tripla dos registros. Esse agrupamento dos organismos de hábito omnívoro englobou sete guildas clássicas de macrófagos e micrófagos mandibulados, além da guilda formada pelos carnívoros e herbívoros discretamente móveis que se utilizam de bombeamento para a alimentação (Tabela 6). A única exceção nessa categoria são os Goniadidae, que apresentaram em suas dietas fragmentos de animais e de microalgas, sem registros de detritos.

O padrão de coocorrência das guildas clássicas e sua reorganização nas guildas simplificadas não se altera quando foram comparadas as matrizes de guildas simplificadas versus guildas clássicas nas diferentes resoluções taxonômicas (Tabela 5). Os registros de hábito alimentar dos táxons que não se encaixaram em nenhuma das guildas clássicas foram agrupados em dois novos grupos, o das espécies comensais ou parasitas e o de espécies simbiotes com bactérias quimiossintetizantes.

Tabela 7: Famílias com registro conjunto de hábitos carnívoro e herbívoro. Guildas sem registro, mas que teoricamente devem ocorrer na família estão representadas em itálico e com o símbolo “?”.

Família	Fauchald & Jumars (1979)	Guildas Clássicas Atualizadas
Dorvilleidae	BMJ/CMJ/HMJ/SMJ	BMJ/CMJ/HMJ/SMJ
Eunicidae	CMJ/CDJ/HMJ/HDJ/ <i>BMJ?</i>	BMJ/BDJ/CMJ/CDJ/HMJ/HDJ/SDJ
Goniadidae	CMJ/CDJ/HMJ	CMJ/CDJ/HMJ
Hesionidae	BMJ/CMJ/HMJ/ <i>SMJ?</i>	BMJ/CMJ/CMX/HMJ/ <i>SMJ?</i>
Lumbrineridae	BMJ/CMJ/CDJ/HMJ	BMJ/CMJ/CDJ/HMJ/HDJ/SMJ/SDJ
Nephtyidae	CMJ/BMJ	BMJ/CMJ/HMJ
Nereididae	CMJ/CDJ/FDP/HMJ/SDJ	CMJ/CDJ/FDP/HMJ/HDJ/SMJ/SDJ
Onuphidae	CMJ/CDJ/HDJ/SDJ	CMJ/CDJ/HMJ/HDJ/SMJ/SDJ
Phyllodocidae	BMX/CMX	BMX/CMX/HMX
Polynoidae	CMJ/CDJ	CMJ/CDJ/HMJ/SDJ
Syllidae	CMJ/HMJ	CMJ/HMJ/SMJ

*As guildas são identificadas por um códigos de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

3.3 ESTUDO DE CASO

Os dados de fundos lodosos e arenosos da Baía da Ilha de Santa Catarina são formados por 33 famílias de poliquetas, que podem ser classificadas em 18 guildas clássicas e em cinco guildas simplificadas. O padrão de distribuição espacial das amostras segundo as diferentes formas de categorização dos dados mostraram o mesmo desempenho (Figura 3). Em todos os três, as amostras de locais com sedimentos arenosos diferiram dos locais com sedimentos lamosos (taxonômico: $F_{(1,142)}=17,2121$ e $p=0,0001$; guildas clássicas: $F_{(1,142)}=27,3423$ e $p=0,0001$; guildas simplificadas: $F_{(1,142)}=26,0574$ e $p=0,0001$). Já os dados dos seis manguezais apresentam 13 táxons. Quando classificados de acordo com as guildas clássicas esse número passou para oito guildas e quando classificado de acordo as guildas simplificadas, apenas quatro guildas compunham o conjunto de dados. De forma semelhante aos dados da baía, os n-MDSs dos manguezais também mostraram um mesmo padrão de distribuição espacial, independentemente da classificação utilizada para agrupar os organismos (Figura 4). Nos três casos as amostras dos manguezais urbanizados diferiram das amostras

dos manguezais não urbanizados, porém, com um dos manguezais apresentando características intermediárias entre os dois extremos (taxonômico: $F_{(5,48)}=4,7797$ e $p=0,0001$; guildas clássicas: $F_{(5,48)}=4,6170$ e $p=0,0001$; guildas simplificadas: $F_{(5,48)}=4,8554$ e $p=0,0001$).

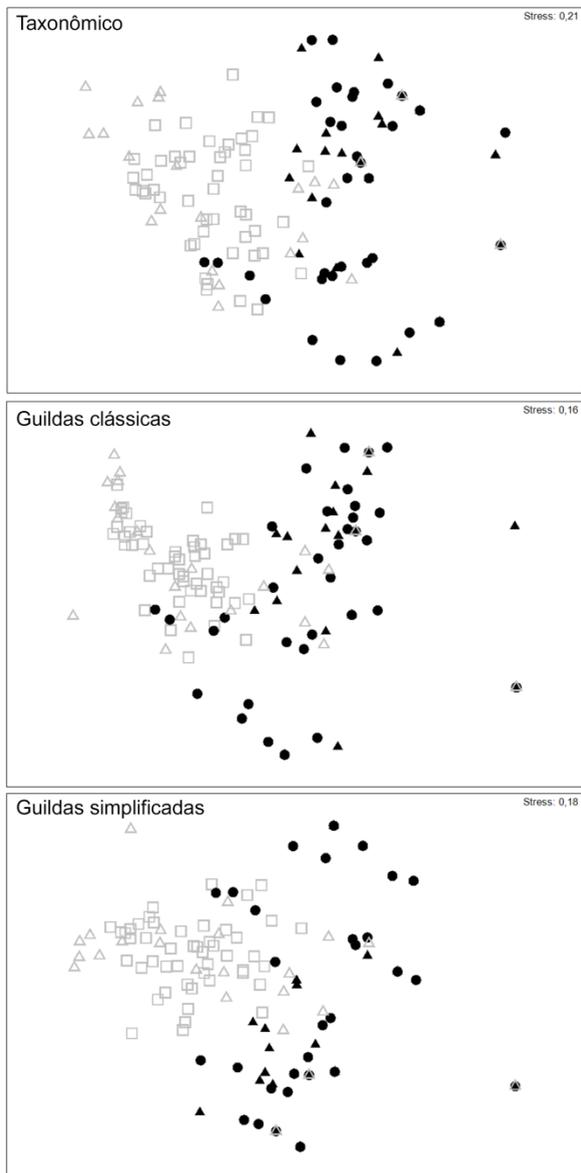


Figura 2: Ordenação n-MDS das amostras arenosas (símbolos cheios) e lodosas (símbolos vazados) da Baía da Ilha de Santa Catarina para dados de (a) 33 táxon), (b) 18 guildas clássicas e (c) cinco guildas simplificadas. Diferentes símbolos indicam diferentes setores da baía.

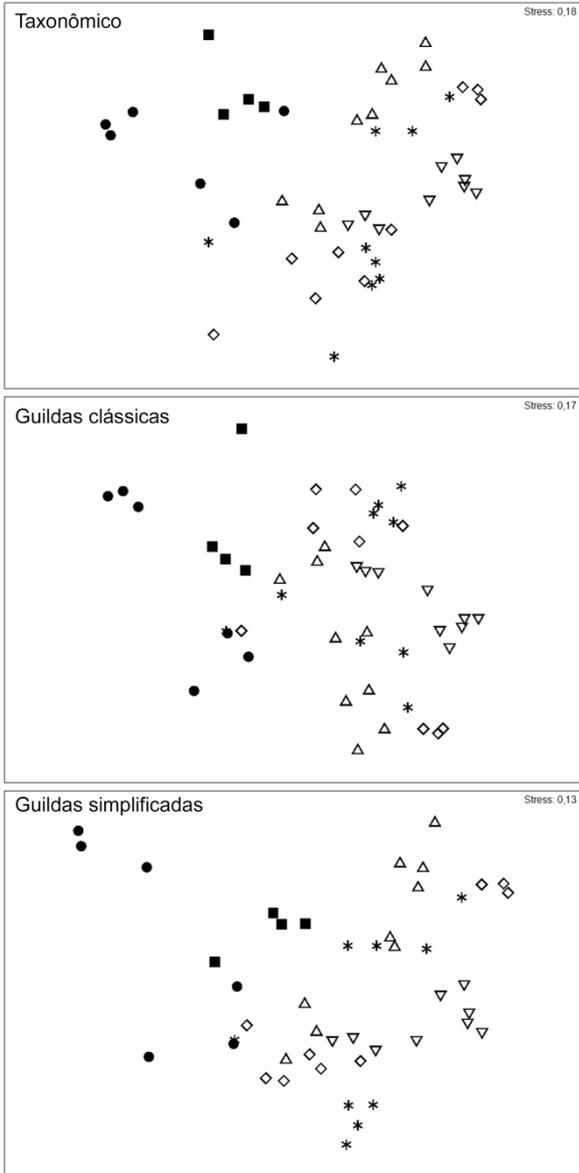


Figura 3: Ordenação n-MDS das amostras de manguezais urbanizados (símbolos cheios), não-urbanizados (símbolos vazados) e intermediário (asterísco) para dados de (a) 13 táxons, (b) oito guildas clássicas e (c) quatro guildas simplificadas. Diferentes símbolos indicam diferentes manguezais.

4 DISCUSSÃO

As informações compiladas no banco de dados sobre a dieta dos poliquetas apresentam uma representatividade desigual de táxons e de itens alimentares. Assim como em estudos sobre biodiversidade (Lewinsohn & Prado, 2002; Costello et al., 2010), houve uma maior representação de espécies abundantes e de maior tamanho corporal. Esse desbalanço entre os táxons pode tendenciar as interpretações sobre o papel funcional dos grupos negligenciados. Por outro lado, a boa representatividade de táxons dominantes permite a generalização prática do uso das informações levantadas.

A dieta de um organismo esta intimamente relacionada com seu modo de vida. Os poliquetas mostraram uma considerável variabilidade em sua dieta e isso se reflete nas características funcionais que estes organismos apresentam. As características classicamente avaliadas na distinção de guildas alimentares (Fauchald & Jumars, 1979), modo de alimentação (que define o tamanho da partícula alimentar), a morfologia do aparato bucal (que define o tipo de alimento) e mobilidade (que define a forma do corpo), têm relação direta com o gasto energético e com as necessidades nutricionais dos organismos. Indivíduos sésseis, em geral, possuem um baixo conteúdo energético por unidade de biomassa se comparados com carnívoros, que apresentam os maiores conteúdos energéticos (Brey et al., 2010). Nos poliquetas, apenas organismos móveis são encontrados entre os carnívoros. O custo energético do forrageio em *Halla okudai*, por exemplo, varia de 6% a 18% do conteúdo energético da presa (Saito et al., 2004). Para esses oeonídeos é vantajoso que indivíduos menores procurem presas também menores, uma vez que há uma economia no tempo e na energia dispendida no manuseio e consumo. Em contrapartida, organismos sésseis não possuem essa capacidade de escolher ativamente entre itens alimentares no mesmo grau que organismos móveis. Para poliquetas sésseis, de interface ou depositívoros, a regulação da ingestão e de processos digestivos pode ser especialmente importante para a otimização energética da alimentação (Taghon & Jumars, 1984). Dessa forma, carnívoros apresentam não apenas composição enzimática diferente de depositívoros (Mayer et al., 1997), como também apresentam intestinos menores em relação ao tamanho corporal (Penry & Jumars, 1990). De forma semelhante, organismos omnívoros precisam ter uma maior flexibilidade para ajustar sua digestão e englobar diferentes tipos de alimento, ao contrário de organismos com uma dieta específica (Penry & Jumars, 1986).

Os atributos biológicos envolvidos na busca, identificação e apreensão do alimento pelos poliquetas englobam características funcionais morfológicas (tamanho, forma), de mobilidade (sédil, móvel, discretamente móvel), movimentação (errante, sedentário), hábito de vida (tubícola, entocado, de vida livre, comensal, parasita), sociabilidade (solitário, gregário) e comportamental (sobre e dentro do sedimento, entre grãos). De fato, parece existir uma íntima relação entre a alimentação e a história evolutiva. Tanto em filogenias morfológicas (Rouse & Fauchald, 1997) quanto em moleculares ((Struck et al., 2011)) os grupos filogenéticos de poliquetas apresentam uma divisão que reflete os modos de alimentação desses organismos. Para filogenias morfológicas (Rouse & Fauchald, 1997), entre os Palpata, os Canalipalpata são aqueles capazes de manusear o alimento e apresentam estruturas especializadas para a captura de alimento, como tentáculos (Amieva & Reed, 1987), permitindo a esses organismos de interface capturar e selecionar material em suspensão e na superfície do sedimento. Os Aciculata, por sua vez, são aqueles Palpata que possuem uma forte faringe eversível e forrageiam ativamente como carnodedositivos, fitodedositivos e omnívoros (Pardo & Amaral, 2006). Já os Scolecida, por outro lado, são representados em sua maior parte por depositivos que não apresentam estruturas especializadas, geralmente cavadores com faringe mole (Parkinson, 1978). Já para filogenias moleculares (Struck et al., 2011) a divisão clássica entre Errantia (incluindo os polychaetas móveis e carnívoros, herbívoros ou omnívoros) e Sedentaria (incluindo os polychaetas sésseis, filtradores ou depositivos) apresenta uma capacidade de sustentação maior.

O presente levantamento das informações sobre a dieta das espécies e a simplificação das 36 guildas (25 de uso prático) iniciais em apenas sete (Tabela 7), potencializou a utilização da classificação funcional para os poliquetas. O uso de uma classificação funcional para responder questões ecológicas necessita de fundamentação teórica e também experimental. São os dados concretos de estudos específicos sobre os organismos classificados que forneceram os subsídios para a classificação se mostrar coerente com a biologia e ecologia das espécies estudadas. Esse lastro prático-conceitual é essencial para a credibilidade na utilização da classificação funcional. Além disso, é necessário que essa classificação seja de fácil aplicação.

Tabela 8: Guildas simplificadas. Definição e relação com a combinação das guildas clássicas registradas que compõem os grupos.

Guilda	Definição	Guildas Clássicas
Carnodepositivos	Incluem aqueles poliquetas que se alimentam de pequenos animais ou de fragmentos de tecido animal e de detritos. São predadores, independentemente de possuírem mandíbula ou não e de serem mais ou menos móveis. Entretanto, nenhum carnodepositivo é sésstil.	CMX/CDX/CMJ/ CDJ/BMX/BMJ/ SMX/SMJ/SDJ
Fitodepositivos	Incluem aqueles poliquetas que se alimentam preferencialmente de material vegetal/ mas que também ingerem outros detritos. São organismos móveis e podem ou não possuir mandíbula.	HMX/HMJ/HDJ/ BMX/SMX/SMJ
Omnívoros	Incluem aqueles poliquetas que se alimentam de material tanto de origem animal como vegetal e detritos. São organismos móveis e podem ou não possuir mandíbula. Se utilizarmos a classificação de Fauchald & Jumars (1979) serão colocados como pertencentes a três ou mais guildas/ incluindo três diferentes sub-modos de alimentação pelo menos.	HMJ/HDJ/CMJ/ CDJ/FDP/BMJ/ SMJ/SDJ
Interface	Incluem os filtradores e depositivos de superfície que se alimentam de material em suspensão na interface entre a coluna d'água e o sedimento. Esses organismos podem ser móveis ou sésseis. São organismos seletivos que usam estruturas especializadas (tentáculos/ palpos/ estruturas mucosas) na captura de partículas de alimento.	SMT/SDT/SST/ FDT/FST/FDP/ FSP/SMX/SDX
Depositivos	Incluem aqueles poliquetas que se alimentam no sedimento e consomem a matéria orgânica ali presente. Podem ser móveis ou sésseis e/ em geral/ não usam estruturas especializadas na captura de partículas de alimento. Podem ou não possuir mandíbula. São organismos que primariamente ingerem o próprio sedimento e diferenças enzimáticas podem os tornar mais ou menos seletivos naquilo que conseguem digerir.	BMX/BDX/BSX/ BMJ/BDJ/BMT/ SMX/SDX/SSX/ SMJ/SDJ
Comensais	Incluem aqueles poliquetas que vivem atrelados a um hospedeiro e se alimentam dos restos da alimentação do hospedeiro ou são efetivamente parasitas se alimentando de tecidos do hospedeiro.	-
Quimiosintetizadores	Incluem aqueles poliquetas que apresentam uma simbiose com bactérias quimiosintetizadoras e vivem em ambientes extremos ricos em compostos de enxofre. Apresentam sistema digestivo vestigial e tiram sua nutrição das bacterias simbiotes.	-

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositivo cavador; S - depositivo de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésstil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso.

Por exemplo, foi essa praticidade que possibilitou um uso tão difundido dos grupos funcionais de insetos aquáticos. Esses são usados como ferramenta para a rápida caracterização ecológica de rios (Merritt et al., 1996; Merritt et al., 2002). Enquanto para os insetos aquáticos existem nove grupos funcionais (Cummins, 1974), a classificação clássica apresenta 25 guildas alimentares de poliqueta (Fauchald & Jumars, 1979). Se compararmos esse número com a diversidade de espécies, veremos que os insetos apresentam um número ~150 vezes maior de espécies em relação ao número de guildas do que os poliquetas. Essa relação desproporcional dificulta a aplicação prática da classificação. De fato, essas dificuldades têm levado muitos pesquisadores a aplicar apenas parte da classificação ou a simplificar as categorias por conta própria em investigações dos padrões tróficos das assembleias de poliquetas (Paiva, 1993; Metcalfe & Glasby, 2008), inclusive com a criação de novos grupos que não se enquadram com os modos de alimentação das guildas clássicas.

O caso mais recorrente na literatura é a criação de um grupo para os poliquetas que se alimentam de mais de um item alimentar. A maioria dos estudos que criaram a categorização dos omnívoros (Giangrande et al., 2000; Pardo, 2000; Cheung et al., 2008; Santi & Tavares, 2009; Soto et al., 2010), o fizeram para englobar aquelas espécies que ocorrem em mais de uma guilda clássica e sem ter uma definição clara do significado da onívoros *in situ*. Com a compilação de dados de dieta, observa-se que os poliquetas com registros de hábito carnívoro e herbívoro apresentam também registro de algum outro hábito alimentar micrófago (depositívoro de superfície, cavador, ou filtrador). A ocorrência combinada dos modos de alimentação reflete mais adequadamente o funcionamento desses organismos, uma vez que tanto a mobilidade como a morfologia bucal se mostram características secundárias para esse grupo.

A localização no bentos onde se dá a alimentação dos poliquetas foi um fator que ganhou maior destaque na elaboração das guildas simplificadas (vide modelo conceitual, Figura 5). Os poliquetas de interface se alimentam na superfície do sedimento e na camada de água adjacente e vão aproveitar o material em suspensão e depositado na camada superficial do sedimento. Essa plasticidade na aquisição do alimento é bem representada pelos Spionidae, que podem se alimentar tanto como suspensívoros quanto como depositívoros de superfície (Shimeta, 1996), podendo mudar seu modo de alimentação conforme o fluxo de partículas em suspensão aumenta (Taghon & Greene, 1992). Por outro lado, os depositívoros são aqueles organismos que vão se

alimentar apenas no sedimento, com organismos chegando a profundidades maiores devido a poliquetas cavadores presentes nesse grupo (Dobbs & Scholly, 1986). Em particular, nos depositívoros são incluídas aquelas espécies muito usadas em experimentos para avaliar toxicidade em sedimentos, como o complexo *Capitella capitata* (Selck et al., 1998; Selck & Forbes, 2004). Já os macrófagos vão se alimentar onde estiver seu alimento, sejam algas, outros animais ou detritos (Pardo & Amaral, 2006), apresentando uma amplitude maior de ação, desde a coluna d'água até regiões mais profundas do sedimento. Por sua vez, os comensais e parasitas estarão onde seu hospedeiro estiver, como *Lumbrineris flabellicola*, comensal de cnidários (Zibrowius et al., 1975), ou *Ichthyotomus sanguinarius*, ectoparasita de peixes (Eisig, 1906).

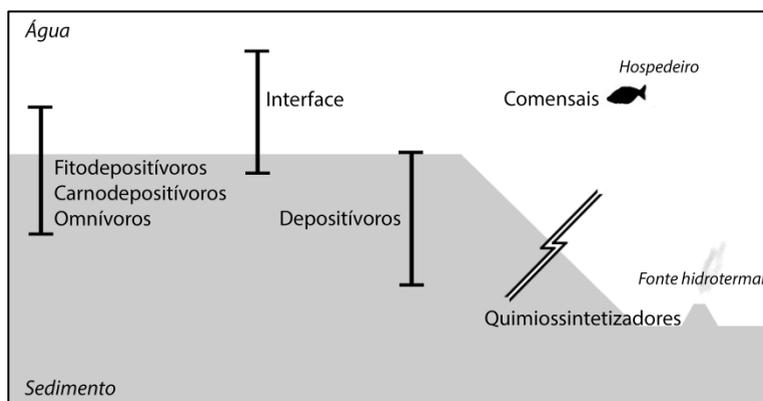


Figura 4: Modelo conceitual da localização onde é realizado o forrageamento nas 7 guildas simplificadas (a imagem não respeita escala).

Os poliquetas quimiossintetizadores da família Siboglinidae não apresentam boca aparente e possuem um trato digestivo vestigial e, portanto, efetivamente não comem. Esses organismos possuem uma relação simbiótica com bactérias quimo-autotróficas que ocupam as células especializadas e expandidas da endoderme (Deguchi et al., 2007) e obtêm sua nutrição primariamente dessas bactérias (Pond et al., 2002). Eles são encontrados em áreas com concentrações elevadas de compostos de enxofre, habitando desde sedimentos reduzidos até madeira em decomposição e fontes sulfídricas e hidrotermais (Southward et al., 2005). Isso não significa necessariamente grandes

profundidades, *Oligobrachia mashikoi* é encontrada a 25 m de profundidade na Baía de Tsukumoto (Aida et al., 2008). Porém, eles não são os únicos poliquetas com trato digestivo vestigial. *Parenterodrilus taenioides* (Protodrilidae) possui apenas a epiderme como superfície de absorção e não apresenta bactérias simbióticas (Jouin, 1992), o que indica uma especialização nutricional encontrada apenas nesse gênero (Bailey-Brock et al., 2010).

A classificação proposta por Fauchald & Jumars (1979) reflete com excelência a variedade de estratégias alimentares dos poliquetas. Seu valor para o entendimento do papel funcional dos poliquetas na cadeia trófica é inegável. Entretanto, como ferramenta para estudos ecológicos com uma abordagem funcional ela se mostra complexa demais. Essa complexidade, ao mesmo tempo em que reflete a qualidade e abrangência da classificação, limita sua aplicação prática. A simplificação aqui proposta é uma tentativa de eliminar as dificuldades de aplicação e os resultados dos estudos de caso mostram que ela não perde poder de explicação frente à classificação clássica. Assim, mesmo com a variação de dieta entre populações de uma mesma espécie, uma classificação com grupos mais amplos acaba se mostrando mais aplicável para estudos ecológicos. Outra vantagem da nova proposição está relacionada com a suficiência taxonômica (Bertrand et al., 2006; Bevilacqua et al., 2012) necessária para a categorização das guildas. As guildas clássicas são mais bem estabelecidas se trabalhadas com identificações no nível de família, já que ocorre uma maior complexidade e ocorrência de guildas conjuntas para um mesmo táxon em baixa resolução e, por outro lado, um elevado número de guildas monoespecíficas em alta resolução. No caso das guildas simplificadas, o desempenho independe da suficiência taxonômica, podendo ser trabalhado com táxons identificados em diferentes níveis.

REFERÊNCIAS

- Aida, M., Kanemori, M., Kubota, N., Matada, M., Sasayama, Y., Fukumori, Y., 2008. Distribution and Population of Free-Living Cells Related to Endosymbiont A Harbored in *Oligobrachia mashikoi* (a Siboglinid Polychaete) Inhabiting Tsukumo Bay. *Microbes and Environments* 23, 81-88.
- Amieva, M.R., Reed, C.G., 1987. Functional morphology of the larval tentacles of *Phragmatopoma californica* (Polychaeta: Sabellariidae): Composite larval and adult organs of multifunctional significance. *Mar. Biol.* 95, 243-258.
- Anderson, M.J., 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Antoniadou, C., Chintiroglou, C., 2006. Trophic relationships of polychaetes associated with different algal growth forms. *Helgoland Marine Research* 60, 39-49.
- Bailey-Brock, J.H., Jouin-Toulmond, C., Brock, R.E., 2010. Protodrilidae (Annelida: Polychaeta) from the Hawaiian Islands and Comparison with Specimens from French Polynesia. *Pac. Sci.* 64, 463-472.
- Bertrand, Y., Pleijel, F., Rouse, G.W., 2006. Taxonomic surrogacy in biodiversity assessments, and the meaning of Linnaean ranks. *Systematics and Biodiversity* 4, 149-159.
- Bevilacqua, S., Terlizzi, A., Claudet, J., Fraschetti, S., Boero, F., 2012. Taxonomic relatedness does not matter for species surrogacy in the assessment of community responses to environmental drivers. *Journal of Applied Ecology* 49, 357-366.
- Blondel, J., 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100, 223-231.
- Bremner, J., 2008. Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 366, 37-47.
- Bremner, J., Rogers, S., Frid, C., 2006. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecological Indicators* 6, 609-622.
- Bremner, J., Rogers, S.I., Frid, C.L.J., 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 254, 11-25.
- Brey, T., Müller-Wiegmann, C., Zittier, Z.M.C., Hagen, W., 2010. Body composition in aquatic organisms — A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *Journal of Sea Research* 64, 334-340.
- Carrasco, F.D., Carbajal, W., 1998. The Distribution of Polychaete Feeding Guilds in Organic Enriched Sediments of San Vicente Bay. *International Review of Hydrobiology* 83, 233-249.

- Cheung, S.G., Lam, N.W., Wu, R.S., Shin, P.K., 2008. Spatio-temporal changes of marine macrobenthic community in sub-tropical waters upon recovery from eutrophication. II. Life-history traits and feeding guilds of polychaete community. *Marine Pollut. Bull.* 56, 297-307.
- Costello, M.J., Cooll, M., Danovaro, R., Halpin, P., Ojaveer, H., Miloslavich, P., 2010. A Census of marine Biodiversity Knowledge, Resources, and Future Challenges. *PLoS ONE* 5, e12110.
- Cummins, K.W., 1974. Structure and Function of Stream Ecosystems. *BioScience* 24, 632-641.
- Cummins, K.W., Klug, M.J., 1979. Feeding Ecology of Stream Invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 147-172.
- Damianidis, P., Chintiroglou, C.-C., 2000. Structure and functions of Polychaetofauna living in *Mytilus galloprovincialis* assemblages in Thermaikos Gulf (north Aegean Sea). *Oceanol. Acta* 23, 323-337.
- Dauer, D.M., 1984. The use of polychaete feeding guilds as biological variables. *Marine Pollut. Bull.* 15, 301-305.
- Dauer, D.M., Maybury, C.A., Ewing, R.M., 1981. Feeding behavior and general ecology of several Spionid Polychaetes from the Chesapeake Bay. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 54, 21-38.
- Deguchi, M., Kubota, N., Matsuno, A., Kanemori, M., Fukumori, Y., Sasayama, Y., 2007. Actual distribution of bacteriocytes in the trophosome of a beard worm (*Oligobranchia mashikoi*, Siboglinidae, Annelida): clarification using whole-zount in situ hybridization. *Acta Zoologica (Stockholm)* 88, 129-135.
- Diaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TREE* 16, 646-655.
- Dobbs, F.C., Scholly, T.A., 1986. Sediment processing and selective feeding by *Pectinaria-koreni* (Polychaeta, Pectinariidae). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 29, 165-176.
- Eisig, H., 1906. *Ichthyotomus sanguinarius*, eine auf Aalen schmarotzende Annelide. *Fauna Flora Golf. Neapel* 28, viii, 1-300.
- Fauchald, K., Jumars, P.A., 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 17, 193-284.
- Ferreira, C.E.L., Floeter, S.R., Gasparini, J.L., Ferreira, B.P., Joyeux, J.C., 2004. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* 31, 1093-1106.
- Floeter, S.R., Ferreira, C.E.L., Dominici-Arosemena, A., Zalmon, I.R., 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology* 64, 1680-1699.
- Gamito, S., Furtado, R., 2009. Feeding diversity in macroinvertebrate communities: A contribution to estimate the ecological status in shallow waters. *Ecological Indicators* 9, 1009-1019.
- Giangrande, A., Licciano, M., Pagliara, P., 2000. The diversity of diets in Syllidae (Annelida: Polychaeta). *Cah. Biol. Mar.* 41, 55-65.

- Gray, M.A., Baldauf, S.L., Mayhew, P.J., Hill, J.K., 2007. The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. *Conservation Biology* 21, 133-141.
- Halpern, B.S., Floeter, S.R., 2008. Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 364, 147-156.
- Halpern, B.S., Longo, C., Hardy, D., McLeod, K.L., Samhouri, J.F., Katona, S.K., Kleisner, K., Lester, S.E., O'Leary, J., Ranelletti, M., Rosenberg, A.A., Scarborough, C., Selig, E.R., Best, B.D., Brumbaugh, D.R., Chapin, F.S., Crowder, L.B., Daly, K.L., Doney, S.C., Elfes, C., Fogarty, M.J., Gaines, S.D., Jacobsen, K.I., Karrer, L.B., Leslie, H.M., Neeley, E., Pauly, D., Polasky, S., Ris, B., St Martin, K., Stone, G.S., Sumaila, U.R., Zeller, D., 2012. An index to assess the health and benefits of the global ocean. *Nature* 488, 615-620.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319, 948-952.
- Hawkings, C.P., MacMahon, J.A., 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology* 34, 423-451.
- Hunt, O.D., 1925. The Food of the Bottom Fauna of the Plymouth Fishing Grounds. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 13, 560-599.
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.* 93, 145-159.
- Jouin, C., 1992. The ultrastructure of a gutless annelid, *Parenterodrilus* gen.nov. *taenioides* (= *Astomus taenioides*) (Polychaeta, Protodrilidae). *Can. J. Zool.* 70, 1833-1848.
- Jumars, P.A., Fauchald, K., 1977. Feeding and Metabolism. Between-Community Contrasts in Successful Polychaete Feeding Strategies, in: Coull, B.C. (Ed.), *Ecology of the Marine Benthos*. University of South Carolina Press, Columbia, pp. 1-20.
- Kylafis, G., Loreau, M., 2011. Niche construction in the light of niche theory. *Ecology Letters* 14, 82-90.
- Lewinsohn, T.M., Prado, P.I., 2002. Biodiversidade brasileira: síntese do estado atual do conhecimento. Contexto, São Paulo.
- Liao, B.-H., Wang, X.-H., 2010. Plant functional group classifications and generalized hierarchical framework of plant functional traits. *African Journal of Biotechnology* 9, 9209-9213.
- Liira, J., Schmidt, T., Aavik, T., Arens, P., Augenstein, I., Bailey, D., Billeter, R., Bukáček, R., Burel, F., De Blust, G., De Cock, R., Dirksen, J., Edwards, P.J., Hamerský, R., Herzog, F., Klotz, S., Kühn, I., Le Coeur, D., Miklová, P., Roubalova, M., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., van Wingerden, W.K.R.E., Bugter, R., Zobel, M., 2008. Plant functional group composition

- and large-scale species richness in European agricultural landscapes. *Journal of Vegetation Science* 19, 3-14.
- Magalhães, W.F., Barros, F., 2011. Structural and functional approaches to describe polychaete assemblages: ecological implications for estuarine ecosystems. *Marine and Freshwater Research* 62, 918-926.
- Mattos, G., Cardoso, R.S., Santos, A.S.D., 2012. Environmental effects on the structure of polychaete feeding guilds on the beaches of Sepetiba Bay, south-eastern Brazil. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 1-8.
- Maurer, D., Leatherm, W., 1981. Polychaete Feeding Guilds From Georges Bank, USA. *Mar. Biol.* 62, 161-171.
- Mayer, L.M., Schick, L.L., Self, R.F.L., Jumars, P.A., Findlay, R.H., Chen, Z., Sampson, S., 1997. Digestive environments of benthic macroinvertebrate guts: Enzymes, surfactants and dissolved organic matter. *J. Mar. Res.* 55, 785-812.
- Merritt, R.W., Cummins, K.W., Berg, M.B., Novak, J.A., Higgins, M.J., Wessell, K.J., Lessard, J.L., 2002. Development and application of a macroinvertebrate functional-group approach in the bioassessment of remnant river oxbows in southwest Florida. *Journal of the North American Benthological Society* 21, 290-310.
- Merritt, R.W., Wallace, J.R., Higgins, M.J., Alexander, M.K., Berg, M.B., Morgan, W.T., Cummins, K.W., Vandeneeden, B., 1996. Procedures for the functional analysis of invertebrate communities of the Kissimmee River-Floodplain ecosystem. *Florida Scientist* 59, 216-274.
- Metcalfe, K.N., Glasby, C.J., 2008. Diversity of Polychaeta (Annelida) and other worm taxa in mangrove habitats of Darwin Harbour, northern Australia. *Journal of Sea Research* 59, 70-82.
- Meyer, G.A., Root, R.B., 1996. Influence of feeding guild on insect response to host plant fertilization. *Ecological Entomology* 21, 270-278.
- Muniz, P., Pires, A.M.S., 1999. Trophic structure of polychaetes in São Sebastião Channel (southern Brazil). *Mar. Biol.* 134, 517-528.
- Nagelkerken, I., Velde, G.v.d., Morinière, E.C.d.l., 2001. Fish feeding guilds along a gradient of bay biotopes and coral reef depth zones. *Aquatic Ecology* 35.
- Pabis, K., Sicinski, J., 2009. Distribution and diversity of polychaetes collected by trawling in Admiralty Bay: an Antarctic glacial fiord. *Polar Biology* 33, 141-151.
- Pagliosa, P.R., 2005. Another diet of worms: The applicability of polychaete feeding guilds as a useful conceptual framework and biological variable. *Marine Ecology* 26, 246-254.
- Paiva, P.C.d., 1993. Trophic structure of a shelf polychaete taxocenosis in southern Brazil. *Cah. Biol. mar.* 35, 39-55.
- Pardo, E.V., 2000. Comportamento, dieta e grupos funcionais de alimentação de Anelídeos Poliquetas da região entremarés de praias arenosas do Canal de São Sebastião (SP), Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro - Brazil, p. 82.

- Pardo, E.V., Amaral, A.C.Z., 2006. Foraging and mobility in three species of Aciculata (Annelida: Polychaeta). *Brazilian Journal of Biology* 66, 1065-1072.
- Parkinson, G.T., 1978. Aspects of Feeding, Burrowing, and Distribution of *Haploscoloplos elongatus* (Polychaeta: Orbiniidae) at Bodega Harbor, California. *Pac. Sci.* 32, 149-155.
- Penry, D.L., Jumars, P.A., 1986. Chemical Reactor Analysis and Optimal Digestion. *BioScience* 36, 310-315.
- Penry, D.L., Jumars, P.A., 1990. Gut architecture, digestive constraints and feeding ecology of deposit-feeding and carnivorous polychaetes. *Oecologia* 82, 1-11.
- Pond, D.W., Allen, C.E., Bell, M.V., Van Dover, C.L., Fallick, A.E., Dixon, D.R., Sargent, J.R., 2002. Origins of long-chain polyunsaturated fatty acids in the hydrothermal vent worms *Ridgea piscesae* and *Protis hydrothermica*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 225, 219-226.
- Porras, R., Bataller, J.V., Murgui, E., Torregrosa, M.T., 1996. Trophic structure and community composition of polychaetes inhabiting some *Sabellaria alveolata* (L) reefs along the Valencia Gulf Coast, Western Mediterranean. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I* 17, 583-602.
- Raghukumar, S., Anil, A.C., 2003. Marine biodiversity and ecosystem functioning: A perspective. *Curr. Sci.* 84.
- Root, R.B., 1967. The Niche Exploitation of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317-350.
- Rouse, G.W., 2001. A cladistic analysis of Siboglinidae Caullery, 1914 (Polychaeta, Annelida): formerly the phyla Pogonophora and Vestimentifera. *Zoological Journal of the Linnean Society* 132, 55-80.
- Rouse, G.W., Fauchald, K., 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool. Scr.* 26, 139-204.
- Saito, H., Imabayashi, H., Kawai, K., Cole, V., 2004. Time and energetic costs of feeding on different sized prey by the predatory polychaete *Halla okudai* (Imajima). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 311, 223-232.
- Santi, L., Tavares, M., 2009. Polychaete assemblage of an impacted estuary, Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 57, 287-303.
- Selck, H., Forbes, V.E., 2004. The relative importance of water and diet for uptake and subcellular distribution of cadmium in the deposit-feeding polychaete, *Capitella* sp. I. *Mar. Environ. Res.* 57, 261-279.
- Selck, H., Forbes, V.E., Forbes, T.L., 1998. Toxicity and toxicokinetics of cadmium in *Capitella* sp. I: relative importance of water and sediment as routes of cadmium uptake. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 164, 167-178.
- Shimeta, J., 1996. Particle size selection by *Pseudopolydora paucibranchiata* (Polychaeta: Spionidae) in suspension feeding and in deposit feeding: influences of ontogeny and flow speed. *Mar. Biol.* 126, 479-488.

- Simberloff, D., Dayan, T., 1991. The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 115-143.
- Soto, E.H., Paterson, G.L.J., Billett, D.S.M., Hawkins, L.E., Galeron, J., Sibuet, M., 2010. Temporal variability in polychaete assemblages of the abyssal NE Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research II* 57, 1396-1405.
- Southward, E.C., Schulze, A., Gardiner, S.L., 2005. Pogonophora (Annelida): form and function. *Hydrobiologia* 535/536, 227-251.
- Steneck, R.S., Dethier, M.N., 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69, 476-498.
- Struck, T.H., Paul, C., Hill, N., Hartmann, S., Hösel, C., Kube, M., Lieb, B., Meyer, A., Tiedmann, R., Purschke, G., Bleidorn, C., 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 471, 95-100.
- Taghon, G.L., Greene, R.R., 1992. Utilization of deposited and suspended particulate matter by benthic "interface" feeders. *Limnol. Oceanogr.* 37, 1370-1391.
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P., Tachet, H., 2000. Biological and ecology traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology* 43, 175-205.
- Zibrowius, H., Southward, E.C., Day, J.H., 1975. New observations on a little known species of *Lumbrineris* (Polychaeta) living on various cnidarians, with notes on its recent and fossil scleractinian hosts. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 55, 83-108.

ANEXOS

Anexo 1: Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 spp; 280 trab), classificação nas guildas simplificadas, número de géneros (Ge) e espécies (Sp) com informações na base de dieta. Guildas sem registo, mas que teoricamente devem ocorrer na família estão representadas com o símbolo “?”.

Família	Fauchald e Jumars 1979	Atualização	Guildas simplificadas	Ge	Sp
Acrocirridae	BMT?/SMT	BMT?/SMT	INT	1	
Alciopidae	CMX	CMX	CAR		
Ampharetidae	SST	SST	INT	7	7
Amphinomidae	CMX	CMX/SMX	CAR	4	3
Antonbruunidae	CDX	CDX	CAR		
Aphroditidae	CMJ	CMJ/SMJ	CAR	1	2
Apistobranchidae	SDT	SDT	INT		
Arenicolidae	FDP/SDX	FDP/SDX/BDX	DEP	2	3
Bogueidae	BSX	BSX	DEP		
Calamyzidae	CDJ	CDJ	CAR		
Caobangiidae	FST	FST	INT		
Capitellidae	SMX/BMX	SMX/BMX	DEP	5	6

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso. As guildas simplificadas são identificadas pelos códigos: FIT - Fitodepositívoro; CAR - Carnívoro; OMN - Omnívoro; INT - Interface; DEP - Depositívoro; COM - Comensais; CHS - Quimiossintetizadores.

Anexo 2 (continuação): Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 spp; 280 trab), classificação nas guildas simplificadas, número de gêneros (Ge) e espécies (Sp) com informações na base de dieta. Guildas sem registro, mas que teoricamente devem ocorrer na família estão representadas com o símbolo “?”.

Família	Fauchald e Jumars 1979	Atualização	Guildas simplificadas	Ge	Sp
Chaetopteridae	FSP/SST	FSP/SST/FST	INT	3	4
Chrysopetalidae	CMX	CMX/SMX	CAR	1	2
Cirratulidae	SMT/SST/SDT	SMT/SDT/BMT/SST	INT	6	9
Cosuridae	BMX	BMX	DEP		
Ctenodrilidae	HMX?/SMX	HMX?/SMX	DEP		
Dinophilidae	HMX?/FDP/SMX	HMX/FDP/SMX	FIT	1	1
Dorvilleidae	CMJ/HMJ/SMJ/BMJ/PARASIT	CMJ/HMJ/SMJ/BMJ/PARASIT	OMN/COM	5	10
Eulepethidae	CMJ	CMJ	CAR		
Eunicidae	HMJ/HDJ/CMJ/CDJ/BMJ?	HMJ/HDJ/CMJ/CDJ/BMJ/BDJ/ SDJ	OMN	5	9
Euphrosinidae		CMX	CAR	1	1
Fauveliopsidae	BMX/BSX	SDX/SSX	DEP	1	
Flabelligeridae	FDT?/SMT/SDT/COMENSAL	FDT?/SMT/SDT/COMENSAL	INT/COM	3	3

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - séssei; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso. As guildas simplificadas são identificadas pelos códigos: FIT - Fitodepositívoros; CAR - Carnívoros; OMN - Omnívoros; INT - Interface; DEP - Depositívoros; COM - Comensais; CHS - Quimiossintetizadores.

Anexo 3 (continuação): Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 spp; 280 trab), classificação nas guildas simplificadas, número de gêneros (Ge) e espécies (Sp) com informações na base de dieta. Guildas sem registro, mas que teoricamente devem ocorrer na família estão representadas com o símbolo “?”.

Família	Fauchald e Jumars 1979	Atualização	Guildas simplificadas	Ge	Sp
Glyceridae	CDJ/BMJ	CDJ/BMJ	CAR	2	9
Goniadidae	CDJ	CDJ/CMJ/HMJ	OMN	3	3
Hesionidae	(HMJ-Microphthalaminae)/CMJ/ BMJ/SMJ?	(HMJ-Microphthalaminae)/CMJ/ BMJ/SMJ?/CMX	(FIT-Microphthalaminae)/ CAR	6	5
Heterospionidae	SDT	SDT	INT		
Histriobdellidae	CDJ	CDJ/COMENSAL	CAR/COM	1	1
Ichtyotomidae	CDJ/PARASIT	CDJ/PARASIT	CAR/COM	1	1
Iospilidae	CMX	CMX	CAR		
Iphitimidae	CDJ	CDJ	CAR		
Lacydoniidae	BMX	BMX	DEP		
Lopadorhynchidae	CMX	CMX	CAR		
Lumbrineridae	HMJ/CMJ/CDJ/BMJ/ COMENSAL	HMJ/CMJ/CDJ/BMJ/HDJ/CDJ/ SDJ/SMJ/COMENSAL	OMN/COM	3	8
Magelonidae	SDT	SDT	INT	1	1

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésstil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso. As guildas simplificadas são identificadas pelos códigos: FIT - Fitodepositívoros; CAR - Carnívoros; OMN - Omnívoros; INT - Interface; DEP - Depositívoros; COM - Comensais; CHS - Quimiossintetizadores.

Anexo 4 (continuação): Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 spp; 280 trab), classificação nas guildas simplificadas, número de gêneros (Ge) e espécies (Sp) com informações na base de dieta. Guildas sem registro, mas que teoricamente devem ocorrer na família estão representadas com o símbolo “?”.

Família	Fauchald e Jumars 1979	Atualização	Guildas simplificadas	Ge	Sp
Maldanidae	BSX	BSX/SSX	DEP	4	4
Nephtyidae	CMJ/BMJ	CMJ/BMJ/HMJ	OMN	1	3
Nereididae	HMJ/CMJ/CDJ/FDP/SDJ/ COMENSAL	HMJ/HDJ/CMJ/CDJ/FDP/SMJ/ SDJ/COMENSAL	OMN/COM	9	13
Nerillidae	SMX	SMX	DEP	2	2
Oeononidae	CMJ/SMJ	CMJ/SMJ	CAR	2	3
Onuphiidae	HDJ/CMJ/CDJ/SDJ	HDJ/HMJ/CMJ/CDJ/SDJ/SMJ	OMN	4	7
Opheliidae	BMX	CMX/BMX	CAR	5	6
Orbiniidae	BMX	BMX	DEP	4	5
Owenidae	BMX/(<i>Owenia</i> -FDT/SDT)/ (<i>Myriowenia</i> -SDT)	BMX/(<i>Owenia</i> -FDT/SDT)/ (<i>Myriowenia</i> -SDT)	DEP/ (INT- <i>Owenia</i> / <i>Myriowenia</i>)	1	1
Palmyridae	CMX	CMX	CAR		
Paraonidae	HMX?/SMX	SMX/BMX/HMX?	DEP	3	3
Paragodrilidae	HMX?/SMX	HMX?/SMX	DEP		

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésseis; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso. As guildas simplificadas são identificadas pelos códigos: FIT - Fitodepositívoro; CAR - Carnívoro; OMN - Omnívoro; INT - Interface; DEP - Depositívoro; COM - Comensais; CHS - Quimiossintetizadores.

Anexo 5 (continuação): Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 spp; 280 trab), classificação nas guildas simplificadas, número de gêneros (Ge) e espécies (Sp) com informações na base de dieta. Guildas sem registro, mas que teoricamente devem ocorrer na família estão representadas com o símbolo “?”.

Família	Fauchald e Jumars 1979	Atualização	Guildas simplificadas	Ge	Sp
Pectinariidae	BMX	BMT	DEP	1	1
Pholoididae	CMJ	CMJ	CAR		
Phyllococidae	CMX/BMX	CMX/BMX/HMX	OMN	2	3
Pilargiidae	CMJ	CMJ	CAR	1	1
Pisoniidae	HMX?/BMX	HMX?/BMX	DEP		
Poecilochaetidae	SDT	SDT	INT	1	
Poobiidae	FDT	FDT	INT		
Polygordiidae	SMX	SMX	DEP		
Polynoidea	CMJ/CDJ/COMENSAL	CMJ/CDJ/SDJ/HMJ/ COMENSAL/PARASIT	OMN/COM	5	6
Polyodontidae	CMJ	CMJ	CAR	2	2
Pontodoridae	CMX	CMX	CAR		
Protodrilidae	HMX?/SMX	HMX?/SMX	DEP		

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso. As guildas simplificadas são identificadas pelos códigos: FIT - Fitodepositívoro; CAR - Carnívoro; OMN - Omnívoro; INT - Interface; DEP - Depositívoro; COM - Comensais; CHS - Quimiossintetizadores.

Anexo 6 (continuação): Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 spp; 280 trab), classificação nas guildas simplificadas, número de gêneros (Ge) e espécies (Sp) com informações na base de dieta. Guildas sem registro, mas que teoricamente devem ocorrer na família estão representadas com o símbolo “?”.

Família	Fauchald e Jumars 1979	Atualização	Guildas simplificadas	Ge	Sp
Questidae	BMX	BMX	DEP		
Sabellariidae	FST	FST	INT	3	3
Sabellidae	FST/SDT	FST/SDT/COMENSAL	INT/COM	5	3
Sabellongidae	BSX	BSX	DEP		
Saccocirridae	BMX	BMX	DEP		
Scalibregmatidae	BMX	BMX/CMX	CAR		
Serpulidae	FST	FST	INT	1	1
Siboglinidae	-	-	CHS	2	2
Sigalionidae	CMJ/SMJ?	CMJ/SMJ?	CAR	1	1
Sphaerodoridae	BMX	BMX/SMX	DEP	2	2
Spintheridae	CMX/PARASIT	CMX/PARASIT	CAR/COM		
Spionidae	FDT/FDP/SDT/PARASIT	FDT/FDP/SDT/PARASIT	INT/COM	9	12

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso. As guildas simplificadas são identificadas pelos códigos: FIT - Fitodepositívoro; CAR - Carnívoro; OMN - Omnívoro; INT - Interface; DEP - Depositívoro; COM - Comensais; CHS - Quimiossintetizadores.

Anexo 7 (continuação): Atualização da classificação das famílias de poliquetas nas guildas clássicas (n = 185 spp; 280 trab), classificação nas guildas simplificadas, número de gêneros (Ge) e espécies (Sp) com informações na base de dieta. Guildas sem registro, mas que teoricamente devem ocorrer na família estão representadas com o símbolo “?”.

Família	Fauchald e Jumars 1979	Atualização	Guildas simplificadas	Ge	Sp
Spirorbidae	FST	FST	INT		
Sternaspidae	SDX	SDX	DEP	1	
Syllidae	CMJ/PARASIT	CMJ/HMJ/SMJ/PARASIT	OMN/COM	7	8
Terebellidae	SST/SDT	SST/SDT/FST	INT	4	4
Tomopteridae	CMX	CMX	CAR		
Trichobranchidae	SST	SST	INT	1	1
Trochochaetidae	SDT	SDT	INT		
Typhloscolecidae	CMX	CMX	CAR		

*As guildas clássicas são identificadas por um código de três letras: C - carnívoro; H - herbívoro; F - filtrador; B - depositívoro cavador; S - depositívoro de superfície; M - móvel; D - discretamente móvel; S - sésil; J - faringe com mandíbula; X - faringe sem mandíbula; T - tentaculado; P - bombeador ou com aparato mucoso. As guildas simplificadas são identificadas pelos códigos: FIT - Fitodepositívoro; CAR - Carnívoro; OMN - Omnívoro; INT - Interface; DEP - Depositívoro; COM - Comensais; CHS - Quimiossintetizadores.

MATERIAL COMPLEMENTAR

A base de dados sobre dieta de Polychaeta usada neste trabalho está disponível para consulta on-line no seguinte endereço:
<http://nonatobase.ufsc.br/diet>