

Insetos fósseis como bioindicadores em depósitos sedimentares: um estudo de caso para o Cretáceo da Bacia do Araripe (Brasil)

Rafael Gioia Martins-Neto¹

¹Universidade Federal de Juiz de Fora – UFJF Programa de Pós-graduação em Ciência Biológicas, Comportamento e Biologia Animal/ Sociedade Brasileira de Paleontropodologia - SBPr: Rua Arnaldo Vitaliano, 150, apto 81; 14091-220 – Ribeirão Preto – SP, Brasil. Centro de Ensino Superior de Juiz de Fora (CES-JF). martinsneto@terra.com.br

Abstract. Fossil insects as bioindicators in sedimentary deposit: a case study for Cretaceous of Bacia do Araripe (Brazil). The analysis of several groups of insects, representative of the South American paleoentomofauna, was chosen to extract all available information regarding climate, ecology and biogeography. These data provide a biostratigraphical framework for understanding insect taxonomic turnover and stasis for South America. Based on fifteen years of collection and systematic study of South American fossil insects, as well as the morphologic aspects of analyzed taxa, I propose an application for inferring paleoenvironmental, paleoclimatic and, specially, paleobiogeographical attributes. Among insects that are the object of the study, the Hexagenitidae and Siphonuridae (Ephemeroptera), Elcanoidea and Locustopsoidea (Caelifera), are index fossils for the Lower Cretaceous of Gondwana. Five assemblage zones for Gondwana and six for Laurasia are proposed here, based exclusively on insects taxa. Specifically for the Santana Formation (Lower Cretaceous, Northeast Brazil), there is evidence of environmental stress, associated with biotic crises consisting of: mass mortality episodes principally in Ephemeroptera and Caelifera, caused by climatic perturbation resulting in both local (Raphidioptera and Nemopteridae) and global (Locustopsidae) extinction in addition to ecological dwarfism (Elcanidae) and alterations in the presumed life cycle (allochronic speciation), detected in Ensifera, Caelifera, Raphidioptera, and Neuroptera, among others. Lower Cretaceous insects taxa from Brazil are better correlated with those from paleontemporaneous deposits of northern Africa and southern Asia ones and poorly correlated with faunas from Argentina and Australian.

Key words: Santana Formation, Lower Cretaceous, fossil insects, bioindicators.

Resumo: Insetos, de modo geral, são indicadores precisos de variações climáticas e ambientais, tanto do ponto de vista ecológico quanto geográfico. Sob um enfoque atualístico, seria lícito supor que insetos fósseis sejam, pois, excelentes bioindicadores em estudos paleoclimáticos, paleobiogeográficos, paleoecológicos e paleoambientais. Partindo dessa premissa, objetiva-se testar aqui a veracidade da hipótese acima, a partir da análise da paleoentomofauna do Cretáceo do nordeste brasileiro. Para tanto, um estudo de caso será analisado, para o Cretáceo Inferior, cujo acervo se concentra no nordeste brasileiro (Formação Santana, Chapada do Araripe). O teste teve por base o estudo sistemático e a análise dos aspectos morfológicos dos insetos fósseis coletados nos últimos quinze anos na Bacia do Araripe, que foram utilizados aqui, em caráter pioneiro, para inferências paleoambientais, paleoclimáticas e, principalmente, paleobiogeográficas. Os grupos Ephemeroptera (Hexagenitidae e Siphonuridae) e Caelifera (Locustopsoidea e Elcanoidea) são interpretados como fósseis-guia para o Cretáceo Inferior. Cinco zonas de associação para o Gondwana e seis para a Laurásia são aqui propostas, somente com base nos grupos de insetos mencionados. Evidências de estresse ambiental e crises bióticas são observadas na paleoentomofauna da Formação Santana, com episódios de mortalidade em massa (principalmente em Ephemeroptera, Caelifera e Ensifera), ocasionados por alterações climáticas, episódios de extinção local (Raphidioptera, Elcanidae e Nemopteridae) e global (Locustopsidae), evidências de nanismo ecológico (principalmente em Elcanidae), e alterações no ciclo de vida (espeiação alocrônica), detectadas nos Ensifera, Caelifera, Raphidioptera e Neuroptera, principalmente. Os insetos do Cretáceo Inferior do Brasil são correlacionáveis com os encontrados no norte da África e sul da Ásia, sendo pouco ou nada correlacionáveis com aqueles encontrados na Argentina e Austrália.

Palavras-chave: Formação Santana, Cretáceo Inferior, insetos fósseis, bioindicadores.

INTRODUÇÃO

A análise do registro fóssil tem sido de absoluta importância na compreensão dos eventos que condicionaram a história evolutiva do planeta. Vários grupos de fósseis – em especial os microfósseis – têm sido utilizados como indicadores paleoclimáticos, paleoecológicos, paleobiogeográficos e cronoestratigráficos. Entre os macrofósseis, destacam-se os trilobitas, os braquiópodes, os corais e as pteridospermas, no Paleozóico; os grandes répteis, as coníferas e os moluscos, no Mesozóico; e os mamíferos e as angiospermas, no Cenozóico.

Calculava-se em mais de um milhão o número de espécies que formam o Reino Animal, na década de 60. Hoje, esse mesmo número é subestimado, apenas para insetos. Existem em torno de 1.275 famílias de insetos conhecidas no registro fóssil e em torno de 967 presentes hoje na natureza, das quais 70% são conhecidas também como fósseis (ROSS *et al.*, 2000, JARZEMBOWSKI, 2001).

Apesar de pouco utilizados para este fim, os insetos são extremamente precisos como indicadores de ecologia, de clima e condições geográficas de seus habitats, sendo muito sensíveis às suas alterações e, em casos excepcionais, precisos como indicadores de idade. Uma análise mais detalhada das ocorrências de insetos fósseis pode revelar que o mesmo padrão de crises bióticas, de estresse ambiental e de especiação alocrônica que hoje podem ser verificadas na natureza, igualmente podem ser detectados no registro fóssil, gerando dados úteis para inferências paleoambientais, paleoclimáticas, paleobiogeográficas e cronoestratigráficas.

Por especiação, entende-se o processo de geração de novas espécies, que é aleatório na natureza. Vários fatores contribuem para a especiação, entre eles o isolamento espacial (micro ou macrogeográfico) e a separação temporal (cíclica ou linear) de uma dada população, que caracterizam, respectivamente, a especiação alopátrida e a especiação alocrônica (ALEXANDER & BIGELOW, 1960). No caso de insetos, o isolamento reprodutivo, decorrente de uma simples defasagem na duração de qualquer fase do ciclo de

vida da população, ocasionada por duração menor ou maior de qualquer estação do ano (um inverno prolongado, por exemplo), impediria o pleno crescimento dos indivíduos, atrasando seu ciclo de vida em relação às mesmas espécies que, em uma geração anterior, passaram por inverno de duração normal. Isso acarretaria defasagem da população adulta de uma geração a outra, impedindo o fluxo genético entre elas, sem que, contudo, tenha ocorrido, necessariamente, isolamento geográfico.

Muitos grilos tropicais e subtropicais são evidentemente cíclicos, associados às estações secas e úmidas (ALEXANDER, 1968). O ciclo de vida de uma população de grilos dura, em média, um ano. Um bom exemplo pode ser obtido comparando-se as espécies recentes *Gryllus fultoni* e *G. pennsylvanicus*, ocorrentes no leste dos Estados Unidos. Segundo ALEXANDER (1968), a postura dos ovos de *G. fultoni* se inicia na metade do mês de julho, estendendo-se até fins de agosto. A fase jovem dura de setembro a meados de junho do ano seguinte e a fase adulta de junho até a metade de julho. O ciclo de vida de *G. pennsylvanicus*, espécie morfologicamente quase idêntica a anterior, é defasado em dois meses do de *G. fultoni*, sendo observável, no campo, que a manutenção das espécies nunca é coincidente e, portanto, impossível de ocorrer o fluxo genético entre elas. Para ALEXANDER (1968), fica claro que ambas as espécies possuíam um ancestral comum que, por meio da interrupção fortuita no ciclo de vida da população da espécie ancestral, deu origem a duas subpopulações defasadas, cada vez mais incompatíveis, devido à restrição do fluxo genético. Este é, pois, o princípio da especiação alocrônica. Em uma população de insetos, o mecanismo é mais rápido do que em qualquer outro grupo de animais, devido ao curto ciclo de vida e os principais efeitos de uma especiação alocrônica dizem respeito a mudanças no tamanho do corpo, tégminas e ovipositor (ALEXANDER & BIGELOW, 1960; MASAKI, 1967).

A variação no tamanho no corpo está associada a diferenças geográficas das populações e à variação no desenvolvimento, causada por diferenças na temperatura ou exposição à luz do dia (foto-período, ALEXANDER & BIGELOW, 1960; MASAKI, 1967). De acordo com ALEXANDER (1968), três são as tendências

possíveis, encontradas em grilos tropicais: a) gregarismo por maturidade adulta sincronizada, resultante de algumas mudanças sazonais regulares, como por exemplo, estações secas e úmidas; b) o método de formação do par pode, de algum modo, ser ajustado para compensar, por exemplo, uma baixa densidade de adultos na população; e c) a maior duração de vida adulta, que pode ser vantajosa. ALEXANDER (1961) demonstra que existe correlação entre o comprimento da asa, a habilidade de vôo e a permanência no habitat.

ALEXANDER (1968) também demonstrou que, sob baixas temperaturas, os grilos apresentam desenvolvimento retardado, maturação da população em menor grau de sincronismo, taxa de mortalidade mais elevada e tendência à microptería, com os indivíduos micrópteros presentes apenas em áreas relíquias. Populações florescentes produzem maior número de indivíduos macrópteros. Como decorrência, grilos de dietas altamente nutritivas em temperaturas elevadas, com quebra da diapausa e estimulação por contato, sofrem mudanças no comprimento da asa.

A especiação em grilos tropicais produz gerações contínuas (ALEXANDER, 1968) ocorrendo diapausa sazonalmente, por exemplo, em estações úmidas, sendo a taxa de desenvolvimento, em decorrência, variável. Com exceção das regiões áridas, existem mais espécies de grilo por área em localidades tropicais que em outras, com clima temperado. Assim, os resultados da especiação alocrônica, envolvendo pequenos períodos de tempo (geologicamente falando), são evidentes, com sensíveis implicações cronoestratigráficas, paleoclimáticas e paleoecológicas. Como a especiação se dá de forma aleatória – e, portanto, descontínua -, seu efeito no registro geológico é o de substituição temporal de uma (ou um conjunto de) espécie(s) dominante(s) por outra(os), refletidos na substituição das chamadas “zonas bioestratigráficas”. Tais mudanças são facilmente observadas e estão fundamentadas em dois eventos críticos: extinção e especiação.

A quase totalidade dos biozoneamentos estratigráficos propostos estão baseados em microfósseis, em geral por estes ocorrerem em quantidade superior aos macrofósseis, por serem mais facilmente embaláveis, amostráveis e

transportáveis, e por serem mais facilmente obtíveis em perfurações de sondagens. No entanto, sua análise necessita de equipamentos sofisticados, como instrumentos ópticos, além de dificuldades na preparação em laboratórios. Seu pronto reconhecimento no campo é muitas vezes impossível e sua ocorrência é restrita a certos tipos de sedimentos. Além disso, os microfósseis, em geral, possuem evolução morfológica não tão rápida, razão pela qual a bioestratigrafia baseada nesses organismos é menos detalhada (vide BENGSTON, 1979).

Diversos macrofósseis cumprem melhor as exigências de um fóssil-guia, e, dentre eles, pouquíssimos organismos possuem um ciclo de vida mais rápido do que qualquer inseto. Grilos, por exemplo, possuem ciclo de vida de um ano, no máximo dois de duração. Diversos mosquitos duram não mais que algumas horas. Em um pacote de calcário como o do Membro Crato (Bacia do Araripe, nordeste do Brasil), de espessura de 12 m, como verificado no afloramento de Pedra Branca (Ceará), e admitindo-se *grosso modo* que a taxa de subsidência desse calcário fosse de 0,1 mm/ano (estimativa admissível em se tratando de calcário, segundo os especialistas) poderia se afirmar que em 5 mm de sedimento, 50 gerações de uma espécie de grilo poderiam estar representadas. Em 12 m, estariam 1.200.000 gerações em intervalo de tempo da ordem de 1.200.000 anos. Os resultados deste tipo de especiação, envolvendo pequenos períodos de tempo (geologicamente falando), são evidentes, com sensíveis implicações cronológicas, se explorado.

Na América do Sul, diversos afloramentos importantes, portadores de insetos fósseis, são conhecidos e cerca de três centenas de táxons foram formalmente descritos. Graças à abundância e ao excelente estado de preservação, a Formação Santana (Bacia do Araripe, nordeste do Brasil) contém hoje, sem dúvida, o mais importante registro paleontológico da América do Sul e um dos mais importantes do mundo, já sendo conhecidas mais de duzentas espécies, que revelam boa parte da história do Cretáceo, período no qual se inserem vários eventos globais, tais como o desaparecimento dos dinossauros, a expansão das angiospermas e o aparecimento dos

insetos sociais e polinizadores, e a separação definitiva entre a América do Sul e da África, que acarretou importantes transformações na biota.

Embora seja rica e diversificada, o conhecimento sobre a paleoentomofauna sul americana é, no estágio atual, pontual, restrito a poucos afloramentos. Até o momento, o registro paleozóico (Carbonífero – Formação Teixeira Soares - e Permiano – Formação Irati) restringe-se basicamente à porção brasileira da Bacia do Paraná, distribuído em dez afloramentos nos estados de Mato Grosso, São Paulo, Paraná e Rio Grande do Sul, com pelo menos vinte espécies descritas. Afora o Brasil, registros paleozóicos para a América do Sul são conhecidos para a Argentina e Uruguai.

Considerando os dados apresentados, propõe-se a testar aqui a potencialidade dos insetos como indicadores precisos de mudanças significativas no ambiente, capazes de promover a extinção e/ou a especiação de grupos orgânicos, bem como seu papel na avaliação de paleoclimas e na composição de biozonas de valor estratigráfico para a correlação de depósitos continentais.

Para tanto – e considerando o acervo paleoentomológico disponível – um caso será analisado no Mesozóico sul-americano: o Cretáceo Inferior, onde as condições climáticas são mais amenas, favorecendo a expansão da vida vegetal, mas com o Gondwana sofrendo alterações importantes, com a abertura definitiva do Oceano Atlântico.

A notória diversidade da paleoentomofauna do Cretáceo, o foco desta abordagem, em contraste com a conhecida para o Triássico, aliado ao volume de espécimes disponíveis e o grau ímpar de preservação, permitem outros tipos de inferências, igualmente pioneiras. Especificamente para a Formação Santana, no nordeste brasileiro, peculiaridades tafonômicas ímpares, quantidade de material, controle estratigráfico, elevadíssima taxa de especiação e um breve intervalo de tempo, permitem inferências paleoclimáticas, paleoecológicas e paleobiomecânicas, não disponíveis em qualquer outro grupo fóssil. Grupos especiais de insetos, adicionalmente, fornecem dados importantes para reconstruções paleobiogeográficas e um refinamento, antes não disponível, para a filogenia, bioestratigrafia e cronoestratigrafia.

Até o presente momento, a distribuição da paleoentomofauna revela que os grupos melhor representados são os Orthopteroida (Ensífera + Caelífera + Phasmatoptera), com 61 espécies descritas (25%), Neuropteroida (Neuroptera + Raphidioptera + Megaloptera), com 55 espécies descritas (23%), Hemipteroida (Auchenorrhyncha + Coleorrhyncha + Heteroptera), com 43 espécies descritas (18%), Paleoptera (Odonoptera + Ephemeroptera), com 37 espécies descritas (15%), Amphiesmenoptera (Trichoptera + Lepidoptera), com 12 espécies (5%), Blattopteromorpha (Blattoptera + Isoptera + Dermaptera), com 11 espécies (5%), Hymenoptera, com 10 espécies (4%), Antliophora (Diptera + Mecoptera), com seis espécies (3%) e Coleoptera, com quatro espécies (2%). Para efeito de comparação, das 239 espécies descritas para a Formação Santana, 167 foram descritas por este autor e colaboradores, seis por outros autores brasileiros e 66 descritas por pesquisadores estrangeiros. Esses dados (atualizados de MARTINS-NETO, 1999 e 2002) demonstram que 28% das espécies descritas não estão depositadas no Brasil, além da absoluta falta de controle estratigráfico, mas que, felizmente, 72% das espécies descritas estão depositadas no país e com pleno controle estratigráfico, o que torna confiável qualquer dado que se possa ser extraído deles, um dos objetivos principais deste trabalho.

OS INSETOS DA BACIA DO ARARIPEE SUA CONTRIBUIÇÃO PARA A PALEOBIOGEOGRAFIA

Para efeito de análise paleobiogeográfica são selecionados aqui os seguintes grupos representativos: Ephemeroptera (Hexagenitidae e Siphonuridae), Caelífera (Locustopsoidea e Elcanidae), todos cuja distribuição paleogeográfica está esquematizada na Figura 1A, Raphidioptera e Neuroptera (Nemopteridae e Crocidae).

Ephemeroptera Hexagenitidae

A Família Hexagenitidae Lameere foi proposta para abrigar o gênero *Hexagenites* Scudder 1880, descrito a partir de asas de imago provenientes do Jurássico Superior de Solnhofen, Alemanha. Para o

Jurássico, é ainda conhecido o gênero *Ephemeropsis* Eichwald 1864 (com uma espécie). Mais tarde, foram propostos novos táxons e registradas novas ocorrências, bem como surgiram trabalhos preocupados em discutir os aspectos taxonômicos do grupo.

Existem registros de ninfas e imagos para o gênero *Ephemeropsis* (veja CHERNOVA, 1967b) no Cretáceo Inferior da Transbaikalia, Mongólia e China (gênero este considerado originalmente como procedente do Jurássico Superior, posteriormente considerado como sendo do Cretáceo Inferior, segundo SINITSHENKOVA, 1975), mas nenhuma ninfa de *Hexagenites* foi ainda descrita. Um terceiro gênero, *Hexameropsis* Chernova & Sinitshenkova 1974, com duas espécies, foi descrito para o Cretáceo Inferior da Ucrânia e Argélia, bem como para a Mongólia (PONOMARENKO & POPOV, 1980). SINITCHENKOVA (1985, 1986) inclui mais dois gêneros nesta família: *Siberiogenites* (ninfas) e *Mongologenites* (adulto e ninfa), ambos os gêneros provenientes do Cretáceo Inferior da Mongólia. Para o Cretáceo Inferior do Brasil, foram propostos os gêneros *Cratogenites* e *Cratogenitoides* (MARTINS-NETO, 1996).

Ephemeroptera Siphonuridae

Considerada como descendente direta da família anterior, a família Siphonuridae possui duas espécies conhecidas no Jurássico da Transbaikalia e da Alemanha, dos gêneros *Stackelbelgisca* Chernova 1967a e *Olgisca* Demoulin 1954. No Cretáceo Inferior, o registro cresce para 16 espécies, distribuídas nos gêneros *Costalimella* Martins-Neto 1996 e *Siphondwanus* McCafferty 1990, no Brasil, *Proameletus* Sinitshenkova 1976, *Mogzonurus* Sinitshenkova 1985, *Mognozurella* Sinitshenkova 1990, *Bolbonyx* Sinitshenkova 1990, *Mesobaetis* Brauer et al. 1889 e *Albisca* Sinitshenkova 1990, na Mongólia, e *Prominara*, *Australurus* e *Dulcimanna*, na Austrália (JELL & DUNCAN 1986). Duas espécies compõem o acervo conhecido para o Cretáceo Superior, ambas do gênero *Cretoneta* Chernova 1971 (vide também KLUGE 1993), preservadas no âmbar de Taymir, na Rússia.

Ao observar a paleogeografia de Hexagenitidae/Siphonuridae, pode-se inferir um conjunto harmonioso de sistemas lacustres distribuídos na Mongólia,

Transbaikalia, norte da China, noroeste da África e nordeste do Brasil, durante o Cretáceo Inferior, sendo essa associação delimitadora de mais uma zona, a de Hexagenitidae/Siphonuridae, com fósseis-guia para o Cretáceo Inferior.

A fauna atual de Siphonuridae está distribuída em seis subfamílias: Siphonurinae, com onze gêneros ocorrentes na Região Holártica na América do Sul, na Austrália e na Nova Zelândia; Acanthametropodinae, com dois gêneros ocorrentes na Bacia de Amur, na Sibéria e na Carolina do Norte, em Illinois e em Utah, na América do Norte; Oniscigastrinae, com três gêneros ocorrentes na América do Sul, na Austrália, na Tasmânia e na Nova Zelândia; Amelotopsinae, com quatro gêneros, ocorrentes na América do Sul, na Austrália e na Nova Zelândia; Isonychiinae, com um único gênero ocorrendo na Região Holártica e no México e Coluburiscinae, com três gêneros, ocorrendo na América do Sul, na Austrália e na Nova Zelândia.

Orthopteroidea Locustosoidea

O registro fossilífero de gafanhotos está, dentre todos os grupos de insetos, entre aqueles mais escassos e de menor chance de fossilização. A explicação para a ausência de representantes fósseis deste grupo em especial é dada por Blackith (1973), a partir de experimento realizado com espécimes atuais, concluindo que gafanhotos, quando soterrados, são quase que imediatamente consumidos pela infauna, reduzidos a pó quando expostos ao ataque de micróbios. A despeito da dificuldade de preservação, a paleoentomofauna da Formação Santana, devido às suas peculiaridades, situa-se entre as mais importantes do mundo, também pela riqueza de gafanhotos ali preservados.

Das famílias de Caelifera representadas na Formação Santana, Tridactylidae possui representantes desde o Cretáceo Inferior, tanto no Brasil quanto na Ásia e Austrália (MARTINS-NETO, 1990b), além de vários representantes de Locustosoidea.

A Superfamília Locustosoidea é dividida em três ou quatro famílias: Locustavidae (Triássico), Locustopsidae, conhecida desde o Triássico até

o Cretáceo Superior, possíveis descendentes dos Locustopsidae, Araripelecostidae do Cretáceo Inferior do Brasil e, possivelmente, a família recente de gafanhotos ápteros Tanaoceridae (GOROCHOV, 2001). Destas, Locustopsidae e Araripelecostidae possuem vários representantes anteriormente descritos (MARTINS-NETO, 1990b, 1995b, 1998b, 2003a).

A despeito de algumas revisões efetuadas na Família Locustopsidae, são ainda necessárias mais discussões, por incluir gêneros sem relações filogenéticas claramente definidas. Até onde se pode observar na literatura, dez gêneros são aceitos como pertencentes à família. Sua distribuição estratigráfica é predominantemente jurássica, com poucos representantes no Cretáceo. A presença de Locustopsidae também é confirmada para os sedimentos do Cretáceo Inferior de Montsech, Espanha, figurada por GOMES-PALEROLLA (1986) e para o Cretáceo Inferior da Inglaterra (JARZEMBOWSKI & CORAM 1997).

A distribuição paleogeográfica de Locustopsidae é claramente gonduânica, com a origem provavelmente na Austrália (com um recente registro encontrado no Cretáceo da Argentina, obs. pes.). A dispersão do grupo é bastante distinta dos anteriores observados e mais ampla e rápida: da Austrália atingiram rapidamente o sul da Ásia, dispersando-se rapidamente pela Europa e atingindo a parte leste dos Estados Unidos ainda no Triássico. Do sul da Ásia, ocuparam a Europa durante o Jurássico Inferior e Médio, e atingiram o Brasil, via norte da África, no Cretáceo Inferior, e o norte da Ásia, no Cretáceo Superior.

Orthopteroidea Elcanoidea Elcanidae

Os Elcanidae são quase totalmente restritos ao Jurássico da Ásia (Rússia, Mongólia e China) e da Europa (Espanha, Inglaterra e Alemanha). Após a revisão efetuada por ZESSIN (1987), apenas dezenove espécies têm sido reconhecidas, dezesseis das quais atribuídas ao gênero *Elcana* Handlirsch 1906. Afóra este gênero, *Meselcana* Sharov 1968 (Triássico), *Paraelcana* Handlirsch 1906 (Liassico), *Archelcana* Zherichin 1985 (Jurássico), *Synelcana* Zessin 1988 (Jurássico), *Eubaiselcana* Gorochov 1986 (Cretáceo), *Sibelcana* Gorochov 1990 (Cretáceo) e *Baiselcana* Sharov 1968 (Cretáceo), todos

provenientes de sedimentos asiáticos, estão representados por uma espécie cada. *Cratoelcana* Martins-Neto 1991b, assinala o primeiro registro da família para todo o Hemisfério Sul, bem como o mais recente, em termos estratigráficos.

O gênero *Cratoelcana* e suas espécies assinalam o último registro conhecido para a família e o único para sedimentos mesozóicos do Hemisfério Sul.

A origem de Elcanidae, como refletida na distribuição do grupo, se mostra ser laurásica, com o registro mais antigo oriundo do Triássico Inferior da Ásia, bem distribuídos na Eurásia durante o Jurássico Inferior até o Jurássico Superior. Durante o Cretáceo Inferior, o grupo atinge a Península Ibérica (Espanha) e o Brasil, via África, quando então todo o grupo foi extinto.

Raphidioptera

Os raphidópteros hoje são abundantes e diversificados, estando ausentes no Hemisfério Sul, muito embora existam bons registros para o Cretáceo brasileiro. São insetos de fácil reconhecimento por possuírem um peculiar alongamento do pronoto e cabeça triangular, que lhes dão um aspecto de cobra, daí a razão de seu nome popular "snake-fly", equivalente em português, mosca-cobra, muito embora nada tenha a ver com moscas, muito menos com cobras.

Os registros mais antigos de Raphidioptera datam do Jurássico, sendo conhecidos seis gêneros, distribuídos no Jurássico Inferior da Inglaterra (três espécies), no Jurássico Superior da Alemanha (uma espécie), da Rússia (duas espécies), do Turquestão (duas espécies) e do Kasaquistão (uma espécie). Para o Cretáceo, são conhecidos quinze gêneros no Cretáceo Inferior, com ocorrência de três espécies na China, seis na Mongólia, sete na Rússia, uma na Inglaterra, uma no Canadá e seis no Brasil (WILLMANN, 1994; MARTINS-Neto, 2003b).

Para o Terciário, os registros são todos para o Oligoceno e incluídos nos gêneros recentes *Fibla*, *Raphidia* e *Inocellia*. As espécies conhecidas são três para o âmbar Báltico, seis para os sedimentos de Florissant, Colorado, e uma para o Oligoceno da Alsácia, França (ASPÖCK, 1986).

São vinte e seis os gêneros conhecidos para a Família Raphidiidae (ASPÖCK, 1986). Os gêneros

conhecidos de Inocellidae são cinco: *Parainocellia*, com cinco espécies, *Inocellia*, com cinco espécies, *Fibla*, com quatro espécies, *Negha*, com duas espécies, e *Indianoinocellia*, monotípico.

A distribuição geográfica de Raphidioptera é quase que exclusivamente holártica, exceto pela parte sudeste e noroeste da América do Norte. As duas únicas famílias representadas atualmente, Raphidiidae e Inocellidae, possuem distribuição equivalente, ocorrendo em toda a Europa, nas partes não tropicais da Ásia, no norte da África e no sudeste e nordeste da América do Norte, com o número maior de espécies entre os paralelos 35° e 50° N. Grande parte do Norte da Europa e da Ásia é habitada por muito poucas espécies (duas ou três, segundo ASPÖCK, 1986). Na América do Norte os registros ocorrem perto de 50°. Nas partes mais ao sul do Leste asiático a distribuição se dá em regiões paleárticas. Os registros mais ao sul de Raphidioptera na Ásia são provenientes de Israel, do norte do Irã, do Paquistão, de Caxemira, de Burma, do Vietnã e de Taiwan, da África (Montanhas Atlas), e da América, na parte central do México. Nas regiões mais ao sul, a distribuição se dá em ambientes mais ou menos restritos a altas altitudes, com baixas temperaturas durante o inverno.

A maioria das espécies possui uma distribuição monocêntrica e preferentemente estática. Existem apenas poucas espécies com grande distribuição. Todas as espécies ocorrentes na Europa, na Ásia ou na África pertencem a gêneros distintos dos que ocorrem na América. A região do Mediterrâneo é um dos pontos preferenciais de distribuição dos Raphidioptera, contendo cerca de cem espécies. Na Ásia Central, o número de espécies é em torno de trinta, enquanto que no sudoeste da América do Norte, o número é vinte e cinco.

Durante o Mesozóico, o grupo estava bem representado na Europa e na Ásia, com registros no Jurássico Inferior da Inglaterra, Alemanha e Turquestão, no Jurássico Superior da Rússia e Mongólia. No Cretáceo Inferior, existem registros para a Inglaterra e a Espanha na Europa, para a Rússia, a Mongólia e a China, na Ásia, para o Brasil na América do Sul e para o Canadá na América do Norte. O registro no Terciário restringe-se a

ocorrências no âmbar Báltico e no Oligoceno francês, na Europa e Oligoceno de Creede e Florissant na América do Norte. A fauna atual, como visto, restringe-se ao leste da América do Norte, norte da África, no Mediterrâneo, na Europa e na Ásia.

Contrário ao analisado nos grupos anteriores, a distribuição paleogeográfica dos Raphidioptera é eminentemente laurásica, tendo surgido provavelmente no Mediterrâneo, ocupando, ao longo do tempo, a Europa, a Ásia e o Oeste da América do Norte, via Leste Asiático, e atingindo o Brasil, via África (registro mais ao sul conhecido), assinalando a extinção do grupo, localmente.

Neuroptera

A neuropterofauna da Formação Santana é composta por cinquenta e cinco espécies, distribuídas em trinta e três gêneros. Dentre os Neuroptera estão representadas as famílias Ascalaphidae, Myrmeleontidae, Psychopsidae, Chrysopidae, Berothidae, Sisyridae, Nemopteridae, Babinskaiidae, Paleoleontidae, Roeslerianidae e Makarkiniidae que, à exceção das quatro últimas, todas as demais possuem representação atual. Os Raphidioptera estão representados por três gêneros e três espécies e os Megaloptera por um gênero e uma espécie.

A fauna de neurópteros do Cretáceo brasileiro exhibe diversas particularidades, dentre elas o fato de que, até o momento, nenhum gênero é conhecido para outras localidades, exibindo, portanto, um elevadíssimo grau de endemismo. Babinskaiidae, Paleoleontidae, Roeslerianidae e Makarkiniidae são famílias inteiramente extintas. Durante o Cretáceo, no entanto, paleoleontídeos estão representados na Ásia, no Canadá, na Espanha e na Inglaterra (MARTINS-NETO, 2003b). Os Nemopteridae estão ausentes na fauna brasileira atual, apesar de terem sido abundantes e diversificados durante o Cretáceo, com três gêneros e cinco espécies descritas. Os mirmeleontídeos dominam a neuropterofauna da Formação Santana, com dez gêneros (37%) e vinte quatro espécies (46%).

O registro fossilífero de neurópteros nemopteróides é extremamente escasso, com poucas formas noticiadas. A primeira citação é a de

Marquettia americana (Cockerell) Carpenter 1960, descrita para o Mioceno de Florissant, Colorado. DWIGHT & KIRBY (1959) descrevem *Olivierina metzelli* para o Oligoceno de Montana, mas CARPENTER (1960) a sinonimizou com *Marquettia americana*. MARTINS-NETO & VULCANO (1989) descreveram *Roesleriana exotica*, *Cratonemopteryx audax* e *Cratonemopteryx robusta* para os sedimentos da Formação Santana (Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil) Em 1997, os mesmos autores descreveram mais uma espécie, *Cratonemopteryx speciosa* Martins-Neto & Vulcano, para a Formação Santana.

NEL (1991) assinala a única ocorrência possível de Nemopteroidea em sedimentos do Oligoceno francês (*Stenonemiinae* gen. et sp. *indet.*), e MARTINS-NETO (1992b) descreve *Krika pilosa* para o Cretáceo Inferior brasileiro, elevando a cinco as espécies conhecidas para a América do Sul. Esta passa a ser, assim, a documentação mais abundante e diversificada que se tem conhecimento sobre Nemopteroidea, bem como, o registro mais antigo. Nenhum Crocidae, até o presente momento, foi encontrado no registro fóssilífero.

A distribuição geográfica dos Crocidae é eminentemente gonduânica, ocupando parcialmente a América do Sul, a África, a Austrália, o Oriente Médio, a Península Ibérica, o Mediterrâneo e a Índia. Na América do Sul, estão representadas espécies dos gêneros *Pastranaia* (Argentina), *Moranida* (Venezuela e Peru), *Veurise* (Argentina) e *Amerocroce* (Bolívia). Na Austrália, estão representadas espécies dos gêneros *Austrocroce* e *Carnarviana*. Os gêneros *Laurhervasia*, *Thysanocroce*, *Concroce* e *Tjederia* estão representados por espécies apenas na África do Sul. Espécies do gênero *Josandrevia* estão representadas no centro e norte da África, além da Espanha, na Península Ibérica. *Croce* possui espécies representadas em Israel, na Arábia, no Paquistão, no Mediterrâneo, no Egito, na Líbia e na Índia. *Pterocroce* possui espécies representadas na Arábia, no Irã, no Mediterrâneo, no Egito, na Argélia, no Chade, em Marrocos, na Tunísia, no Chipre, na Espanha e em Portugal. *Dielocroce* possui espécies representadas na Turquia, no Irã, no Iraque, em Israel, na Anatólia, no Afeganistão, em Marrocos, no Egito, na Argélia, no Sudão e no Quênia. Espécies do gênero *Anacroce* são encontráveis no Mediterrâneo, no Egito e em Israel e as do gênero *Afghanocroce* no Afeganistão e no Irã

(dados de HÖLZEL, 1975 e ASPÖCK *et al.*, 1980). No presente estágio do conhecimento, nenhuma espécie de Crocidae está representada no Brasil. Segundo levantamento da literatura disponível, mais de 60% das espécies de crocíneos *sensu lato* conhecidos são provenientes do Mediterrâneo.

A família Nemopteridae *sensu lato* abriga um número relativamente pequeno de gêneros (pouco mais de trinta), distribuídos principalmente na África, no Oriente Médio e no Mediterrâneo, com alguns representantes na América do Sul (exceto no Brasil) e na Austrália. Os gêneros *Nemoptera* e *Lertha* possuem espécies representadas na Europa, Mediterrâneo e norte da África. Os gêneros *Halter* e *Savignyella* possuem espécies representadas no norte da África. *Semirhynchia*, *Nemopistha* e *Nemeura* possuem espécies na Etiópia; *Parasicyoptera* em Socotra; *Brevistoma* na Nigéria; *Knersvlaktia*, *Derhynchia*, *Halterina*, *Sicyoptera*, *Palmipenna*, *Barbibucca*, *Nemopterella* e *Nemia*, no sul da África. Na América do Sul, há apenas uma espécie chilena do gênero *Stenorhachus*. Na Austrália apenas estão representadas espécies do gênero *Chasmoptera*. No presente estágio do conhecimento, nenhuma espécie de Nemopteridae está representada no Brasil (dados de TJEDER, 1967).

O pronunciado endemismo de Nemopterinae *sensu lato* no sul da África (80% dos gêneros e em torno de 94% das espécies), segundo TJEDER (1967), combinados com preferências de habitat restrito e breves períodos de emergência sazonais são dados que atestam a fragilidade do grupo, em termos de sobrevivência. PICKER (1984) demonstrou que pelo menos um gênero e várias espécies do sudoeste africano foram extintos devido à interferência humana em seus habitats. Muitas das espécies únicas, capturadas de 80 a 130 anos atrás, nunca foram reencontradas, e 56% de todas as espécies sul-africanas foram capturadas apenas uma única vez, ou eram restritas a um único habitat. Ainda segundo TJEDER (1967), 58% de todas as espécies de nemopteríneos *sensu lato*, estão na África.

O registro fóssilífero de Nemopteridae é extremamente escasso, com ocorrências no Cretáceo Inferior do Brasil, no Oligoceno de Florissant, Colorado, e no da França. A origem do grupo, baseando-se na distribuição atual, deveria ser

gonduânica, haja vista seu bom estabelecimento no Hemisfério Sul. A ausência de fósseis, sobretudo na Austrália e na Ásia são argumentos contrários, mas representantes na fauna atual na Austrália e na Índia, corroboram a primeira hipótese, de uma origem gonduânica para o grupo.

A dificuldade maior é o desconhecimento dos ancestrais do grupo (provavelmente outros grupos de Neuroptera, com registros bem documentados durante o Mesozóico do Gondwana). Levando-se em consideração um ancestral hipotético, oriundo da Austrália, o grupo teria atingido o Sul da Ásia e a Europa ainda no Cretáceo, atingindo o Brasil, via África. Durante o Terciário, o grupo estaria bem estabelecido no Mediterrâneo durante o Oligoceno, onde estão representados até hoje. No Hemisfério Sul, durante o Cretáceo Inferior, a dispersão deve ter-se dado para sul e oeste, atingindo a América do Norte, via América Central, durante o Oligoceno. O

grupo se estabelece na América do Sul (Argentina, Peru, Venezuela e Bolívia), no sul e no norte da África e na Austrália. A presença do grupo na Índia seria mais bem explicada após a sua agregação na Ásia do que anteriormente, quando ainda estava agregada à Antártida. A ausência do grupo atualmente no Brasil não seria argumento contrário a uma origem laurásica, pois é muito provável que seja encontrado na Floresta Amazônica (já que há registro na parte peruana da mesma floresta, não havendo motivos para não existir no Brasil) (Fig.1).

Ao contrário dos Raphidioptera, que atingiram o Brasil durante o Cretáceo Inferior, aonde vieram a se extinguir, os Nemopteridae provavelmente efetuaram o caminho inverso. Diversas ocorrências pontuais na fauna atual são testemunhos de uma diversidade muito maior no passado, embora seja também um fato que o grupo está em visível declínio e em vias de total extinção.



Figura 1. Representantes da flora provenientes do Membro Crato da Formação Santana (não descritos).

A CONTRIBUIÇÃO DA PALEOENTOMOFAUNA DA FORMAÇÃO SANTANA PARA A PALEOCLIMATOLOGIA

Evidências de estresse ambiental ocasionado por alterações climáticas, na paleoentomofauna da Formação Santana

Insetos tendem a aumentar em tamanho sob temperaturas altas e gradientes ótimos de temperatura proporcionam condições igualmente ótimas à proliferação de insetos, favorecendo, conseqüentemente, a diversidade (ALEXANDER, 1968). A franca expansão dos vegetais durante o Cretáceo (NIKLAS *et al.*, 1985) sugere a existência de temperaturas elevadas e/ou gradientes ótimos de temperatura. LIMA (1983), a partir da análise da microflora presente na Formação Santana, inferiu uma situação paleoclimática com tendência à aridez para seus depósitos. Alguns insetos de sua paleoentomofauna, contudo, como as esperanças (Ensífera Katydididae), quando em populações dominantes (como é o caso no Araripe), são indicadores de clima quente e úmido, como demonstrou RENTZ (1972), a partir de catídidos atuais.

Gafanhotos (Locustopsidae e Elcanidae) são os insetos dominantes na Formação Santana. A fauna de gafanhotos da Formação Santana, ao contrário de todos os outros grupos aí representados, é bastante peculiar, pois todos os espécimes analisados estão preservados em posição *post-mortem* natural (asas em posição de descanso, sobrepostas). Bem preservados (90% estão intactos), os gafanhotos mostram-se totalmente articulados, tridimensionais. Há uma parcela muito pequena com alguma parte do corpo faltando (geralmente a cabeça e os membros), e outra equivalente só com as asas, ou ainda algum fragmento do corpo. Mesmo nesse último caso, as asas ainda estão em posição de descanso, às vezes ligeiramente deslocadas, o que é perfeitamente compatível com um curto transporte.

Quando um inseto morre se debatendo na água, a posição de fossilização é totalmente distinta, com as asas distendidas e pernas afastadas. Considerando que os outros elementos da paleoentomofauna estão preservados de forma mais comum, com as asas abertas (sinal de afogamento), inclusive os grilos, que ocupavam – e ainda ocupam – os mesmos nichos dos

gafanhotos, avalia-se que, mais que simples afogamento, a mortalidade em massa desses gafanhotos (e também esperanças, como será visto adiante) foi condicionada por uma situação de estresse ambiental.

A mortandade de gafanhotos como resposta a catástrofes, como vulcões e nuvens tóxicas exaladas por sobre o lago seria inviável, pois não atingiriam a apenas um grupo (e não existem evidências de eventos catastróficos dessa natureza na Formação Santana). A observação de gafanhotos modernos, contudo, mostra que espécies migratórias atuais (que possuem o mesmo morfotipo das da Formação Santana) possuem um mecanismo em seu metabolismo que lhes desperta uma necessidade de acasalamento e procriação vertiginosa quando o gradiente comida/temperatura é ótimo, multiplicando a população em escala geométrica. Com o aumento da população, o mesmo mecanismo é ativado e todos ao mesmo tempo, através de um feromônio, formam nuvens e migram, arrasando a vegetação por onde passam. Nesse ponto, a população ainda é grande, mas a comida fica escassa; quase que instantaneamente, outro feromônio atua, como que “desativando” o gafanhoto, e ocorre algo como “suicídio em massa”, estabilizando novamente a população, até que o ciclo inicie novamente.

Acredita-se, pois, que a mortandade registrada na Formação Santana deva corresponder a um fenômeno equivalente ao observado hoje, já que o morfotipo é o mesmo (longas asas do tipo migrador). A população elevada (a taxa de espécimes de gafanhotos na Formação Santana corresponde a uma relação de 1.000 para 1 em qualquer outro depósito conhecido) e as peculiaridades tafonômicas sugerem uma mortalidade em massa. No caso da Formação Santana, essa mortalidade é ainda mais dramática, pois parece ser definitiva, marcando o último registro do grupo para todo o Gondwana. O registro definitivo para a Laurásia é o do Cenomaniano da Mongólia, quando os Locustopsidae se extinguíram totalmente.

A mesma análise efetuada pode ser aplicada aos Elcanidae, pois, afora os Locustopsoidea, é o único grupo na Formação Santana que apresenta o mesmo tipo de peculiaridade tafonômica (Figura 2A-H). Uma distinção interessante, porém, é evidenciada: ao contrário da explosiva diversidade dos Locustopsidae, os Elcanidae possuem registros de centenas de espécimes

distribuídos apenas em um gênero (evidência de estresse ambiental). Como os Elcanidae compartilhavam o mesmo nicho dos gafanhotos, a suposta devastação ocorrida na vegetação local pelos gafanhotos pode ter desequilibrado o hábitat dos Elcanidae.

Outras duas peculiaridades sobre a fauna de Elcanidae da Formação Santana dizem respeito ao

número de espécimes coletados de *C. zessini*, que é similar ao volume de amostras coletadas de Locustopsidae, e o número de espécimes de *C. damianii*, pelo menos cem vezes maior que o de *C. zessini*, o que permitiria supor a existência de milhares de espécimes da mesma espécie nos tempos de deposição da Formação Santana.

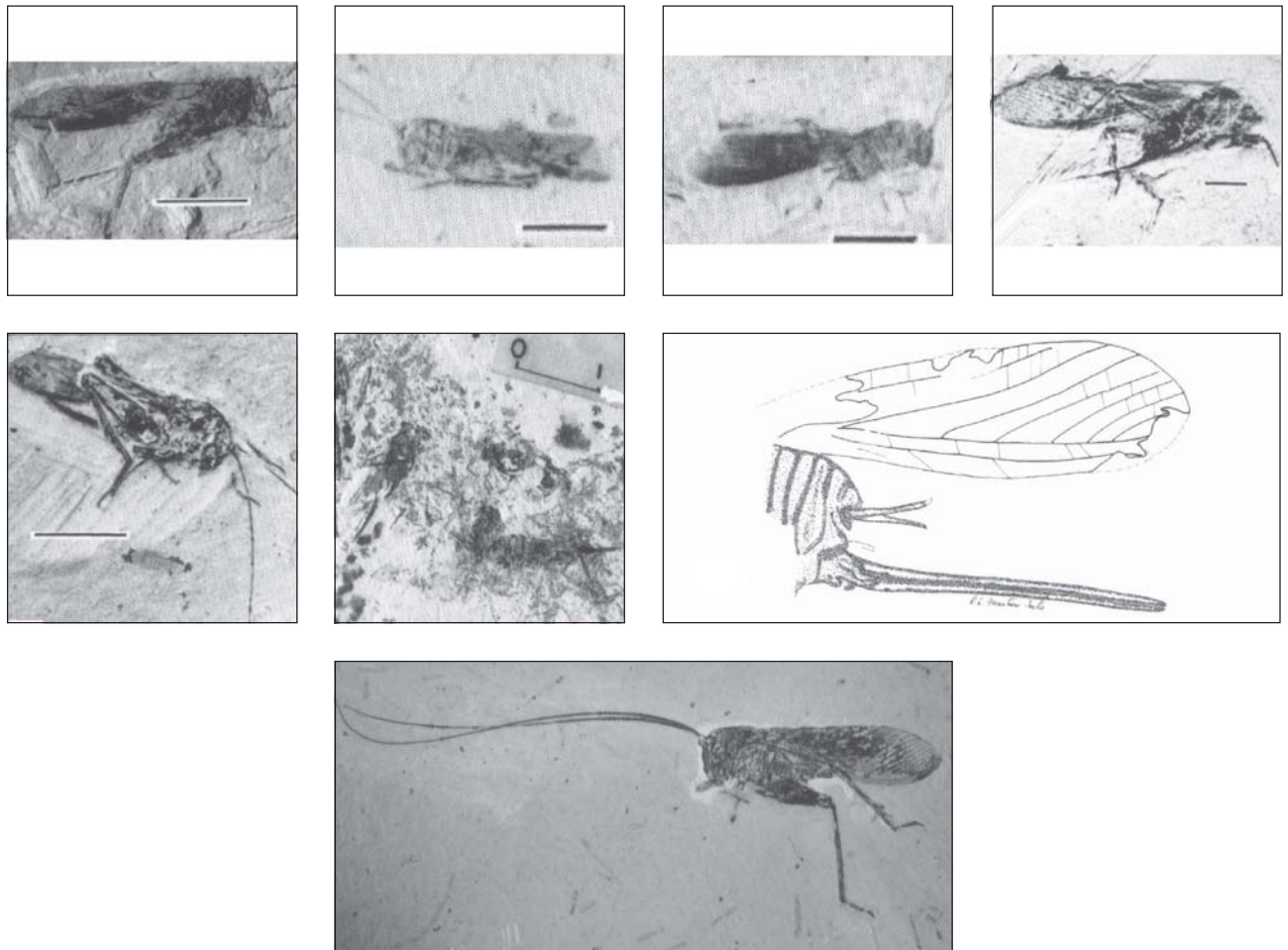


Figura 2. (A-H) Representantes de Orthoptera Elcanidae, provenientes do Membro Crato.

A Figura 3 mostra uma tendência de aumento do tamanho das espécies, ao longo do tempo, associável a um aumento global das temperaturas. O gráfico reflete perfeitamente essa curva, com uma única exceção: *Cratoelcana damianii*, da Formação Santana, que possui dimensões compatíveis com as espécies do Jurássico da Eurásia, contrário à presença de *Cratoelcana zessini* na Formação Santana, cujo

tamanho é compatível com a tendência do gráfico. Localmente, entretanto, na Bacia do Araripe, acredita-se que a explosão da diversidade dos Locustopsidae, associada ao clima, devastou a vegetação, reduzindo drasticamente o quociente ótimo para os Elcanidae, acarretando um nanismo ecológico na população de *C. damianii*, por falta de comida, e culminando na total extinção do grupo. Outra evidência de estresse

ambiental na população de Elcanidae é a presença de um espécime patológico de *C. damianii* (Fig.2G), exibindo a morfologia típica de *C. damianii*, mas com aspectos morfológicos de *C. zessini*.

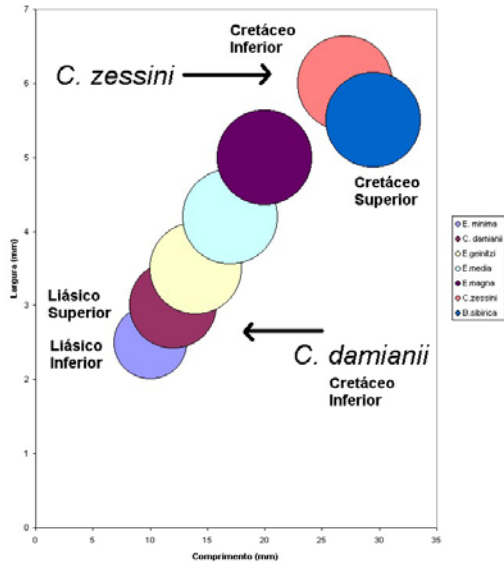


Figura 3. Variabilidade morfológica conhecida de tégminas de Elcanidae: de baixo para cima, respectivamente, *Elcana minima* (Liássico Inferior), *E. geinitzi*, *E. media* e *E. magna* (Liássico Superior), *Cratoelcana damianii* e *Cratoelcana zessini* (Cretáceo Inferior) e *Baisselcana sibirica* (Cretáceo Superior). Exceto por *Cratoelcana damianii*, todas as espécies mantêm uma tendência ao aumento de tamanho ao longo do tempo.

Outra particularidade, no que diz respeito às espécies do gênero *Cratoelcana*, é sua amplitude: *C. zessini* é encontrável tanto no nível de calcário laminado (Membro Crato, base da Formação Santana) quanto no nível das concreções (Membro Romualdo, topo da Formação Santana), após um intervalo de intenso episódio de evaporação (nível de gipsita, Membro Ipubi, nível médio da Formação Santana). Já *C. damianii* é encontrável apenas no nível de calcário laminado (MARTINS-NETO, 1992a), o que é coerente com a Figura 3, onde o último registro de Elcanidae se dá no Cenomaniano da Sibéria, com apenas a espécie *Baisselcana sibirica* Sharov 1968, de dimensões compatíveis com a tendência.

Os grupos de insetos que ocuparam os mesmos nichos dos elcanídeos, como é o caso dos grilos arborícolas, também sofreram estresse ambiental, mais especificamente nanismo ecológico, como apontado por MARTINS-NETO (1991a). Na fauna atual, esperanças

e grilos arborícolas vivem em simpatria, e qualquer distúrbio no hábitat de um grupo afeta a ambos.

Mas não são somente os gafanhotos que evidenciam mortalidade em massa na Formação Santana: os Ephemeroptera, assim como *Dastilbe* (peixes ósseos, Fig. 4IB e 4IIB), também ocorrem em grande quantidade, eventualmente ocorrendo nos mesmos níveis (Fig. 5a), mas, preferencialmente, compondo horizontes distintos. Os horizontes contendo *Dastilbe* precedem os de Ephemeroptera e sucedem altas concentrações de níveis algálicos depositados, pobres em fósseis preservados. Enquanto que os Elcanidae seriam alóctones ao paleolago Araripe, *Dastilbe* e Ephemeroptera seriam autóctones (foram observados em campo, horizontes com concentrações de 100 a 200 espécimes por metro quadrado). Assim, mesmo que as causas da mortalidade em massa verificada nas esperanças não tenham sido decorrentes de problemas no lago, a mortalidade em massa de *Dastilbe* e de Ephemeroptera estaria diretamente relacionada ao lago em si, quer por alterações climáticas (evaporação do lago), ou por alterações na composição da água (pH, salinidade, temperatura, nível de oxigênio, etc.), dentre outros fatores.

Após a deposição do calcário com alta concentração de algas, pobre em fósseis, se inicia uma deposição de calcário amarelado, com baixa concentração de algas, ricamenteossilífero, seguindo-se lâminas de calcário laminado muito puro, quase sem algas (Fig.5a), notavelmente oxidado (amarelo-avermelhado a vermelho), fossilífero, passando para um calcário acimentado, repetindo-se então o ciclo. Os horizontes de mortalidade de *Dastilbe* são encontráveis logo após os pacotes de depósitos de algas, sugestivo de que estas, de alguma forma, seriam responsáveis pela mortalidade dos peixes. Os horizontes de mortalidade das ninfas de Ephemeroptera são encontráveis nos níveis do calcário avermelhado, que sugere episódios de lâminas d'água muito rasas e exposição ao sol. O nível de calcário acimentado (Fig. 5d, g), que sugere períodos mais úmidos, contém diversas espécies com tamanho reduzido, em contraste com espécies do mesmo gênero que ocorrem nos níveis mais claros. Os níveis de calcário mais escuro (Fig.4IA 4IIA) possuem pelo menos uma dezena de horizontes.



IA



IB



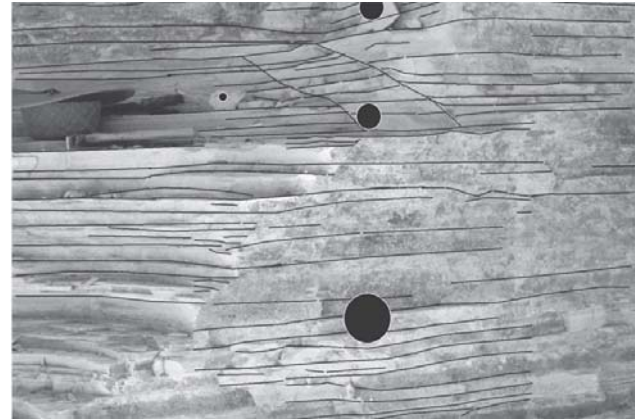
IIA



IIB



IIIA



IIIB

Figura 4. Seqüência I: Detalhe do afloramento do Membro Crato (Mina Pedra Branca). A) vista geral; B) detalhe do horizonte de mortalidade de *Dastilbe*. Estrutura quadrangular, 1m². Seqüência II: mesma localidade anterior. A) vista geral da deposição dos calcários laminados, sendo observáveis níveis mais claros em alternância com mais escuros; B) detalhe do horizonte de mortalidade de *Dastilbe* (realçados com retângulos). Seqüência III: mesma localidade. A) detalhe em perspectiva lateral do horizonte de mortalidade de *Dastilbe* (indicado com o martelo) e em B) o mesmo perfil realçando as marcas onduladas (reforços horizontais) e uma pequena falha local (reforços perpendiculares). Os círculos representam, de baixo para cima, respectivamente, níveis de acúmulos de algas, nível de mortalidade de *Dastilbe* (indicado pelo martelo), nível de associação *Dastilbe*/insetos (círculo menor) e nível de insetos.

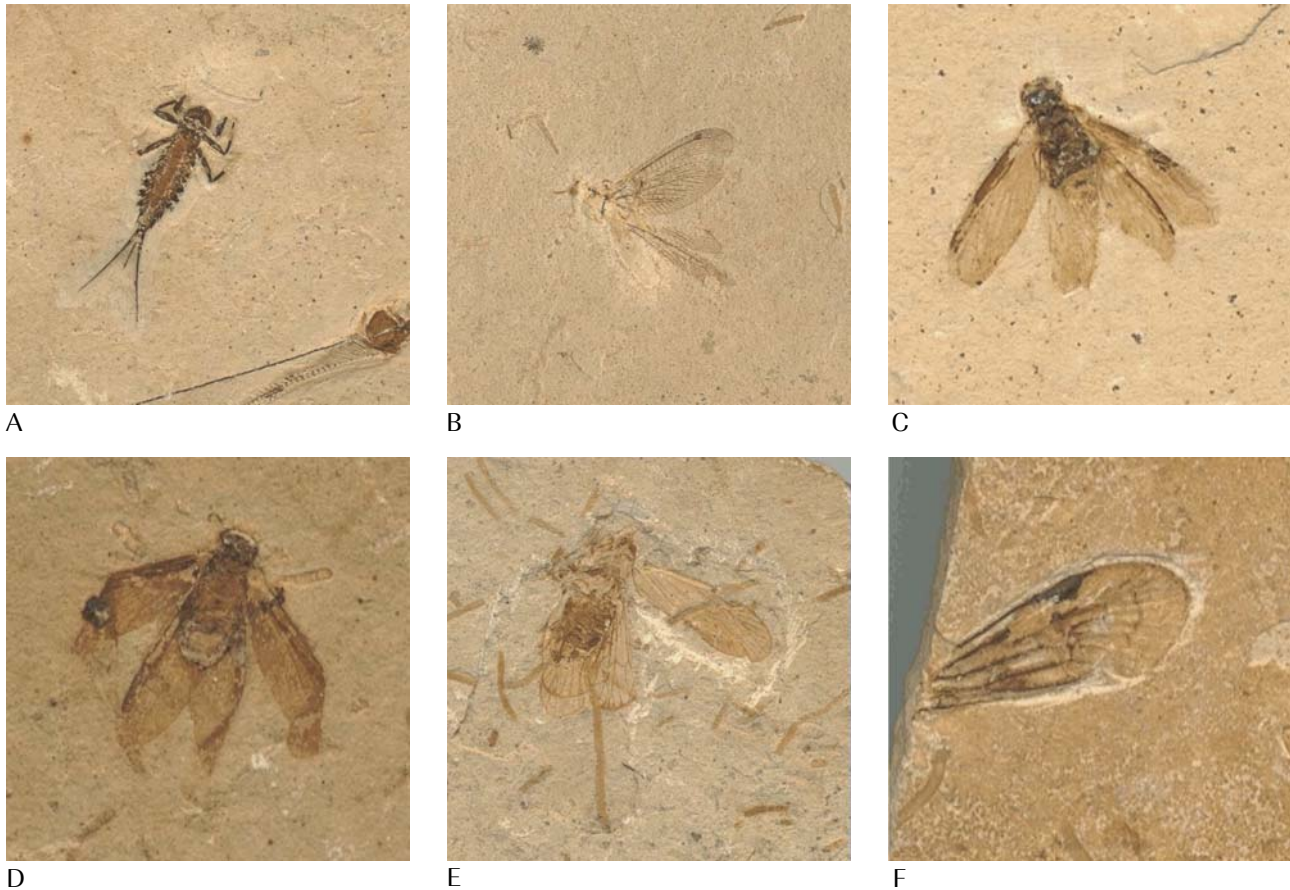


Figura 5. Representantes de insetos provenientes do Membro Crato da Formação Santana: a) Ephemeroptera, b) Neuroptera, c-d) Isoptera, e-f) Auchenorrhyncha, todos descritos por MARTINS-NETO (2002).

No que diz respeito a possíveis sugestões de estresse ambiental, verifica-se que alguns grupos não sofreram nenhum, como é o caso das espécies *Caatingatermes cellulosa* (Isoptera), que ocorre, sem alterações de comprimento, tanto no nível de calcário amarelado quanto no de calcário acinzentado (Fig.5d), bem como é o caso de *Raptortrichops sukatchevae* (Trichoptera), ocorrendo tanto no calcário amarelado, quanto no calcário acinzentado. Algumas espécies, como por exemplo, *Scherbakovia estupefacta* (Auchenorrhyncha), ocorrem no calcário amarelado, no calcário avermelhado e no acinzentado. Outras, no entanto, sugerem maior sensibilidade aos períodos mais úmidos (calcário acinzentado), como é o caso de *Pandora parafitopterixia* (Auchenorrhyncha), de dimensões maiores, que ocorre no calcário amarelado (Fig.5f), e *Pandora nervosa*, de dimensões sensivelmente menores, que ocorre nos calcários acinzentados

(Fig.5g), bem como as demais, assinaladas na Tabela 1, que correspondem a 14% da paleoentomofauna conhecida, provavelmente em decorrência de especiação alocrônica.

Evidências de estresse ambiental em Ephemeroptera da Formação Santana, com níveis de mortalidade em massa detectados, sendo, provavelmente, causados pela diminuição cíclica progressiva do nível da lâmina d'água, até sua total evaporação, já haviam sido discutidas por MARTINS-NETO (1996). Transportando esse dado aparentemente local, agora para explicar eventos globais, pode ser observado que o mesmo tipo de fenômeno ocorreu em todos os complexos lacustres ao longo de uma possível faixa tropical que abrangeiria as associações desde a Mongólia, o norte da China, a Transbaikalia, até o noroeste da África, atingindo o nordeste do Brasil, tendo como provável agente causador o clima (tropical tendendo a aridez).

Tabela 1. Variação de comprimento entre espécies do mesmo gênero de insetos da Formação Santana.

ORDEM	GÊNERO	Espécies	Comprimento
Neuroptera	<i>Mesypochrysa</i>	<i>Mesypochrysa criptovenata</i>	20 mm
		<i>Mesypochrysa confusa</i>	10 mm
		<i>Blittersdorffia dicotomica</i>	33 mm
	<i>Blittersdorffia</i>	<i>Blittersdorffia pleoneura</i>	28 mm
		<i>Blittersdorffia volkheimeri</i>	17,5 mm
		<i>Pseudonymphes araripensis</i>	15 mm
	<i>Pseudonymphes</i>	<i>Pseudonymphes zambonii</i>	6 mm
		<i>Neurastenyx gigas</i>	86,5 mm
	<i>Neurastenyx</i>	<i>Neurastenyx araripensis</i>	56 mm
		<i>Neurastenyx polyhymnia</i>	42 mm
		<i>Cratoneura longissima</i>	36 mm
	<i>Cratoneura</i>	<i>Cratoneura pulchella</i>	30 mm
		<i>Araripegryllus marianoi</i>	21 mm
	<i>Araripegryllus</i>	<i>Araripegryllus camposae</i>	10 mm
		<i>Araripegryllus nanus</i>	7 mm
		<i>Cearagryllus perforatorius</i>	32 mm
	<i>Cearagryllus</i>	<i>Cearagryllus polianthus</i>	25 mm
		<i>Cearagryllus robustus</i>	22 mm
<i>Cearagryllus gorochovi</i>		17 mm	
Ensifera	<i>Caririgryllus</i>	<i>Caririgryllus elongatus</i>	16 mm
		<i>Caririgryllus mesai</i>	9 mm
		<i>Caririgryllus brevipterus</i>	6 mm
	<i>Olindagryllus</i>	<i>Olindagryllus rotundus</i>	26 mm
		<i>Olindagryllus obliteratus</i>	15 mm
		<i>Cratoelcana zessini</i>	30 mm
Caelifera	<i>Cratozeunerella</i>	<i>Cratoelcana damianii</i>	13 mm
		<i>Cratozeunerella titanella</i>	40 mm
		<i>Cratozeunerella soaresi</i>	31 mm
		<i>Cratozeunerella neotropica</i>	23 mm
Ephemeroptera	<i>Costalimella</i>	<i>Costalimella zucchi</i>	9 mm
		<i>Costalimella nordestina</i>	6 mm
		<i>Cratorella magna</i>	7 mm
Trichoptera	<i>Cratorella</i>	<i>Cratorella media</i>	3,5 mm
		<i>Cratorella minuta</i>	3 mm
		<i>Protodelphax rhinion</i>	9,7 mm
Auchenorrhyncha	<i>Protodelphax</i>	<i>Protodelphax miles</i>	8,3 mm
		<i>Protodelphax chamus</i>	5,9 mm
		<i>Cretosphex magnus</i>	15 mm
Hymenoptera	<i>Cretosphex</i>	<i>Cretosphex parvus</i>	10 mm

Confrontando-se esse dado com o zoneamento climático do Cretáceo Inferior proposto por VAKHRAMEEV (1978), verifica-se que a distribuição da paleoentomofauna conhecida em lagos tropicais da Mongólia, do norte da China, da Transbaikalia e do norte da África se encaixa perfeitamente no mapa de Vakhrameev. A análise do conteúdo faunístico do Araripe, entretanto, sugere que o limite inferior da zona tropical árida de VAKHRAMEEV (1978) deveria, necessariamente, passar pelo nordeste do Brasil. É possível que o autor não dispusesse, na época de composição dos mapas, dos dados atuais sobre a microflora do Araripe, que são, agora, corroborados pela análise da paleoentomofauna.

Variabilidade morfológica refletindo especiação aloclônica e estresse ambiental

Estudos abordando a variabilidade morfológica de Elcanidae já foram efetuados por MARTINS-NETO

(1992a, 1995a). A Figura 6 mostra a variabilidade morfológica da tégmina de *Cratoelcana damianii*, onde se pode observar a existência de uma pequena tendência à individualização de três nuvens: (a) espécimes com tégminas entre 9 e 13 mm de comprimento e entre 2 e 2,5 mm de largura (nuvem inferior); (b) espécimes com tégminas entre 8,5 e 14 mm de comprimento e entre 2,5 e 3,5 mm de largura (nuvem mediana); e (c) espécimes com tégminas entre 10 e 14 mm de comprimento e entre 3,5 e 4 mm de largura (nuvem superior). A concentração maior se verifica na nuvem intermediária, e as nuvens inferior e superior seriam indícios de individualização de populações simpátricas, ocasionadas por defasagem no ciclo de vida. Poderia ser sugerido que a nuvem inferior ainda não teria problemas com o fluxo gênico da nuvem dominante. Tampouco o teria a nuvem superior em relação à nuvem dominante, mas já seria menos freqüente a ocorrência de fluxo gênico entre a nuvem inferior e a superior.

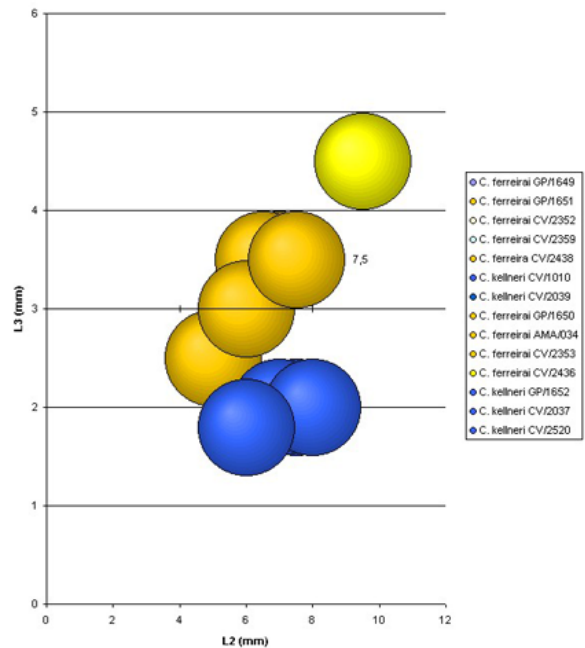


Figura 6. Variabilidade morfológica das espécies do gênero *Cratodactylus*, onde nota-se duas tendências aproximadamente lineares bem definidas da relação L2/L3 (comprimento do corpo/comprimento do corpo até o fêmur) das duas espécies conhecidas: a nuvem a 45° corresponde a *C. ferreirai* e a nuvem a 30° corresponde a *C. kellneri*, ambas de MARTINS-NETO (1999a).

O mesmo ocorre com a espécie *Cratoelcana zessini*, onde, embora o número de amostras analisadas seja sensivelmente menor, pode-se notar a tendência à individualização também de três nuvens. Essa espécie, com um tamanho três vezes maior que o da espécie anterior, foi contemporânea daquela (uma evidência pode ser observada na Fig.2F, onde ambas espécies estão preservadas na mesma amostra).

Outro fato interessante a ser observado é que essa mesma tendência pode ser aplicada no grupo como um todo, e não apenas localmente (Fig. 3), ao longo do registro geológico, com as ressalvas discutidas anteriormente.

MARTINS-NETO (1991a) foi o pioneiro na utilização destes conceitos aplicados a fósseis, utilizando-se de 632 espécimes de grilos (Ensifera) provenientes do nível de calcário laminado do Membro Crato (Formação Santana, Bacia do Araripe), obtendo os seguintes resultados: a) todos os espécimes adultos observados são macrópteros e existe grande variação de tamanho entre as espécies, e até mesmo entre espécimes da mesma espécie. Esse fenômeno não pode ser confundido com simples variação ontogenética, que envolve jovens de vários estágios de crescimento e adultos. No caso, as observações atêm-se às variações entre espécimes adultos (pleno desenvolvimento das asas e do ovipositor) do mesmo sexo. Todas essas variabilidades morfológicas verificadas são sugestivas de especiação alocrônica, no caso, como decorrência, provavelmente, de separação temporal oriunda da defasagem da população adulta, tendo como agente as alterações climáticas; b) a morfologia do Ensifera do Araripe reflete efeitos da densidade da população, pois todos eles são macrópteros, característica encontrada em populações de densidade alta. Em decorrência, deviam possuir maior poder de dispersão através do vôo, sendo lícito supor que deveriam ser mais constantes as migrações e colonizações. Portanto, muito provavelmente, os Ensifera da Formação Santana constituem parte de uma população florescente, com indivíduos em extrema aproximação. Se o padrão dessas espécies seguir aquele verificado hoje, devem ter sido indivíduos passivos. Não sendo agressivos, não haveria maior desenvolvimento da territorialidade; conseqüentemente, diminuiriam as "chamadas" para a formação do par e a probabilidade de atração de fêmeas geograficamente mais distantes. Em termos de

especiação, em populações de densidade alta, como sugere ser a dos Ensifera do Araripe, o fluxo genético é facilitado e os espécimes são mais suscetíveis à especiação alocrônica, corroborando o que se depreende da variação morfológica verificada. Essa, por sua vez, é efeito daquela; c) evidências de isolamento reprodutivo, pela ocorrência, em um mesmo horizonte, de espécimes com grande variabilidade morfológica. O próprio tamanho é impedimento ao fluxo genético, que será mantido em espécimes de tamanho similar; d) partindo-se do pressuposto de que as espécies do Araripe possuíam ciclo de vida semelhante ao das atuais (um ano), através da especiação alocrônica é justificável a grande quantidade de espécies. Apesar de se estar diante de escalas de tempo geologicamente desprezíveis (um ano), pode-se perfeitamente aceitar a existência de dezenas (senão centenas) de espécies em um mesmo nível estratigráfico. A separação de espécies por camadas milimétricas de sedimento significaria a alternância de, por exemplo, 50 gerações de espécies de grilos contidas em 5 mm de espessura; e) conforme as observações, os Ensifera da Formação Santana parecem se ajustar à especiação alocrônica, esta verificada e testada na fauna atual. Entretanto, em se tratando de fósseis, alguns ajustes são necessários, considerando o fator tempo, em escala infinitamente superior à que é possível acompanhar hoje. Por essa razão, se hoje observamos cinco, dez ou quinze gerações de grilos recentes, na Formação Santana, duas, três ou dez milhões de gerações podem estar presentes em pouco mais de uma dezena de metros de espessura de sedimentos e, ainda assim, serem consideradas geologicamente instantâneas. Na fauna atual as populações de espécies afins se sobrepõem geograficamente. Ao aplicar-se o fator tempo, no caso da fauna do Araripe, há ausência de sobreposição, individualizando-se as populações, graficamente, em nuvens distintas (Fig.7 e 8).

É interessante salientar que, na ocasião, havia sido previsto a possibilidade da existência de pelo menos mais uma espécie do gênero analisado e com parâmetros previsíveis (comprimento do ovipositor e do corpo, MARTINS-NETO, 1991a), o que foi confirmado posteriormente com novos achados (MARTINS-NETO, 1998a). Resultados obtidos com outro gênero de grilo da Formação Santana foram ainda mais representativos, pois refletem maior similaridade com a distribuição atual (Fig.9).

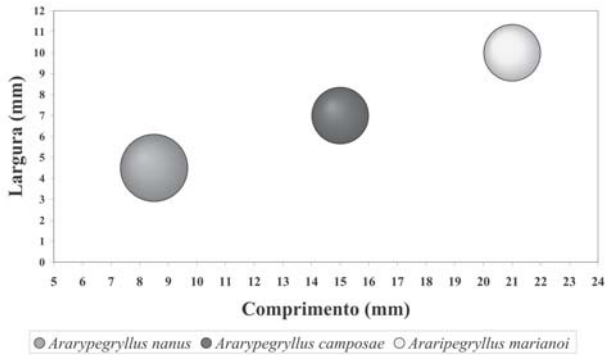


Figura 7. Variação morfológica de tégminas do gênero *Araripegyryllus*, modificado de MARTINS-NETO (1991b).

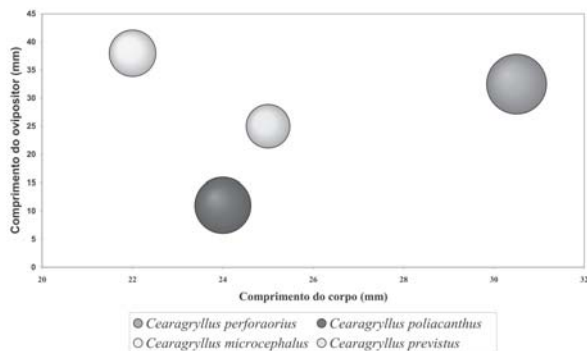


Figura 8. Variabilidade morfológica do ovipositor de espécies do gênero *Cearagryllus*, modificado de MARTINS-NETO (1991b).

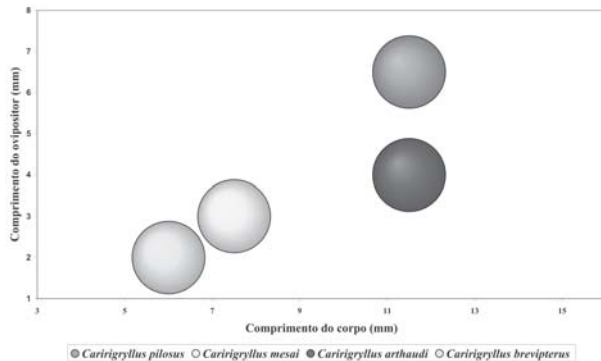


Figura 9. Variabilidade morfológica do ovipositor de espécies do gênero *Caririgryllus*, modificado de MARTINS-NETO (1991b).

A fauna de gafanhotos da Formação Santana também oferece evidências de especiação alocrônica: há um elevado número de espécies de um mesmo gênero (alta taxa de especiação em um curto intervalo de tempo) e uma variação significativa de tamanho de uma espécie para outra, acarretando isolamento reprodutivo, embora vivendo em simpatria.

Um fato a ser observado é que 14% dos gêneros descritos, de todas as ordens representadas, possuem pelo menos duas espécies conhecidas, uma sempre com pelo menos o dobro do tamanho da outra (vide Tab.1). Cabe aqui, mais uma vez, a ressalva de que não se tratam de meras variações ontogenéticas, uma vez que as espécies são baseadas em espécimes adultos e machos (variações morfológicas, principalmente de tamanho, entre machos e fêmeas da mesma espécie, são comuns na natureza, mas não tão significativas entre espécimes do mesmo sexo). Levando-se em consideração que 70% dos gêneros descritos para a paleoentomofauna da Formação Santana são monotípicos, dos 30% que são conhecidas pelo menos duas espécies, 25% exibem espécies com notável grau de variabilidade morfológica (comprimento de asa pelo menos duas vezes maior). O elevado número de gêneros monotípicos (70% no estágio atual do conhecimento), longe de sugerir espécies terminais (como ocorre hoje com os crocídeos e nemopterídeos), aponta a potencialidade dos depósitos e gera uma expectativa de existir, pelo menos, mais duas centenas de espécies desconhecidas pela ciência por serem descritas.

Outro fato a ser extraído dos dados é que, dos 25% de espécies que exibem variabilidade morfológica, cerca de 80% destas pertencem às ordens Neuroptera e Orthopteroidea (Ensifera + Caelifera), justamente os grupos cujo conhecimento avançou mais. A continuidade do estudo sistemático com grupos pouco explorados, mas com grande potencial, como é o caso dos hemípteros aquáticos, blatópteros, coleópteros e dípteros, dentre outros, reduzirão drasticamente a porcentagem de gêneros monotípicos para a Formação Santana.

Distribuição paleogeográfica de Raphidioptera e Neuroptera evidenciando preferências climáticas

Ao analisarmos a geografia de Raphidioptera, em confronto com o clima, com a vegetação e com as chuvas, tem-se que os Raphidioptera distribuem-se, preferentemente, em zonas de tundra e vegetação de montanha, ao norte do Trópico de Câncer, com baixas taxas de precipitação anual, baixas temperaturas no inverno, e altas temperaturas no verão. Todos os fósseis conhecidos foram encontrados em locais onde é possível terem tido as mesmas condições acima.

Já os Nemopteridae distribuem-se, preferentemente, em áreas com vegetação de deserto, pradarias e estepes, savanas e florestas tropicais úmidas, com temperaturas elevadas e baixos índices de precipitação anual. Confrontando-se os dados de distribuições, observa-se que os grupos Raphidioptera e Neuroptera Nemopteridae não vivem em simpatria, muito embora as áreas ocupadas sejam limítrofes, como pode ser observado em um atlas de áreas de vegetação. A distribuição dos fósseis conhecidos no Oligoceno é perfeitamente compatível com a atual, o que leva a sugerir que, durante o Cretáceo brasileiro, os dois não viviam em simpatria, ocupando nichos distintos, embora limítrofes, com tipos distintos de vegetação.

Os Nemopteridae seriam autóctones aos arredores do Paleolago Araripe e poderiam ocupar em simpatria o nicho de alguns tipos de gafanhotos, o mesmo dos grilos, com uma vegetação rasteira, semelhante à desértica dos tempos atuais, e com um clima árido (corroborada pela presença de expressiva documentação de esperanças da Família Elcanidae).

Os Raphidioptera seriam alóctones ou parautóctones, transportados de outras regiões (possivelmente florestas) com condições microclimáticas distintas. Esta possível floresta de montanha poderia estar situada na barreira tectônica situada entre a Bacia do Parnaíba (Formação Codó) e a Bacia do Araripe (Arco Ferreira Urbano Santos, vide PETRI, 1998), e esse nicho também seria o ideal para os gafanhotos típicos de florestas. Evidências de troncos silicificados de grande porte já foram encontradas em abundância em sedimentos da Formação Missão Velha (anterior à deposição da Formação Santana) e na própria Formação Santana, embora ainda raros.

Inferências climáticas a partir de outros grupos de insetos

Os cupins, registrados desde o Cretáceo Inferior, são indicativos de clima tropical e são altamente dependentes das chuvas na época de procriação. Qualquer alteração climática (frio, períodos prolongados de secas sem chuvas), interfere em seu ciclo de vida. Segundo observação pessoal, períodos prolongados de altas temperaturas (por exemplo, uma média durante o dia de 30 a 35°C em Ribeirão Preto, São Paulo, no período de acasalamento, que vai de setembro a novembro, com ausência de precipitações ao

crepúsculo), interfere sobremaneira no desenvolvimento desses insetos. No ano de 2001, o índice de chuvas durante o mencionado período foi maior que todo o semestre do ano anterior, e as temperaturas médias durante o dia foram abaixo dos 20°C, em média. Os raros crepúsculos com temperaturas adequadas ao grupo, no período, geraram populações anãs, cujo comprimento médio ficou, no mínimo, 50% menor, quando comparados ao tamanho das espécies geradas sob condições normais.

O número de espécimes de cupins observados na Formação Santana é significativo (cerca de 30 exemplares), com três gêneros descritos, representativos de pelo menos duas subfamílias distintas, constituindo-se em importante dado para inferências climáticas (clima tropical úmido, compatível com a abundância de grilos). Interessante salientar que 90% dos espécimes observados, até o presente momento, são formas aladas, com as asas preservadas ainda aderidas ao corpo. Uma particularidade dos cupins é que as asas são somente necessárias para um breve período de dispersão e acasalamento. Esses insetos efetuam seu vôo nupcial sob condições ótimas, de poucas horas de duração, e então caem no solo, com sua parceira, para fundar uma nova colônia. A primeira providência do casal é cortar suas asas, inúteis no solo, através de suas mandíbulas. Uma típica revoada em Ribeirão Preto, São Paulo (observação pessoal), produz uma concentração de asas cortadas no solo em torno de mil por metro quadrado, após períodos não muito superiores a trinta minutos, em um único dia. Seria de se esperar horizontes com altíssimas concentrações de asas isoladas de isópteros depositadas no Paleolago Araripe, o que absolutamente não ocorre (dos trinta espécimes coletados, apenas duas asas isoladas foram encontradas), associado, ainda, ao fato de que nenhum indício de latossolo foi verificado.

Com tais dados e observações, pode-se inferir que as colônias de cupins da Formação Santana estavam muito distantes do Paleolago Crato, cujos poucos espécimes preservados foram transportados por longas distâncias, tendo como agente, os ventos. Por essa razão, a possibilidade do encontro de evidências de latossolo nos sedimentos da Formação Santana, bem como eventuais horizontes contendo suas asas isoladas, são extremamente reduzidas.

Paleoautoecologia de insetos a partir de seus Morfotipos

A capacidade que alguns insetos têm de saltar é condicionada pela morfologia dos membros. A análise dos morfotipos de insetos fósseis de grupos saltadores preservados na Formação Santana permite, pois, inferir os nichos ecológicos representados. Os aspectos teóricos do salto de um gafanhoto foram abordados em Martins-Neto et al. (1992) e Martins-Neto (2002) e a revisão sistemática do grupo foi abordada em Martins-Neto (2003a).

De acordo com as características do fêmur, os gafanhotos da Formação Santana possuem os seguintes morfotipos: **a) Morfotipo 1.** Fêmur posterior longo e estreito, relação largura/comprimento 0,15 (Fig. 10-1); **b) Morfotipo 2.** Fêmur posterior longo e estreito, relação largura/comprimento 0,20 (Fig. 10-2); **c) Morfotipo 3.** Fêmur posterior curto e robusto, relação largura/comprimento entre 0,25 e 0,30 (Fig. 10-3); **d) Morfotipo 4.** Fêmur posterior curto e robusto, relação largura/comprimento 0,35 (Fig. 10-4) e **e) Morfotipo 5.** Fêmur posterior curto e robusto, relação largura/comprimento, 0,5 (Fig. 10-5).

A partir dos cinco morfotipos identificados entre os gafanhotos da Formação Santana, os seguintes nichos ecológicos associados podem ser inferidos,

observando-se o que ocorre hoje na natureza, estando os mesmos esquematizados na Figura 10:

a) Nicho 1. Margens arenosas do paleolago Araripe, ocupado pelos Tridactylidae (Morfotipo 5);

b) Nicho 2. Vegetação rasteira (tipo gramíneas), ocupado pelos gafanhotos de Morfotipo 4 e grilos diversos;

c) Nicho 3. Vegetação entre rasteira e arbustiva, ocupado pelos gafanhotos de Morfotipo 3 e grilos diversos;

d) Nicho 4. Vegetação arbustiva, ocupado pelos gafanhotos de Morfotipo 2, grilos diversos e Elcanidae;

e) Nicho 5. Vegetação arbórea, ocupado pelos gafanhotos de Morfotipo 1, grilos arborícolas e Elcanidae.

A paleogeografia dos tempos Araripe não deveria ser muito distinta da atual geografia da área, permitindo visualizar os mesmos nichos descritos acima. (Fig.10B). Levando-se em consideração o discutido acima, o Morfotipo 1 estaria relacionado com o nicho das árvores, o Morfotipo 2 estaria relacionado com o nicho intermediário entre o nicho de árvores e arbustos; o Morfotipo 3 estaria relacionado com o nicho de arbustos; o Morfotipo 4 estaria relacionado com o nicho de gramíneas; e o Morfotipo 5 estaria relacionado com um nicho de solo, com vegetação incipiente (no caso do Araripe, a borda arenosa do paleolago).

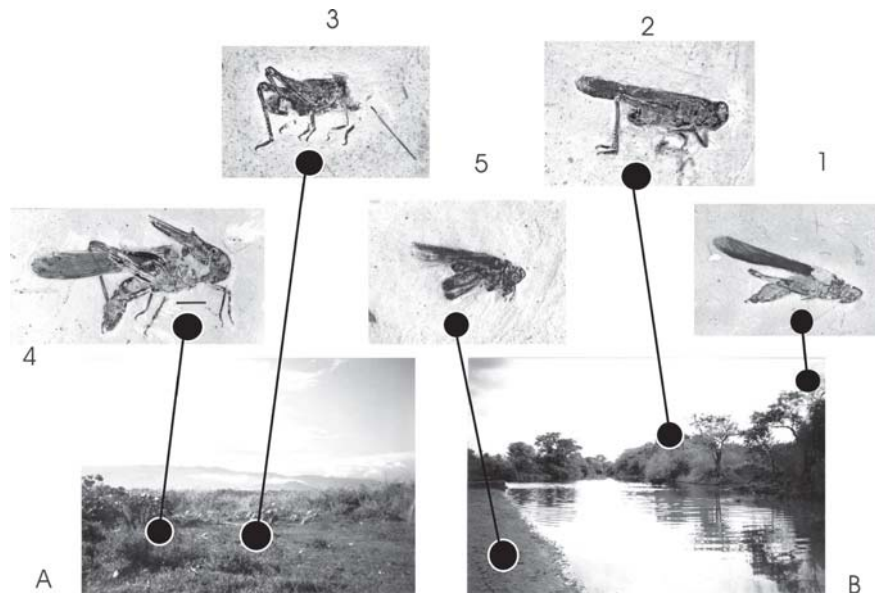


Figura 10. Zoneamento paleoecológico, baseado na morfologia dos gafanhotos da Formação Santana, representando os nichos de 1 a 5. A) vista panorâmica atual da Chapada do Araripe e B) Lagoa Dourada, Furnas, Paraná, todos de MARTINS-NETO (2003a).

A relação comprimento do corpo/ovipositor e suas implicações na paleoautoecologia dos insetos fósseis da Formação Santana

Importantes inferências paleoecológicas também podem ser feitas a partir dos Ensifera, onde a relação comprimento do corpo/ovipositor é indicativa de preferências por nichos específicos (levando-se em consideração seus representantes atuais): quanto menor o ovipositor, mais próximo da beira do lago seria seu habitat (margens arenosas) e quanto maior, mais afastado seria, depositando seus ovos a profundidades maiores no solo, suficiente para trespassar a camada de detritos (folhas mortas, fragmentos de rochas, vegetação), ou até mesmo trespassar cascas de troncos de árvores.

A Figura 8, apresentada como evidência de especiação alocrônica, sugere também preferências ecológicas. É interessante notar nesse gráfico que o tamanho do corpo de espécimes fêmeas de *Cearagryllus* é quase constante (ressalvados os desvios padrão e número de amostras insuficientes de algumas espécies), variando significativamente o comprimento do ovipositor. Esta variação indica que pelo menos cinco espécies (de quatro efetivamente conhecidas) ocupavam nichos distintos, desde a proximidade da borda arenosa do Paleolago Araripe (ovipositores menores), até o Nicho 5 (florestas - ovipositores mais longos).

A exemplo dos gafanhotos anteriormente abordados, os Ensifera do gênero *Cearagryllus*, ocupariam cinco nichos distintos, exibindo cinco morfotipos, como se segue: a) **Nicho 1.** Margens arenosas do Paleolago Araripe, ocupado por *Cearagryllus poliacanthus*, que exibe o Morfotipo 5 (comprimento do ovipositor entre 5 e 10 mm, Fig.11C); b) **Nicho 2.** Vegetação rasteira (tipo gramíneas), ocupado por uma espécie do gênero *Cearagryllus* que exibe o Morfotipo 4 (comprimento do ovipositor entre 15 e 20 mm). Embora previsto no gráfico, esta espécie, até o momento, ainda não foi encontrada; c) **Nicho 3.** Vegetação entre rasteira e arbustiva, ocupado pela espécie *Cearagryllus previstus*, que exibe o Morfotipo 3 (comprimento do ovipositor entre 22 e 28 mm, Fig.12); d) **Nicho 4.**

Vegetação arbustiva, ocupado pela espécie *Cearagryllus perforatorius*, que exibe o Morfotipo 2 (comprimento do ovipositor entre 30 e 35 mm, Fig.11B); e e) **Nicho 5.** Vegetação arbórea, ocupado pela espécie *Cearagryllus microcephalus*, que exibe o Morfotipo 1 (comprimento do ovipositor entre 38 e 40 mm).

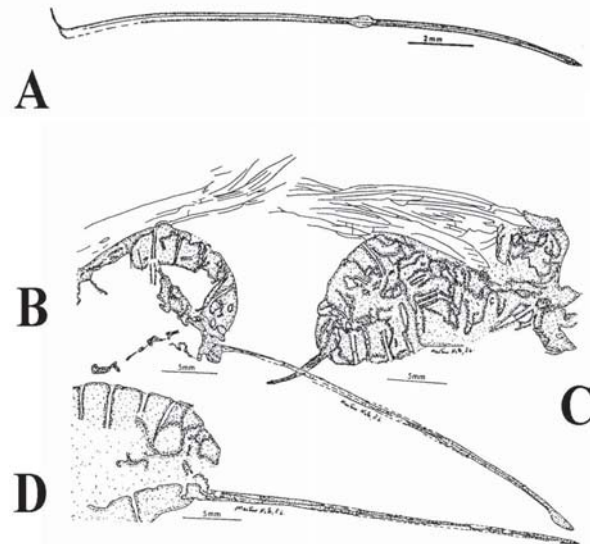


Figura 11. (A-D) Representantes de Orthoptera, Grylloidea.

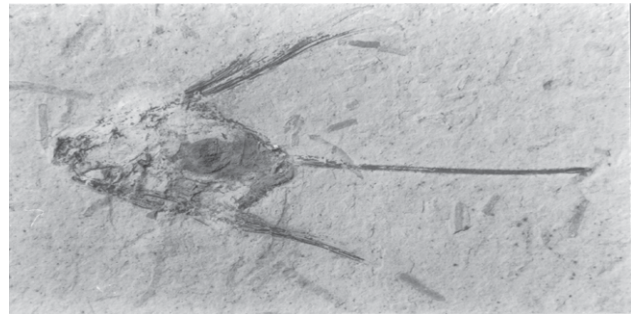


Figura 12. Representante do Morfotipo 3 de Orthoptera, Grylloidea.

Variabilidade morfológica em gafanhotos e sua relação com a ocupação de distintos nichos ecológicos

A análise da variabilidade morfológica em gafanhotos Tridactylidae, na Formação Santana, também fornece sugestões de preferências por nichos específicos e especiação alocrônica. São

conhecidas aí duas espécies do gênero *Cratodactylus*. Na Figura 6, observa-se a existência de duas nuvens de dados bem delimitadas, a partir da relação comprimento do corpo/comprimento do corpo até o fêmur, definindo duas espécies distintas e caracterizando uma preferência ambiental desses gafanhotos por, pelo menos, dois subnichos distintos do Nicho 1: a borda arenosa do paleolago e a zona mais afastada da borda.

Todos os parâmetros morfológicos, quando analisados individualmente (Fig.6), quer seja a variabilidade no comprimento do corpo (L2), comprimento do corpo até o fêmur (L3), o comprimento do fêmur (L4) e a relação L2/L3, indicam a distinção entre pelo menos duas espécies e a variabilidade morfológica em cada espécie sugere, mais uma vez, estresse ambiental, como salientado pelos picos positivos e negativos na população. O parâmetro mais consistente e independente é a relação L2/L3, indicando que a relação é constante em cada espécie, independentemente da variabilidade dos outros parâmetros.

Esses dados são indicativos também de que a variabilidade morfológica sugere preferências por habitats. No caso, ambas as espécies são encontráveis no Nicho 1 (bordas arenosas de lagos e rios), embora em posições relativas distintas: *Cratodactylus ferreirai* estaria mais próximo do lago (Subnicho 1A) e *Cratodactylus kellneri* mais periférico ao Nicho 2 (Subnicho 1B), baseando-se na eficiência do salto (o de *C. ferreirai* seria mais eficiente com base na relação largura/comprimento do fêmur posterior).

Tafonomia dos insetos fósseis da Formação Santana e seu reflexo na paleoecologia

Em termos de peculiaridades tafonômicas, dada à abundância e à qualidade de preservação, quatro estágios principais de graus de fragmentação podem ser detectados (de cinco possíveis), conforme já abordado em MARTINS-NETO (2003b), focando Caelifera e Neuroptera.

Outro tipo de análise pode ser fornecido por espécimes raros. Tanto o espécime adulto de Ephemeroptera preservado no exato momento de sua oviposição (massa de ovos ainda aderida ao

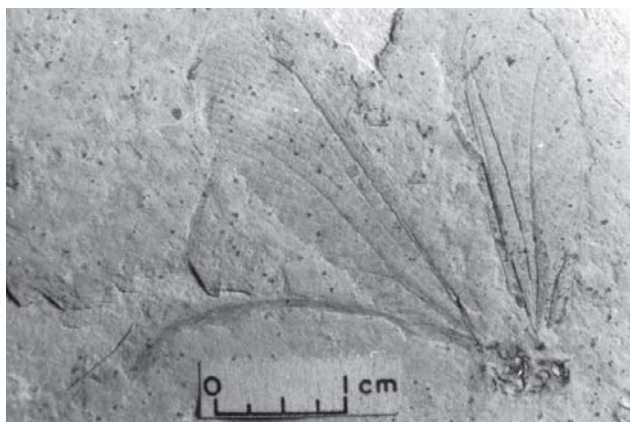
corpo do indivíduo. Fig.13A) quanto o exemplar do gênero *Blittersdorffia* (Neuroptera, Myrmeleontidae) preservado juntamente com sua pista deixada no momento exato de sua queda no corpo d'água (Fig.13B) são exemplos sugestivos de uma lâmina d'água muito pequena, o que coaduna com os episódios de mortalidade em massa de ninfas de Ephemeroptera e peixes do gênero *Dastilbe* (que inclusive, em vários casos, são preservados com suas pistas em forma de "8", sugestivas de morte por asfixia – MARTINS-NETO, 1991a) decorrentes de intensa evaporação dos lagos.

Os insetos terrestres restantes (blattópteros e dermápteros) que ocorrem na tanatocenose do Paleolago Araripe são, provavelmente, oriundos do Nicho 5 (florestas), habitando locais úmidos, abaixo da camada de húmus, onde são encontrados hoje. No mesmo Nicho 5, seriam encontráveis os cupins do Araripe, formando suas colônias em troncos podres, preferentemente do que no solo (Nichos 2 e 3), pelas peculiaridades tafonômicas já discutidas (ausência de latossolo, ausência de horizontes contendo asas isoladas, etc.). Hemípteros, Auchenorrhyncha, coleópteros, dípteros, himenópteros e lepidópteros seriam encontráveis em todos os cinco nichos. Tricópteros, efemerópteros e odonatos seriam encontráveis, preferentemente, nos nichos 1, 2 e 3, neurópteros e mecópteros, nos nichos 4 e 5, e megalópteros e rafidiópteros, nos nichos 1 e 2.

As ninfas de Ephemeroptera, Odonoptera, Trichoptera, Plecoptera, Megaloptera e ninfas de algumas famílias de Diptera e, entre os adultos, os Heteroptera e algumas famílias de Coleoptera, são especificamente aquáticas. Cumpre ressaltar, no entanto, que todos esses grupos não são encontrados juntos, no mesmo local, na natureza. Os Ephemeroptera, por exemplo, são extremamente específicos: uma espécie pode colonizar o lago por três meses, desaparecer, ser substituída por outra espécie durante outro período e recolonizar o lago em um período seguinte. Muitas vezes as espécies encontradas em um pequeno lago são distintas daquelas encontradas em um lago distante não mais que alguns metros. Uma divisão em subprovincias de Ephemeroptera para a Formação Santana foi proposta por MARTINS-NETO (1996).



A



B

Figura 13. A) representante adulto de Ephemeroptera preservado no momento exato da oviposição (ovos ainda aderidos ao corpo); B) Neuroptera preservado com sua pista, quando de sua queda no corpo d'água, sugestivo de uma lâmina desta muito pequena. Ambos insetos provenientes do Membro Crato.

A proporção cabeça/corpo e sua relação com hábitos tróficos em Ephemeroptera

A partir da análise da proporção da cabeça e sua relação com o corpo, e com o conhecimento a respeito da ecologia e comportamento de espécies atuais de Ephemeroptera, é possível extrair conclusões e inferências sobre hábitos alimentares de espécies próximas fósseis, como abordado em WILLIAMS & FELTMATE (1992) e POLEGATTO & ZAMBONI (2001). A Família Hexagenitidae é considerada ancestral de Siphonuridae, que possui representantes atuais. Ambos os grupos estão bem documentados na Formação Santana. Ninfas de Hexagenitidae possuem cabeças esféricas quando observadas em vista dorsal,

hipognatas, o mesmo ocorrendo com Siphonuridae. Esta morfologia é indicativa de coletores (observado em espécies atuais), sendo detritos, algas, fungos e pedaços de folhas a dieta preferencial. Os substratos ocupados são os bancos arenosos no fundo de lagos, ou lodo, com águas rasas e correntes. O Paleolago do Araripe possui todos os elementos de dieta de Siphonuridae atuais documentados em seu registro sedimentar, sendo, portanto, coerente admitir que o habitat fosse o mesmo.

Por outro lado, nem todos os grupos encontrados no Paleolago Araripe são compatíveis com o mesmo habitat. Há grupos específicos para águas paradas e lodosas, outros específicos para águas correntes. O mesmo ocorre com os Odonatoptera, cujas ninfas variam suas preferências por habitats específicos. Os Heteroptera, por exemplo, habitam hoje águas salobras, incompatíveis com a existência de ninfas de Ephemeroptera e Odonatoptera. Diptera Simuliidae povoam águas próximas a quedas d'água, cachoeiras, nas corredeiras dos rios de águas límpidas e cristalinas. Ninfas de Trichoptera são, igualmente, específicas para certos habitats: algumas são específicas para rios de águas bem oxigenadas e correntes, outras são para águas mais paradas.

Contribuição da paleoentomofauna da Formação Santana para o zoneamento bioestratigráfico do Cretáceo Sul-Americano

A paleoentomofauna da Formação Santana se constitui em um dos documentos mais importantes no registro geológico, não só pela sua abundância e diversidade, como também pela qualidade de preservação. Alguns grupos de insetos ali representados são especialmente úteis em termos de bioestratigrafia, correlações e idade. Para efeito deste estudo, são selecionados aqui os grupos Ephemeroptera (Hexagenitidae e Siphonuridae), Caelifera Locustopsidae e Ensifera Elcanidae, cujos padrões paleobiogeográficos foram discutidos no tópico Paleobiogeografia. Todos esses grupos atingiram o nordeste brasileiro, via África, durante os tempos pré-albianos, quando se extinguiram totalmente no Hemisfério Sul, ao final do Aptiano (exceto os Siphonuridae, que estão representados no Brasil até hoje), culminando com a separação total do Brasil da África.

Baseando-se na distribuição dos Ephemeroptera selecionados e discutidos no tópico Paleobiogeografia, três zonas poderiam ser propostas para sistemas lacustres continentais:

(a) *Zona Siphonuridae* – Cretáceo Superior e Recente;

(b) *Zona Hexagenitidae/Siphonuridae* – demarca o Aptiano tropical; e

(c) *Zona Hexagenites* – demarca o Jurássico Superior da Europa.

A distribuição de Locustopsidae revela episódios de extinção bem marcados: espécies do gênero *Locustopsis* são excelentes fósseis-índice e marcam as seguintes zonas, bem definidas (Fig.14):

(a) *Zona Zeunerella*, demarcando o Cenomaniano (Cretáceo Superior) do leste da Ásia e a total extinção do grupo;

(b) *Zona Zessinia/Cratozeunerella*, demarcando o Aptiano (Cretáceo Inferior) do Brasil;

(c) *Zona Locustopsis karatavica/ Locustopsis germani/ Conocephalella capito*, demarcando o Jurássico Superior da Eurásia;

(d) *Zona Parapleurites*, demarcando o Jurássico Médio da Eurásia;

(e) *Zona Plesioschwinzia/ Schwinzia*, contendo também as espécies *Locustopsis dobbertinensis*, *L. bernsdorffi*, *L. elongata*, *L. magnifica*, *L. reducta*, *L. pulchella*, *L. lacera*, *L. gira*, *L. procera*, *L. sipelli* e *L. meckenburgica*, demarcando a parte superior do Jurássico Inferior da Eurásia;

(f) *Zona Locustopsis anatolica/Locustopsis shurabica*, demarcando a parte média do Jurássico Inferior da Eurásia;



Figura 14. Proposta de zoneamento com base exclusivamente em insetos: 1. *Zona Praelocustopsis*; 2. *Zona de Associação Polycitellidae / Dymorphoptilidae / Permosynidae*; 3. *Zona Triassolocusta*; 4. *Zona Locustopsis spectabilis*; 5. *Zona de Associação Locustopsis anatolica / Locustopsis shurabica*; 6. *Zona de Associação Plesioschwinzia / Schwinzia*; 7. *Zona Parapleurites*; 8. *Zona de Associação Hexagenites / Locustopsis karatavica / Conocephalella / Elcana dubia / Archelcana / Sibelcana*; 9. *Zona de Associação Cratozeunerella / Hexagenitidae / Siphonuridae / Baisselcana / Cratoelcana*; 10. *Zona Zeunerella*.

(g) *Zona Locustopsis spectabilis*, contendo também as espécies *L. cockerelli*, *L. uvarovi*, *L. gracilis*, *L. constricta*, *L. laceoi* e *L. ferganensis*, demarcando a parte inferior do Jurássico Inferior da Eurásia;

(h) *Zona Triassolocusta leptoptera*, demarcando o Triássico Superior da Austrália; e

(i) *Zona Praelocustopsis mirabilis*, demarcando o Triássico Inferior do sul da Ásia.

Os Elcanidae assinalam três zonas bem marcadas:

(a) *Zona Baisselcana / Cratoelcana*, demarcando o Aptiano (Cretáceo Inferior) tropical, no sul da Europa e da Ásia e no nordeste do Brasil;

(b) *Zona Elcana dubia / Archelcana / Synelcana*, ocorrendo também as espécies *E. tessellata*, *E. beyrichi*, *E. phyllophora*, *E. deichmuelleri*, *E. longicornis*, *E. minuta*, *E. karatavica* e *E. lata*, demarcando o Jurássico Superior da Eurásia; e

(c) *Zona Elcana liasina*, ocorrendo também as espécies *E. shurabica*, *E. minima*, *E. geinitzi*, *E. media* e *E. magna*, demarcando o Jurássico Inferior da Eurásia.

Em termos de correlações, existe quase um consenso dos autores em afirmar que as formações Santana, Codó e Areado, hoje individualizadas em três bacias distintas (respectivamente, do Araripe, do Parnaíba e Sanfranciscana), poderiam, no passado geológico, pertencer a uma única, muito maior (conectando outras bacias, até agora sem registros de insetos fósseis, como por exemplo, as de Sergipe-Alagoas e a do Recôncavo-Tucano Jatobá). Argumentos geológicos existem (GARCIA, 1991), bem como argumentos paleontológicos, onde são registrados fósseis do peixe *Dastilbe* em todas essas bacias (e em outras ainda sem insetos revelados), fósseis de vegetais, do tipo *Podozamites*, e, principalmente, estudos palinológicos, que dataram essas três formações em uma idade em torno do Aptiano. Em termos de contribuições recentes da paleoentomofauna, e considerando-se a pobreza de registros até o momento nas formações Codó (com duas espécies descritas) e Areado (com apenas uma), em contraste com o registro da Formação Santana (mais de duzentas espécies descritas), é relevante mencionar que, das duas espécies descritas para a Formação Codó, o hemíptero *Latiscutella santosi*,

também foi registrado na Formação Santana (MARTINS-NETO & CALDAS, 1994). Por se tratar de um inseto terrestre, sua identidade específica seria indicativa de contemporaneidade das duas formações, pelo menos em parte. O único inseto descrito para a Formação Areado, Hemiptera Naucoroidea, também é conhecido para a Formação Santana (MARTINS-NETO 2001). Nesse caso, porém, trata-se de insetos aquáticos (lagos), e a presença do mesmo em duas bacias geograficamente tão distantes é um forte argumento para supor que, pelo menos por algum tempo, as bacias estavam conectadas.

VIANA (1980) aponta espécies de "Cytheridea" e outras formas não muito características de ostrácodes não-marinhos (*Hourquia angulata angulata*) como única contribuição do grupo para definir zonas bioestratigráficas da seqüência flúvio-lacustre, na base do Andar Alagoas (equivalente ao andar internacional Aptiano). MUSACCHIO (2001), com base na distribuição de ostrácodes não-marinhos da Argentina (formações Barcino e Ranquiles), define a Zona de *Flabellochara harrisi* como diagnóstica do Aptiano flúvio-lacustre, porém não correlacionável para sedimentos continentais brasileiros.

A contribuição da megafloresta para biozoneamento é ainda relativa, tomando-se como base aquele proposto por DETTMANN (1989), já que a zona de associação Podocarpaceas/Araucareaceas abrange desde o Tithoniano até o Campaniano, na Península Antártica, sem dados para América do Sul e de distribuição similar à da península na Índia e Austrália. Cumpre ressaltar aqui que é confirmada a presença de Araucareaceas, pelo menos para a Formação Santana (Fig.1). Assim, essa zona é confirmada para todo o Gondwana. No zoneamento aqui proposto com base em insetos, a associação de Hexagenitidae/Siphonuridae/Locustopsidae/Elcanidae correlaciona sedimentos flúvio-lacustres do Aptiano no Brasil, na África, na Mongólia, na Rússia, na Sibéria, na China, na Espanha e na Inglaterra, abrangendo toda a faixa tropical. Essa zona seria correlacionável com a P-270, para palinórfos, e *Flabellochara harrisi* e "Cytheridea", para ostrácodes, estando contida na de Podocarpaceas/Araucareaceas, para a megafloresta (Fig.15).

Tempo (Ma)	Série	Andar	Andar Local	ZONEAMENTOS BIOESTRATIGRAFICOS DA PETROBRAS			OUTROS ZONEAMENTOS		
				Palmomorfos (adpt. Regali & Santos 1999)	Foraminíferos (Koutsoukos 1989)	Ostracodes (Silva-Teles 1996)	Ostrácodes (Musacchio 2001) Argentina	Megaflora (Dettmann 1989)	Insetos (Esta Tese)
112,2	CRETÁCEO INFERIOR	Albiano	Alagoas superior	P-280	AL-2	RT-011	Zona de harrisi	Zona Podocarpaceae/Araucariaceae	Zona Hexagenitidae/Siphonuridae/Locustopsidae/Elcanidae
					AL-1				
		AP-1							
		Intervalo sem recuperação de foraminíferos							
117		Aptiano superior		P-270					
		Aptiano inferior	Alagoas inferior	P-240/P-260					
				P-230					
121		Jiquiá superior		P-220		OS-1100		Zona Cheirolepidaceae	

(* Gradstein et al. 1996)

FIGURA 15. ZONEAMENTO PARA O CRETÁCEO INFERIOR, ACRESCIDAS DAS CONTRIBUIÇÕES DE Musacchio (2001), Dettmann (1989) E A CONTRIBUIÇÃO DOS INSETOS.

CONCLUSÕES

A extinção em massa de vários grupos representativos de insetos após o Triássico é forte argumento para a ocorrência de drásticas mudanças climáticas e ambientais, no Jurássico, apesar da documentação disponível ser ainda muito escassa. Acredita-se que o surgimento das aves e, por consequência, o crescimento da insetivoria, deva ter modificado os hábitos e habitats dos insetos durante o Jurássico. Por outro lado, o surgimento das angiospermas gerou mudanças na flora (antes dominada por gimnospermas) abrindo espaço, conseqüentemente, para novas interações entre insetos e plantas.

De acordo com a paleoentomofauna, três biomas podem ser observados para Cretáceo Inferior, que é caracterizado, globalmente, por uma alta diversidade da fauna e homogeneidade climática: a) um no nordeste do Brasil, onde o clima era seco, tendendo a aridez, localmente tropical úmido, corroborado pela dominância da fauna de Grylloidea em relação aos

Hagloidea, além do elevado número de esperanças (Elcanidae) e uma fauna de Nemopteridae, característicos de clima seco, tendendo à aridez, e pela boa representatividade de Raphidioptera, característicos de clima úmido; b) outro no norte da África e no sul da Ásia, onde o clima era temperado seco, corroborado pela dominância de Hagloidea em relação aos Grylloidea; e c) o terceiro na Antártida e na Austrália, onde o clima era temperado quente-úmido, corroborado pela equivalência entre a fauna de Grylloidea e Hagloidea.

A análise da tanatocenose da paleoentomofauna aquática da Formação Santana é indicativa não de um grande lago único, mas sim, de um complexo de lagos e rios de extensão variável, ocasionalmente interligados, não muito distantes da linha da costa (suportado pela maciça presença de Heteroptera). Esse sistema sofreu, ao longo do tempo, um contínuo processo de evaporação (Membro Ipubi – espessas camadas de gesso), culminando com uma importante transgressão marinha (Membro Romualdo), finalizando, assim, o ciclo Santana.

De toda uma copiosa documentação paleoentomológica, de uma das épocas mais florescentes em termos de diversidade conhecidas para o registro geológico, apenas três espécimes, *Cratoelcana zessini* (Ensifera Elcanidae), *Cretophasma araripensis* (Phasmatoptera) e um grilo não descrito (*Araripegryllus* sp., observado no Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, Ceará), preservados em concreções calcárias do Membro Romualdo, são os últimos testemunhos de uma paleoentomofauna, outrora rica, nunca mais documentada em todo o Hemisfério Sul, até o presente momento.

Os grupos de insetos Ephemeroptera (Hexagenitidae e Siphonuridae), Caelifera Locustopsidae e Ensifera Elcanidae da Formação Santana atingiram o nordeste brasileiro, via África, durante os tempos pré-albianos, quando se extinguíram totalmente no Hemisfério Sul, ao final do Aptiano (exceto os Siphonuridae, que estão representados no Brasil até hoje), culminando com a separação total do Brasil da África. Mais especificamente, a distribuição de Locustopsidae revela episódios de extinção bem marcados, avaliando-se aqui as espécies do gênero *Locustopsis* como excelentes fósseis-índice e biomarcadores de biozonas bem definidas.

No zoneamento aqui proposto com base em insetos, a associação de Hexagenitidae/Siphonuridae/Locustopsidae/Elcanidae correlaciona sedimentos flúvio-lacustres do Aptiano no Brasil, na África, na Mongólia, na Rússia, na Sibéria, na China, na Espanha e na Inglaterra, abrangendo toda a faixa tropical. Essa zona seria correlacionável com a P-270, para palinórfos, e *Flabellochara harrisi* e "*Cytheridea*", para ostrácodes, estando contida na de Podocarpaceas/Araucareaceas, para a megafloa. Isso corrobora a idéia de que as formações Santana, Codó e Areado, hoje individualizadas em três bacias distintas (respectivamente, do Araripe, do Parnaíba e Sanfranciscana), poderiam, no passado geológico, pertencer a uma única, muito maior (conectando outras bacias, até agora sem registros de insetos fósseis, como por exemplo, as de Sergipe-Alagoas e a do Recôncavo-Tucano-Jatobá).

Finalmente, conclui-se que a análise morfológica de insetos é útil em inferências principalmente paleoambientais e paleocológicas.

AGRADECIMENTOS

Agradecimentos são devidos a Dra. Renata Guimarães Netto (UNISINOS-RS), por sua orientação durante todo o processo que gerou minha Tese de Doutorado, quer seja por suas sugestões pertinentes, quer seja por seu apoio e amizade; a Dra. Tania Lindner Dutra (UNISINOS-RS), ao querido mestre Dr. Irajá Damiani Pinto (UFRGS) e Dr. Jorge Genise (Museo Egidio Feruglio, Trelew, Argentina), membros da banca examinadora, pela valiosa contribuição. Este trabalho é parte da Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geologia da Universidade do Vale Do Rio dos Sinos – UNISINOS, para obtenção do Título de Doutor (Área de Concentração em Geologia Sedimentar).

"Saiba, ó príncipe, que, entre os anos em que os oceanos tragaram a Atlântida e os anos em que se levantaram os filhos de Aryas, houve uma era inimaginada, repleta de reinos esplendorosos que se espalharam pelo mundo como miríades de estrelas sob o firmamento. Nesta época surgiu Conan, da Ciméria, de cabelos negros, olhos ferozes, mãos sempre crispadas sobre o cabo de uma formidável espada pronta para ser brandida na luta, sobre quem as tribos kushitas cantaram inúmeras lendas..."

Crônicas da Nemédia

Robert E.

Howard

A todos que me apoiaram, meus eternos agradecimentos, pois inclusive compreendem bem a citação acima e a todos eles eu dedico esse trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, R.D. 1961. Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: gryllidae). **Behavior** 17: 130-223.

- ALEXANDER, R.D. 1968. Life cycle origins, speciation, and related phenomena in crickets. **The Quartely Review of Biology** **43**(1): 1-41.
- ALEXANDER, R.D. & BIGELOW, R.S. 1960. Allochronic speciation in field crickets, and a new species, *Acheta veletis*. **Evolution** **14**: 334-346.
- ASPÖCK, H. 1986. The Raphidioptera of the world: A review of present knowledge. In: GEPP, J., ASPÖCK, H. & HÖLZEL, H. (ed.). **Recent research in neuropterology**, pp.15-19.
- ASPÖCK, H., ASPÖCK, U. & HÖLZEL, H. Die Neuropteren Europas. **Eine zusammenfassende Darstellung der Systematik, Ökologie und Chorologie der Neuropteroidea (Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia)** Europas. Goecke & Evers Krefeld. 495p.
- BENGSTON, P., 1979. A bioestratigrafia esquecida. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** **51**(3): 75-85.
- BLACKITH, R.E. 1973. Clues to Mesozoic Evolution of the Eumastacidae. **Acrida** **2**: 5-18.
- BRAUER, F., REDTENBACHER, J. & GANGLBAUER, L. 1889. Fossile Insekten aus der Juraformation Ost-Sibiriens. **Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb** **15**: 1-22.
- CARPENTER, F.M. 1960. Fossil Nemopteridae. **Psyche** **66**: 20-24.
- CHERNOVA, O.A. 1967a. Mayflies of a Recent family in the Jurassic of Transbaikalia (Ephemeroptera, Siphonuridae). **Entomology Obozr**, **46**(2): 322-326.
- CHERNOVA, O.A. 1967b. The taxonomic positions and geological age of mayflies of the genus *Ephemeropsis* Eichwald (Ephemeroptera, Hexagenitidae). **Entomology Obozr** **46**(4): 358-369.
- CHERNOVA, O.A. 1971. Mayfly from Cretaceous resin from Arctic Siberia (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). **Entomol. Obozr** **50**(3): 612-618.
- CHERNOVA, O.A. & SINITSHEKOVA, N.D. 1974. A new fossil genus and species of the Family Hexagenitidae (Ephemeroptera) from the southern European part of the URSS and its connection with Recent Ephemeroptera. **Entomology Obozr** **53**(1): 130-136.
- CZERKAS, S.J. & CZERKAS, S.A. 1990. **Dinosaurs. A global view**. Mallard Press, 1990, New York. 247p.
- DEMOULIN, G. 1954. Essai sur quelques éphéméroptères fossiles adultes. *Vol. Jubilaire V. Van Straelen*, Bruxelles, 1, 549p.
- DETTMANN, M.E. 1989. Antarctica: Cretaceous cradle of austral temperate rainforests? In: CRAME, J.A. (ed.), **Origins and Evolution of the Antarctic Biota**. Geological Society Special Publication N° 47, pp.89-105.
- DWIGHT, P.W. & KIRBY, R.A. 1959. Fossil Insects from Montana: A New Fossil Nemopterid (Neuroptera). **Bull. So. Calif. Acad. Sci.** **58**: 47-50.
- EICHWALD, E. 1864. Sur un terrain jurassique à poissons et insectes d'eau douce de la sibérie orientale. **Bull. Soc. Geol.** **2**(21): 19.
- GARCIA, A.J.V. 1991. Evolução sedimentar da seqüência pré-rift das bacias costeiras e interiores do nordeste brasileiro. **Pesquisas** **18**(1): 3-12.
- GOMEZ-PALLEROLA, J.E. 1986. Nuevos insectos fósiles de las calizas litográficas del Cretácico Inferior del Montsec (Lérida). **Bol. Geol. Minero** **98**(6): 717-736.
- GOROCHOV, A.V. 1986. Gryllida. In: _____ **Insecta in the Early Cretaceous Ecosystems of the West Mongolia**. Nauka Press, Moscow, pp.171-174.
- GOROCHOV, A.V. 1990. Gryllida. In: _____ **Late Mesozoic insects of eastern Transbaikalia**. Nauka Press, Moscow, pp.210-214.
- GOROCHOV, A.V., 2001. Preliminary notes on the History of South American Ensifera (Orthoptera). **Acta Geologica Leopoldensia** **24**(52/53): 81-86.
- GRADSTEIN, F.M. & OGG, G.J. 1996. A Phanerozoic time scale. **Episodes** **19**(1/2): 3-6.
- HANDLIRSCH, A. 1906. *Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der Rezenten Formen*. Ein Handbuch für Paläontologie und Zoology. Engelmann (ed.), Leipzig, 640pp.
- HÖLZEL, H. 1975. Revision der Netzflügler - unter familie Crocinae (Neuroptera: Nemopteridae). **Entomol. Ger.** **2**: 44-97.
- JARZEMBOWSKI, E.A. 2001. The Phanerozoic record of insects. **Acta Geológica Leopoldensia** **24**(52/53): 73-79.
- JARZEMBOWSKI, E.A. & CORAM, R. 1997. New fossil records from the Purbeck of Dorset and the Wealden of the Weald. **Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society** **118**: 119-124.
- JELL, P.A. & DUNCAN, P.M. 1986. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koowarra Fossil Bed (Korumburra Group) South Gippsland, Victoria. **Mem. Ass. Australas. Paleontols** **3**: 111-205.
- KLUGE, N. POPOV, Y. 1993. New data on mayflies (Ephemeroptera) from Mesozoic and Cenozoic resins. **Paleontological Journal** **27**(1A): 35-49.
- KOUTSOUKOS, E.A.M. 1989. **Mid to Late Cretaceous microbiostratigraphy, palaeoecology and palaeogeography of the Sergipe Basin, northeastern Brazil**. Tese de Doutorado, Polytechnic South West.Plymouth, 2 v., 862p.
- LIMA, M.R. 1983. Paleoclimatic reconstruction of the Brazilian Cretaceous based on palynological data. **Revista Brasileira de Geociências** **13**(4): 223-228.

- MARTINS-NETO, R.G. 1990a. Um novo gênero e duas novas espécies de Tridactylidae (Insecta, Caelifera) da Formação Santana (Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil). **An. Acad. Bras. Ci.** **62**(1): 51-59.
- MARTINS-NETO, R.G. 1990b. The family Locustopsidae (Insecta, Caelifera) in the Santana Formation (Lower Cretaceous, Northeast Brazil). I - Description of two new species of the genus *Locustopsis* Handlirsch and three new species of the genus *Zessinia* n. gen. In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias interiores do Nordeste, 1, Crato, 1990, **Atas...** SBP, DNPM, pp. 227-291.
- MARTINS-NETO, R.G. 1991a. Evidências de especiação alocrônica na fauna de Ensífera (Insecta, Orthopteroidea) da Formação Santana, Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Revista de Geologia** **4**: 61-80.
- MARTINS-NETO, R.G. 1991b. Sistemática dos Ensífera (Insecta, Orthopteroidea) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil **Acta Geol. Leopoldensia** **32**(14):3-162.
- MARTINS-NETO, R.G. 1992a. Nova ocorrência, variabilidade morfológica e relações filogenéticas do gênero *Cratoelcana* Martins-Neto, 1991 (Insecta, Ensífera, Elcanidae), da Formação Santana, Bacia do Araripe, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **36**(4): 817-830.
- MARTINS-NETO, R.G. 1992b. Neurópteros (Insecta: Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. V. Aspectos filogenéticos, paleoecológicos, paleobiogeográficos e descrição de novos taxa. **An. Acad. Bras. Ci.** **64**(2): 117-148.
- MARTINS-NETO, R.G. 1995a. Complementos ao Estudo Sobre os Ensífera (Insecta, Orthopteroidea) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **39**(2): 321-345.
- MARTINS-NETO, R.G. 1995b. AraripeLocustidae fam. n., nova família de gafanhotos (Insecta, Caelifera) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **39**(2): 311-320.
- MARTINS-NETO, R.G. 1996. New Mayflies (Insecta, Ephemeroptera) from the Santana Formation (Lower Cretaceous). Araripe Basin, Northeast Brazil. **Revista Española de Paleontología** **11**(2): 54-70.
- MARTINS-NETO, R.G. 1998a. A new subfamily of Baissogryllidae Gorochoff from Santana Formation (Lower Cretaceous), Northeast Brazil. **Proc. International Paleontological Conference**, Moscow, pp.91-97.
- MARTINS-NETO, R.G. 1998b. A new genus of the Family Locustopsidae (Insecta, Caelifera) in the Santana Formation (Lower Cretaceous, Northeast Brazil). **Revista Española de Paleontología** **13**(2): 133-138.
- MARTINS-NETO, R.G. 1999. La Paleontomofauna Brasileña. Estado actual del conocimiento. **Rev. Entomol. Argentina** **58**(1-2): 71-85.
- MARTINS-NETO, R.G. 2001. Review of some insecta from Mesozoic and Cenozoic Brazilian deposits with descriptions of new taxa. **Acta Geológica Leopoldensia** **24**(52/53): 115-124.
- MARTINS-NETO, R. G. 2002. **Insetos fósseis como bioindicadores em depósitos sedimentares: um estudo de caso para o Mesozóico sul-americano**. Tese de Doutorado. CPGE, UNISINOS, São Leopoldo, RS. 214p.
- MARTINS-NETO, R.G. 2003a. Systematics of the Caelifera (Insecta, Orthopteroidea) from Santana Formation, Araripe Basin (Lower Cretaceous, Northeast Brazil), with a review of the Family Locustopsidae Handlirsch. **Acta Zoologica Cracoviensia**, Cracovia, Poland, v. 46, n. suppl. Fossil Insects: 205-228.
- MARTINS-NETO, R. G. 2003b. The Santana Formation Paleontomofauna reviewed. Part I -Neuropteroida (Neuroptera and Raphidioptera): systematics and phylogeny, with description of new taxa. **Acta Geologica Leopoldensia** **25**(54): 35-66.
- MARTINS-NETO, R.G. & CALDAS, E.B. 1994. Sobre a ocorrência de *Laticutella santosi* Pinto & Ornellas (1974). (Insecta, Heteroptera) na Formação Santana Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia** **39**(1): 263-268.
- MARTINS-NETO, R.G., CASTILHO-DIAS, C., FRAGOSO, L.M.C., SANTOS, J.C.K. & VIEIRA, F.R.M. 1992. Paleofisiologia de insetos da Formação Santana, Cretáceo do Nordeste do Brasil: Parte I – Um caso de extrema especialização em gafanhotos. In: Simpósio sobre as Bacias Cretácicas Brasileiras, 2, Rio Claro, 1992. **Atas...** SBC, UNESP, pp. 65-68.
- MARTINS-NETO, R.G. & VULCANO, M.A. 1989c. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. II - Superfamília Myrmeleontoidea. **Revista Brasileira de Entomologia** **33**(2): 367-402.
- MARTINS-NETO, R.G. & VULCANO, M.A. 1997. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior). Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. VIII descrição de novos taxa de Myrmeleontidae, Ascalaphidae e Nemopteridae. **Rev. UnG, Série Ciências Biológicas**, **2**(5):64-81.
- MASAKI, S. 1967. Geographic variation and climate adaptation in the field cricket (Orthoptera: Gryllidae). **Evolution** **21**: 725-741.
- MCCAFFERTY, W.P. 1990. Ephemeroptera. In: GRIMALDI, D. A. (Ed). **Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous of Brazil**. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.** **195**: 20-50.
- MUSACCHIO, E.A. 2001. Relaciones palobiogeográficas de los ostrácodos no marinos del Jurásico y el Cretácico de Patagonia. **Acta Geológica Leopoldensia** **24**(52/53): 293-310.

- NEL, A. 1991. Nouveaux Insectes Neuroptéroïdes fossiles de l'Oligocène de France (Neuroptera et Megaloptera). **Bull. Mus. natn. Hist. Nat.** 12, section C, 3-4: 327-349.
- NIKLAS, K.J., TIFFNEY, B.H. & KNOLL, A.H. 1985. Patterns in vascular land plant diversification: an analysis at the species level. *In*: VALENTINE, J.W. (ed.) **Phanerozoic diversity patterns profiles in macroevolution**. Princeton University Press, pp.97-128.
- PETRI, S. 1998. Paleoclimas da Era Mesozóica no Brasil – evidências paleontológicas e sedimentológicas. **Rev. UnG, Série Geociências**, 3(6): 22-38.
- PICKER, M.D. 1984. A new genus and species of spoon-wing lacewing (Neuroptera: Nemopteridae) from South Africa, with notes on its biology. **J. Ent. Soc. south. Afr.** 47: 259-268.
- POLEGATTO & ZAMBONI, J.C. 2001. Inferences regarding the feeding behavior and morphoecological patterns of fossil mayfly nymphs (Insecta Ephemeroptera) from the Lower Cretaceous Santana Formation of northeastern Brazil. **Acta Geológica Leopoldensia** 24(52/53): 145-160.
- PONOMARENKO, A.G. 1988. New Mesozoic Insects. *In*: _____ **New species of Fossil Invertebrates of Mongolia. Transactions of the joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition**, Nauka, 33: 71-80.
- PONOMARENKO, A.G. & POPOV, Y.A. 1980. Paleobiocoenosis of Early Cretaceous Mongolian lakes. **Paleontological Journal** 3: 3-13.
- REGALI, M.S.P. & Santos, P.R.S. 1999. Palinoestratigrafia e geocronologia dos sedimentos albo-aptianos das Bacias de Sergipe e de Alagoas – Brasil. *In*: Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, 5, Serra Negra, SP. **Boletim. UNESP, Rio Claro**, 1999, pp.411-419.
- RENTZ, D.C. 1972. Taxonomic and faunistic katydids with the description of several new species (Orthoptera: Tettigoniidae: Decticinae). **Proceedings of the Academy Natural Sciences of Philadelphia** 124(4): 41-77.
- ROSS A.J.; Jarzembowski, E.A. & Brooks, S.J. 2000. The Cretaceous and Cenozoic record of insects (Hexapoda) with regard to global change. *In*: CULVER, S.J. & RAWSON, P.F. (eds.). **Biotic response to global change: the last 145 million years**. Natural History Museum & Cambridge University Press, pp.288-302.
- SCUDDER, S. 1880. The Devonian insects of New Brunswick, with a note by Sir William Dawson. **Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist** 1880: 3
- SHAROV, A.G. 1968. Filogenija ortopteroidnykh nasekomykh. **Trudy paleontological Institute Akademia** 118: 1-208.
- SILVA-TELLES, A.G. 1996. **Estratigrafia de seqüências de alta resolução do Membro Coqueiros da Formação Lagoa Feia (Barremiano?/Aptiano da Bacia de Campos – Brasil)**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 268p.
- SINITSHENKOVA, N.D. 1975. Mayfly larvae of the Family Hexagenitidae (Insecta, Ephemeroptera). **Paleontological Journal** 1: 82-87.
- SINITSHENKOVA, N.D. 1976. New Early Cretaceous Mayflies (Insecta, Ephemeroptera) from Eastern Transbaikalia. **Paleontological Journal** 2: 189-197.
- SINITSHENKOVA, N.D. 1985. Jurassic may flies (Ephemeroptera) of Southern Siberia and Western Mongolia. *In*: _____ **Jurassic Insects of Siberia and Mongolia**. Izdat Nauka, Moscow, pp.11-23.
- SINITSHENKOVA, N.D. 1986. May flies. Epherterida (=Ephemeroptera). *In*: _____ **Insects from the Early Cretaceous Ecosystems of the west Mongolia. Transaction of the Joint Soviet - Mongolian Paleontology Expedition** 28. pp.45-46.
- SINITSCHENKOVA, N.D. 1990. Ephemeroptera. *In*: _____ **Late Mesozoic insects of Eastern Transbaikalia**. Nauka Press, Moscow. pp.14-20.
- TJEDER, B. 1967. Neuroptera-Planipennia. The Lacewings of Southern Africa 6. Familia Nemopteridae. **South African Animal Life** 13: 290-501.
- VAKHRAMEEV, V.A. 1978. The climates of the Northern Hemisphere in the Cretaceous in the light of paleobotanical data. **Paleontological Journal** 1978(2): 143-154.
- VIANA, C.F. 1980. Cronoestratigrafia dos sedimentos da margem continental brasileira. *In*: Congresso Brasileiro De Geologia, 31, Camboriú, 1980. **Anais...** Camboriú, SBG, v.2, pp.832-843.
- WILLIAMS, D.D. & FELTMATE, B.W. 1992. **Aquatic Insects**. University of Toronto. 358p.
- WILMANN, R. 1994. Raphidiodea aus dem Lias und die Phylogenie der Kamelhasfliegen (Insecta: Holometabola). **Paläont. Z.** 68(1/2): 167-197.
- ZESSIN, W. 1987. Variabilitat, merkmalswandel und phylogenie der Elcanidae in Jungpalaozoikum und Mesozoikum und die phylogenie der Ensifera (Orthopteroida, Ensifera). **Deut. Entomol. Zeisch.** 34(1-3): 1-76.
- ZESSIN, W. 1988. Neue Saltatoria (Insecta) aus dem Oberlias Mittleuropas. **Freibergs Forsch.** 419: 107-121.
- ZHERICHIN, W.W. 1985. Jurskie Prjamokrylie Sibirii Sapdanoii Mongolii (Gryllida, =Orthoptera). **Trudy Paleontol. Insti.** 211: 171-184.

Recebido: 13/07/2006

Revisado: 18/08/2006

Aceito: 26/08/2007