

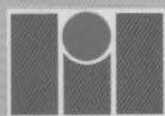
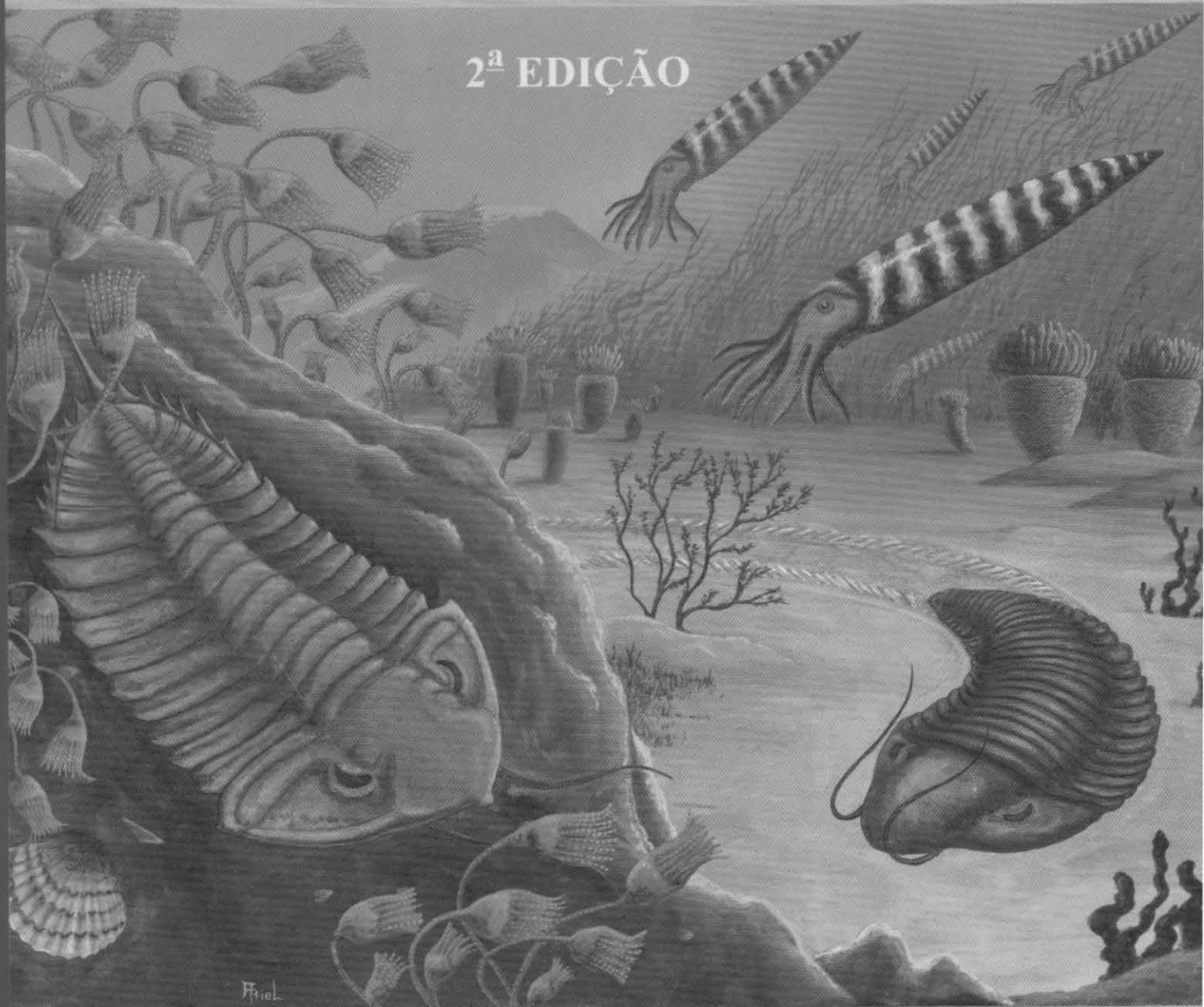
VOLUME

1

PALEONTOLOGIA

ISMAR DE SOUZA CARVALHO
(Editor)

2ª EDIÇÃO



EDITORA INTERCIÊNCIA

Sumário

APRESENTAÇÃO	V
PREFÁCIO	VII
PREFÁCIO DA 1ª EDIÇÃO	IX
CONCEITOS	1
Capítulo 1 – Objetivos e Princípios	3
Fundamentos e Objetivos	3
Ramos da Paleontologia	4
Preservação dos Fósseis	4
Tipos de Fossilização	5
Outras Considerações	10
Referências	11
Capítulo 2 – Histórico das Pesquisas Paleontológicas no Brasil	13
Primeiras Notícias	14
Contribuição dos Estrangeiros	14
Comissão Geológica do Império	15
Museu Nacional	15
Comissão de Estudos das Minas de Carvão do Brasil	15
Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil	15
Expansão das Instituições de Pesquisa Paleontológica	16
Petrobras	16
Paleontologia Contemporânea	17
Leituras Recomendadas	17
Referências	17
Capítulo 3 – Tafonomia: Processos e Ambientes de Fossilização	19
Terminologia	20
Coleta e Descrição Tafonômica de Assembléias Fossilíferas	21
Mortandade na Biota e Eventos de Sedimentação	28
Classificação das Concentrações Fossilíferas	30
Comentários Finais	34
Referências	34
Capítulo 4 – Fossildiagênese	47
Dissolução e Precipitação	49
Silificação	49
Recristalização*	50
Incrustação	52
Concreções	52
Fossilização em Ambientes Estagnados	53
Minerais de Ferro	54
Fosfatização	55
Fraturas e Deformações	55

Âmbar	56
Cinzas Vulcânicas	57
Considerações Finais	57
Referências	58
Capítulo 5 – Uso Estratigráfico dos Fósseis e Tempo Geológico	61
Bacias Sedimentares	61
Conceitos Fundamentais da Estratigrafia	62
Litoestratigrafia	63
Bioestratigrafia	64
Cronoestratigrafia, Geocronologia e Tabela de Tempo Geológico	67
Referências	72
Capítulo 6 – A Estratigrafia de Sequências e o Registro Fóssil	75
A “Nova Estratigrafia”	76
Um Modelo Teórico do Controle Estratigráfico sobre a Distribuição de Fósseis	79
Exemplos Brasileiros	84
Conclusões	88
Referências	91
Capítulo 7 – Teorias Evolutivas	93
Histórico do Pensamento Evolutivo	93
Lamarckismo	94
Darwinismo	95
Teoria Sintética da Evolução	96
Espécie e Especiação	99
Microevolução <i>versus</i> Macroevolução	103
Gradualismo <i>versus</i> Pontualismo	105
Biogeografia	107
Referências	113
Capítulo 8 – Extinções	115
Os Diferentes Tipos de Extinções	115
Conclusão	127
Referências	127
Capítulo 9 – Taxonomia e Sistemática	129
Taxonomia, Sistemática, Classificação Taxonômica, Taxometria e Identificação Taxonômica	130
Regras de Nomenclatura	135
Aplicações	140
Referências	140
Capítulo 10 – Icnofósseis	143
Bioturbações	143
Bioerosões	144
Coprólitos	144
Outros Tipos de Icnofósseis	145
Pseudoicnofósseis	145
Classificação	146
Icnofáceis e Icnocenoses	151
Quantificação e Utilização nas Icnofácies	157
Aplicações	158
Referências	167
Capítulo 11 – Estromatólitos	171
Características Principais de Estromatólitos	173
Classificação	180

Métodos e Técnicas de Estudo	183
Distribuição Estratigráfica	186
Aplicações	188
Referências	191
Capítulo 12 – Âmbar	197
Características Físicas e Químicas dos Âmbares	198
Preservação de Organismos no Âmbar	200
Aplicações	203
Referências	204
Capítulo 13 – Fósseis Químicos	207
Alcanos	209
Esteranos	209
Terpanos	209
Aplicações: Indicadores de Fonte e Ambiente Depositional	209
Considerações Finais	216
Referências	218
Capítulo 14 – A Vida Primitiva: do Criptozóico (Pré-Cambriano) ao início do Fanerozóico	221
O Registro Paleontológico do Criptozóico	221
Os Fósseis mais Antigos e seu Significado Evolutivo	224
A Vida se Diversifica: aparecem os eucariotos	224
Fauna de Ediacara: os primeiros animais macroscópicos	227
O Surgimento do Esqueleto: as faunas tommotiana e de Burgess	230
Referências	233
Capítulo 15 – Paleoecologia	235
Refazendo as Relações Pretéritas	235
Aplicações	236
Referências	243
Capítulo 16 – Paleobiogeografia	247
Aspectos Conceituais e Históricos da Paleobiogeografia	248
Métodos em Biogeografia Histórica Aplicados em Paleontologia	253
Referências	263
MICROPALEONTOLOGIA	267
Capítulo 17 – Foraminíferos	269
Composição e Morfologia	270
Classificação	271
Distribuição Estratigráfica	275
Referências	283
Capítulo 18 – Nanofósseis Calcários	285
Morfologia	286
Classificação	286
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeografia	288
Aplicações	288
Referências	295
Capítulo 19 – Radiolários	297
Morfologia	297
Classificação	301
Distribuição Estratigráfica	304
Tafonomia	306
Depósitos Silicosos	308

Aplicações	309
Referências	310
Capítulo 20 – Tintinídeos e Calpionelídeos	313
TINTINÍDEOS	313
Morfologia	313
Classificação	314
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica	314
Aplicações	314
Referências	314
CALPIONELÍDEOS	315
Morfologia	315
Classificação	315
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica	316
Aplicações	317
Referências	318
Capítulo 21 – Diatomáceas	319
Morfologia	320
Classificação	320
Classificação de Hendey	323
Distribuição Estratigráfica	323
Aplicações	324
Diatomitos	325
Referências	325
Capítulo 22 – Dinoflagelados	327
Morfologia	327
Classificação	335
Distribuição Estratigráfica	344
Ecologia	344
Distribuição de Dinocistos em Sedimentos de Fundo	346
Composição das Assembléias de Dinocistos e as Implicações Ambientais	346
Morfologia dos Cistos e Interpretações Ambientais	346
Aplicações	347
Referências	350
Capítulo 23 – Ostracodes	355
Morfologia e Biologia	356
Classificação	359
Distribuição Estratigráfica	362
Paleobiogeografia	363
Aplicações	364
Referências	367
Capítulo 24 – Palinologia	369
Morfologia Polínica	370
Aplicações da Palinologia	375
Referências	376
Capítulo 25 – Paleopalinologia	381
Morfologia	381
Classificação	386
Distribuição Estratigráfica	390
Aplicações	391
Referências	391

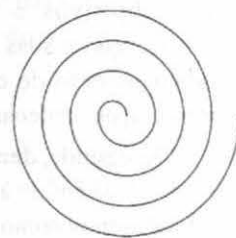
Capítulo 26 – Quitinozoários	393
Morfologia	393
Classificação	396
Distribuição Estratigráfica	399
Aplicações	403
Referências	403
Capítulo 27 – Acritarcos	405
Morfologia	405
Classificação Sistemática	406
Distribuição Estratigráfica	406
Referências	408
PALEOBOTÂNICA	411
Capítulo 28 – Paleobotânica: Conceituação Geral e Grupos Fósseis	413
Metodologia Paleobotânica	414
Tafonomia	416
Classificação	419
Aplicações	500
Referências	503
✓ Capítulo 29 – A Origem e a Evolução das Angiospermas	509
A Classificação das Angiospermas	513
Tentativas para Descobrir o Grupo Ancestral das Angiospermas	515
Análises Cladísticas ou Filogenéticas	516
Métodos Bioquímicos	518
Como e Quando Surgiram as Angiospermas	518
O Documentário Pré-Cretáceo de Supostas e Comprovadas Angiospermas	520
Local de Origem das Angiospermas	521
Eocretáceo (Berriasiano - Albiano): Fase da “Irradiação Silenciosa”	524
Neocretáceo Inicial (Cenomaniano): Fase da “Irradiação Explosiva para o Domínio”	529
Neocretáceo Final (Turoniano ao Maastrichtiano): Fase de “Maturidade ou Consolidação”	533
Paleógeno ao Quaternário: Fase da “Irradiação Cenozóica”	535
As Subclasses de Angiospermas	536
Pleistoceno Final a Holoceno: Fase de “Declínio & Extinção” das Angiospermas	537
Referências	537
PALEOINVERTEBRADOS	543
Capítulo 30 – Poríferos	545
Morfologia	547
Classificação	548
Distribuição Estratigráfica	551
Paleobiogeografia	552
Aplicações	553
Referências	553
Capítulo 31 – Cnidários	555
Morfologia	557
Classificação	557
Paleoecologia	566
Distribuição Estratigráfica	566
Aplicações	567
Referências	567

Capítulo 32 – Anelídeos	571
Morfologia	571
Classificação	573
Distribuição Estratigráfica	576
Aplicações	577
Referências	578
Capítulo 33 – Artrópodes	579
Morfologia	581
Classificação	583
Distribuição Estratigráfica e Paleogeográfica dos Artrópodes Fósseis no Brasil	603
Aplicações	604
Referências	605
Capítulo 34 – Moluscos	609
Morfologia	609
Classificação	612
Distribuição Estratigráfica dos Moluscos	632
Aplicações	634
Referências	634
Capítulo 35 – Briozoários	639
Morfologia	639
Classificação	640
Distribuição Estratigráfica	645
Aplicações	647
Referências	650
Capítulo 36 – Braquiópodes	651
Morfologia	651
Classificação	656
Glossário de Termos Morfológicos	664
Distribuição Estratigráfica	665
Paleobiogeografia	667
Aplicações	672
Referências	672
Capítulo 37 – Equinodermas	675
Sistemática	676
Aplicações	696
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica dos Equinodermas Brasileiros	698
Referências	698
PALEOVERTEBRADOS	701
Capítulo 38 – Hemicordados	703
Morfologia	703
Classificação	704
Paleoecologia e Distribuição Estratigráfica	707
Referências	707
Capítulo 39 – Cordados	711
Morfologia	711
Classificação	712
Ancestral dos Vertebrados	716
Referências	717

Capítulo 40 – Conodontes	719
O Animal Conodonte	722
Morfologia	723
Classificação	725
Paleoecologia	725
Paleobiogeografia	727
Aplicações	728
Referências	730
Capítulo 41 – Agnatos e Peixes	733
Morfologia	733
Classificação	735
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica dos Primeiros Vertebrados	756
Aplicações	758
Filogenia de Agnatos e Gnatostomados	758
Referências	758
Capítulo 42 – Anfíbios	763
Morfologia	765
Classificação	766
Bioestratigrafia	776
Paleoecologia	776
Referências	778
Capítulo 43 – Répteis	781
Morfologia	781
Classificação	782
Distribuição Estratigráfica	807
Paleoecologia	810
Paleobiogeografia	813
Referências	813
Capítulo 44 – Aves	817
Morfologia	818
Classificação	820
Aplicações	828
Referências	829
Capítulo 45 – Mamíferos	833
Morfologia	834
Classificação	838
Distribuição Estratigráfica	854
Paleobiogeografia	857
Aplicações	859
Referências	859

OBJETIVOS E PRINCÍPIOS

Rita de Cassia Tardin Cassab



A vida na Terra surgiu há aproximadamente 3,8 bilhões de anos e, desde então, restos de animais e vegetais ou evidências de suas atividades ficaram preservados nas rochas. Estes restos e evidências são denominados de **FÓSSEIS** e constituem o objeto de estudo da **PALEONTOLOGIA**.

O termo Paleontologia, usado na literatura geológica pela primeira vez em 1834, foi formado a partir das palavras gregas: **palaio** = antigo, **ontos** = ser, **logos** = estudo. Já a palavra fóssil originou-se do termo latino **fossilis** = extraído da terra.

A história dos fósseis é também a história da migração dos continentes, das mudanças climáticas, das extinções em massa e das modificações ocorridas na fauna e flora ao longo do tempo geológico.

A Paleontologia desempenha um papel importante nos dias de hoje. Já não é mais uma ciência hermética, restrita aos cientistas e universidades. Todos se interessam pela história da Terra e de seus habitantes durante o passado geológico, para conhecerem melhor suas origens. (Carvalho, 2004)

Fundamentos e Objetivos

Os princípios e métodos da Paleontologia fundamentam-se em outras duas ciências: a Biologia e a

Geologia. É na Biologia que o paleontólogo busca subsídios para estudar os fósseis, já que eles são restos de um antigo organismo vivo. Em retorno, a Paleontologia fornece aos biólogos uma dimensão do tempo em que os grandes ecossistemas atuais se estabeleceram e também informações complementares às teorias evolutivas. Na Geologia, os fósseis são utilizados como ferramentas para datação e ordenação das seqüências sedimentares, contribuindo para o detalhamento da coluna cronogeológica. Ajudam na interpretação dos ambientes antigos de sedimentação, bem como na identificação das mudanças ocorridas na superfície do planeta através do tempo geológico. (Carvalho, 2004)

Portanto, os principais objetivos da Paleontologia são:

- fornecer dados para o conhecimento da **evolução biológica** dos seres vivos através do tempo;
- estimar a **datação** relativa das camadas, pelo grau de evolução ou pela ocorrência de diversos grupos de plantas e animais fósseis. A sucessão das camadas de rochas e seu conteúdo fóssil está resumida na coluna cronoestratigráfica, onde os grandes grupos e sistemas estão arranjados em seqüência, com as rochas mais antigas na base e mais novas no topo;
- reconstituir o **ambiente** em que o fóssil viveu, contribuindo para a paleogeografia e paleoclimatologia;

- auxiliar na reconstituição da **história geológica da Terra**, através do estudo das sucessões faunísticas e florísticas preservadas nas rochas. A distribuição das espécies nos diversos ecossistemas durante o passado geológico torna possível a identificação da sequência de eventos na história da Terra, que muitas vezes ocorre em escala global;
- identificar as rochas em que podem ocorrer substâncias minerais e combustíveis como o fosfato, carvão e o petróleo, servindo de apoio à **Geologia Econômica**.

Ramos da Paleontologia

A Paleontologia pode ser estudada através de duas abordagens principais. Uma mais descritiva, que tem como objetivos a identificação do fóssil, sua reconstituição e suas relações filogenéticas, visando o estabelecimento de correlações cronoestratigráficas e interpretações paleoambientais.

A segunda, denominada de **Paleobiologia**, mais conceitual, dá ênfase à identificação das leis que atuaram em fenômenos como a origem da vida, a formação e estruturação da biosfera, as extinções, investigando a influência dos paleoambientes nos processos evolutivos dos organismos. Na abordagem paleobiológica os estudos são direcionados para tópicos como evolução, ecologia ou tafonomia dos organismos (Hoffman, 1990).

Os paleontólogos sempre se direcionam para um determinado núcleo de estudos: Paleobotânica, Paleontologia de Invertebrados, Paleontologia de Vertebrados, Micropaleontologia e Paleoicnologia.

A **Paleobotânica** estuda as plantas fósseis de um modo geral. Na maioria das vezes apenas uma parte da planta fica preservada, acarretando novas especializações: uns se dedicando ao estudo dos lenhos, outros aos das folhas. Uma grande parte estuda os polens e esporos, que devido a sua excepcional preservação, são amplamente usados para datação e são abordados dentro da Micropaleontologia, mais especificamente na Paleopalinologia.

Alguns paleontólogos se dedicam ao estudo dos **invertebrados** fósseis. Moluscos (biválvios e gastrópodes), braquiópodes, equinóides e conchostráceos são grupos que possuem boa representação no território brasileiro. Os invertebrados fósseis, principalmente os marinhos, possibilitam estabelecer correlações cronoestratigráficas de bacias distantes e são utilizados para delimitar províncias paleobiogeográficas, devido à boa dispersão de suas larvas, como é o caso dos moluscos.

Atualmente um grande número de paleontólogos dedica-se ao estudo dos **vertebrados**. Como esses fósseis atraem bastante a comunidade leiga, esses profissionais além de suas pesquisas têm também atuado na divulgação científica da Paleontologia.

A **Micropaleontologia** desenvolveu-se muito a partir da necessidade econômica de se estudar os microfósseis para a indústria do petróleo. Eles são excelentes elementos para a correlação e datação das camadas, devido à sua extensa variabilidade morfológica, grande abundância nas rochas sedimentares e rápida evolução. Os microfósseis podem ser partes diminutas de organismos como espículas de esponjas, dentes de peixes, espinhos de equinóides, polens e esporos vegetais ou carapaças completas como as dos protistas, conchostráceos e micromoluscos.

A **Paleoicnologia** estuda os icnofósseis, que são estruturas biogênicas resultantes da atividade dos seres vivos. Correspondem a marcas como pistas, pegadas, perfurações, escavações, marcas de repouso, refletindo o comportamento do organismo quando em vida.

Dentro de cada ramo da Paleontologia, o paleontólogo ainda direciona suas pesquisas para outras áreas como:

- **Paleoecologia**, que estuda as relações dos organismos entre si e destes com o meio. Usando os componentes da fauna e flora e vários parâmetros, tenta inferir dados como a profundidade, salinidade, produção orgânica, nível de oxigenação do meio e as condições climáticas da época.
- **Tafonomia**, que é o estudo das condições e processos que propiciaram a preservação dos fósseis, desde a sua morte até ser encontrado na natureza.
- **Sistemática**, que classifica e agrupa os organismos com base na análise comparativa de seus atributos e nas relações entre eles.

Preservação dos Fósseis

A fossilização de um organismo resulta da ação de um conjunto de processos físicos, químicos e biológicos que atuam no ambiente deposicional. Têm mais chances de serem preservados aqueles organismos que possuem partes biomineralizadas por carbonatos, fosfatos, silicatos ou constituídas por materiais orgânicos resistentes, como a quitina e a celulose. Mesmo assim ocorrem no registro geológico muitas preservações excepcionais de partes moles.

Após a morte dos organismos, no ciclo natural da vida, as partes moles entram em processo de decomposição devido à ação das bactérias e as partes duras ficam sujeitas às condições ambientais, culminando com sua destruição total (figura 1.1). A fossilização representa a quebra deste ciclo e portanto deve ser sempre vista como um fenômeno excepcional. No decorrer do tempo geológico, apenas uma percentagem ínfima das espécies que um dia habitaram a biosfera terrestre preservou-se nas rochas. Muitas espécies surgiram e desapareceram sem deixar vestígios, existindo portanto muitos hiatos no registro paleontológico.

Vários fatores atuam na preservação dos indivíduos e favorecem a fossilização. O soterramento rápido após a morte, a ausência de decomposição bacteriológica, a composição química e estrutural do esqueleto, o modo de vida, as condições químicas que im-

peram no meio, são alguns desses fatores, cujo somatório determinará o modo de fossilização.

Mesmo depois dos fósseis já estarem formados, outros fatores concorrem para a sua destruição nas rochas, como águas percolantes, agentes erosivos, vulcanismo, eventos tectônicos e metamorfismo. As rochas onde os fósseis são encontrados indicam as condições que prevaleceram no ambiente onde esses organismos viviam ou para o qual seus restos foram transportados.

Tipos de Fossilização

Os fósseis podem se preservar de diferentes modos, dependendo dos fatores e das substâncias químicas que atuaram após a morte do organismo. Pode-

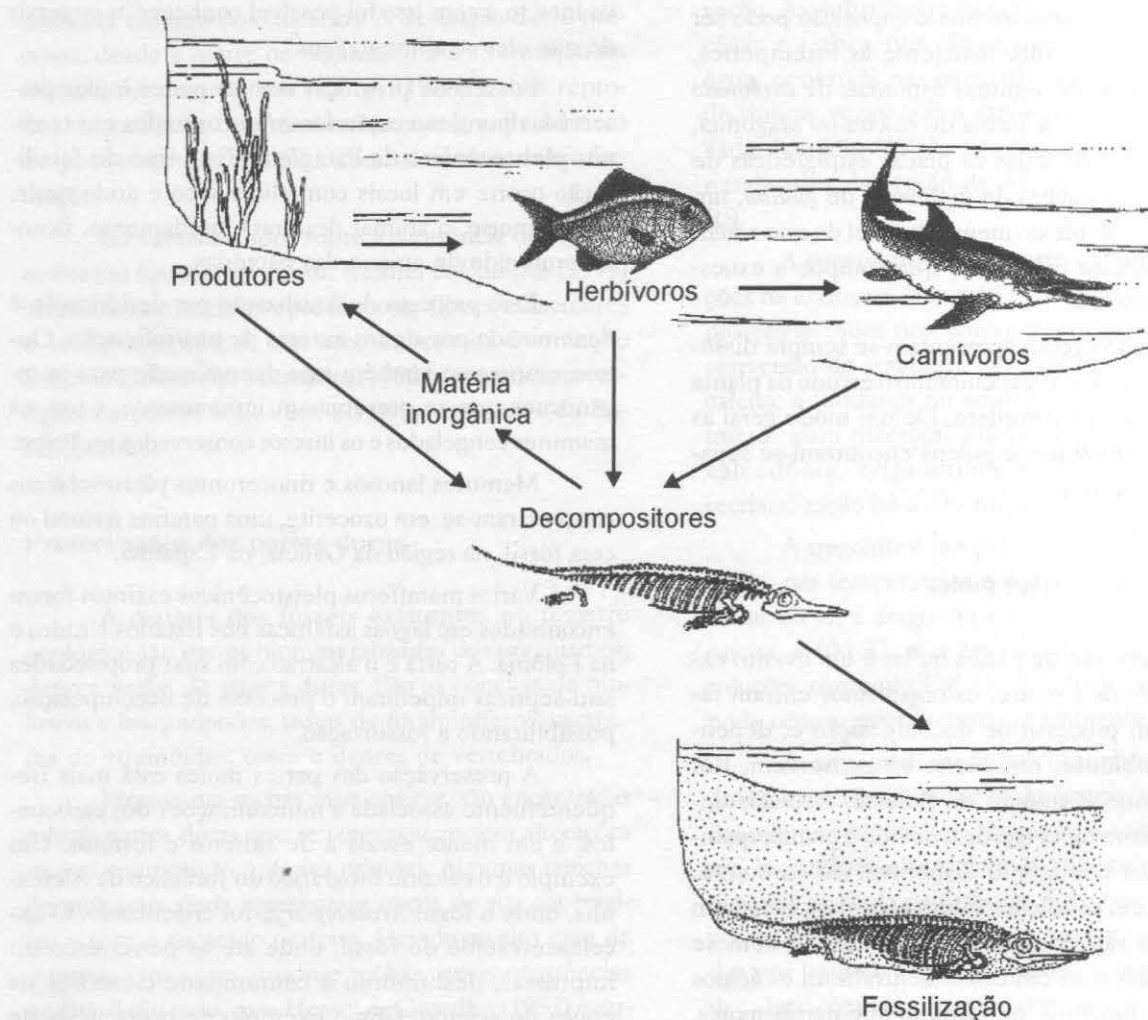


Figura 1.1 Ciclo natural da vida, com as possíveis transformações da matéria orgânica.

mos reunir os tipos de fossilização em dois grandes grupos: restos e vestígios. **Restos**, quando alguma parte do organismo ficou preservada e **vestígios**, quando temos apenas evidências indiretas do organismo ou de suas atividades.

A. Restos

Os restos, na maioria das vezes, consistem nas partes mais resistentes dos organismos, tais como conchas, ossos e dentes, denominadas **partes duras**. Com a evolução dos conhecimentos, têm-se descoberto no registro fóssil muitas **partes moles** preservadas, como vísceras, pele, músculos, vasos sanguíneos, que têm contribuído para um melhor conhecimento da anatomia e fisiologia dos organismos fósseis.

As partes duras, devido à sua natureza, têm mais chances de se fossilizarem. Sua composição pode ser de *silica* (SiO_2), bastante resistente às intempéries, como as espículas de algumas esponjas; de *carbonato de cálcio* (CaCO_3) sob a forma de calcita ou aragonita, das quais são constituídas as placas esqueléticas de equinodermas e conchas de moluscos; de *quitina*, um polissacarídeo complexo, menos durável do que a maioria dos esqueletos minerais e que compõe o exoesqueleto dos insetos.

Os restos vegetais apresentam-se sempre dissociados no registro fóssil, dificultando o estudo da planta como um organismo completo. De um modo geral as folhas, caules, sementes e polens encontram-se separados nos sedimentos.

Preservação das partes moles

A preservação de partes moles é um evento extraordinário. Após a morte, os organismos entram rapidamente em processo de decomposição e, dependendo do ambiente, raramente se conservam. Por exemplo, plantas e animais de florestas tropicais decompõem-se com tanta rapidez, devido à grande quantidade de água e oxigênio disponível no ambiente, que somente em condições muito especiais, como um soterramento rápido, estes organismos podem se fossilizar. Águas ricas em cálcio neutralizam os ácidos dentro dos sedimentos, permitindo que partes moles, como pele, músculos e órgãos internos de vertebrados permaneçam intactos.

São conhecidos na literatura alguns casos excepcionais, onde organismos completos se preservaram, tanto as partes moles como as duras. Ficaram de tal forma protegidos que permaneceram intactos até os dias de hoje. Citaremos, a seguir, alguns destes exemplos.

As ocorrências de nódulos de âmbar contendo insetos, aracnídeos, rãs e outros organismos são bastante conhecidas. O âmbar é uma resina fóssil, proveniente de várias espécies de gimnospermas e angiospermas, encontradas em grandes quantidades nos terrenos terciários na costa sul do Báltico e na República Dominicana.

As condições glaciais na Sibéria e no Alasca possibilitaram a preservação de mamutes lanosos e rinocerontes. Estes animais permaneceram congelados desde a última glaciação do Pleistoceno (45.000 anos) e muitos deles ainda apresentavam a pele e os músculos em perfeito estado. Seu conteúdo estomacal estava intacto e com isto foi possível conhecer os vegetais de que eles se alimentavam.

Fósseis de preguiças com as partes moles preservadas por dessecação foram encontrados em terrenos pleistocênicos da Patagônia. Este tipo de fossilização ocorre em locais com clima seco e árido onde, após a morte, o animal desidrata rapidamente, ficando protegido do ataque das bactérias.

Este processo de fossilização por desidratação é denominado por alguns autores de **mumificação**. Outros, empregam também esta denominação para os organismos que se preservaram inteiramente, como os mamutes congelados e os insetos conservados no âmbar.

Mamutes lanosos e rinocerontes pleistocênicos conservaram-se em ozocerite, uma parafina natural ou cera fóssil, na região da Galícia, na Espanha.

Vários mamíferos pleistocênicos extintos foram encontrados em lagoas asfálticas nos Estados Unidos e na Polônia. A turfa e o alcatrão com suas propriedades anti-sépticas impediram o processo de decomposição, possibilitando a fossilização.

A preservação das partes moles está mais frequentemente associada a mineralizações dos carbonatos, e em menor escala a de sulfetos e fosfatos. Um exemplo é o calcário litográfico do Jurássico da Alemanha, onde o fóssil *Archaeopteryx* foi encontrado. O excelente estado do fóssil, onde até as penas estavam impressas, deslumbrou a comunidade científica na época do achado. Como exemplo de ocorrências de partes moles fosfatizadas, temos o caso das lulas, no Jurássico da Inglaterra e trilobitas com apêndices com-

pletos, encontrados no Cambriano da Suécia. Cefalópodes do Devoniano da Alemanha, tiveram suas partes moles inteiramente piritizadas.

Entre os melhores exemplos de fossilização de tecidos moles está o Folhelho Burgess, da Columbia Britânica, Canadá. Vários organismos marinhos como algas, esponjas, animais vermiformes e artrópodes, ficaram preservados. Além desses, ocorrem algumas formas bizarras, que parecem ter sido apenas parte de um organismo, sem similares no registro paleontológico. Há extensa literatura sobre esta associação fossilífera, entre as quais destacamos Gould (1990).

No Brasil, os fósseis da Formação Santana, Cretáceo da Bacia do Araripe, constituem o melhor exemplo brasileiro deste caso. Uma numerosa e diversificada fauna de vertebrados, com dominância de peixes, além de vegetais, insetos e outros grupos é encontrada em nódulos calcários. A descrição deste processo, desde a morte do organismo até a formação do nódulo, foi descrita por Martill (1988) e está reproduzida na figura 1.2. Atualmente, um grande número de pesquisadores trabalha com os fósseis desta formação.

Há vários estudos sobre a ocorrência de tecidos moles em fósseis brasileiros. Kellner & Campos (1999) identificaram tecidos epidérmicos, fibras musculares e vasos sanguíneos em arcossauros da Formação Santana. Simone & Mezzalana (1993) descreveram vestígios de partes moles em bivalvíos cretáceos da Bacia Bauru.

Preservações das partes duras

A maioria dos fósseis existentes no registro geológico são partes biomineralizadas dos organismos, denominadas de partes duras. São as conchas de moluscos e braquiópodes, testas de foraminíferos, carapaças de equinóides, ossos e dentes de vertebrados.

Mesmo nas rochas mais antigas, são encontradas muitas partes duras que se conservaram sem alterações na sua composição química original. Algumas conchas de moluscos ainda apresentam traços de sua cor original e com o nacarado perfeito. Devido ao alto grau de intemperismo que atua nas rochas, essas ocorrências no Brasil são raras, mas Hessel & Carvalho (1987) estudaram conchas de gastrópodes cretáceos da Bacia de Sergipe que apresentavam a coloração original.

As partes duras podem ser preservadas através de vários processos de fossilização: incrustação, permineralização, recristalização, substituição e carbonificação.

Na **incrustação**, as substâncias transportadas pela água cristalizam-se na superfície da estrutura, revestindo-a por completo, preservando assim a parte dura. Este é o processo de fossilização que ocorre geralmente com organismos mortos ou transportados para cavernas. Os animais morrem, a parte orgânica desaparece e então os ossos são incrustados de carbonato de cálcio. Além da calcita, outras substâncias podem também participar deste processo como a pirita, a limonita e a sílica.

A **permineralização** é um tipo de fossilização bastante freqüente. Ocorre quando um mineral preenche os poros, canalículos ou cavidades existentes no organismo. Os ossos e troncos de árvores são muito porosos e bastante suscetíveis a essa forma de preservação. As substâncias minerais, como o carbonato de cálcio e a sílica, que são capazes de ser carregadas pela água, penetram nas cavidades lentamente, permitindo muitas vezes que a estrutura original seja preservada. Minello (1993) estudou lenhos fósseis permineralizados da região de Mata e São Pedro do Sul, RS.

A **recristalização** ocorre quando há modificações na estrutura cristalina do mineral original, a composição química permanece a mesma. Por exemplo, a conversão da aragonita das conchas de moluscos em calcita; a mudança no arranjo cristalino da calcita, de micro- para macrocristalina; da opala, amorfa, para calcedônia, criptocristalina. Sempre que ocorre recristalização há a destruição das microestruturas.

A aragonita é um polimorfo instável em relação à calcita nas temperaturas e pressões comuns. Aquecendo-se no ar, a aragonita começa a se transformar em calcita, a 400 °C, mas em contato com a água ou com soluções contendo CaCO_3 dissolvido, a transformação pode ocorrer em temperatura ambiente (Dana, 1970).

A **carbonificação** ou **incarbonização** é um processo de fossilização onde ocorre a perda gradual dos elementos voláteis da matéria orgânica, o oxigênio, hidrogênio e nitrogênio são liberados, ficando apenas uma película de carbono. Este tipo de fossilização ocorre com maior freqüência nas estruturas constituídas por lignina, celulose, quitina e queratina. Apesar das alterações ocorridas na composição química original, muitas vezes a microestrutura fica preservada e permite o estudo da anatomia dos vegetais fósseis.

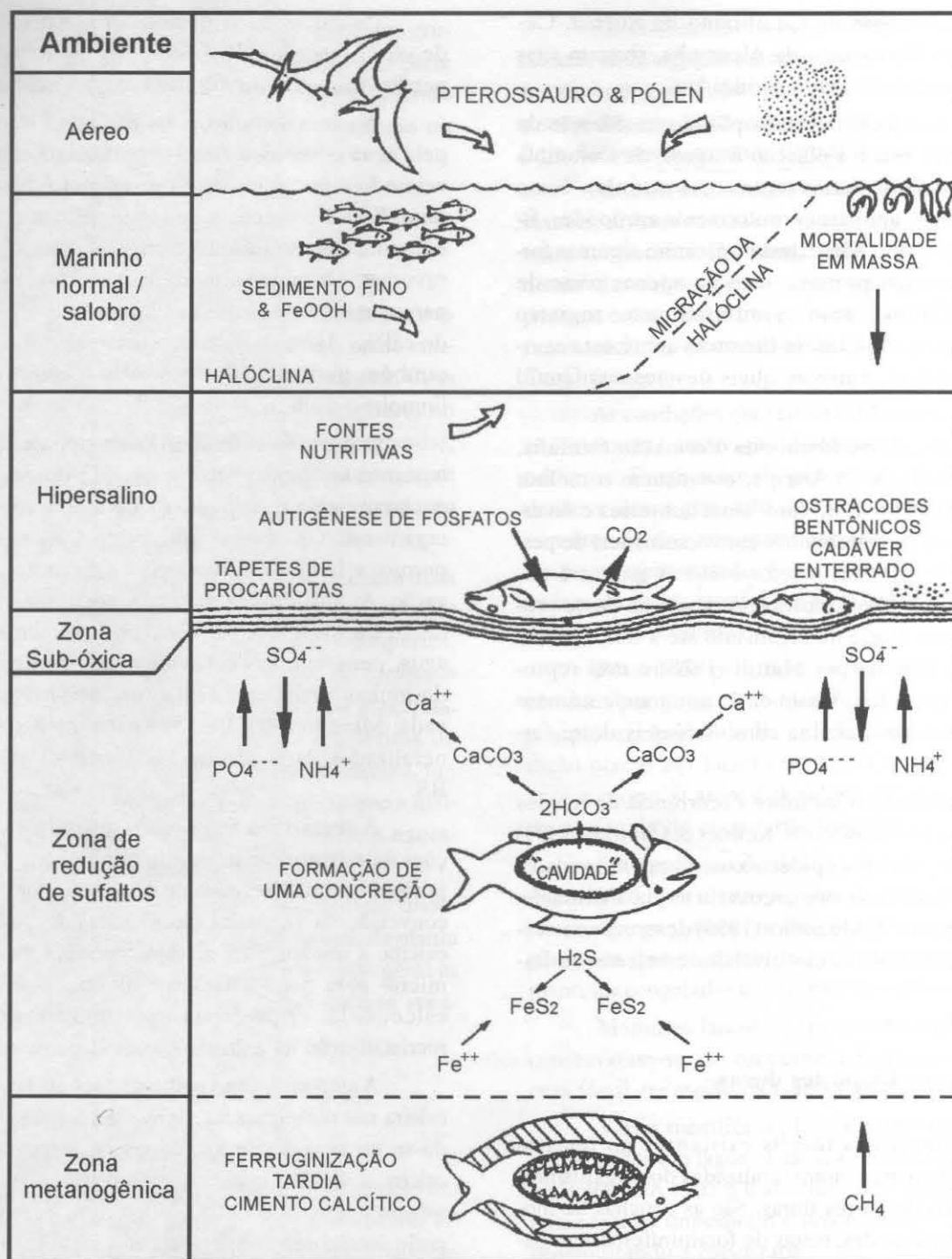


Figura 1.2 Modelo de Martill (1988) para a origem dos nódulos carbonáticos da Formação Santana.

Outro processo de fossilização é a **substituição**. É o que ocorre quando, por exemplo, o carbonato de cálcio que constitui as conchas é substituído por sílica, pirita ou limonita, e até mesmo por novo carbonato de cálcio. Nesses casos, os fósseis são réplicas das conchas primitivas. Mendes (1959) estudou braquiópodes silicificados do

Carbonífero da Bacia do Amazonas. Quando esse processo é muito lento, detalhes da estrutura dos tecidos podem ficar preservados, e segundo Mendes (1982), nos troncos vegetais em que se deu esse tipo de substituição foram encontrados restos de tecidos carbonificados. Esse processo denomina-se **histometabase**.

B. Vestígios

Os vestígios são evidências da existência dos organismos ou de suas atividades. Os animais e vegetais que deram origem aos fósseis não se preservaram.

Tomemos como exemplo uma concha. Durante o soterramento, suas cavidades internas são preenchidas pelos sedimentos circundantes. Com o decorrer do tempo, elas são dissolvidas pelas águas percolantes, restando somente o espaço que era ocupado anteriormente pela concha. Ficaram formadas duas impressões, o **molde externo**, que é a moldagem da superfície externa e o **molde interno**, que revela a morfologia ou estrutura interna do organismo ou parte dele. Se o espaço formado foi posteriormente preenchido por outro mineral, formou-se uma réplica do original, que denominamos de **contramolde** (figura 1.3).

Asas de insetos, folhas de vegetais e outros órgãos similares compostos de quitina ou celulose, podem ficar impressos nas rochas. São consideradas como positivas quando estão em alto-relevo e negativas, em baixo-relevo.

Vestígios das atividades vitais dos organismos são frequentes no registro sedimentar e sua presença nos sedimentos contribui para fazer interpretações paleoambientais. Estes fósseis são denominados de **icnofósseis**. Os mais frequentes são as pistas, tubos e sulcos produzidos por animais invertebrados, resultantes do seu deslocamento no substrato e as pegadas deixadas por vertebrados nos sedimentos inconsolidados. Há também testemunhos de outras atividades biológicas como nutrição e reprodução. É difícil reconhecer os autores destas marcas, pois em geral eles não se fossilizam.

Com relação às atividades de nutrição os mais encontrados são os excrementos fossilizados, denominados de **coprólitos**. Podem ser produzidos por vertebrados ou invertebrados. Seixos, denominados de **gastrólitos**, são interpretados como as pedrinhas que as aves e alguns répteis têm no aparelho digestivo para auxiliar na digestão.

Ovos fossilizados, principalmente de répteis, também têm sido encontrados com frequência. Há ainda outros vestígios menos comuns, mas bastante inte-

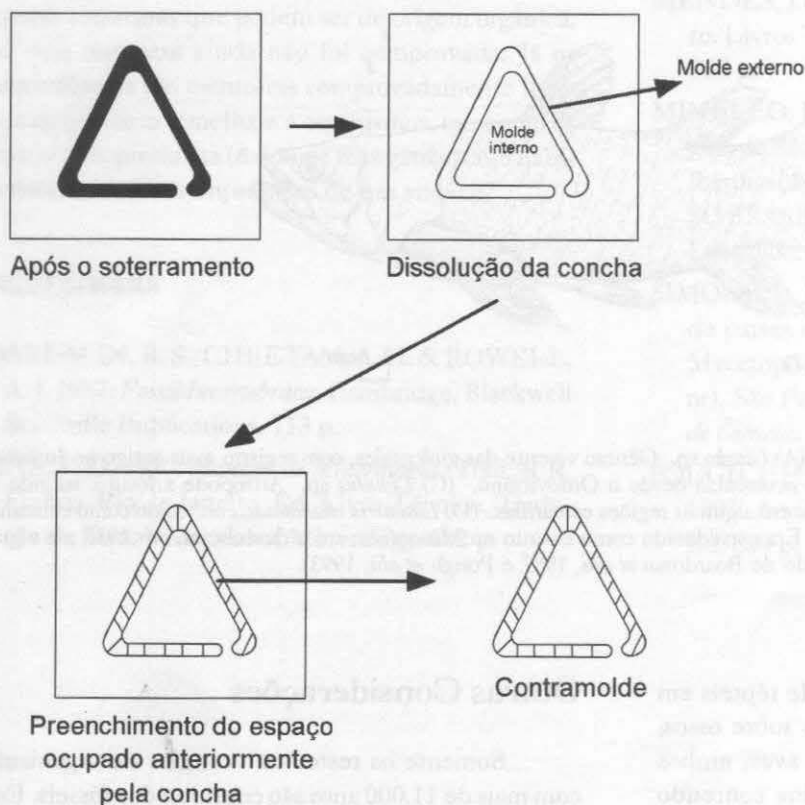


Figura 1.3 Formação de moldes e contramoldes de uma concha.

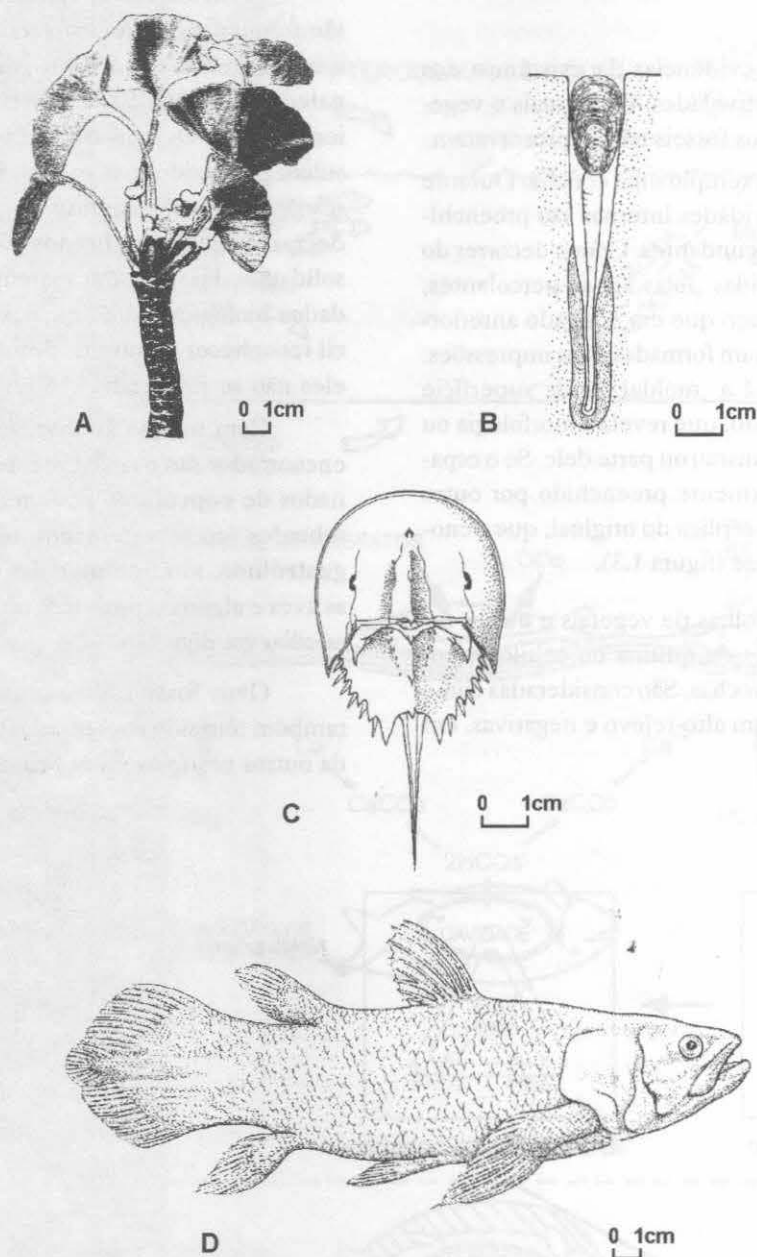


Figura 1.4 Exemplos de fósseis-vivos: (A) *Ginkgo* sp. Gênero vivo das ginkgoales, com registro mais antigo no Jurássico. (B) *Lingula* sp. Gênero de braquiópode com ocorrência desde o Ordoviciano. (C) *Limulus* sp. Artrópode xifosuro, surgido no Cambriano, que pode ser encontrado ainda hoje em algumas regiões estuarinas. (D) *Latimeria chalumnae*, conhecido como celacanto, é a única forma viva de peixes Actinistia. Era considerado como extinto no Mesozóico, até a descoberta, em 1938, de alguns exemplares na costa de Madagascar (modificado de Boardman *et alii*, 1987 e Pough *et alii*, 1993).

ressantes, como as marcas de dentadas de répteis em conchas de cefalópodes e de mamíferos sobre ossos; sulcos feitos nas rochas pelos bicos das aves; ninhos fossilizados; regurgitos de aves de rapina contendo dentes e ossos de micromamíferos.

Outras Considerações

Somente os restos ou vestígios de organismos com mais de 11.000 anos são considerados fósseis. Este tempo, calculado pela última glaciação, é a duração esti-

mada para a época geológica em curso: o Holoceno ou Recente.

Os fósseis ocorrem em sua grande maioria em rochas sedimentares. Excepcionalmente, alguns foram encontrados em rochas metamórficas de baixo grau e em rochas ígneas eruptivas.

Não é imprescindível que o organismo fossilizado seja um ser extinto. Muitos animais e vegetais que vivem nos dias de hoje são encontrados no registro fossilífero. Alguns grupos sofreram poucas modificações ao longo do tempo geológico, e há formas conhecidas desde o Paleozóico. São denominados de **fósseis-vivos** ou **formas-reliquias** e como exemplos podemos citar o *Ginkgo biloba*, *Lingula sp.*, *Limulus sp.* e *Latimeria chalumnae* (figura 1.4).

Quando os restos ou vestígios possuem menos de 11.000 anos, são denominados de **subfósseis**. São encontrados alguns exemplos na literatura, como um bisão preservado em turfeira e um homem antigo, mumificado, em depósitos de caverna. Encaixam-se neste caso os *sambaquis*, acúmulos de conchas, ossos e carvão resultantes da atividade humana, muito freqüentes no litoral brasileiro.

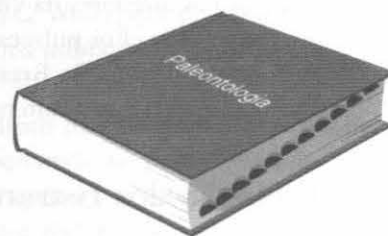
Ainda são utilizados os termos dubiofósseis e pseudofósseis. São considerados como **dubiofósseis** algumas estruturas que podem ser de origem orgânica, mas cuja natureza ainda não foi comprovada. Já os **pseudofósseis** são estruturas comprovadamente inorgânicas, que se assemelham a organismos, tais como os dendritos de pirolusita (óxido de manganês) cujo hábito cristalino lembra impressões de um vegetal.

Referências

- BOARDMAN, R. S.; CHEETAM, A. H. & ROWELL, A. J. 1987. *Fossil Invertebrates*. Cambridge, Blackwell Scientific Publications. 713 p.
- DANA, J. D. 1970. *Manual de Mineralogia*. Trad. R.R. Franco. Rio de Janeiro. Ed. Livro Técnico, Tradução de Dana's Manual of Mineralogy. 642 p.
- GOULD, S. 1990. *Vida Maravilhosa*. Trad. P.C. Oliveira. São Paulo. Ed. Schwarcz Ltda. Tradução de Wonderful life, The Burgess Shale and the nature of history. 391 p.
- HESSEL, M. H. & CARVALHO, M. T. N. 1987. Padrão de coloração em *Natica* (Gastropoda) do Albiano Inferior de Sergipe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro. *Anais*, v. 2, p. 457-469.
- HOFFMAN, A. 1990. The past decade and the future. In: BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P. R. (eds.). *Palaeobiology: A Synthesis*. Cambridge: Blackwell Scientific Publications. cap. 6.5.4, p. 550-555.
- KELLNER, A. W. A. & CAMPOS, D. A. 1999. Archosaur soft tissue from the Cretaceous of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, 42, 22 p.
- MARTILL, D. 1988. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation. *Palaeontology*, 31:1-18.
- MENDES, J. C. 1959. Chonetacea e Productacea carboníferos da Amazônia. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Geologia*, 17:79-83.
- MENDES, J.C. 1982. *Paleontologia Geral*. Rio de Janeiro. Livros Técnicos e Científicos Ed. SA, 2ª edição, 368 p.
- MINELLO, L. F. 1993. As florestas petrificadas da região de São Pedro do Sul e Mata, RS. II. Processo de fossilização e composição mineral. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 13, São Leopoldo. *Boletim de Resumos*, p. 35.
- SIMONE, L. R. L. & MEZZALIRA, S. 1993. Vestígios de partes moles em um bivalve fóssil (Unionoida, Mycetopodidae) do Grupo Bauru (Cretáceo Superior), São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 65:155-159.
- POUGH, F. H.; HEISER, J. B. & MCFARLAND, W. N. 1993. *A vida dos vertebrados*. São Paulo, Atheneu Ed. 839 p.

HISTÓRICO DAS PESQUISAS PALEONTOLÓGICAS NO BRASIL

Rita de Cassia Tardin Cassab



A Paleontologia consolida-se como ciência no início do século XIX. Nesta época organizaram-se as primeiras sociedades científicas paleontológicas, que, divulgando as pesquisas através de suas publicações periódicas, serviram de suporte para o pleno desenvolvimento desta ciência. Uma dessas sociedades, a Paleontographical Society of London (a qual ainda hoje é atuante), publicou sua primeira monografia em 1847. Quanto aos fósseis brasileiros, a primeira referência bibliográfica data de 1817, pois até então eles haviam sido mencionados apenas em cartas ou relatórios de viagem.

O Museu Real, hoje Museu Nacional, criado por D. João VI em 1818, foi a primeira instituição oficial brasileira com caráter científico. Passou a ser a guardião dos fósseis encontrados por todo o país, dando início a uma importante coleção. Mais tarde em 1875, o governo cria a Comissão Geológica do Império com o objetivo de desenvolver pesquisas geológicas intensas. Após longo trabalho de campo, ainda no início das atividades, a Comissão foi dissolvida e o material coletado depositado nas coleções do Museu Nacional.

Foi o Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, criado em 1907, que desempenhou um importante papel no desenvolvimento das ciências geológicas no país. Foram realizados muitos trabalhos de campo com vasta coleta de material, possibilitando a realização de

pesquisas sistemáticas, que resultaram em mais de uma centena de publicações. Até 1950 este órgão foi um centro irradiador das Geociências no país. Nesta instituição formou-se o primeiro núcleo de paleontólogos brasileiros, principais responsáveis pela difusão desta ciência.

Após a Segunda Guerra Mundial, por volta de 1950, o grande crescimento da indústria nacional acarretou uma demanda de geólogos, estimulando a criação de várias escolas de Geologia nas principais capitais. Isto possibilitou a formação de novos profissionais, que atuaram na difusão da Paleontologia e no aparecimento de novos núcleos de estudos.

Na Petrobras, as pesquisas para a indústria do petróleo proporcionaram um grande avanço no conhecimento da estratigrafia das bacias sedimentares brasileiras. Foram introduzidos novos métodos de trabalho em Paleontologia, desenvolvendo-se nesta instituição um importante centro de estudos.

Atualmente, são as comunidades os agentes mais importantes na valorização e preservação do patrimônio fóssil. Apoiadas pelas prefeituras, elas têm desempenhado um papel fundamental, através da criação de museus, onde as pesquisas de caráter regional são desenvolvidas e divulgadas.

Apresenta-se, a seguir, um resumo das fases mais marcantes da Paleontologia brasileira.

Primeiras Notícias

Até a primeira metade do século XIX, as notícias sobre fósseis brasileiros foram esporádicas e limitaram-se apenas a notificar o encontro destes. Referiam-se quase sempre a grandes ossadas (mamíferos quaternários) encontradas em escavações para poços d'água ou similares.

Segundo consta na literatura, o primeiro trabalho que menciona a presença de fósseis no Brasil data de 1817. Relata a ocorrência de restos de mamíferos pleistocênicos nos arredores da vila de Minas do Rio de Contas, na Bahia. Foi publicado no livro *Chorographia Brazilica* (Geografia Brasileira) por Manuel Aires de Casal, padre e geógrafo português.

Contribuição dos Estrangeiros

Os viajantes

Os primeiros trabalhos significativos sobre os fósseis brasileiros estão publicados em relatórios de viagens de cientistas europeus interessados em conhecer a natureza da América do Sul. Eles empreenderam longas expedições pelo Brasil, organizando muitas coleções, posteriormente enviadas aos seus países de origem para estudo.

Entre os primeiros naturalistas europeus destacaram-se Johann Baptist von Spix e Carl Friedrich Philipp von Martius. De 1817 a 1820 eles realizaram uma grande viagem pelo país, publicando suas observações no livro *Reise in Brasilien* (1823), que contém informações sobre a Geologia e Paleontologia de algumas áreas visitadas. Nesta publicação aparece figurado pela primeira vez um peixe fóssil da Bacia do Araripe e um osso de mamífero pleistocênico.

Outra grande viagem foi feita em 1841 pelo botânico inglês George Gardner. Em visita ao interior do Nordeste coletou peixes fósseis no Ceará, estudados e datados como cretáceos por Louis Agassiz, mais tarde professor da Universidade de Harvard.

Peter Wilhelm Lund

Os trabalhos do cientista dinamarquês Peter Wilhelm Lund foram de grande importância. Ele ra-

dicou-se no país dedicando-se ao estudo da fauna de mamíferos pleistocênicos das grutas calcárias da bacia do rio das Velhas, em Minas Gerais. Entre 1836 e 1844, organizou uma vasta coleção de fósseis desta localidade, descrevendo mais de uma centena de novas espécies e publicando cerca de 30 trabalhos. Grande parte do material estudado está hoje depositado em Copenhague. Pela sua dedicação e pelo pioneirismo de seus trabalhos, foi denominado Pai da Paleontologia Brasileira.

Contribuição dos ingleses

Na segunda metade do século XIX, foram os ingleses que mais se interessaram pelo estudo dos fósseis brasileiros. Samuel Allport (1860) organizou uma coleção paleontológica com material proveniente das vizinhanças da cidade de Salvador, cujos peixes foram estudados por Paul G. Egerton, os moluscos por John Morris e os conchostráceos por Rupert Jones, todos especialistas do Museu Britânico. Em 1869, W. Carruthers descreveu restos vegetais das camadas de carvão do Rio Grande do Sul. Joseph Mawson (1886 a 1913) e Arthur Smith Woodward (1887 a 1939) estudaram vertebrados do Cretáceo da Bahia. Este último, destacado cientista da época, deixou cerca de 15 trabalhos sobre vertebrados fósseis brasileiros, a maioria a respeito de peixes.

Expedições Thayer e Morgan

Foram realizadas três grandes expedições pelo Brasil dando novo impulso às pesquisas geológicas e paleontológicas. Predominam nesta fase os cientistas norte-americanos.

A primeira foi a Expedição Thayer, realizada em 1865 e chefiada por Louis Agassiz, que explorou o vale do rio Amazonas e parte da costa atlântica. Participou desta expedição o geólogo canadense Charles Frederick Hartt, que mais tarde dedicaria grande parte de seus estudos à Geologia e Paleontologia do Brasil. Por iniciativa própria, retornou em 1867, com o objetivo de complementar as investigações anteriores. Publicou o resultado de suas pesquisas na obra *Geology and Physical Geography of Brazil*, em 1870, com informações sobre fósseis de várias localidades do Brasil.

Duas novas expedições geológicas foram realizadas em 1870 e 1871 – as Expedições Morgan, ambas chefiadas por Hartt. Concentraram seus interesses na geologia da Amazônia, reconhecendo terrenos paleozóicos e cretáceos no Pará. Tomou parte nestas expe-

dições o geólogo norte-americano Orville Adalbert Derby, que radicou-se no Brasil, dedicando-se à diversas atividades de cunho geológico e paleontológico.

As expedições científicas estrangeiras deram importante contribuição à Geologia e Paleontologia do Brasil, mas como as coleções eram enviadas aos seus países de origem para estudo, grande parte do material encontra-se hoje em museus da Europa e Estados Unidos.

Comissão Geológica do Império

Criada em 1875, a Comissão Geológica do Império foi a primeira instituição governamental de caráter geológico. Tinha entre seus objetivos promover o conhecimento do solo brasileiro para fins de ocupação e exploração econômica do país. Seu mentor intelectual foi Charles Frederick Hartt, que atuou como coordenador da equipe. Por um ano estiveram em trabalho de campo, percorrendo várias províncias e organizando todo o material para estudos posteriores. De volta, em 1878, instalou-se no Rio de Janeiro, mas logo depois a Comissão foi extinta, sob a alegação de falta de verbas.

Após sua extinção, a coleção que foi organizada ficou depositada na Seção de Geologia e Mineralogia do Museu Nacional. Orville Derby, ao assumir a direção da seção em 1879, incentivou seu estudo, o que resultou na publicação de trabalhos importantes. Entre eles estão os de John M. Clarke, publicados em 1896 e 1899, sobre invertebrados paleozóicos da Amazônia e o de Charles A. White, de 1887, sobre fósseis cretáceos e terciários das bacias Pernambuco-Paraíba, Sergipe-Alagoas e do Pará.

Museu Nacional

Criado em 1818 por D. João VI, o Museu Real tinha como objetivo "propagar os conhecimentos e estudos das ciências naturais" do Brasil. Apesar de ser a mais antiga instituição científica da América do Sul, só no final do século XIX é que o Museu Nacional, através de sua Seção de Geologia e Mineralogia, teve importante atuação na área das geociências.

Frederico C. L. Burlamaqui, diretor durante 20 anos desta instituição, foi um dos primeiros pesquisadores a se interessar pela Paleontologia no Brasil, publicando em 1855 uma monografia sobre mamíferos pleistocênicos do Brasil e estimulando a organização das coleções.

O Museu Nacional possui atualmente um importante acervo de fósseis, muitos dos quais obtidos por cientistas estrangeiros durante suas viagens pelo Brasil. Renomados paleontólogos já pertenceram ao seu quadro de funcionários. Hoje está integrado à Universidade Federal do Rio de Janeiro, onde seus técnicos atuam em projetos de pesquisa e participam dos cursos de pós-graduação.

Comissão de Estudos das Minas de Carvão do Brasil

Em 1904, o Governo Federal criou esta comissão com o objetivo de pesquisar os depósitos de carvão no sul do país. Designou-se como chefe o geólogo norte-americano Israel C. White, que encerrou suas atividades em 1908 com a publicação de um extenso relatório.

Pelo ineditismo das pesquisas, este relatório causou grande repercussão no país. Constava de três partes: a primeira, escrita por Israel White, sobre as camadas de carvão e rochas associadas, destacava-se pelo seu valor econômico; a segunda, de autoria de Mac Gregor, contém a descrição do réptil permiano *Mesosaurus brasiliensis* e a terceira é uma monografia feita por David White sobre a flora fósseis das camadas de carvão. Esta última permitiu pela primeira vez a correlação de unidades litoestratigráficas brasileiras com as indianas, constituindo-se assim em uma evidência das mais expressivas a favor da existência do antigo continente Gondwana.

Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil

Os estudos sobre carvão despertaram interesses para outras áreas da Geologia, motivando em 1907 a criação do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. O novo órgão tinha como principal objetivo realizar pesquisas para o aproveitamento dos recursos naturais que pudessem servir de base a projetos de obras públicas, inclusive contra as secas.

Fazia parte também de suas atribuições a manutenção de um laboratório e um museu. O laboratório, tinha como tarefa realizar análises químicas e paleontológicas que servissem de suporte para as pesquisas, já o museu era responsável pela divulgação do conhecimento produzido nas diversas áreas da Geologia do Brasil.

O Serviço Geológico possibilitou a realização de muitas expedições pelo país. Através delas se teve oportunidade de coletar vasto material fóssilífero, do qual resultaram inúmeros trabalhos, publicados em seus boletins. Foi uma etapa de grande avanço na Paleontologia brasileira.

Prosseguia-se com a remessa de fósseis para estudo no exterior, resultando na publicação de algumas monografias, que se tornaram clássicas na Paleontologia brasileira: a de John M. Clarke, em 1913, "Fósseis Devonianos do Paraná" e as de Carlota J. Maury, "Fósseis Terciários do Brasil", "O Cretáceo da Parahyba" e "O Cretáceo de Sergipe", respectivamente em 1924, 1930 e 1936.

Foi Matias Gonçalves de Oliveira Roxo quem conseguiu despertar em alguns pesquisadores brasileiros o interesse pela Paleontologia. Engenheiro de minas, formado em 1905 pela Escola de Minas de Ouro Preto, era discípulo de Orville Derby quando entrou para o antigo Serviço Geológico e Mineralógico em 1910. Com a formação do primeiro núcleo de paleontólogos brasileiros, superou-se a necessidade do envio de fósseis para estudo no exterior.

Em 1934, o Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil sofre uma reorganização administrativa transformando-se no Departamento Nacional da Produção Mineral (DNPM). É interessante ressaltar que neste novo organograma constava oficialmente uma Seção de Paleontologia, produto do bom trabalho de seus técnicos. Hoje o acervo do DNPM está sob a responsabilidade do Museu de Ciências da Terra, criado para abrigar as coleções desta instituição.

Importantes paleontólogos pertenceram ao seu quadro de funcionários: Paulo Erichsen de Oliveira, que se destacou no estudo dos invertebrados fósseis; Llewellyn Ivor Price, dedicou-se ao estudo dos répteis cretáceos e Rubens da Silva Santos, aos peixes; Friedrich Wilhelm Sommer, na micropaleontologia; e Elias Dolianiti, com os vegetais fósseis. Dois geólogos alemães, trabalharam no DNPM e muito contribuíram para a paleontologia brasileira: Wilhelm Kegel e Karl Beurlen.

Wilhelm Kegel (após aposentar-se na Alemanha, onde foi diretor do Serviço Geológico) veio para o DNPM em 1949. Tinha especial interesse por invertebrados fósseis e muito contribuiu para o conhecimento da Paleontologia e Estratigrafia da Bacia do Parnaíba, publicando mais de 40 artigos.

Karl Beurlen, em 1950, iniciou seus estudos sobre invertebrados fósseis brasileiros, publicando, ain-

da em Berlim, dois trabalhos sobre crustáceos da Formação Irati. Durante seu tempo no DNPM, divulgou suas pesquisas em mais de 30 artigos, difundindo novas idéias sobre paleogeografia, paleoecologia e ambientes de sedimentação. Mais tarde integrou-se à equipe da Escola de Geologia de Recife e, juntamente com seus alunos, passou a se dedicar ao estudo da Geologia e Paleontologia das bacias da região Nordeste.

Expansão das Instituições de Pesquisa Paleontológica

Por ter sido a Capital do Império e mais tarde da República, o Rio de Janeiro sediava a maioria das instituições onde eram desenvolvidas pesquisas paleontológicas. Por este fato, estão nesta cidade as duas coleções historicamente mais importantes: a do Museu Nacional e a do DNPM.

Com o desenvolvimento econômico do país foram surgindo novas instituições que realizam trabalhos de Paleontologia com caráter mais regional. O Museu Paraense Emílio Goeldi, criado em 1889, em Belém, possibilitou a organização de coleções e a realização de pesquisas mais voltadas para a região amazônica. Em São Paulo, o Instituto Histórico e Geográfico iniciou seus trabalhos sob a orientação de Orville Derby.

Por volta de 1950, há uma grande demanda de geólogos motivada pela estatização de várias indústrias, entre elas as do petróleo e siderurgia. Por iniciativa do Ministério da Educação e Cultura e com apoio da Petrobras, foi organizada a Campanha de Formação de Geólogos (CAGE) abrindo-se escolas de Geologia em São Paulo, Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro, Recife e Ouro Preto. Estas escolas foram mais tarde encampadas pelas universidades federais e possibilitaram a formação de novas frentes de trabalho em Paleontologia.

Petrobras

O Conselho Nacional de Petróleo (CNP), criado em 1938, tinha como objetivo intensificar as pesquisas geológicas sobre este combustível fóssil. Foram instalados núcleos nas regiões onde a exploração era mais intensa: Belém, Ponta Grossa, Salvador e mais tarde em Maceió.

Após a criação da Petrobras, em 1953, foi reformulado o processo exploratório, dando prioridade às

pesquisas da parte continental das bacias sedimentares. Foram contratados especialistas estrangeiros para iniciarem trabalhos na área da Micropaleontologia e reorganizarem os antigos núcleos do Conselho Nacional do Petróleo, transformando-os em laboratórios regionais. Em pouco tempo, formou-se uma equipe de técnicos brasileiros, que logo passaram a cooperar com os estrangeiros.

Em 1974, as atividades micropaleontológicas foram centralizadas no laboratório do Rio de Janeiro, que teve atuação determinante na solução dos problemas estratigráficos da recém-descoberta bacia petrolífera de Campos. Em 1979 o laboratório do Rio de Janeiro foi transformado em Setor de Paleontologia (SEPALE), constituindo-se as equipes por especialidade e em 1981 incorpora-se ao CENPES – Centro de Pesquisas e Desenvolvimento Leopoldo A. Miguez de Mello. Nesta nova fase, além das antigas atribuições, seus técnicos começam a desenvolver projetos de pesquisas para atender aos diversos setores da empresa. É uma etapa de grande produção intelectual, alcançando o mais alto nível de conhecimento desde sua implantação. Integram-se com as universidades através de convênios, cursos, estágios e palestras participando ativamente das atividades técnico-científicas e acadêmicas do país, contribuindo também na formação dos novos paleontólogos.

Paleontologia Contemporânea

Cabe hoje à sociedade o mais importante papel na preservação dos sítios fossilíferos e na divulgação desta ciência. Vários museus foram criados nos últimos anos, realizando exposições, palestras, dando treinamento a professores, difundindo entre a população os fundamentos da Paleontologia e a necessidade de proteção dos depósitos fossilíferos. Muitos desses museus possuem convênio com universidades, recebendo suporte acadêmico em troca de apoio às pesquisas relativas aos fósseis da região.

Destacam-se o Centro de Pesquisas Paleontológicas Llewellyn Ivor Price, em Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais; o Museu de Paleontologia de Monte Alto, em São Paulo; o Centro Paleontológico de Mafra, em Santa Catarina; o Museu de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri, em Santana do Cariri, no Ceará; o Complexo Turístico Vale dos Dinossauros, em Sousa, na Paraíba, entre muitos outros.

Leituras Recomendadas

Um levantamento histórico das pesquisas paleontológicas no Brasil leva-nos obrigatoriamente aos trabalhos do professor Josué Camargo Mendes. Ele dedicou-se à divulgação da Paleontologia, sendo de sua autoria a maioria dos livros didáticos e textos sobre esta ciência. Neste capítulo utilizamos Mendes & Petri (1971), Mendes (1974) e Rocha Campos & Mendes (1990). Consultamos também a obra “Geologia do Brasil” de Oliveira & Leonardos (1940), que traz toda a cronologia da Geologia brasileira até a data de sua publicação.

Para ampliar seus conhecimentos sobre a Paleontologia brasileira, sugerimos a leitura dos livros de Freitas (2001) e Tosatto (2001), que tratam sobre Charles Frederick Hartt e Orville Adalbert Derby, respectivamente. Recomendamos ainda os trabalhos de Figueiroa (1994) e Lopes (1994) com respeito à Comissão Geológica do Império e o de Alvim (1946), que descreve e documenta a criação do Departamento Nacional da Produção Mineral (DNPM). Nos trabalhos de Viana (1985) e de Raja Gabaglia & Milani (1990) são relatados o surgimento e evolução da Petrobras. Petri (2001) faz uma avaliação de nossa Paleontologia, sintetizando um século de pesquisas paleontológicas no Brasil.

As publicações mencionadas ao longo do texto podem ser encontradas na “Bibliografia e Índice da Geologia do Brasil”. São 13 volumes, abrangendo o período de 1640 a 1978, onde as referências bibliográficas estão agrupadas por autor, com extenso índice para consulta. Destes, destacaremos aqui os organizados por Iglesias (1943), Iglesias & Meneguezzi (1960, 1967), Price (1978) e Guedes & Conte (1983).

Referências

- ALVIM, G. F. 1946. O Serviço Geológico (a) (1907 a 1939). In: DNPM. 1946. Histórico do Serviço Geológico e Mineralógico e considerações sobre suas atividades. *Boletim do Serviço Geológico Mineralógico. Brasil*, 100, p. 9-36.
- FIGUEIROA, S. F. M. 1994. O primeiro geological survey do Brasil: um pouco da história da Comissão Geológica do Império. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 38, Camboriú, 1994. *Anais*. Camboriú, Sociedade Brasileira de Geologia. v.1, p. 8-9.

TAFONOMIA: PROCESSOS E AMBIENTES DE FOSSILIZAÇÃO

Marcello Guimarães Simões
Michael Holz



Observações tafonômicas são tão antigas quanto as paleontológicas, entretanto, a **Tafonomia** (do grego: *tafos* = sepultamento; *nomos* = leis), desenvolveu-se independentemente na Paleontologia de Invertebrados, Vertebrados e Paleobotânica e, de modo tardio, na Micropaleontologia e Palinologia. Atualmente, ciências relacionadas à Paleontologia, como a Arqueologia e a Paleoantropologia, têm demonstrado também grande interesse pela Tafonomia (Brain, 1969; Behrensmeyer, 1976; Hill, 1979). Entretanto, somente a partir da década de 1980 é que houve, na literatura paleontológica internacional, um aumento exponencial no número de artigos publicados referentes à **Tafonomia**, termo proposto por Efremov (1940) para designar o estudo das “leis” que governam a transição dos restos orgânicos da biosfera para litosfera. Esta definição é, no entanto, muito ampla consistindo, em parte, em um sinônimo dos termos **processos de fossilização**, **paleobiologia**, **bioestratinomia** e **actuopaleontologia**. De acordo com a moderna definição apresentada por Behrensmeyer & Kidwell (1985), a **Tafonomia** refere-se ao estudo dos processos de preservação e como eles afetam a informação no registro fóssilífero, compreendendo duas amplas subdivisões: a – **Bioestratinomia**, que engloba a história sedimentar dos restos esqueléticos até o soterramento,

incluindo as causas de morte de um determinado organismo, sua decomposição, transporte e soterramento; b – **Diagênese dos fósseis**, reunindo os processos físicos e químicos que alteram os restos esqueléticos após o soterramento (Seilacher, 1976; Flessa *et alii*, 1992). Alguns autores incluem também, no âmbito da Tafonomia, o estudo da **Necrólise**, abrangendo a morte e decomposição dos organismos (Weigelt, 1927; Cadée, 1991; Allison & Briggs, 1991). Outros consideram ainda, na análise tafonômica, a fase de soerguimento tectônico e a influência das técnicas e métodos de coleta e preparação dos fósseis (Clark *et alii*, 1967). A figura 3.1 resume esquematicamente algumas das relações entre as áreas e disciplinas acima mencionadas.

Um dos aspectos mais apaixonantes da Tafonomia refere-se justamente a sua natureza interdisciplinar, envolvendo conhecimentos paleontológicos, geológicos, biológicos e ecológicos e a ampla escala (temporal/geográfica) de análise dos dados. Seilacher (1970) foi o primeiro autor a tratar os restos orgânicos como partículas sedimentares, as quais estão sujeitas aos mesmos processos de transporte, concentração e seleção dos demais clastos, no ciclo exógeno, sofrendo, portanto, importantes distorções ou tendenciamentos no registro da biota. Neste trabalho, ele empregou apropriadamente os termos **retrato de morte**

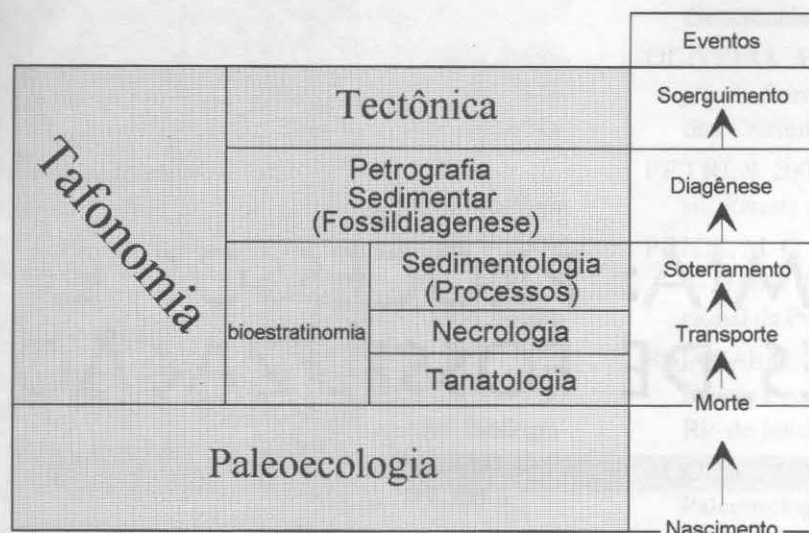


Figura 3.1 Relações entre a Tafonomia, suas subdivisões e os eventos responsáveis pela origem das concentrações fossilíferas.

(= *Todesbild*) e retrato de vida (= *Lebensbild*). Normalmente, as concentrações fossilíferas mostram o retrato de morte, que é distorcido e repleto de tendenciamentos introduzidos pelos processos tafonômicos, possuindo pouco valor paleoecológico (Simões & Kowalewski, 1998). A meta da Paleontologia é a compreensão do retrato de vida, a partir da identificação e descrição dos processos tafonômicos/sedimentares e temporais que atuaram para formar o retrato de morte.

De um modo geral, pode-se dizer que a Tafonomia nasceu da necessidade do paleontólogo em entender como os organismos e seus restos chegaram à rocha e quais foram os fatores e processos que atuaram na formação das concentrações fossilíferas. Rapidamente, notou-se que a passagem dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera não podia ser descrita por "leis", nem visualizada como ocorrendo dentro de certos padrões constantes e repetitivos. A partir daí a Tafonomia ganhou terreno no âmbito da Geologia e Paleobiologia, já que abrange os processos sedimentológicos (*e.g.*, regime hidráulico), responsáveis pela origem das concentrações fossilíferas; auxilia na determinação de camadas-guias, no estabelecimento de tafofácies, sendo também importante ferramenta na análise de bacias; na resolução temporal dos estratos fossilíferos e no estabelecimento de seqüências estratigráficas. A Tafonomia pode contribuir decisivamente em diferentes campos, possibilitando, por exemplo, a identificação de eventos sedimentares e *causa mortis* de organismos fósseis, permitindo reconstituições paleoecológicas acuradas (Simões & Kowalewski, 1998) ou auxiliando

na determinação do padrão de comportamento social em paleocomunidades (Smith *et alii*, 1988; Wood *et alii*, 1988; Coombs Jr., 1989). Sua aplicabilidade na Paleontologia é, portanto, quase ilimitada.

Terminologia

A seguir, serão definidos alguns dos termos freqüentemente utilizados em Tafonomia (Kidwell & Bosence, 1991):

a) Assembléia fóssil (= *tanatocenose*, *orictocenose*)

Qualquer acumulação relativamente densa de partes duras esqueléticas, a despeito de sua composição taxonômica, estado de preservação ou grau de modificação pós-morte. Pode representar acumulações geradas em um breve ou prolongado período de tempo. Uma assembléia fóssil pode conter elementos transportados ou autóctones consistindo em assembléias autóctones, parautóctones ou alóctones.

b) Assembléia autóctone (= "*census assemblage*", Kidwell & Bosence, 1991)

Composta por fósseis derivados de uma comunidade local e preservados em posição de vida.

c) Assembléia parautóctone (= *tafocenose*; "*within-habitat time-averaged assemblage*", Kidwell & Bosence, 1991)

Formada por espécimens autóctones que não foram transportados para fora de seu hábitat original.

d) Assembléia alóctone (= assembléia transportada)

Composta por espécimens transportados para fora de seu hábitat de vida.

Coleta e Descrição Tafonômica de Assembléias Fossilíferas**A. Coleta**

A estratégia de coleta dos dados tafonômicos depende da natureza do estudo que será realizado, da qualidade e natureza dos afloramentos fossilíferos investigados e do(s) tipo(s) de preservação do(s) fóssil(eis) estudado(s). Não faz parte do escopo deste capítulo a descrição de técnicas de preparação e coleta de fósseis (Feldmann *et alii*, 1989), porém, como regra básica durante a coleta, a orientação azimutal da concentração fossilífera no afloramento, bem como o seu topo e base devem ser devidamente anotados. Deve-se dar preferência à coleta de blocos de rochas contendo as concentrações fossilíferas e não a coleta individual de fósseis, pois várias feições importantes (*e.g.*, distribuição dos fósseis na matriz, orientação) poderão ser perdidas. Além disto, em muitos casos, os blocos deverão ser seccionados, para a observação, em corte, das feições bioestratinômicas (*e.g.*, grau de empacotamento, distribuição dos fósseis na matriz) (Simões & Kowalewski, 1998).

Os restos de paleovertebrados, geralmente esparsos quando preservados em sistemas continentais, são coletados com especial atenção na orientação espacial, quando trata-se de elementos isolados como ossos longos ou costelas. No afloramento, a atitude (mergulho/direção) do elemento ósseo é anotada antes de isolar o osso das rochas encaixantes, anotando-se sua relação com os limites da camada e das estruturas sedimentares internas. No caso da retirada de segmentos mais completos (esqueletos inteiros), o material é isolado no afloramento, recoberto por gesso até formar um bloco compacto que assegure que perdas de elementos ósseos não vão ocorrer durante o transporte para o laboratório. Antes da retirada completa do bloco do afloramento, marca-se no gesso a direção norte-sul e a atitude das camadas, para que o preparador possa, em laboratório, anotar a posição relativa dos ossos na medida que estes forem retirados da rocha matriz.

O paleontólogo deve ter **sempre** em mente que as limitações de exposição dos afloramentos fossilíferos, o intemperismo, e os processos de fossilização podem conduzir à perda de informações paleontológicas das

associações bióticas. Portanto, uma coleta malfeita pode agravar substancialmente este problema, limitando seu estudo.

B. Descrição

Acumulações densas de restos de conchas e ossos (*shell beds* e *bone beds*) são feições notáveis do registro sedimentar fanerozóico, ocorrendo nos mais diversos tipos de rochas siliciclásticas e carbonáticas, depositadas em diferentes tipos de ambientes, principalmente marinhos. Diversas são as feições macroscópicas empregadas na descrição das concentrações fossilíferas, as quais serão importantes, também, na identificação dos diferentes processos físico/químicos e biológicos responsáveis pela sua origem. Tais feições podem ser agrupadas em cinco categorias distintas:

a) Feições sedimentológicas

- grau de empacotamento dos bioclastos;
- volume de bioclastos (%) no depósito;
- grau de seleção dos bioclastos;
- tamanho dos bioclastos;
- relação (%) de bioclastos e matriz;
- estruturas sedimentares inorgânicas e biogênicas associadas.

b) Feições bioestratinômicas dos bioclastos

- orientação dos bioclastos em planta e seção;
- grau de articulação das carapaças ou esqueletos;
- fragmentação;
- corrosão;
- incrustação.

c) Feições estratigráficas da assembléia fossilífera

- espessura;
- extensão lateral;
- geometria do depósito;
- contatos estratigráficos (superfícies de erosão/omissão);
- estrutura interna ou microestratigrafia;
- posição na seqüência deposicional, especialmente em relação às parasseqüências.

d) Feições paleoecológicas da assembléia fossilífera

- número de espécies;
- abundância relativa de espécies;
- composição taxonômica;

- modo de vida;
- classes de tamanho (idade);
- mineralogia e microarquitetura (originais).

e) Feições diagenéticas dos bioclastos

- mineralogia e microarquitetura (preservadas).

A seguir, serão apresentadas algumas das feições mais relevantes para análise tafonômica.

B.1 Feições sedimentológicas

O grau de empacotamento e seleção dos bioclastos de uma concentração fossilífera são um dos principais atributos sedimentológicos a serem considerados na análise tafonômica. Na tabela 3.1 é apresentada a descrição destas feições, bem como o seu significado paleoambiental.

B.2 Feições bioestratinômicas

Comumente, a modificação pós-morte dos restos esqueléticos é função de sua susceptibilidade à ação de um conjunto de processos bioestratinômicos e o tempo de exposição a estes processos. O **transporte** e a **reorientação**, a **desarticulação** (separação dos restos esqueléticos por decomposição bacteriana dos tecidos de conexão), a **fragmentação** (quebra dos elementos esqueléticos), a **corrosão** (combinação de abrasão mecânica e corrosão biogeoquímica dos bioclastos), compõem o conjunto de processos bioestratinômicos que devem ser analisados em uma assembléia fossilífera.

Normalmente, estes processos ocorrem em sequência, com a reorientação e desarticulação ocorrendo rapidamente após a morte de um organismo, seguindo a fragmentação e corrosão, se os restos esqueléticos sofrerem prolongada exposição na interface água/sedimento (Brett & Baird, 1986). Por exemplo, nos habitats marinhos bem oxigenados a **desarticulação** das conchas de bivalves ocorre, freqüentemente, em poucas semanas (Schäfer, 1972).

A sequência ou ordem de **desarticulação** é um importante fator na análise da história tafonômica de um vertebrado, porque fornece subsídios importantes para o entendimento dos processos e eventos ocorridos no período pós-morte/pré-soterramento. Nos vertebrados, a sequência de desarticulação é determinada pelo tipo de articulação do elemento ósseo no esqueleto. Sob condições de clima úmido ou em ambiente marinho, a desarticulação inicia com a desconexão do crânio, devido à alta mobilidade da junção atlas-

axis, seguindo a desarticulação das escápulas, dos membros e da coluna vertebral caudal. Por último, há a desarticulação da coluna vertebral dorsal-sacral (Toots, 1965; Dodson, 1973; Hill, 1979). Em vertebrados terrestres, sob clima árido, esta sequência é prejudicada devido à **mumificação** (preservação parcial das partes moles por desidratação) das carcaças. Fatores adicionais, como a ação de necrófagos e, no caso de vertebrados terrestres, o pisoteio (*trampling*), podem contribuir também para a desarticulação esquelética.

O **transporte** seletivo de carapaças de invertebrados marinhos dependerá do tamanho, forma e densidade do esqueleto e da energia do agente transportador. Transporte acentuado (dezenas de metros/quilômetros) de conchas está associado aos eventos de alta energia (tempestades), quando os animais bentônicos da infauna, de ambientes de águas rasas são exumados e transportados por correntes de tempestades e, posteriormente, redepositados em ambientes plataformais, especialmente as conchas pequenas e delgadas.

Para **transporte** seletivo de restos ósseos em sistemas continentais, dominados por **fluxos unidirecionais** (tipo canal de rio), estudos específicos apontam resposta dos elementos ósseos frente aos diferentes regimes hidráulicos (Voorhies, 1969; Dodson, 1973). Por exemplo, esternos e vértebras sacrais, mais porosas, tendem a boiar antes de afundar na água, sendo, portanto, facilmente transportadas. O mesmo vale para ossos pequenos como falanges ou tarsais/carpais. Já os ossos longos (fêmures, humeros) não flutuam, mas podem ser transportados num processo análogo à saltação, enquanto as mandíbulas e crânios se comportam como carga de fundo ou residual, com tendência de ficarem soterrados após pouco ou nenhum transporte. Três grupos de transportabilidade para restos de vertebrados, em ambiente de canal (Voorhies, 1969), são reconhecidos: Grupo I – reúne todos os elementos quase que imediatamente removidos da carcaça por uma corrente aquosa (tarsais, carpais, falanges, etc.), formando acúmulos altamente selecionados; Grupo II – engloba os elementos removidos gradualmente por rolamento e saltação; e o Grupo III – inclui os elementos pesados e pouco transportados, como crânios e mandíbulas.

Já foi mencionado que o grau de transporte e **reorientação** dos restos esqueléticos está intimamente relacionado com a energia do meio e a forma e densidade dos bioclastos. No geral, fósseis de invertebrados marinhos preservados em posição de vida (*in situ*) e, portanto, sem transporte e reorientação, são um exce-

lente indicador de sedimentação rápida (episódica), sem significativo distúrbio junto ao substrato. Contrariamente, inversão completa do exoesqueleto de corais, por exemplo, reflete a atuação de fortes ondas e correntes junto ao fundo, sugerindo a ocorrência de eventos de tempestade. O grau de transporte e reorientação pode ser determinado a partir da análise de diferentes atributos bioestratinômicos (*e.g.*, grau desarticulação/articulação dos bioclastos, arredondamento, corrosão, bioerosão), bem como pelo arranjo tridimensional dos bioclastos na matriz sedimentar.

O **arranjo tridimensional** dos bioclastos pode ser analisado a partir da disposição dos restos esqueléticos nos sedimentos, em planta ou seção (corte). Este arranjo depende de diversos fatores, como o processo de transporte dos bioclastos e suas características hidrodinâmicas; da rotação e desarticulação durante o processo de compactação; das características ecológicas e necrológicas dos organismos produtores de bioclastos e a atuação de organismos predadores, necrófagos ou bioturbadores que modificam a disposição dos restos esqueléticos já incorporados ao substrato. Simões *et alii* (1999) demonstraram, por exemplo, que conularídeos devonianos preservados em posição de vida, nos sedimentitos da Formação Ponta Grossa, podem ter tido sua posição original modificada (com o eixo orientado 90° em relação ao plano de acamamento) pela ação de organismos no interior do substrato, uma vez que as formas que estão preservadas horizontalmente ocorrem nos estratos com alto índice de bioturbação.

O estudo da **orientação em planta** (= azimutal) dos bioclastos fornece importantes dados a respeito da dinâmica deposicional, particularmente com respeito ao sentido de fluxo das paleocorrentes. Normalmente, os bioclastos alongados (conchas de gastrópodes, tentaculites, troncos, ossos longos) são mais apropriados para este tipo de estudo. As conchas de gastrópodes, por exemplo, orientam-se com o ápice da concha voltada contra a corrente, enquanto as espículas de esponjas orientam-se com o ápice apontando o sentido da corrente. Ossos longos ficam orientados paralelos ao fluxo, com a epífise maior ou mais larga apontando contra a corrente (Voorhies, 1969; Abler, 1984).

A orientação azimutal dos bioclastos pode ser representada em histogramas ou diagramas de roseta. Diversos padrões de orientação dos bioclastos podem ser reconhecidos: **unimodal**, **bimodal** e **polimodal** (figura 3.4). Orientação unimodal dos bioclastos indica atuação de correntes unidirecionais, enquanto que a orientação bimodal reflete a atuação de correntes oscilatórias (ondas, correntes de maré), estando os

bioclastos alongados, alinhados perpendicularmente à direção da corrente. Orientação polimodal decorre da atuação de fluxo com velocidade inferior àquela necessária para movimentar os bioclastos ou da presença de fluxo turbulento durante a formação da assembléia fossilífera. Durante o transporte, a interferência entre os bioclastos ou entre estes e outras partículas (bioclásticas ou clásticas) pode dar origem também a um padrão polimodal (Kidwell *et alii*, 1986; Kidwell & Bosence, 1991).

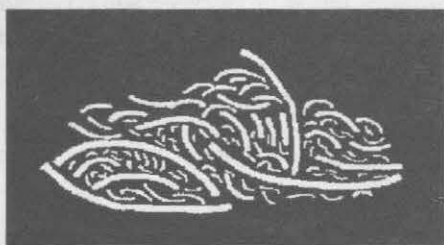
Não existe ainda nomenclatura consistente para descrição da distribuição dos bioclastos observados em corte (seção). Os termos **concordante**, **perpendicular** e **oblíquo**, têm sido utilizados, respectivamente, para: **a** – bioclastos com eixo longo alinhado paralela ou subparalelamente em relação ao plano de acamamento (**concordante**), **b** – bioclastos dispostos na matriz em ângulo reto, em relação ao plano de acamamento (**perpendicular**) e **c** – bioclastos exibindo posições intermediárias (**oblíquo**) (figura 3.5). Adicionalmente, os bioclastos convexos (conchas de bivalvíos, braquiópodes) podem estar distribuídos concordantemente na matriz, com a convexidade voltada para baixo ou para cima. A tabela 3.2 dá uma idéia dos processos que originam as feições bioestratinômicas acima.

B.3 Outras feições bioestratinômicas

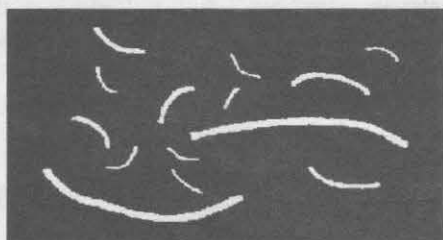
Embora agentes biológicos possam causar **desarticulação** dos restos esqueléticos, esta feição resulta, normalmente, do retrabalhamento, a partir de processos físicos, especialmente do transporte. Tem sido notado que a desarticulação diminui com o decréscimo da energia do meio, tanto que, nos ambientes marinhos de plataforma aberta, a proporção de valvas articuladas de bivalves é maior do que nos habitats de águas rasas (Henderson & Frey, 1986). Já o soterramento rápido, as condições anóxicas e a baixa energia do meio parecem ser os responsáveis pela ocorrência de restos esqueléticos articulados. Speyer & Brett (1986) e Brett & Seilacher (1991) destacam que espécimens bem articulados parecem ocorrer preferencialmente nos ambientes caracterizados, frequentemente, por soterramento catastrófico ou por baixas temperaturas e anoxia. Tais condições inibem ou diminuem a ação de organismos necrófagos da infauna ou epifauna e o curto período de tempo entre a morte e o soterramento impede que as valvas se desarticulem.

No caso de vertebrados, uma possibilidade de preservação de esqueletos completos, tanto em sistemas deposicionais continentais quanto marinhos, envolve transporte de carcaças inteiras. A produção de gases intestinais durante a necrólise causa um inchaço

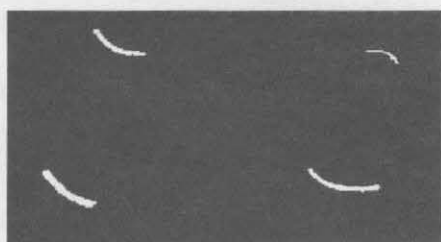
Grau de Empacotamento



Densamente Empacotado
suportado por bioclasto



Fracamente Empacotado
suportado por matriz



Disperso
suportado por matriz

Figura 3.2 Grau de empacotamento dos bioclastos na matriz sedimentar, modificado de Kidwell & Holland (1991).

e uma conseqüente diminuição na densidade das carcaças, sendo levadas pelos rios ou pelas correntes litorâneas. Observações atualistas e interpretações de registros fossilíferos permitem visualizar transporte por flutuação, por períodos de dias e até semanas, envolvendo dezenas a centenas de quilômetros de deslocamento (Schäfer, 1962, Wood *et alii*, 1988). Com o avanço dos processos de necrólise, os tecidos se rompem, havendo escape de gases. Neste momento, as carcaças afundam, sendo soterradas pela sedimentação. O registro paleontológico mostrará carcaças inteiras, relativamente completas e articuladas, preservadas de ma-

neira caótica, com entrelaçamento de membro, torções cervicais, refletindo a maneira aleatória como a carcaça afundou ou encalhou, podendo ainda ser reorientadas e "acomodadas" no fundo, antes de serem cobertas pela sedimentação (Holz & Barberena, 1994).

Fragmentação pode ter origem hidráulica ou biogênica. Ondas e correntes atuando sobre substratos duros (areia, cascalho) são os agentes mais efetivos na fragmentação das carapaças de organismos marinhos. Por outro lado, em condições de correntes turbulentas, conchas pequenas e finas podem ser literalmente colocadas em suspensão, sendo transportadas "flutuando" acima do substrato. Conseqüentemente, o grau de fragmentação exibido por estas conchas é menor do que o apresentado pelas conchas maiores e pesadas, as quais são transportadas junto ao substrato, sofrendo atrito com o fundo e com outros bioclastos.

A tabela 3.3 sintetiza algumas das principais feições bioestratinômicas observadas nas assembléias de invertebrados e seu possível significado paleoambiental.

Os restos de vertebrados são, a princípio, resistentes à fragmentação, porque um osso é um elemento com certa elasticidade, devido a sua estrutura interna (canais, osso esponjoso), capaz de absorver um certo grau de impacto. Contudo, ossos apresentam sinais evidentes de fragmentação nos casos de acúmulos altamente transportados, retrabalhados e concentrados ao longo de um grande período de tempo. Um exemplo deste tipo de concentração fossilífera é o registro de mesossaurídeos nos sedimentos da Formação Irati (Permiano) da Bacia do Paraná, que, em muitos níveis, apresentam-se na forma de acúmulos de ossos desarticulados e fragmentados, produto da ação de ondas sobre as carcaças de animais mortos, durante eventos de grandes tempestades (Holz & Soares, 1995).

Abrasão, bioerosão e dissolução ocorrem, primeiramente, nos restos esqueléticos que permanecem expostos na interface água/sedimento, por prolongados períodos de tempo. Estes processos, contudo, não atuam com a mesma intensidade em todos os ambientes aquáticos. Em condições de águas muito rasas, agitadas, abrasão mecânica é o principal agente de desgaste dos restos esqueléticos (Brett & Baird, 1986). Adicionalmente, experimentos em laboratório demonstraram que areia grossa, mal selecionada, é um importante agente abrasivo, desgastando e destruindo conchas de bivalvíos em poucas horas (Driscoll &

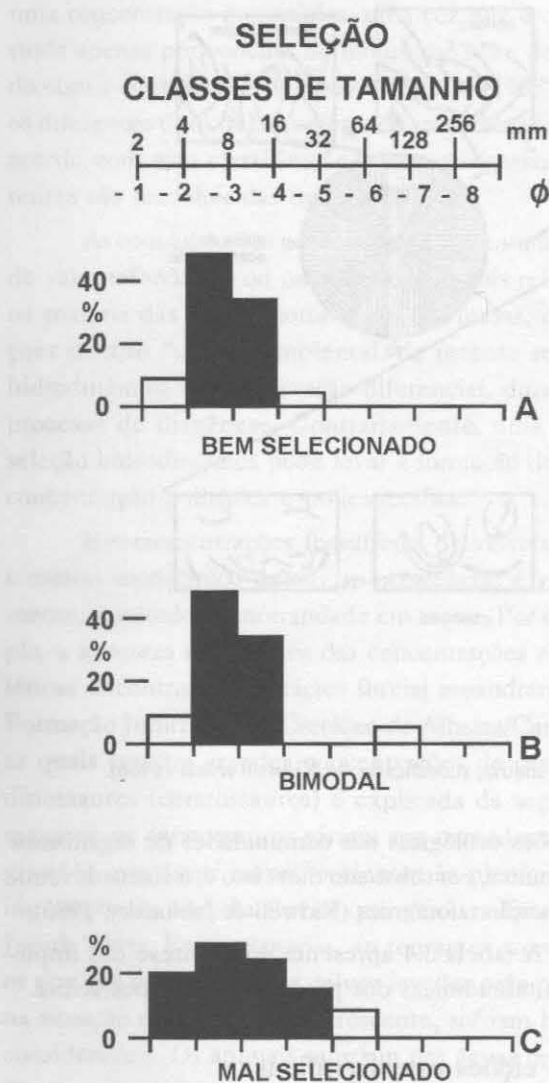


Figura 3.3 Grau de seleção dos bioclastos na matriz sedimentar, modificado de Kidwell & Holland (1991).

Weltin, 1973). Por outro lado, o processo de abrasão não atua tão intensamente nos ambientes de águas mais profundas, de fundo argiloso, onde a bioerosão e dissolução são os principais agentes de destruição dos bioclastos (Driscoll, 1970; Driscoll & Weltin, 1973). Geralmente, o desgaste de feições anatômicas proeminentes do esqueleto de invertebrados (umbo, carena, ornamentação, da concha de bivalvíos e braquiópodes) são bons indicadores de abrasão.

Restos ósseos resistem melhor frente aos agentes de abrasão, a não ser quando pré-fossilizados. Ossos de animais recém-mortos são, em sua maioria, elementos pouco densos, passíveis de flutuar, apresentando, como já dito, certa elasticidade. Quando pré-fossilizados (*e.g.*, durante a fase eodiagênica em um

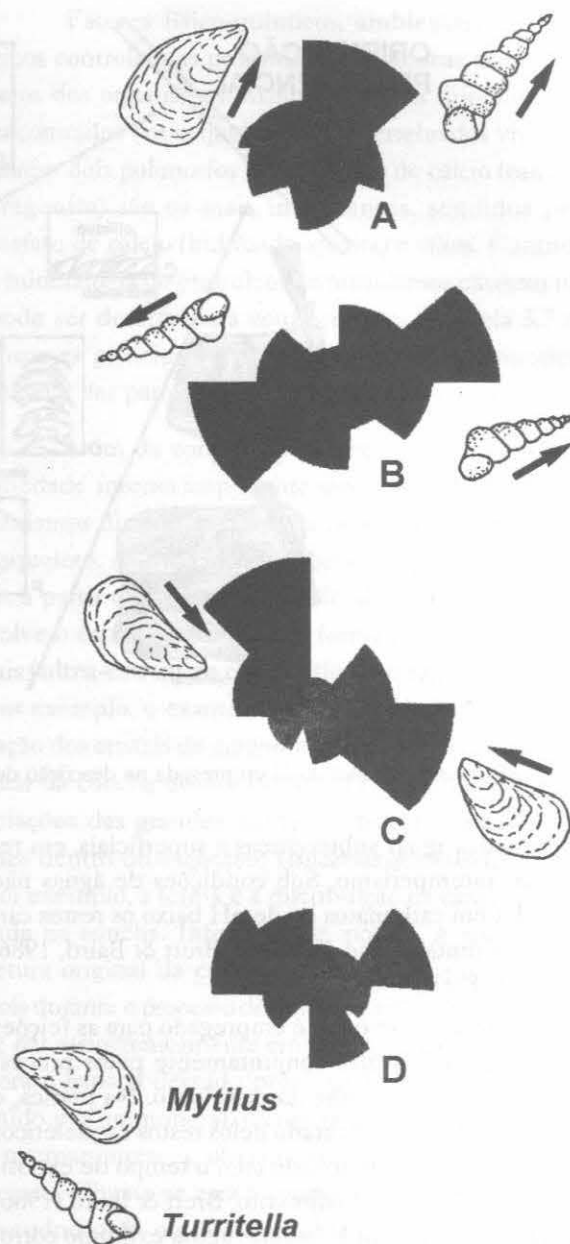


Figura 3.4 Padrões de orientação azimutal dos bioclastos na matriz, em planta. (A) unimodal (correntes unidirecionais), (B/C) bimodal (correntes oscilatórias) e (D) polimodal (fluxo turbulento), modificado de Allen (1990).

horizonte de solo) e retrabalhados por eventos posteriores de erosão e transporte, os ossos já perderam sua elasticidade original e aumentaram sua densidade, vindo a sofrer maior desgaste e fragmentação (Reif, 1971; Behrensmeyer, 1976).

Dissolução dos restos esqueléticos pode estar associada à atividade das águas intersticiais, de organismos, no caso de bioerosão por organismos perfura-

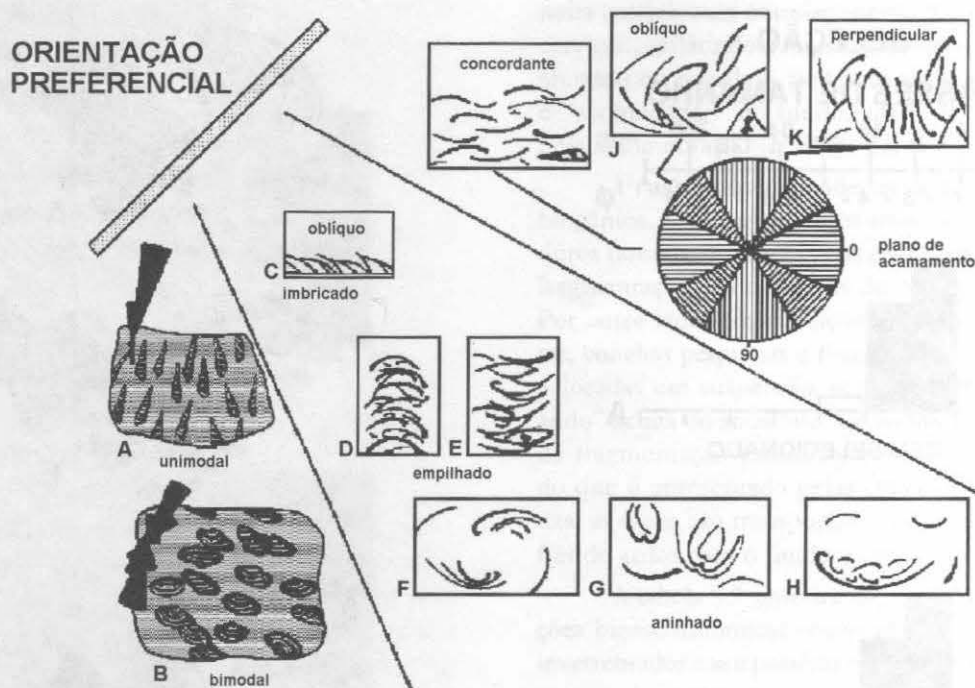


Figura 3.5 Terminologia empregada na descrição dos bioclastos na matriz, modificado de Kidwell *et alii* (1986).

dores ou das águas subterrâneas e superficiais, em relação ao intemperismo. Sob condições de águas não saturadas em carbonatos ou de pH baixo os restos carbonáticos tendem a se dissolver (Brett & Baird, 1986; Speyer & Brett, 1988).

O termo **corrosão** é empregado para as feições de desgaste originadas conjuntamente pelos processos de abrasão, bioerosão ou dissolução. Na prática, o grau de corrosão apresentado pelos restos esqueléticos está diretamente relacionado com o tempo de exposição na interface água/sedimento. Brett & Baird (1986) ilustraram, por exemplo, corais rugosa exibindo corrosão diferencial entre a porção superior e inferior do *corallum*. Normalmente, a porção superior do *corallum* apresenta-se intensamente corroída, em decorrência de sua exposição na interface água/sedimento. Biválvios, gastrópodes ou braquiópodes com conchas exibindo corrosão ao longo de toda superfície indicam prolongada exposição no fundo, porém, com freqüente retrabalhamento, expondo toda a superfície das conchas aos processos de desgaste físico, químico e biológico. Bioclastos intensamente bioerodidos ou incrustados indicam, também, prolongada exposição na interface água/sedimento, especialmente nos casos onde é possível a identificação de múltiplos episódios de incrustação, possibilitando o reconhecimento de

sucessões ecológicas nas comunidades de organismos incrustantes, em substrato duro, isto é, a chamada retroalimentação tafonômica (Kidwell & Jablonsky, 1983).

A tabela 3.4 apresenta uma síntese das implicações tafonômicas dos processos discutidos acima.

B.4 Feições estratigráficas

A geometria e a estrutura interna constituem duas importantes feições estratigráficas das acumulações esqueléticas. A tabela 3.5 contém os principais termos utilizados na descrição destas feições.

B.5 Feições paleoecológicas

A composição taxonômica das concentrações fossilíferas pode ser **monotípica** ou **politípica**, se composta por um único tipo de esqueleto ou por vários tipos de esqueleto. Uma concentração monotípica pode, entretanto, ser poliespecífica, se formada, por exemplo, somente por conchas de braquiópodes de diferentes espécies. Por outro lado, toda concentração monoespecífica é obrigatoriamente monotípica.

Existe, porém, muita confusão no emprego dos termos acima. Por exemplo, uma concentração formada exclusivamente por gastrópodes e bivalvíos seria

uma concentração monotípica, uma vez que é constituída apenas por conchas de moluscos? Não, de acordo com a classificação de Speyer & Brett (1988), para os diferentes tipos de esqueletos de invertebrados. De acordo com esta classificação, cinco categorias diferentes são reconhecidas (tabela 3.6).

As concentrações monotípicas apresentam grande valor tafonômico ou paleoecológico, pois refletem na maioria das vezes mortandade em massa, condições de alto "stress" ambiental, de intensa seleção hidrodinâmica ou preservação diferencial, durante o processo de diagênese. Contrariamente, uma baixa seleção hidrodinâmica pode levar à formação de uma concentração politípica e poliespecífica.

Em concentrações fossilíferas de vertebrados, o caráter monotípico de muitas ocorrências é, comumente, resultado de mortandade em massa. Por exemplo, a natureza monotípica das concentrações esqueléticas encontradas nas fácies fluvial meandrante da Formação Judith River (Cretáceo de Alberta/Canadá), as quais contêm grandes concentrações de ossos de dinossauros (ceratossauros) é explicada da seguinte maneira: os ceratossauros viviam em manadas muito grandes, nas áreas correspondentes às planícies de inundação do sistema fluvial que gerou a Formação Judith River. Essas manadas, ao tentarem atravessar os rios, em época de cheia, talvez levadas pelo pânico na situação de nível d'água crescente, sofriam baixas consideráveis. Os animais morriam nas águas e encahavam nas margens, onde eram temporariamente expostos e retrabalhados até serem definitivamente incorporados aos sedimentos das barras fluviais (Wood *et alii*, 1988). Mecanismo semelhante parece ser responsável pela origem de concentrações monotípicas de mamíferos eocênicos do Wyoming, nos Estados Unidos (Turnbull & Martill, 1988).

A mineralogia e microarquitetura (originais) constituem importantes feições a serem analisadas. A biomineralização envolve a elaboração de endo ou exoesqueletos duros pelos organismos, os quais são normalmente compostos de substâncias minerais e por uma matriz orgânica (carbonato de cálcio + conchiolina, nas conchas de moluscos). A composição mineral primária (inalterada), pré-diagenética, das partes duras dos esqueletos tem grande importância para o entendimento de certos tipos de preservação.

Fatores físico-químicos, ambientais e fisiológicos controlam as propriedades químicas dos esqueletos dos organismos. Muitos minerais diferentes são encontrados nos esqueletos de invertebrados vivos, porém dois polimorfos de carbonato de cálcio (calcita e aragonita) são os mais importantes, seguidos pelo fosfato de cálcio (hidróxido apatita) e sílica. Contudo, a mineralogia do esqueleto de organismos extintos não pode ser determinada com precisão. A tabela 3.7 resume as principais informações sobre a composição mineral das partes duras de organismos vivos.

Além da composição mineralógica, outra propriedade interna importante das partes duras dos organismos diz respeito ao arranjo físico dos cristais no esqueleto. A estrutura esquelética pode ser examinada a partir de dois níveis de detalhe. O primeiro, envolve o estudo detalhado da forma e arranjo dos cristais (**ultra-estrutura esquelética**) no esqueleto, como, por exemplo, o exame do tamanho, da forma e orientação dos cristais de aragonita, dentro da camada nacrada da concha de um bivalve. O segundo, analisa as relações das grandes unidades de estruturas uniformes dentro do esqueleto (**microarquitetura**), como, por exemplo, a forma e a distribuição da camada nacrada na concha. Infelizmente, porém, a microarquitetura original da concha raramente fica preservada, pois durante o processo diagenético a **substituição** pode se dar assincronicamente em relação à dissolução. Embora o espaço deixado pela concha possa ser preenchido por um mineral, recuperando a sua forma geral, a microarquitetura, obviamente, não poderá ser recuperada. Chama-se esta reprodução ou substituição de **pseudomorfo** ou **contramolde**.

Contrariamente aos restos de invertebrados, que podem se alterar substancialmente durante a fossilização, ossos e dentes de vertebrados podem ficar preservados sem alteração substancial. Os mecanismos básicos de preservação são a **incrustação** e a **permineralização** (Mendes, 1988), de modo que a estrutura orgânica de ossos fósseis pode ser estudada e análises de isótopos (*e.g.*, O^{16}/O^{18} para determinação de paleotemperatura), a partir do fosfato ósseo, podem fornecer dados muito acurados (Martill, 1991). Contudo, um osso, no ciclo pós-soterramento, não é um sistema fechado e alterações diagenéticas significativas podem ocorrer.

B.6 Feições diagenéticas dos bioclastos

Muitos dos minerais que compõem o endo ou exoesqueleto dos organismos (tabela 3.7) são instáveis às modificações químicas no ambiente diagenético e pós-diagenético, podendo se recrystalizar, sofrer dissolução ou substituição. Dentre os principais exemplos de minerais instáveis, destacam-se: a – aragonita, que transforma-se em calcita (**calcitização**); b – calcita magnesiânica, que transforma-se em calcita normal e c – a opala, que transforma-se em calcedônia (Mendes, 1988).

Diversos fatores são responsáveis pela **dissolução** das partes duras esqueléticas, especialmente as águas intersticiais (diagênese) e as águas subterrâneas e superficiais (intemperismo), associadamente com as variações no pH no ambiente (Mendes, 1988). Por exemplo, o carbonato de cálcio é dissolvido sob condições de acidez ($\text{pH} < 7$), enquanto a sílica é solúvel sob condições de alcalinidade. Podem influenciar ainda o processo de dissolução a ocorrência de poros e cavidades nas partes duras esqueléticas e na rocha.

A tabela 3.8 sintetiza os principais tipos de preservação apresentados pelas partes duras dos organismos.

De outro lado, o espaço vazio deixado pela dissolução do esqueleto pode não ser preenchido, restando apenas sua impressão física na matriz, que dará origem aos moldes **internos** (convexo) e **externos** (côncavo). Por exemplo, no caso das conchas dos bivalvíos o molde externo é aquele que preserva a ornamentação os espinhos, enquanto o molde interno é aquele que conserva as impressões musculares, dentição etc. Em alguns casos, entretanto, a falta de espaço deixado pela dissolução de uma concha de braquiópode, por exemplo, a pressão do molde externo sobre o interno pode imprimir, neste, aspectos da morfologia externa (ornamentação) da concha, dando origem aos chamados **moldes internos compostos**.

No Brasil, fósseis de bivalvíos (*Heteropecten catharinae*) da Formação Rio Bonito (Permiano) da Bacia do Paraná, exibem este tipo de preservação, identificado e descrito por Rocha-Campos (1966).

Para o caso de vertebrados, estudos em andamento mostram a ocorrência de alterações diagenéticas significativas, tanto morfológicas, quanto composicionais, em ossos da paleo-

herpetofauna do Mesotriássico do Gondwana sul-brasileiro. Neste caso, os fósseis apresentam um tipo de fossilização onde a permineralização foi seguida pela ação deslocadora de carbonato de cálcio (calcita). As soluções permineralizantes penetraram no tecido ósseo, durante a fase eodiagenética, preenchendo os canais e os poros do tecido ósseo, posteriormente, expandindo a estrutura óssea, devido à intensa cristalização da calcita, levando a alterações, em volume, da ordem de 100%. Concomitante, com a expansão diagenética, a apatita da estrutura interna do osso sofreu corrosão, tendo como resultado final um "osso" fóssil muito inchado e constituído não mais de apatita, mas predominantemente de calcita. Essa alteração diagenética tem levado a erros taxonômicos, apresentando espécies e gêneros não naturais, mas gerados diageneticamente (Holz & Schultz, 1998).

Mortandade na Biota e Eventos de Sedimentação

Uma das mais fascinantes atividades do tafônomo é a investigação da causa de morte dos organismos que compõem as concentrações fossilíferas, e a identificação do evento que a causou. Basicamente, são reconhecidos dois tipos de mortandade na natureza. Uma é a **morte seletiva**, que afeta determinadas faixas de idades na população e é causada por fatores como envelhecimento, doença e predação. De uma maneira geral, a morte seletiva é dita **morte natural**, afetando os indivíduos mais jovens e mais velhos da população. A concentração fossilífera, resultante deste processo, irá apresentar predominantemente os elementos das classes de idades mais susceptíveis ao fenômeno (*e.g.*, jovens, senis), e um estudo estatístico das classes de tamanho (idades) irá apresentar uma distribuição bimodal, mais ou menos acentuada (figura 3.7). Porém, todo cuidado no tratamento dos dados deverá ser tomado, pois estes padrões podem ser resultantes, também, de transporte seletivo.

O outro tipo de **morte** é a **não seletiva** ou **catástrofica**, que ocorre quando algum evento de grande magnitude (enchentes descomunais, tempestades, secas, marés vermelhas, erupções vulcânicas) atinge grande parte da população indistintamente. Neste caso, as classes de idade irão apresentar uma distri-

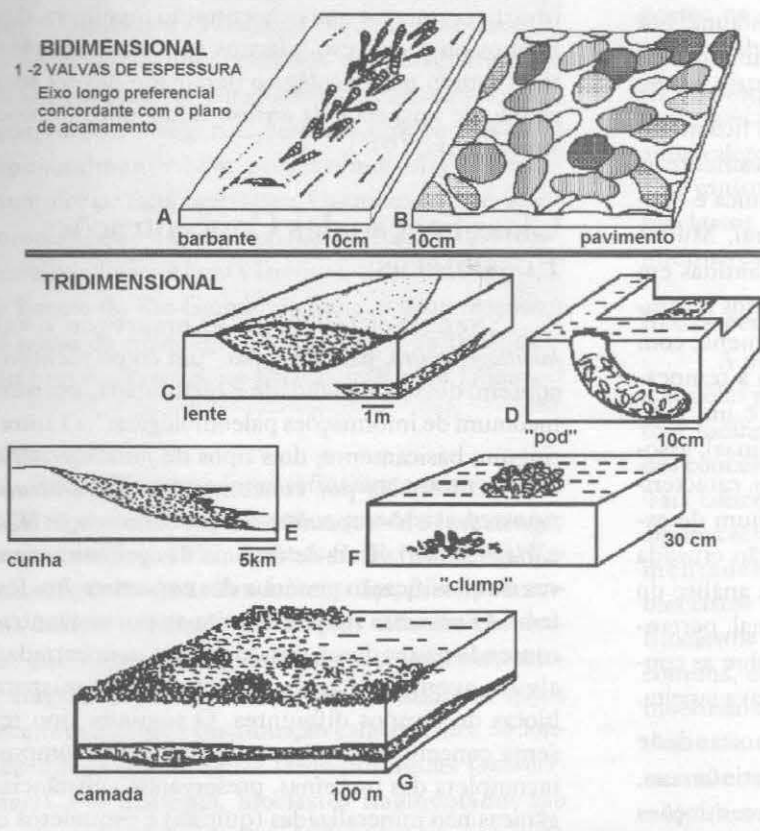


Figura 3.6 Geometria das concentrações fossilíferas, modificado de Kidwell *et alii* (1986).

buição que reflete mais ou menos fielmente a composição original da comunidade, com proporção entre juvenis, adultos e senis, de acordo com a estrutura populacional original (figura 3.7).

A idade dos fósseis de uma concentração fossilífera pode ser estimada utilizando-se critérios específicos para os diferentes *taxa* estudados. Para invertebrados, por exemplo, são usadas feições como o tamanho, o número de enrolamentos ou de linhas de crescimento da concha. Já para os vertebrados utilizam-se feições como o desgaste dentário, a sinostose e o tamanho dos ossos.

Uma vez determinado o tipo de mortandade ocorrida, uma outra questão essencial emerge, isto é: qual foi o evento responsável pelo padrão constatado, especialmente em se tratando de morte catastrófica? A resposta para esta questão está na análise sedimentológica e estratigráfica dos sedimentitos que contêm estas concentrações fossilíferas, bem como de sua análise bioestratigráfica. O paleontólogo deve lembrar que

o registro sedimentar é predominantemente episódico, isto é, apenas os eventos de maior magnitude deixam seu registro, obliterando o registro do dia-a-dia, quando a sedimentação é menos expressiva. Isso se aplica tanto para sistemas continentais, quanto marinhos. Um sistema fluvial, por exemplo, apresenta baixas taxas de erosão, transporte e sedimentação, durante boa parte de seu período de existência, o que é a situação normal, observável no dia-a-dia. Eventos seculares, como grandes enchentes, mudam completamente esse panorama: o rio aumenta sua capacidade e sua carga, maior quantidade de sedimento é mobilizado, ocorrem rompimentos de diques marginais, com inundações nas planícies adjacentes. Este evento ficará registrado na forma de migração lateral das barras fluviais e na sedimentação final na planície de inundação.

O mesmo se aplica para os sistemas marinhos. Na plataforma marinha, sob condições normais, uma fauna bentônica desenvolve sucessivos ciclos de vida, sem ser afetado por nenhum evento significativo de

sedimentação. Conchas desarticuladas resultantes de mortandade não-seletiva, de animais da epifauna, por exemplo, ficarão distribuídas pela plataforma, misturadas à fauna vivente. Durante uma tempestade de maior magnitude, o nível de ação das ondas fica muito mais baixo, podendo retrabalhar significativamente as camadas de fundo. Com isso, a fauna bentônica é exumada e transportada de seu hábitat natural. Muitas conchas pequenas e pouco espessas são mantidas em suspensão, durante a tempestade, e elementos recém-mortos poderão vir a ser concentrados juntamente com os elementos mortos já existentes, quando a tempestade amainar. O resultado deste processo é um leito altamente concentrado de bioclásticos (coquinas), associadas à facies sedimentares de tempestitos, caracterizadas, principalmente, pela ocorrência comum de estruturas sedimentares, do tipo estratificação cruzada monticular (*hummocky cross stratification*). A análise do tipo de mortandade e do evento deposicional, portanto, pode fornecer importantes evidências sobre as condições ambientais às quais a paleobiota estava sujeita.

Associado ao estudo do tipo de mortandade pode-se, a partir das características bioestratigráficas, sedimentológicas e estratigráficas das concentrações fossilíferas, inferir a chamada mistura temporal ou *time-averaging* (Fürsich & Aberhan, 1990; Kowalewski, 1996) envolvido na gênese destes depósitos. Desde que toda concentração fossilífera parece exibir, com maior

ou menor intensidade, certo grau de mistura temporal (mistura numa mesma concentração fossilífera, de elementos ou restos esqueléticos não contemporâneos), todo estudo paleoecológico detalhado deverá ser precedido de uma acurada análise tafonômica (Simões & Kowalewski, 1998).

Classificação das Concentrações Fossilíferas

Seilacher (1970, p.34) empregou o termo *fossilagerstätten*, para designar “um corpo rochoso que contém, devido à qualidade e quantidade, um número incomum de informações paleontológicas”. O autor distinguiu, basicamente, dois tipos de *fossilagerstätten*: a – as ocorrências por concentração (*Konzentrationslagerstätten*) e b – as ocorrências por conservação (*Konservatlagerstätten*). Trata-se de uma das primeiras tentativas de classificação genética das concentrações fossilíferas. O primeiro tipo caracteriza-se por concentrações contendo partes duras, desarticuladas, concentradas por algum agente exógeno, representando mistura de biotas de tempos diferentes. O segundo tipo representa concentrações caracterizadas por decomposição incompleta das proteínas, preservando substâncias orgânicas não mineralizadas (quitina) e esqueletos completos, sendo que vários fatores podem impedir sua decomposição (sedimento sapropélico, armadilhas de conservação como turfeiras ou âmbar, fluxos de massas).

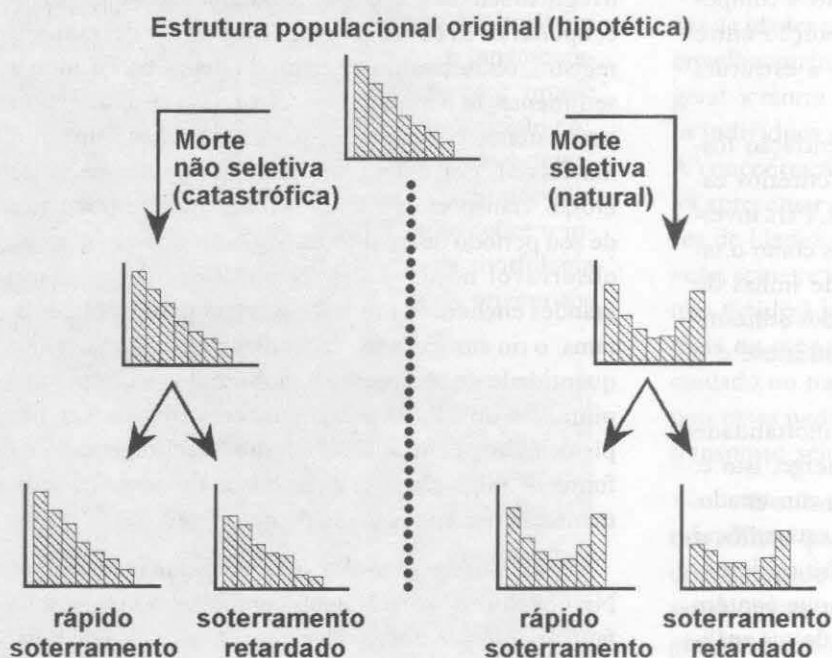


Figura 3.7 Padrões de classes de tamanho (idades) decorrentes de morte não-seletiva (catastrófica) e de morte seletiva (natural), modificado de Shipman (1981).

No Brasil, certamente, muitas das concentrações fossilíferas da Formação Santana (Cretáceo), da Bacia do Araripe, contendo uma diversificada fauna de peixes, vertebrados terrestres e semi-aquáticos, insetos e vegetais, dentre outros fósseis excepcionalmente bem preservados, constituem exemplos de *fossilagerstätten*. Outros exemplos importantes são as concentrações fossilíferas da Formação Santa Maria (Triásico), Bacia do Paraná, no Estado do Rio Grande do Sul e as acumulações de restos de mamíferos pleistocênicos da Bacia de São José de Itaboraí, no Estado do Rio de Janeiro.

Trabalhos posteriores refinaram a proposta original e levaram à classificações genéticas bastante abrangentes (Boy, 1977; Brett & Seilacher, 1991). Estas classificações estão fundamentadas, principalmente, na análise detalhada das feições tafonômicas descritas anteriormente (grau de empacotamento, seleção, fragmentação, desarticulação, corrosão) as quais parecem exibir uma distribuição característica ao longo de um perfil de águas rasas-profundas (*onshore-offshore*). Por exemplo, bioclastos fragmentados são mais comuns nos ambientes de águas rasas, enquanto a corrosão é mais freqüente nos ambientes de águas mais profundas.

A. Concentrações fossilíferas em sistemas marinhos

No ambiente marinho, ondas de tempo bom, ondas de tempestades, fluxos de tempestade, correntes unidirecionais ou oscilatórias de longa duração e produtividade biológica são considerados os principais processos responsáveis pela gênese das concentrações fossilíferas. As concentrações fossilíferas resultantes destes processos podem ser geneticamente agrupadas em diversos tipos (Fürsich & Oschmann, 1993), cujas principais feições são descritas a seguir:

a) Concentrações geradas por ondas de tempo bom

Concentrações suportadas por bioclastos, exibindo baixo grau de seleção. Bioclastos fragmentados, desarticulados, com alto grau de abrasão são dominantes, ocorrendo em associação com outros elementos esqueléticos não fragmentados. Estes, entretanto, são raros. Bioclastos incrustados e bioerodidos podem es-

tar presentes. Em seção, os bioclastos podem estar dispostos na matriz com a convexidade volta para cima (*e.g.*, bivalvíos). Em planta, os bioclastos podem apresentar distribuição bimodal, a qual é caracteristicamente formada por ondas, o que estaria de acordo com os altos valores de abrasão e fragmentação dos bioclastos. Em muitos casos, a baixa seleção da matriz e dos bioclastos pode indicar deposição em um ambiente intermarés (*shoreface*).

b) Concentrações geradas por ondas de tempestade

A principal diferença entre estas concentrações e aquelas geradas por ondas de tempo bom diz respeito à melhor qualidade de preservação dos bioclastos nas concentrações formadas por ondas de tempestade. Tais concentrações exibem base erosiva, gradação e alguma seleção dos bioclastos (mistura de conchas fragmentadas e completas). Em planta e seção, os bioclastos estão distribuídos caoticamente na matriz. Bioclastos articulados (*e.g.*, conchas de bivalvíos) são comuns, estes, porém, não exibem sinais de abrasão, bioerosão e incrustação. A ocorrência freqüente de conchas articuladas fechadas de invertebrados da infauna, nestas concentrações, indica exumação, reorientação e rápido soterramento de animais ainda vivos, o que é melhor explicado por ondas de tempestades (Fürsich & Oschmann, 1993; Simões, 1996).

c) Concentrações geradas por fluxos de tempestade

Concentrações suportadas pelos bioclastos (*e.g.*, coquinas), com base erosiva e gradação descontínua. Em seção, os bioclastos estão caoticamente distribuídos na matriz, com a convexidade voltada para cima ou para baixo, aninhados ou empacotados, às vezes exibindo alto índice de fragmentação e abrasão ou contendo mistura de bioclastos bem preservados (Fürsich & Oschmann, 1986, 1993; Simões *et alii*, 1994, 1995, 1996). A principal diferença entre tais concentrações e as geradas por ondas de tempestade diz respeito à natureza da matriz que, no caso das concentrações formadas por fluxos de tempestade, é indicativa de transporte.

d) Resíduos (*Lags*) transgressivos

Concentrações contendo bioclastos fragmentados ou não, desarticulados, exibindo intensa bioerosão e incrustação. Em planta, os bioclastos estão caoticamente distribuídos, embora, em seção, estes possam estar horizontalmente arranjados, de acordo com o pla-

no de acamamento. O alto grau de retrabalhamento e a intensa ocorrência de bioerosão e incrustação indicam que os elementos esqueléticos sofreram prolongada exposição e transporte na interface água/sedimento, durante períodos de omissão ou erosão do fundo. Tais concentrações registrariam longos períodos de tempo.

e) Concentrações condensadas

Concentrações contendo bioclastos bem preservados em associação com outros exibindo intensa fragmentação, bioerosão e incrustação. Cimentação diagenética precoce (e.g., *hardground*) é comum. Associados podem ocorrer também concreções retrabalhadas. Elementos esqueléticos exibindo histórias tafonômicas distintas (mistura de bioclastos bem preservados e bioclastos incrustados) indicam a complexidade destas concentrações, sendo que o longo intervalo de tempo decorrido na sua gênese é evidenciado não apenas pela presença das concreções retrabalhadas, como pela ocorrência de *hardgrounds*.

f) Concentrações "primariamente" biogênicas

Concentrações suportadas por bioclastos ou não, contendo alta porcentagem de fósseis preservados em posição de vida, normalmente, incluindo invertebrados da epifauna, tais como: **a** – bivalvíos gregários, **b** – braquiópodes e **c** – corais. A presença de conchas fragmentadas é reduzida, embora conchas incrustadas sejam comuns. A presença de fósseis da epifauna preservados em posição de vida indica pouco ou nenhum distúrbio de fundo, durante a gênese destas concentrações.

A figura 3.8 fornece uma idéia da distribuição batimétrica e ambiental das concentrações descritas acima.

B. Concentrações fossilíferas em sistemas continentais

A preservação de restos orgânicos pode ocorrer no meio subaéreo e subaquoso, embora o último seja muito mais efetivo neste sentido. Fósseis já foram reportados em sedimentos eólicos e tufos subaéreos, além de ocorrências em fendas cársticas (Schönfeld, 1911; Walker, 1973; Boy, 1977; Graham, 1981). As principais ocorrências nos sistemas continentais, porém, são de origem fluvial, lacustrina e de ambiente costeiro.

B.1 Ocorrências em sistema fluvial

Carcasas de vertebrados e restos vegetais podem ser incorporados à carga do canal (figura 3.9) e encalhar nos meandros do sistema de canais, sendo posteriormente recobertos pela sedimentação (A). Esqueletos de vertebrados, neste caso, podem ser preservados relativamente inteiros e articulados. Os restos na planície de inundação (B) podem ser soterrados nas épocas de cheia, quando ocorrem rompimentos de diques e inundação da planície. A migração lateral, característica dos sistemas meandantes, pode erodir depósitos preexistentes, mobilizando restos pré-fossilizados, dentro do horizonte de solo (C) e na planície de inundação. Desta forma, ossos e fragmentos vegetais são incorporados à carga no canal, onde se misturam com ossos mais recentes, provenientes de animais recém-mortos e ainda sujeitos à necrólise e desarticulação. As concentrações fossilíferas nos sistemas fluviais são, portanto, representativas de uma ampla faixa de tempo, podendo misturar restos de diversas gerações e comunidades distintas (da ordem de centenas a milhares de anos; Kidwell & Behrensmeier, 1993a). Em casos de intenso retrabalhamento do sistema fluvial, devido à acentuada avulsão de canais, o período de tempo representado pelas concentrações fossilíferas, à denominada mistura temporal, pode chegar à ordem de 10^5 anos (Behrensmeier, 1982). Em outras palavras, o período desde o tempo deposicional do primeiro organismo morto até o último a integrar a concentração fossilífera é relativamente amplo e não pode ser esquecido no momento em que as paleocomunidades forem reconstituídas.

B.2 Ocorrências em sistema lacustre

Existem vários tipos de lagos (lagos pantanosos, lagos temporários), mas os mais efetivos para preservação dos restos esqueléticos são os lagos eutróficos (= ricos em nutrientes), já que o acúmulo de sedimento sapropélico favorece a conservação. Restos vegetais representados por troncos, folhas, sementes, frutos e, mais raramente, por flores, além de conchas de bivalvíos e outros moluscos (gastropodes dulcícolas ou terrestres), bem como de crustáceos, são comuns nos sedimentos lacustres. Troncos e vertebrados podem ser transportados para dentro do sistema lacustre pelas correntes dos rios e constituem registros alóctones.

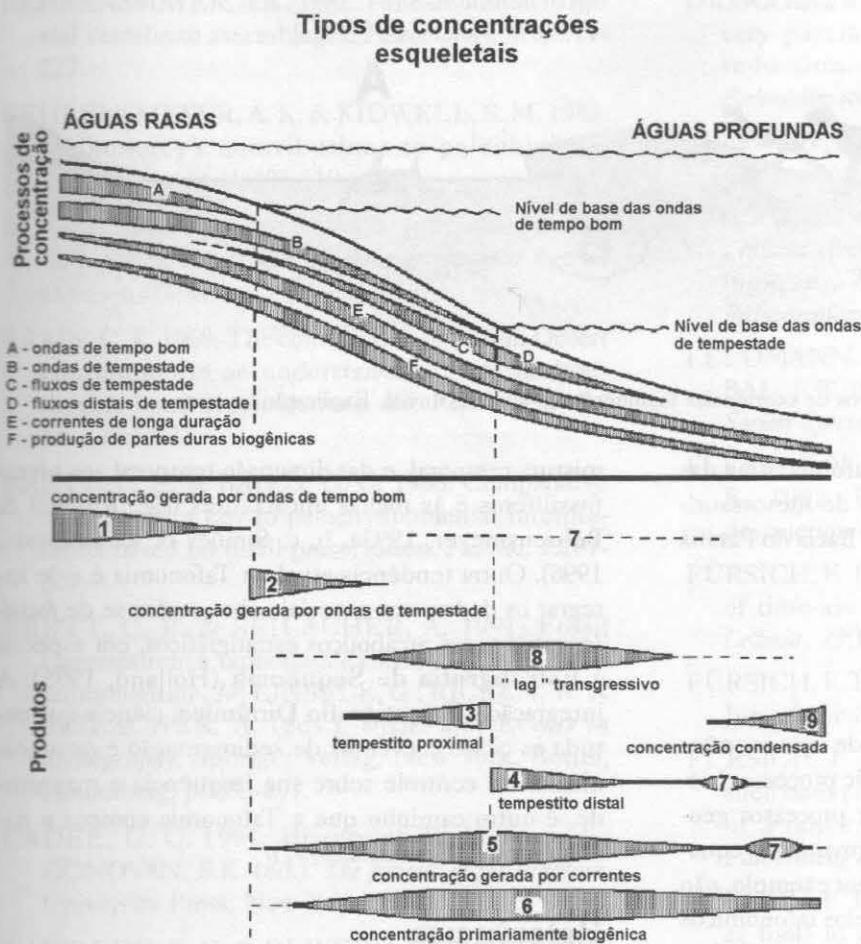


Figura 3.8 Distribuição ao longo de um gradiente de águas rasas/profundas dos processos concentradores de material bioclástico e seus respectivos produtos (Fürsich & Oschmann, 1993).

A questão do tempo envolvido na formação destas concentrações fossilíferas lacustres pode, em alguns casos, ser resolvido com bastante acuracidade. Depósitos várvidos permitem determinar, em casos extremos, até o ano da morte de determinado organismo (Wilson, 1987). Outra maneira de resolver a representatividade temporal média destas ocorrências é se utilizar de taxas de sedimentação de lagos holocênicos, extrapolando os dados, posteriormente. Empregando este procedimento, a maioria das ocorrências fossilíferas, em leitos com centímetros a decímetros de espessura, apontam um período de tempo médio de deposição, da ordem de 10^3 anos (Webb & Webb, 1988), a despeito do problema da ocorrência de eventos esporádicos (tempestades, correntes de turbidez). Estes eventos mobilizam, em muito pouco tempo, grande quantidade de sedimento, impedindo o amplo emprego do cálculo de taxas médias de sedimentação.

B.3 Ocorrências em sistemas costeiros

Os sistemas ditos transicionais, como estuários, deltas e lagunas, são dominados, em maior ou menor grau, pela ação dos processos marinhos (*e.g.*, ondas, marés, correntes) que constituem poderosos agentes de retrabalhamento. Os sedimentos que melhor preservam organismos vindos dos ambientes continentais, são os deltaicos, especialmente, os dos deltas dominados pelos processos fluviais. Deltas de maré e aqueles dominados por ondas não são propícios para preservação, a não ser na forma de depósitos intensamente retrabalhados e com amplo acúmulo de esqueletos de gerações muito distintas (mistura temporal).

Acúmulos de invertebrados são freqüentes nesses sistemas, como foi discutido antes. Entretanto, nesses sedimentos, restos de vertebrados são raros. Existem também poucas ocorrências de paleovertebrados

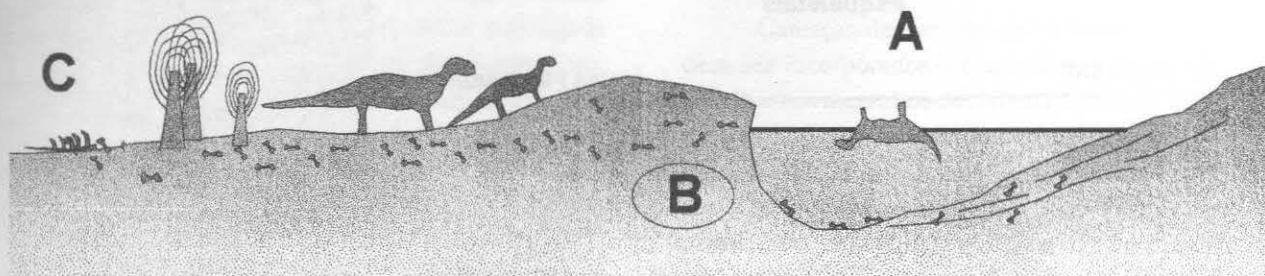


Figura 3.9 Diferentes tipos de ocorrências fossilíferas em sistema fluvial. Explicação no texto.

em sedimentos estuarinos ou de plataforma, uma das mais conhecidas, é, possivelmente, a de mesossaurídeos da Formação Irati (Permiano) da Bacia do Paraná (Boy, 1977; Holz & Soares, 1995).

Comentários Finais

Sabemos hoje que na formação de uma ocorrência fossilífera atuam uma ampla gama de processos biológicos e geológicos, coadjuvados por processos geográficos-climáticos, que em seu total formam uma equação de muitas variáveis. Desta forma, por exemplo, não existem, com algumas exceções, modelos tafonômicos semelhantes aos existentes para a gênese de fácies. Cada caso é um caso. Este ditado é válido para a análise tafonômica. Para cada área de trabalho, para cada grupo taxonômico estudado, para cada andar ou período geológico considerado, para cada faixa de paleolatidade, os fatores ambientais mudam, os processos biológicos e geológicos não se repetem e o padrão e o tempo de acumulação e soterramento podem ser diferentes. O tafônomo deve ter um bom conhecimento paleobiológico, conhecer a **taxonomia** e os dados sobre peso, altura, composição mineralógica, estrutura populacional do grupo fóssil em estudo, mas deve também ser profundo conhecedor dos preceitos da **análise faciológica** e da **Estratigrafia e Sedimentologia**. Esta dualidade é que faz da Tafonomia uma ciência tão fascinante.

A Tafonomia transcendeu o campo do estudo de mortandade e acúmulo como evento isolado e atemporal, e está se inserindo em um contexto mais amplo, ganhando terreno dentro da **Geologia** e da **Paleobiologia**. Uma das preocupações básicas, atualmente, diz respeito à resolução temporal das tafocenoses, com tentativas de quantificar a chamada

mistura temporal, e dar dimensão temporal aos níveis fossilíferos e às rochas encaixantes (e.g., Kidwell & Behrensmeier, 1993a, b, c; Simões & Kowalewski, 1998). Outra tendência atual na Tafonomia é a de integrar os dados, em especial sobre a gênese de *fossil-lagerstätten*, aos arcabouços estratigráficos, em especial à **Estratigrafia de Seqüência** (Holland, 1995). A integração à **Estratigrafia Dinâmica**, ciência que estuda os ciclos e eventos de sedimentação e os mecanismos de controle sobre sua frequência e magnitude, é outro caminho que a Tafonomia começa a trilhar (Brett & Seilacher, 1991).

Referências

- ABLER, W. L. 1984. A three-dimensional map of a paleontological quarry. *Contributions to Geology*, 23 (1): 9-14.
- ALLEN, J. R. L. 1990. Transport-Hydrodynamics: shells. In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (eds.). *Palaeobiology: a synthesis*, Blackwell Science Ltd, Oxford, p. 227-230.
- ALLISON, P. A. & BRIGGS, D. E. 1991. *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*. *Topics in Geobiology*, Plenum Press, New York. 560 p.
- ANELLI, L. E.; SIMÕES, M. G. & ROCHA-CAMPOS, A. C. 1998. Life mode of some Brazilian Late Paleozoic Anomalodesmatans. In: JOHNSTON, P. A. & HAGGART, J. W. (eds.). *Bivalves: an Eon of evolution*. Paleobiological Studies honoring Norman D. Newell, University of Calgary Press, p. 69-74.
- BEHRENSMEYER, A. K. 1976. Fossil assemblages in relation to sedimentary environments in the East Rudolf succession. In: COPPENS, HOWELL, F.C.; ISAAC, G.L. & LEAKEY, R. E. (eds.). *Earliest man and environments in the lake Rudolf Basin*, University of Chicago Press, p. 383-401.

Tabela 3.1 Descrição das principais feições sedimentológicas de concentrações fossilíferas e seu significado paleoambiental

FEIÇÕES SEDIMENTOLÓGICAS			
Feição	Tipos	Descrição	Significado Paleoambiental
Grau de Empacotamento			
	Densamente empacotado	Concentração suportada por bioclastos com as partículas pequenas ou o cimento ocupando os interstícios (figura 3.2).	Reflete: – acentuada seleção hidráulica ou biogênica da matriz; baixa taxa de sedimentação; aumento brusco na disponibilidade de bioclastos (<i>e.g.</i> , mortandade em massa).
	Fracamente empacotado (frouxo)	Concentração suportada pela matriz, onde os bioclastos grossos exibem pouco contato físico (figura 3.2).	Pode refletir baixo grau de retrabalhamento.
	Disperso	Concentração suportada pela matriz, exibindo bioclastos esparsamente distribuídos (figura 3.2).	Pode refletir baixo grau de retrabalhamento
Grau de Seleção			
	Unimodal	Concentração com bioclastos, 80% dos bioclastos grossos (> 2 mm), ocupando uma ou duas classes de tamanho (\emptyset) (figura 3.3).	Reflete: – seleção hidráulica ou biogênica; condições ecológicas levando à morte organismos com o mesmo estágio de desenvolvimento ontogenético; eliminação diagenética de bioclastos quimicamente instáveis, com enriquecimento proporcional dos bioclastos quimicamente estáveis.
	Bimodal	Concentração com bioclastos bem selecionados em relação à moda primária, mas apresentando uma segunda moda distinta (figura 3.3).	
	Polimodal	Concentração com 80% dos bioclastos distribuídos em três ou mais classes de tamanho (figura 3.3).	Pode refletir baixas taxas de retrabalhamento ou transporte.

Tabela 3.2 Relações entre a distribuição dos bioclastos na matriz e os processos sedimentares e biológicos que dão origem a essas feições

Distribuição dos Bioclastos na Matriz	Processos Envolvidos
CONCORDANTE	<p>Reflete:</p> <ul style="list-style-type: none"> • redeposição de fragmentos bioclásticos ou conchas, não colocadas em suspensão; • rotação de bioclastos durante o processo de compactação; • completa exumação de organismos da infauna, dispostos verticalmente no substrato (biválvios escavadores), por correntes tracionais de fundo (Emig, 1986); • soterramento <i>in situ</i> de animais da epifauna bissada, com o plano de simetria disposto horizontalmente, em relação ao substrato (Stanley, 1970).
CONCORDANTE (Convexidade para Cima)	<p>Reflete:</p> <ul style="list-style-type: none"> • redeposição por correntes tracionais de fundo ou a posição de vida (preservação <i>in situ</i>) de invertebrados marinhos (Kidwell & Bosence, 1991).
CONCORDANTE (Convexidade para Baixo)	<p>Reflete:</p> <ul style="list-style-type: none"> • migração de marcas onduladas, reorientando as conchas, dando origem a acúmulos de valvas predominantemente voltadas para baixo (Clifton & Boggs, 1970); • bioturbação na interface água/sedimento ou dentro do substrato (Kidwell & Bosence, 1991).
PERPENDICULAR	<p>Reflete:</p> <ul style="list-style-type: none"> • atuação de correntes e ondas oscilatórias sobre locais com grande acúmulo de conchas (Kidwell & Bosence, 1991); • preservação <i>in situ</i> de invertebrados marinhos solitários (e.g., biválvios escavadores profundos) ou gregários (e.g., biválvios da epifauna bissada) (Fürsich, 1980; Anelli <i>et alii</i>, 1998).

Tabela 3.3 Relações entre as feições bioestratinômicas de concentrações fossilíferas marinhas e seu possível significado paleoambiental

Feições Bioestratinômicas	Implicações Paleoambientais
Agrupamento de conchas de epifauna ou semifauna preservadas com as valvas articuladas fechadas, em posição de vida.	<ul style="list-style-type: none"> Soterramento instantâneo (<i>in situ</i>) de conchas de braquiópodes ou bivalvíos gregários.
Biválvio escavador preservado com a concha articulada fechada em posição de vida.	<ul style="list-style-type: none"> Soterramento rápido, sem resposta de escape.
Biválvio preservado com a concha articulada aberta (<i>butterflied</i>).	<ul style="list-style-type: none"> Soterramento rápido, porém não instantâneo.
Biválvio escavador preservado com a concha articulada fechada, mas não em posição de vida.	<ul style="list-style-type: none"> Soterramento rápido, com erosão do substrato.
Carapaças de equinodermas articuladas ou pouco desarticuladas.	<ul style="list-style-type: none"> Soterramento rápido, episódico.
Trilobitas intactos, enrolados.	<ul style="list-style-type: none"> Soterramento episódico associado a uma resposta do organismo (enrolamento) a um distúrbio ambiental.
Trilobitas intactos com carapaça não enrolada.	<ul style="list-style-type: none"> Soterramento episódico sem resposta do organismo a um distúrbio ambiental.
Exoesqueleto de cnidários (corais) invertidos	<ul style="list-style-type: none"> Erosão episódica do fundo por ondas ou correntes; ambientes afetados por tempestades.
Fósseis de invertebrados preservados em posição hidrodinâmica instável	<ul style="list-style-type: none"> Soterramento rápido com pouco ou nenhum distúrbio do fundo; ambientes de baixa energia abaixo do nível de base das ondas de tempestade.
Diferença acentuada na porcentagem de valvas pediculares e braquiais em conchas de braquiópodes.	<ul style="list-style-type: none"> Prolongada exposição na interface água/sedimento, com ou sem transporte, em ambientes de energia moderada alta.
Diferença acentuada na porcentagem de céfalos ou pígidios em carapaças de trilobitas.	<ul style="list-style-type: none"> Retrabalhamento em ambiente de alta energia.
Bioclastos fragmentados.	<ul style="list-style-type: none"> Retrabalhamento por organismos bioturbadores ou fratura mecânica por ondas em ambientes de águas muito rasas. Compactação.
Bioclastos pequenos de tamanho similar, exibindo fragmentação ou outras feições indicativas de transporte.	<ul style="list-style-type: none"> Transporte seletivo por correntes. Normalmente, indica ambiente de alta energia.
Esqueletos ramosos de corais, briozoários e graptozoários preservados intactos ou pouco fragmentados.	<ul style="list-style-type: none"> Condição de água calma.

Tabela 3.4 Implicações tafonômicas dos processos físicos, químicos e biológicos de destruição dos restos esqueléticos

Outras Feições Bioestratinômicas	Implicações Paleoambientais
ABRASÃO	<ul style="list-style-type: none"> • Abrasão é um importante indicador de energia do ambiente. Abrasão intensa é mais freqüentemente verificada nos ambientes praias ou nos ambientes afetados por fortes ondas ou correntes.
BIOEROSÃO	<ul style="list-style-type: none"> • Bioerosão abrange muitos processos corrosivos diferentes, produzidos por organismos. Os organismos perfuradores são os principais agentes de bioerosão, que diminui o potencial de preservação dos esqueletos. Intensa bioerosão pode decorrer de prolongada exposição na interface água/sedimento.
DISSOLUÇÃO	<ul style="list-style-type: none"> • Mudanças químicas nas águas podem causar dissolução dos restos esqueléticos. Dissolução representa flutuação na temperatura, pH ou pCO_2 nos esqueletos de carbonato de cálcio. A sílica é solúvel sob condições de alcalinidade ($pH > 7$), já o carbonato de cálcio se dissolve sob condições de acidez ($pH < 7$).
ARREDONDAMENTO	<ul style="list-style-type: none"> • Fraturas nos esqueletos tornam-se arredondadas devido aos processos de dissolução, abrasão ou bioerosão. Arredondamento fornece uma estimativa do tempo decorrido, a partir da fratura.
INCRUSTAÇÃO	<ul style="list-style-type: none"> • O crescimento de organismos sobre substratos duros, formados por restos esqueléticos, é comumente observado no registro geológico, sendo um bom indicador de exposição do esqueleto na interface água/sedimento.

Tabela 3.5 Principais feições estratigráficas de concentrações fossilíferas, de acordo com os termos descritivos definidos por Kidwell *et alii* (1986)

Feição	Tipo	Descrição
Geometria	Pavimento	• Feição bidimensional; concentrações lateralmente contínuas (figura 3.6)
	Barbante (<i>stringers</i>)	• Feição bidimensional; concentrações localizadas na escala de um afloramento (figura 3.6).
	"Clump"	• Feição tridimensional; agrupamento de elementos esqueléticos com margens pouco definidas (<i>e.g.</i> , bioclastos reorientados na matriz por ação de animais bioturbadores) (figura 3.6).
	Lente (<i>lens</i>)	• Feição tridimensional; concentração com geometria regular, adelgaçando-se lateralmente (<i>e.g.</i> , acumulações de material bioclástico na base de canais) (figura 3.6).
	Camada (<i>bed</i>)	• Feição tridimensional; concentrações de espessura variável, dependendo da topografia e, lateralmente contínuas, de forma tabular ou de lençol (figura 3.6).
Estrutura Interna	Simples	• Termo estritamente descritivo, aplicado para concentrações que não exibem variação vertical ou lateral das feições tafonômicas (composição taxonômica, biofábrica). Os tempestitos distais constituem um exemplo de concentração com estrutura interna simples.
	Complexa	• Termo estritamente descritivo, aplicado para concentrações que exibem grande variação vertical ou lateral das feições tafonômicas (<i>e.g.</i> , acumulações contendo alternância de níveis com conchas articuladas e desarticuladas ou com fósseis em posição de vida e reorientados; concentrações amalgamadas vertical e lateralmente) (veja, por exemplo, Simões & Kowalewski, 1998). Concentrações com estrutura interna complexa refletem múltiplos eventos de erosão e deposição, mas elas podem ser geradas por um único evento, se este afetar áreas com grande variação geomorfológica e batimétrica.

Tabela 3.6 Classificação dos diferentes tipos de esqueleto de invertebrados
(segundo Speyer & Brett, 1988)

	Maciço	Arborescente	Univalve	Bivalve	Multielemento
CORAIS					
Rugosa	▽	▽			
Tabulata	▽	▽			
BRIOZOÁRIOS					
Trepostomata	▽	▽			
Cryptostomata		▽			
BRAQUIÓPODES					
Inarticulados				▽	
Articulados				▽	
MOLUSCOS					
Biválvios				▽	
Gastrópodes			▽		
Cefalópodes			▽		
Escafópodes			▽		
ARTRÓPODES					
Trilobitas					▽
Ostracodes				▽	
Conchostráceos				▽	
Insetos					▽
Filocarídeos					▽
EQUINODERMAS					
Crinóides					▽
Blastóides					▽
Equinóides					▽
Ofiuróides					▽

Tabela 3.7 Composição mineralógica do esqueleto dos principais tipos de organismos
(de acordo com Mendes, 1988)

Mineral	Taxon
CALCITA	Cocolitoforídeos (cocólitos)
	Foraminíferos planctônicos
	Braquiópodes articulados
	Ostracodes
	Cirrípodes
CALCITA MAGNESIANA	Foraminíferos bentônicos
	Esponjas calcárias
	Ostracodes
	Equinodermas
ARAGONITA	Esclerospôngias
	Mileporídeos
	Hexacorais
	Poliplacóforos
	Briozoários (em parte)
	Escafópodes
	Pterópodes
CALCITA e ARAGONITA	Cefalópodes
	Vertebrados (otólitos)
	Briozoários (em parte)
CALCITA ou ARAGONITA	Rodoficófitas
	Gastrópodes
	Briozoários (alguns)
	Biválvios
HIDROXIOAPATITA + CARBONATO	Ossos e dentes
SÍLICA (opala)	Diatomáceas
	Silicoflagelados
	Radiolários

Tabela 3.8 Principais tipos de fossilização,
(segundo Carvalho & Oliveira-Babinski, 1985 e Mendes, 1988)

TIPOS DE FOSSILIZAÇÃO		
COMPOSIÇÃO QUÍMICA ORIGINAL PRESERVADA		
	Sem Adição de Material ↓	Com Adição de Material ↓
CONSERVAÇÃO TOTAL (<i>e.g.</i> , inseto em âmbar)	CONSERVAÇÃO PARCIAL (<i>e.g.</i> , sem partes moles, mas com a microestrutura esquelética preservada)	Incrustação (<i>e.g.</i> , ossos revestidos por crosta externa de carbonato de cálcio)
		Permineralização (<i>e.g.</i> , cavidades e poros de ossos preenchidos por calcita)
		Recristalização (mudança na textura, minerais visíveis a olho nu)
COMPOSIÇÃO QUÍMICA ORIGINAL ALTERADA		
Concentração relativa de um elemento químico ↓		Substituição de elemento químico original por outro ↓
CARBONIFICAÇÃO (perda gradual dos elementos voláteis, restando apenas uma película fina, ocorrendo principalmente nas estruturas constituídas por lignina, celulose, quitina e queratina)		SILICIFICAÇÃO (Substituição por sílica/SiO ₂)
		PIRITIZAÇÃO (Substituição por pirita/FeS ₂)
		LIMONITIZAÇÃO (Substituição por limonita 2(Fe ₂ O ₃)·3H ₂ O)
		CALCIFICAÇÃO (Substituição por calcita, CaCO ₃)

FOSSILDIAGÊNESE

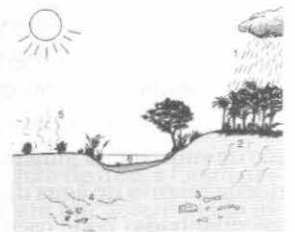
Manuel Alfredo Medeiros

Quando um organismo morre, normalmente ocorre um processo de decomposição de seus tecidos, iniciando pelos mais frágeis e avançando progressivamente até que os mais resistentes também desapareçam. Isto ocorre porque, como foi visto no capítulo sobre Tafonomia, a dinâmica dos processos naturais na superfície da Terra, incluindo ambientes de terra firme, de água doce ou marinhos, são naturalmente destrutivos, principalmente para a matéria orgânica que, na maioria das vezes, é formada por moléculas facilmente dissociáveis em condição pós-morte. Assim, a grande maioria dos restos de organismos mortos é totalmente degradada em alguns anos ou, no caso de serem mais resistentes, algumas décadas. Porém, a própria dinâmica da natureza determina mecanismos, sob certas condições que, ao invés de levarem à destruição das carcaças ou de seus elementos dissociados, operam de forma a protegê-los da decomposição e reforçar sua resistência e durabilidade, podendo chegar a um ponto em que os restos de micro-organismos, animais ou plantas tornam-se tão quimicamente estáveis que podem durar milhões (ou mesmo bilhões) de anos sem se decompor.

Neste capítulo, veremos o desenrolar de alguns mecanismos naturais incluídos na fossildiagênese, que responde pela grande maioria do registro de fósseis. Mas antes de nos adentrarmos nos detalhes dos meca-

nismos de preservação é necessário compreender alguns pontos fundamentais da dinâmica físico-química da superfície e sub-superfície da Terra, envolvida com a maioria dos tipos de conservação natural de restos orgânicos.

A superfície da Terra e sua atmosfera funcionam como um grande destilador natural de água. A evaporação leva a grandes altitudes uma enorme quantidade de água, dissociando-a das substâncias pesadas nela dissolvidas quando esta se encontrava em estado líquido sobre a litosfera. Como consequência, as águas das chuvas (águas meteóricas) ao precipitarem-se na superfície, apesar de trazerem consigo gases dissolvidos como o O_2 e CO_2 , estão em um grau de pureza no que diz respeito a determinados compostos minerais dissolúveis. Dependendo das suas propriedades químicas adquiridas (principalmente o pH) à medida que permeiam no solo e sub-solo, e incorporam substâncias em solução, podem promover a decomposição e transporte de minerais. Ao permear por solos ricos em matéria orgânica, por exemplo, esta água dissolve substâncias orgânicas cáusticas, que podem aumentar seu poder de decomposição das substâncias minerais da crosta terrestre. Este mecanismo responde por um dos processos mais importantes da fossildiagênese, que é a disponibilização de compostos químicos do solo e sub-



solo, em solução, para os posteriores eventos de precipitação dos mesmos.

Se considerarmos os ambientes de terra firme, na maioria das regiões do planeta as chuvas concentram-se em um determinado período do ano, acumulando na superfície e sub-superfície uma grande quantidade de água e promovendo a extensiva dissolução de matéria orgânica e substâncias inorgânicas. Na época de estiagem, esta água evapora, e uma variedade de substâncias precipitam formando acúmulos dos mais variados compostos químicos, por exemplo à base de sílica, ferro, manganês e cálcio. Mesmo nas épocas chuvosas a formação destes minerais pode ocorrer, se a água tornar-se super-saturada e/ou adquirir características físico-químicas que induzam sua precipitação. Na verdade, este mecanismo é extensivo a todos os ambientes da Terra, mas em alguns deles pode ter seus efeitos extremados por questões circunstanciais. Por exemplo, lagos salgados ou mares confinados e rasos são sujeitos a intensa evaporação da água e conseqüente precipitação de substâncias minerais. Nestes ambientes, a quantidade relativa de água disponível e substâncias químicas dissolvidas pode oscilar muito em um ano.

Praticamente todos os processos de preservação de restos orgânicos, dependem, em algum grau, direta ou indiretamente, da quantidade e dos tipos de substâncias dissolvidas na coluna de água ou nas águas que percolam os sedimentos. Na grande maioria dos casos é justamente o processo de precipitação de compostos minerais que promove a fossilização dos organismos (figura 4.1).

Aqui, é preciso rever a idéia de que a fossilização é um processo raro. Ao considerarmos a quantidade de rochas sedimentares que podem encerrar restos orgânicos, na superfície da Terra e a calculável, mas inconcebível dimensão do tempo geológico, vemos que, de fato, a quantidade de registro fóssil formado é ínfima. Mas quando consideramos certas camadas de rocha em particular, onde processos fossilidiagenéticos ocorreram em um determinado intervalo de tempo, vemos que a preservação pode ter sido extensiva, conservando uma quantidade de organismos que pode ser mensurada na ordem de milhões ou mesmo bilhões (se considerarmos organismos pequenos, principalmente invertebrados).

A fossilidiagênese normalmente é o efeito do processo de diagênese das rochas sedimentares sobre os bioclastos nelas incorporados. Se bem que, dependendo do desenrolar dos acontecimentos, o resultado, em termos de tipo de preservação, pode ser diferencia-

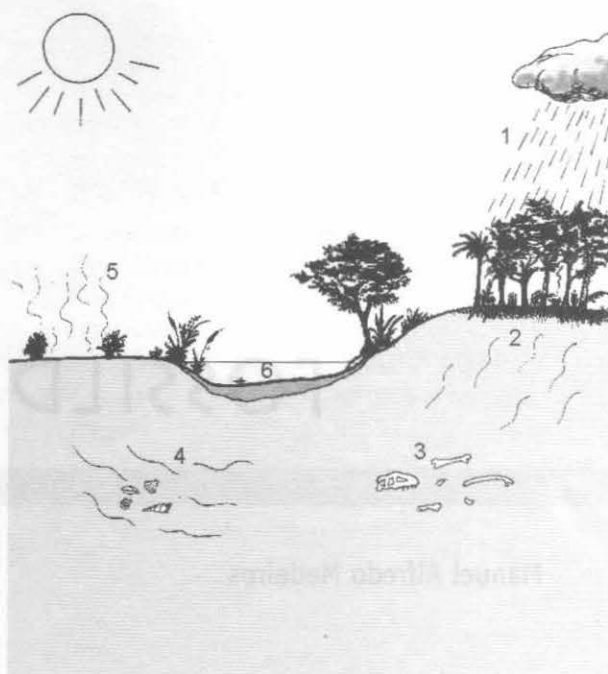


Figura 4.1 Desenho esquemático mostrando o ciclo de precipitação, percolação e evaporação de águas, envolvido com os processos diagenéticos e fossilidiagenéticos. (1) Precipitação de água livre de minerais dissolvidos. (2) Infiltração da água da chuva no solo húmico, dissolvendo substâncias orgânicas cáusticas e, em seguida, dissolvendo minerais do sub-solo, transportando-os através da percolação nos poros do sedimento. (3) Precipitação dos minerais nos restos orgânicos soterrados devido à modificação das condições químicas ou físico-químicas da água. (4) Precipitação dos minerais nos restos orgânicos soterrados devido à sua supersaturação em conseqüência da evaporação da água (5). (6) Lago pantanoso, com lama fina e rica em matéria orgânica no fundo. Neste tipo de ambiente podem ocorrer os processos fossilidiagenéticos típicos de ambientes estagnados.

do para a rocha matriz e o bioclasto. Isso porque a química dos restos orgânicos, ao interagir com os processos diagenéticos pode determinar um resultado só observado, em certa dimensão, no bioclasto. Por exemplo, uma rocha litificada principalmente por carbonato de cálcio, a exemplo dos calcários, pode exibir conchas completamente silicificadas, originalmente constituídas de carbonatos de cálcio na forma de aragonita. Do mesmo modo, conchas piritizadas podem estar contidas em argilitos ricos em matéria orgânica.

O início do documentário fossilífero bem representado coincide com o desenvolvimento, no Cambriano, de esqueletos mineralizados maiores e mais resistentes, nos invertebrados marinhos. A utilização,

pelos organismos vivos, de substâncias resistentes e mais estáveis é sempre um fator de vantagem para a fossilização. Na verdade, a variedade de compostos químicos, de origem orgânica, quantitativamente importantes no registro fóssil não é muito grande. Destacam-se o carbonato de cálcio (na forma de calcita ou aragonita) nos invertebrados, fosfato de cálcio (no esqueleto dos vertebrados e de alguns invertebrados) e sílica (em protistas e alguns invertebrados). A evolução biológica também desenvolveu certas substâncias à base de complexos compostos orgânicos que, sob determinadas condições (frequentemente a desidratação e ausência de oxigênio) podem manter-se estáveis por tempo indeterminado. Nesta categoria, destacam-se a esporopolenina dos esporos e polens, exoesqueletos quitinosos de artrópodes e certas substâncias (terpenóides) que se polimerizam na resina de algumas árvores, formando nódulos de âmbar.

A seguir serão descritos alguns dos principais mecanismos fossildiagenéticos já bem compreendidos, que estão envolvidos na grande maioria da preservação dos organismos e na sua transformação em fósseis.

Dissolução e precipitação

Os processos fossildiagenéticos podem variar em natureza e intensidade, sob um controle físico-químico determinado por fatores como a química da água, a temperatura, a natureza do substrato rochoso por onde a água percola, presença de matéria orgânica e de micro-organismos a ela associados, disponibilidade destes ou daqueles minerais, e a natureza dos restos orgânicos em fossilização. A profundidade de soterramento e a temperatura da água podem influir decisivamente nos caminhos fossildiagenéticos. Mecanismos que ocorrem sob baixas profundidades podem ser influenciados pela atividade de organismos endobentônicos ou pela atividade radicular em solos, que aumentam a porosidade e conseqüentemente a penetrabilidade da água e da matéria orgânica.

Resíduos da decomposição de matéria orgânica podem interferir no nível de saturação de substâncias minerais na água, inibindo a cristalização (Cody, 1991). A decomposição da matéria orgânica soterrada pode formar compostos que influenciam o pH das águas percolantes, favorecendo a dissolução ou precipitação de compostos minerais.

Se houver uma constante subsidência na região, o afundamento das camadas vai progressivamente afas-

tando o nível com restos orgânicos da influência dos fatores operantes nas camadas mais superficiais e submetendo-o a um aumento progressivo da pressão e temperatura, o que modifica as condições que controlam a fossildiagênese. Situações inversas podem ocorrer, se movimentos tectônicos elevarem as camadas novamente para níveis mais superficiais.

A variação na quantidade de água disponível no sub-solo pode provocar episódios repetidos de dissolução e precipitação. Se houver uma maior tendência à cimentação dos poros da matriz rochosa, isso pode levar a uma progressiva diminuição de sua porosidade e, em conseqüência, diminuição ou interrupção da percolação pela água. Em alguns casos foi possível rastrear, pelo conjunto de "impressões" fossildiagenéticas e/ou diagenéticas observado, o histórico de determinados níveis fossilíferos, no que diz respeito às mudanças as quais o ambiente esteve sujeito (Carpenter *et alii*, 1988; Liu & Rigby, 1992; Desrochers & Al-Aasm, 1993; Bertrand-Sarfati *et alii*, 1997).

Tudo isso ilustra bem o fato de que, a longo prazo, a fossildiagênese operante em um determinado nível sedimentar tem seu controle modificado pela vicissitude de condições a que ele é submetido, em função da inquietude da crosta terrestre.

Silicificação

A percolação de águas com sais dissolvidos em níveis sedimentares com bioclastos pode levar à permineralização destes, precipitando novos minerais que vão preenchendo seus poros vazios mas preservando a estrutura original, ou levam à completa substituição do bioclasto por um mineral, sem destruir a sua morfologia original. A silicificação é um dos mais comuns processos de preservação de estruturas biogênicas por duas razões principais: a sílica é uma substância comum em toda a superfície do globo e o processo de remobilização e precipitação da mesma ocorre sob condições de temperatura e pressão de superfície. Em conseqüência, organismos recentemente mortos podem sofrer silicificação logo depois de seu soterramento. São relativamente comuns ocorrências de grande quantidade de troncos fossilizados, onde podem ser observados detalhes histológicos preservados em sílica.

No Brasil, destacam-se as ocorrências do Triássico do Rio Grande do Sul (Bolzon & Guerra-Sommer, 1994; Guerra-Sommer & Scherer, 2000),

e Permiano na região de Filadélfia, no norte do Tocantins, que representam restos silicificados de extensos bosques que ali existiram.

A sílica, na forma de quartzo, é muito estável e dificilmente está sujeita à dissolução. Na sua forma amorfa, como opala-A, ou em estágios cristalinos menos estáveis (Opala - CT), ela pode ser dissolvida em águas alcalinas e reprecipitada devido à sua supersaturação ou sob condições de acidez. A sílica solúvel tem afinidade com radicais químicos presentes na matéria orgânica em decomposição e esta parece ser a chave de sua atuação logo no início da fossilização, copiando via permineralização os detalhes dos tecidos vegetais ainda preservados e prosseguindo o processo concomitantemente à degradação gradual dos compostos orgânicos, para produzir uma cópia fiel do tecido original, inclusive da organização das células no tecido, uma vez que a sílica precipita nos espaços deixados pelos lumens celulares. Normalmente, neste processo, resíduos de materiais orgânicos mais resistentes e estáveis são mantidos em pequenas quantidades.

Os estágios menos estáveis da sílica sólida tendem naturalmente para uma situação de equilíbrio à medida que ocorre dissolução e precipitação. Assim, a modificação diagenética comumente ocorre na direção opala-A → opala-CT → quartzo. Este mecanismo pode ser ativado por um aumento na temperatura e pressão, ou seja, um aumento progressivo na profundidade de soterramento. Por isto, mesmo depois de silicificados, os restos orgânicos podem sofrer sucessivas recristalizações, e como consequência, quanto mais antigo é um fóssil silicificado, menor a probabilidade de ele ocorrer na forma amorfa ou cristalina instável.

As fontes mais comuns de sílica solúvel são os acúmulos de testas de microorganismos (sílica biogênica amorfa na forma de opala-A) e os derrames vulcânicos. Neste último caso, as cinzas hidrolizam-se para minerais de argila em consequência do intemperismo e a sílica excedente é liberada nas águas percolantes.

Silicificação é também comum em conchas originalmente de carbonato de cálcio. Neste caso, duas possibilidades são consideradas, com base no registro fóssil. Na primeira, ocorre rápida substituição de calcita por sílica. As águas percolantes estariam sub-saturadas em relação ao carbonato de cálcio e supersaturadas para a sílica. Assim, a água funcionaria como um solvente para o carbonato ao mesmo tempo em que promoveria a precipitação de sílica nos espaços onde o carbonato foi dissolvido. Este mecanismo é determinado pela aci-

dez do meio, criado pela decomposição das proteínas presentes na concha recém morta, ou por resíduos de matéria orgânica do ambiente. A acidez provoca a dissolução do carbonato de cálcio e a precipitação simultânea da sílica (figura 4.2). A estrutura original da concha, em processo de dissolução, estaria separada apenas por uma fina lâmina de água da estrutura silicificada que a substituirá. Este processo pode preservar detalhes da estrutura original da concha. O segundo caso prevê uma substituição tardia por um processo semelhante ao da formação de geodos, ou seja, o preenchimento de um molde oco criado por dissolução. Neste caso, a estrutura interna é normalmente diferente do esqueleto do seu predecessor, não conservando detalhes delicados da superfície interna ou externa do esqueleto original.

Entre os invertebrados marinhos, alguns *taxa* são mais suscetíveis à silicificação (braquiópodes), enquanto outros são mais dificilmente afetados, tais como os crinóides (Boyd, 1989).

Na Formação Itaituba, Carbonífero da Bacia do Amazonas, braquiópodes fossilizados (figura 4.3A) ocorrem em grande quantidade. As conchas foram silicificadas em uma matriz de carbonato de cálcio (Mendes, 1972; Fonseca, 1990).

Substituições completas de bioclastos podem se processar com o envolvimento de uma variedade de outros minerais além da sílica. Na figura 4.3B está ilustrado um coprólito (excremento fossilizado) substituído por calcita.

Recristalização

Um processo comum na diagenese e fossilização é a recristalização de determinados minerais, sem a alteração de sua composição. Isto dá-se pelo fato de existirem, para muitos compostos naturais, várias opções de organização cristalina, umas menos e outras mais estáveis. Normalmente há uma progressiva e às vezes muito lenta tendência ao acúmulo da forma mais estável. Isto porque esta forma tende a não ser mais dissolvida, justamente pela sua estabilidade cristalina, enquanto as formas menos estáveis estão sempre sujeitas à dissolução, em presença de água.

O mecanismo que leva à recristalização é normalmente desencadeado pela passagem de águas de sub-superfície com capacidade de dissolução. Depois

da desagregação das moléculas retidas na forma cristalina menos estável haverá, em algum momento, a reprecipitação do composto, possivelmente sob a forma mais estável. Isto pode ocorrer tanto no sedimento quanto nos bioclastos.

Um bom exemplo é o da sílica (SiO_2) na sua forma de opala amorfa (opala-A), comum em estruturas biogênicas, que tende a uma reorganização, passando por uma fase cristalina instável (opala-CT), até atingir a cristalinidade altamente estável do quartzo. Convém

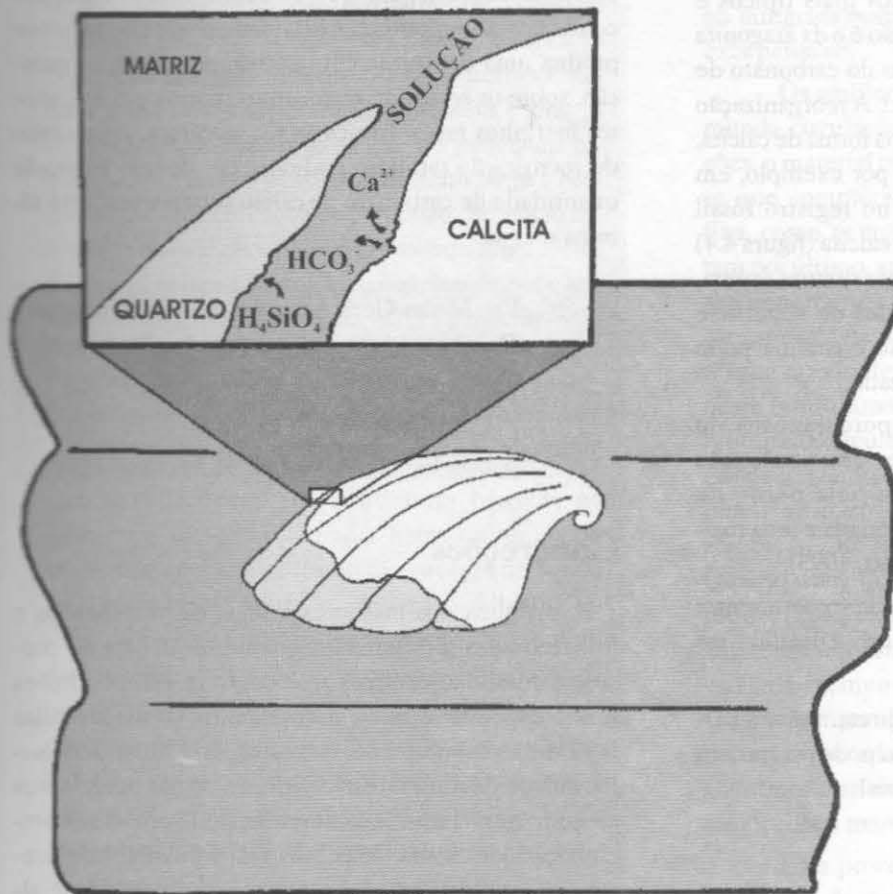


Figura 4.2 Desenho esquemático ilustrando o mecanismo de substituição simultânea de calcita por sílica em uma concha soterrada. O retângulo mostra um detalhe ampliado do processo de substituição: o material original (calcita) está separado por uma fina camada de solução supersaturada em sílica dissolvida e insaturada em carbonato de cálcio. À medida que o carbonato de cálcio é dissociado em HCO_3^- e Ca^{2+} , a sílica (H_4SiO_4) é imediatamente precipitada copiando em detalhes a morfologia original (baseado em Schmitt & Boyd, 1981).

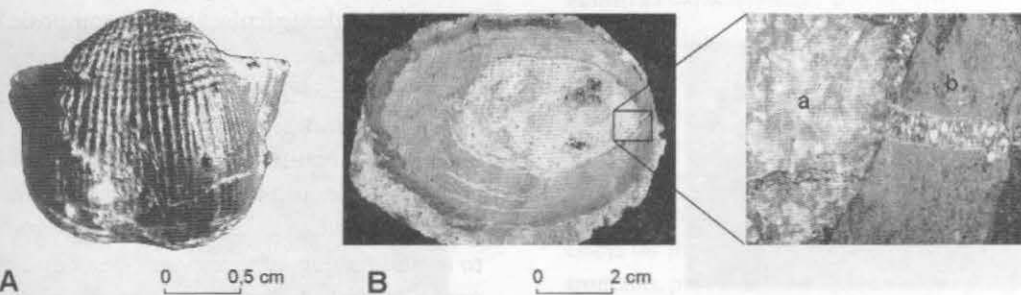


Figura 4.3 (A) *Brasilioproductus chandlessi*, braquiópode silicificado da Formação Itaituba, Bacia do Amazonas (Fonseca, 1990; fotografia de Vera Maria Medina da Fonseca). (B) Coprólito (UFRJ-DG 292 IcV) substituído por calcita espática envolvido por nódulo de carbonato de cálcio (Formação Santana, Bacia do Araripe). Esquerda: corte transversal mostrando o interior do coprólito e o envoltório de calcário. Direita: detalhe do material substituído (a) e do nódulo envolvente (b) (Souto, 2003; fotografia de Paulo Roberto Souto).

observar que a opala-A pode transformar-se diretamente em quartzo, no processo de fossilização (Carson, 1991).

Em outros casos, ocorre simplesmente um reordenamento estrutural sem a necessidade de dissolução e reprecipitação. Um dos casos mais típicos e ilustrativos deste tipo de recristalização é o da aragonita / calcita. Ambos são formas cristalinas do carbonato de cálcio (CaCO_3) e a aragonita é instável. A reorganização do carbonato de cálcio pode ser então na forma de calcita, mais estável. A aragonita é comum, por exemplo, em conchas de moluscos e não é raro no registro fóssil ocorrerem conchas recristalizadas em calcita (figura 4.4) que, caracteristicamente mostram uma textura áspera, não preservando os detalhes delicados da superfície original. Isto porque a reorganização cristalina pode afetar a estrutura do tecido mineralizado.

Estudos em foraminíferos porcelanosos do Holoceno mostraram sucessivas fases de cristalização de calcita, cada uma caracterizada pela perda de magnésio em relação à anterior, relacionada a uma maior estabilidade cristalina (Budd & Hiatt, 1993).

O sulfeto de ferro também pode experimentar sucessivos reordenamentos da estrutura cristalina até atingir a forma estável da pirita.

A recristalização pode se dar diretamente a partir do mineral original do esqueleto ou pode ocorrer em minerais que substituam este material.

Incrustação

O mecanismo de dissolução e precipitação pode levar à deposição progressiva de minerais sobre uma estrutura sólida que esteja enterrada no sedimento. No

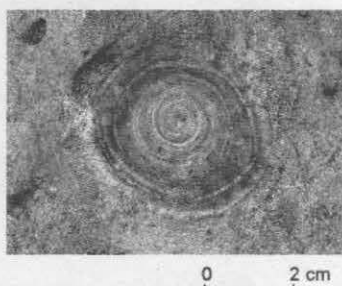


Figura 4.4 Seção transversal em concha de *Peruvella dolium* (gastrópode) recristalizada em calcita. Albiano superior da sub-bacia de Sergipe (Cassab, 1982; fotografia de Wagner Souza Lima).

caso de ser um bioclasto, a crosta formada servirá como uma camada resistente protetora, que aumenta as chances da peça suportar a possível ação do intemperismo de sub-superfície ou de processos diagenéticos destrutivos posteriores. Incrustações são também causadas pela ação de determinadas algas, em condições de superfície. A atividade destes organismos produz uma deposição cumulativa, geração após geração, sobre os restos de organismos mortos em ambientes marinhos rasos. Em cavernas calcárias, o processo de incrustação também pode operar, devido à grande quantidade de carbonato de cálcio supersaturando a lâmina d'água.

Em Minas Gerais, nas grutas de calcário do Grupo Bambuí, o processo de incrustação, favorecido pelo ambiente quente e úmido das cavernas, preservou os restos esqueléticos de uma variada fauna de animais pleistocênicos (Cartelle, 1994).

Concreções

Alguns dos melhores fósseis de vertebrados e invertebrados são formados em consequência de processos fossilídiagenéticos que ocorrem sob condições muito especiais e raras, normalmente desencadeadas logo após o soterramento das carcaças. Mudança de solubilidade do mineral envolvido, em águas percolantes ascendentes na coluna sedimentar, pode causar sua precipitação localizada. Mas, nos casos envolvendo preservação de carcaças, é a própria decomposição de alguns tecidos do organismo morto que libera compostos que modificam localmente as condições químicas das águas percolantes e promovem a agregação de partículas em torno da carcaça, originando uma concreção que envolve e protege o corpo. Às vezes isto ocorre antes de qualquer desarticulação ou decomposição significativa. O material em decomposição serve como um núcleo de agregação inicial. O mineral pode continuar a agregar-se radialmente nos poros do sedimento envolvente, resultando por exemplo em concreções calcárias, ou substituindo o sedimento original (concreções silicosas), ou ainda deslocando o sedimento à medida que se agrega (concreções de marcassita, uma forma não estável de sulfeto de ferro).

Um dos melhores exemplos de formação de concreções calcárias vem dos depósitos fossilíferos da Formação Santana, na Bacia do Araripe, Nordeste.

te brasileiro. O processo diagenético, analisado por Martill (1988) e Maissey (1991), levou à formação de concreções que encerram em seu interior peixes (figura 4.5) e invertebrados aquáticos a eles associados, crocodilos, quelônios e partes esqueléticas de dinossauros. Neste caso em particular, a precipitação do carbonato de cálcio em torno das carcaças pode ter se iniciado mesmo antes do soterramento, em consequência da liberação de amônia e aminas como resultado da desagregação de moléculas orgânicas, elevando o pH do meio circundante e promovendo a precipitação de carbonato de cálcio sobre os tecidos moles. O processo continuou à medida que os restos afundavam progressivamente sob os sedimentos em acumulação, até formar um sólido envoltório ao redor das carcaças.

A enorme quantidade de fósseis da Bacia do Araripe é atribuída a eventos catastróficos (talvez a proliferação em massa de dinoflagelados, que liberam toxinas letais, ou mudanças bruscas na salinidade da água). Durante estes episódios de morte em massa, o acúmulo de carcaças no fundo da laguna que ali existia no Aptiano – Albiano, levava, pelos processos de decomposição, a um rápido consumo do oxigênio dissolvido. A deficiência em oxigênio desacelerava o processo de decomposição e dava tempo para que o soterramento progressivo das carcaças levasse à consolidação das concreções via fossilização. Convém ressaltar que outros processos de mineralização estão relacionados com as concreções do Araripe e o seu desencadeamento tem sido motivo de debate (Martill, 1988; Maissey, 1991).

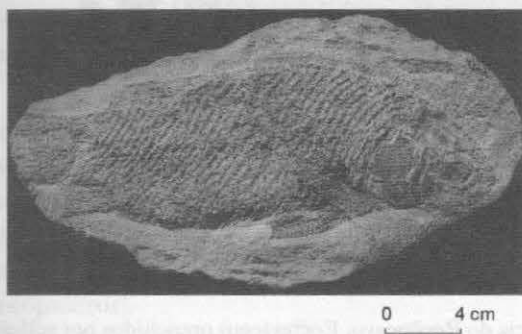


Figura 4.5 Concreção calcárea com *Araripelepidotes temnurus* da Formação Santana (Bacia do Araripe, Eocretáceo). Fotografia de Paulo Brito.

Fossilização em ambientes estagnados

Alguns dos melhores modos de preservação natural de restos orgânicos ocorrem em ambientes estagnados, como fundo de mares profundos, lagos e pântanos. Nestas condições, fatores operam separadamente ou integradamente, favorecendo a formação de fósseis excepcionais.

Os ambientes tornam-se estagnados por uma limitada circulação da coluna de água. Sob tais condições, o material clástico em suspensão deposita-se quase que completamente, e os de granulometria muito fina, como as argilas, são os que normalmente decantam por último, atapetando o fundo com uma lama plástica penetrante e moldável. Também devido à estagnação, as carcaças dos organismos que morrem na coluna d'água ou são de algum modo levados a ela, afundam neste fundo lamoso e demoram a sofrer decomposição. A limitada circulação de água provoca uma não renovação do oxigênio dissolvido e cria um déficit deste composto no meio, dificultando a ação das bactérias aeróbicas, que são os mais eficientes decompositores. Quanto mais matéria orgânica morta se acumular no fundo, maior será a deficiência em oxigênio, dando ao ambiente um caráter redutor. Em um ambiente como este, mais tempo as carcaças resistirão à decomposição. O fator tempo opera em favor da fossilização porque permite que a lama fina recubra os restos orgânicos, adentrando-se em seus espaços vazios e amoldando-se aos detalhes mais delicados de sua anatomia.

Este processo pode levar à fossilização de tecidos moles de vertebrados, de organismos conchíferos e, inclusive, de organismos sem partes duras pois, quando o demorado processo de decomposição finaliza, as impressões dos tecidos moles já estão moldadas no sedimento que, eventualmente sofrerá litificação, preservando as características dos organismos mortos.

Ambientes estagnados favorecem ainda um outro processo natural de decomposição progressiva da matéria orgânica capaz de preservar detalhes anatômicos pormenorizados. Em ambiente redutor, o envelhecimento dos restos orgânicos não decompostos leva à liberação progressiva dos componentes mais voláteis da matéria orgânica – hidrogênio, oxigênio e nitrogênio, provocando a concentração progressiva de uma lâmina muito fina de resíduos ricos em carbono que mantém o desenho anatômico original, inclusive a nível microscópico. Este processo é chamado carbonificação e ocorre sob uma fina camada de sedimento permeado por água deficiente de oxigênio. Com

o aumento progressivo da profundidade de soterramento e, em consequência, da temperatura, a continuidade do processo pode levar à destilação de uma lâmina quase pura de carbono. É comum em pântanos rasos em que no fundo há uma lama fina, rica em matéria orgânica, e é responsável por grande parte do registro fóssil de folhas, exoesqueletos de artrópodes, e outros invertebrados sem esqueleto mineralizado, dificilmente preservados em outros ambientes sedimentares. Em ambientes marinhos, destacam-se as preservações de graptólitos.

Uma notável ocorrência de fósseis delicados excepcionalmente preservados em um ambiente estagnado é a do folhelho Burgess, no Canadá, que registra uma comunidade única de invertebrados marinhos do Cambriano. Um outro exemplo é o de Messel, na Alemanha, onde um antigo lago pantanoso preservou uma enorme quantidade de restos orgânicos, documentando de forma espetacular uma comunidade continental do Terciário, com destaque na preservação de mamíferos exóticos, representantes de grupos ancestrais das formas modernas.

No Brasil, são dignos de nota a preservação, em ambientes estagnados, dos mesossauros da Formação Irati (Permiano da Bacia do Paraná) e insetos, folhas e peixes da Formação Tremembé (Oligo-Mioceno da Bacia de Taubaté).

Minerais de ferro

O ferro pode ser disponibilizado para os processos diagenéticos e fossildiagenéticos sendo dissolvido

e transportado na forma de íon ferroso Fe^{++} , sob condições redutoras, ou seja, quando não houver oxigênio disponível para sua oxidação. É também conveniente que outros íons, como o carbonato, o sulfeto, ou o silicato, que possam formar com ele compostos insolúveis, estejam em baixas quantidades na solução. A acidez facilita a solubilização do ferro, que precipita na forma de diversas composições, em variadas faixas de pH. Por isso, uma quantidade substancial de íons ferrosos livres é mais facilmente mantida em ambientes com acúmulo de matéria orgânica, quando a decomposição desta cria uma deficiência de oxigênio e mantém as condições ácidas devido à dissolução de compostos orgânicos na água. São nestes ambientes que mais facilmente se forma a pirita (sulfeto de ferro), pois sob tais condições, o enxofre, comum na matéria orgânica, também é liberado em grande quantidade, pela atividade anaeróbica de bactérias, e reage prontamente com o ferro livre, causando sua precipitação. A pirita, de coloração amarelada, semelhante ao ouro (quando não oxidada) é comum em folhelhos escuros, formados em ambientes estagnados e ricos em matéria orgânica. Ocorre comumente também em micro-ambientes, onde as condições para sua precipitação são favorecidas pelo confinamento de restos de matéria orgânica em decomposição, dentro de conchas, carapaças (figura 4.6A) ou carcaças fossilizadas por outros processos. Pode produzir, pelo processo de substituição (piritização), alguns dos mais apreciáveis tipos de fósseis; uma vez exposta a condições mais oxigenadas, a pirita escurece rapidamente.

A fossildiagênese por minerais de ferro é facilitada sob condições de umidade. No caso dos óxidos férricos, os íons ferrosos dissolvidos são carregados até que as condições tornem-se oxidantes, onde haverá a

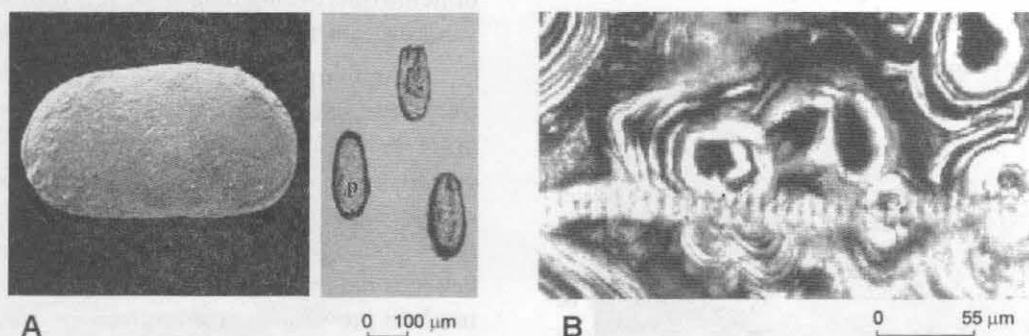


Figura 4.6 (A) Ostracodes da Formação Pojuca, Andaraçu (Bacia do Recôncavo, Eocretáceo) preenchidos por sulfeto de ferro. Esquerda: Morfologia externa da concha. Direita: vista interna das carapaças mostrando os cristais de pirita (p) (GUZZO, 1997; fotografia de Jarbas Guzzo). (B) Detalhe do tecido vascular de uma pteridófito (Formação Alcântara, meso-Cretáceo da Bacia de São Luís) que sofreu permineralização por minerais de ferro. Os círculos negros são deposições localizadas de goethita $[FeO(OH)]$. A faixa clara, horizontal, com micro-câmaras sequenciadas é um dos vasos condutores (Medeiros, 2001).

precipitação na forma de hematita (Fe_2O_3) ou goethita [$\text{FeO}(\text{OH})$], por exemplo. Esta sucessão de processos ocorre normalmente na superfície ou logo abaixo dela. Por isso, camadas sedimentares ricas em óxidos férricos são sempre suspeitas de terem se formado na superfície ou sob baixa profundidade.

Os óxidos de ferro estão freqüentemente envolvidos com processos de permineralização e podem produzir fósseis com um bom grau de fidelidade das estruturas originais. Estruturas delicadas dos tecidos vasculares de pteridófitas mineralizados por goethita (figura 4.6B) são observadas na Formação Alcântara – meso-Cretáceo do Maranhão (Medeiros, 2001).

Fosfatização

O fosfato é normalmente disponibilizado em ambientes ricos em matéria orgânica, e pode precipitar, por exemplo, na forma de apatita (fosfato de cálcio) ou fosfato férrico. Os fosfatos estão freqüentemente envolvidos na permineralização e substituição de carapaças e outras estruturas de origem orgânica. Uma das vias de fosfatização que produz alguns dos mais raros e espetaculares tipos de preservação é mediada por ação bacteriana, agindo sobre a matéria orgânica em decomposição, em ambientes com disponibilidade de oxigênio (por isso freqüentemente ocorre próximo à superfície). As bactérias utilizam a matéria orgânica como fonte de energia e suprimento de nutrientes. Seus processos metabólicos causam a liberação de fósforo que oxida-se na forma de fosfato. A precipitação do fosfato é facilitada pela acidez do meio, conseqüente da decomposição dos compostos orgânicos. O fosfato, em precipitação, pode produzir nódulos e, no caso de estar sendo precipitado em associação com corpos em decomposição, pode vir a acumular-se copiando a forma orgânica original.

Como a fosfatização pode ocorrer muito rapidamente e sob condições próximas da superfície, é um meio de fossilização conveniente para a preservação de estruturas delicadas, que têm curta duração antes de se degradar, e que servem de alimento para bactérias, como tecidos moles e excrementos (estes últimos formam coprólitos).

Nas concreções da Bacia do Araripe, ocorrem tecidos moles substituídos por fosfato. Um exemplo

notável é o de fibras musculares de peixes detalhadamente preservadas (e.g.: Brito, 1992; figura 4.7).

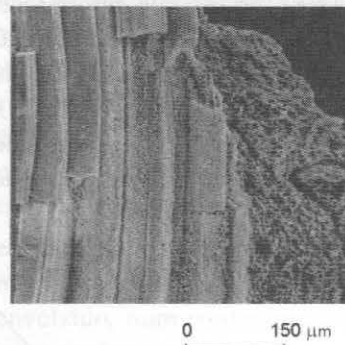


Figura 4.7 Tecido muscular fosfatizado de *Tribodus limae* (tubarão Hibodontídeo da Formação Santana, Bacia do Araripe) (Brito, 1992; fotografia de Paulo Brito).

Fraturas e deformações

Os processos englobados no conceito de fossildiogênese, incluem também as alterações físicas decorrentes da pressão do sedimento sobrejacente que, em áreas de constante subsidência e sedimentação, é progressivamente crescente. O peso da coluna sedimentar pode provocar fraturas que, inclusive, podem facilitar a penetração de águas percolantes, facilitando a entrada de minerais dissolvidos na estrutura em processo de fossilização. Este aspecto é observado em dentes de dinossauros e crocodilos da Formação Alcântara, meso-Cretáceo da Bacia de São Luís, Maranhão (figura 4.8). Por outro lado, este processo de

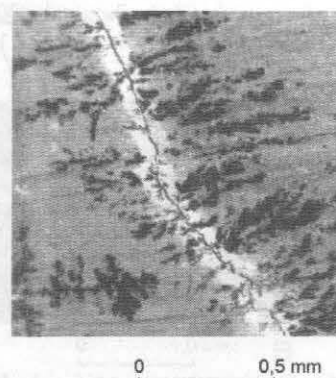


Figura 4.8 Detalhe da deposição de mineral de ferro no tecido de um dente de dinossauro terópode (Formação Alcântara, meso-Cretáceo da Bacia de São Luís). O óxido de ferro (veios negros) dissolvido adentrou-se pela fratura (linha oblíqua) provocada pelo peso do sedimento sobrejacente e penetrou nos poros do tecido original (Medeiros, 2001).

deterioração pode, evidentemente, atrapalhar na análise da morfologia da estrutura fossilizada.

Um outro efeito do peso das camadas sobrejacentes é a ocorrência de deformações na estrutura fossilizada que pode, às vezes, alterar detalhes da anatomia da mesma, podendo gerar confusão na definição taxonômica do fóssil afetado (figura 4.9). A deposição progressiva de minerais em estruturas porosas também pode causar deformações por expansão do tecido original.

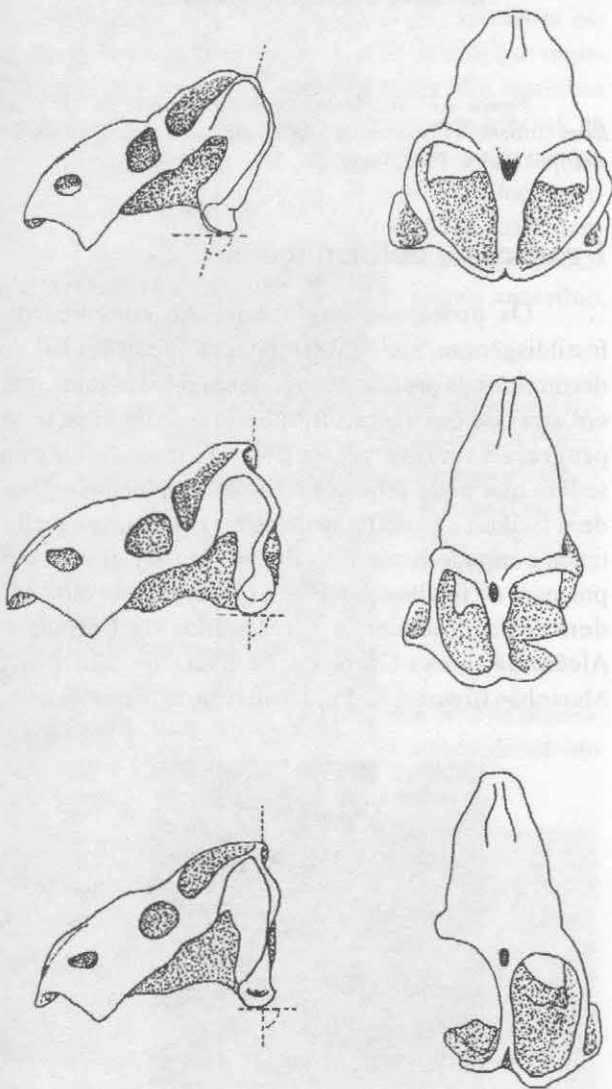


Figura 4.9 Deformações de crânios de *Ischigualastia janseni* (Formação Ischigualasto, Triássico Superior da Argentina) devido à compactação do sedimento. Os crânios alinhados horizontalmente representam um mesmo espécimen, em vista lateral e dorsal. Estas variações são modificações de um mesmo modelo anatômico, dando a impressão de tratar-se de mais de um *taxon* (Schultz, 1991).

Holz & Schultz (1998) descreveram diferentes graus de deformações diagenéticas em crânios de répteis do Triássico do Rio Grande do Sul (Bacia do Paraná), devido ao deslocamento progressivo de estruturas do tecido ósseo provocado pela deposição de calcita e hematita.

Palinórmorfos deformados (cisalhados) em consequência do falhamento de camadas sedimentares (figura 4.10) são descritos por Arai (2000).

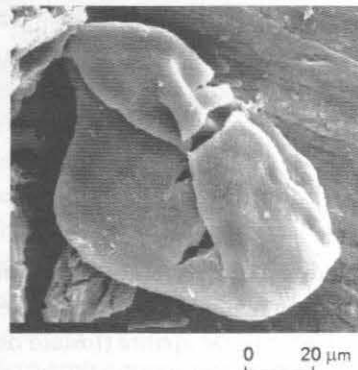


Figura 4.10 Esporo trilete cisalhado (fotografia de Mitsuru Arai).

Âmbar

O âmbar é a fossilização de certas resinas, produzidas em dutos internos ou glândulas especializadas na superfície de determinadas árvores do grupo das coníferas e das angiospermas. Estas resinas são misturas de substâncias que endurecem rapidamente em contato com o ar, quando liberadas para a superfície, em consequência de algum ferimento produzido na casca da árvore. As principais resinas envolvidas com a origem do âmbar são formadas por compostos voláteis e não voláteis do grupo dos terpenóides, que são polímeros de unidades isopreno (C_5H_8).

Muitos pequenos organismos, notavelmente insetos, foram aprisionados pelo fluxo de resinas. Depois de alguns dias a resina endurece, em consequência da ação dos raios solares e oxidação. Os seus componentes, após sofrerem desidratação, atuam então como um agente embalsamador, preservando o organismo em sua forma original íntegra. No entanto, para efetivamente serem fossilizados, ou seja tornarem-se âmbar, e perdurarem por milhões de anos, é necessário que estes nódulos de resina endurecida sejam incorporados pelos

processos sedimentares e protegidos da ação destrutiva do intemperismo de superfície. A preservação em âmbar é considerada excepcional, podendo conservar estruturas celulares como organelas, e mesmo moléculas como o DNA. Por merecer destaque entre as formas de fossilização, o âmbar é tratado neste livro em um capítulo à parte.

Cinzas vulcânicas

Um conjunto de processos que respondem por uma parcela menor entre registros de fossilização está associado à atividade vulcânica. Os derrames de material vulcânico na superfície da Terra têm uma atuação mais indireta nos processos diagenéticos, podendo ser uma importante fonte de minerais canalizados, via dissolução, para os mecanismos fossilidiagnéticos de sub-superfície. Porém, houve casos em que a súbita ocorrência de atividade vulcânica aprisionou instantaneamente comunidades de organismos, matando-os por sufocamento, envenenamento ou calor, e soterrando-os rapidamente. Nestes casos, é favorecida a possibilidade de que a atividade fossilidiagnética posterior leve à conservação de uma grande quantidade de organismos, oferecendo aos paleontólogos uma observação única e quase íntegra de comunidades antigas.

Destaca-se como exemplo ilustrativo a ocorrência de *Ashfall* (Mioceno tardio do Nebraska, EUA), onde uma comunidade de grandes mamíferos e outros animais e plantas associados foram instantaneamente sufocados e soterrados pela ação de cinzas vulcânicas, sendo aprisionados em um envoltório de vidro vulcânico, que favoreceu sua conservação até que mecanismos fossilidiagnéticos posteriores pudessem completar o processo de fossilização.

Considerações finais

Um determinado horizonte sedimentar onde existam bioclastos em processo de fossilização, pode experimentar modificações acentuadas nos fatores que controlam a fossilização, em função das vicissitudes da coluna sedimentar e de mudanças climáticas de superfície, que acabam influenciando as camadas em profundidade. Além disso, sob determinadas condições físico-químicas, mais de um processo fossilidiagnético pode ocorrer simultaneamente e ainda, os bioclastos envolvidos na mesma matriz rochosa podem variar em natureza química, estrutural ou textural. O resultado

desta gama de possibilidades combinadas é, freqüentemente, a observação de mais de um tipo de fossilização ocorrendo em um mesmo horizonte sedimentar ou até em uma mesma estrutura fossilizada. Bons exemplos de processos combinados de fossilização são os organismos encontrados nas concreções da Bacia do Araripe (Martill, 1988; Maisey, 1991), os carcinólitos da Formação Pirabas, no Pará (Távora, 2000; figura 4.11) e cascas de ovos de dinossauros da região de Uberaba (Magalhães-Ribeiro, 2002; figura 4.12).

A realidade da análise fossilidiagnética, portanto, freqüentemente incorpora o conhecimento de cada processo envolvido, num contexto integrado e mais complexo para esclarecer satisfatoriamente a história *post-mortem* do organismo fossilizado. Esta abordagem pode fornecer a chave para a compreensão dos acontecimentos que se sucederam, a longo prazo, depois da existência daquele organismo.

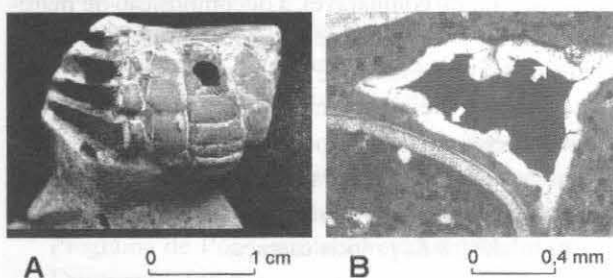


Figura 4.11 (A) Carcinólito (concreção) da Formação Pirabas (Eomioceno do Pará). Vista ventral do caranguejo *Uca maracoani*. (B) Formação de franja de carbonato de cálcio (setas) em espaço vazio no interior de um carcinólito. Nestas concreções são também observados outros tipos de mecanismos fossilidiagnéticos, como a deposição de sílica e pirita (Távora, 2000; fotografia de Vladimir de Araújo Távora).

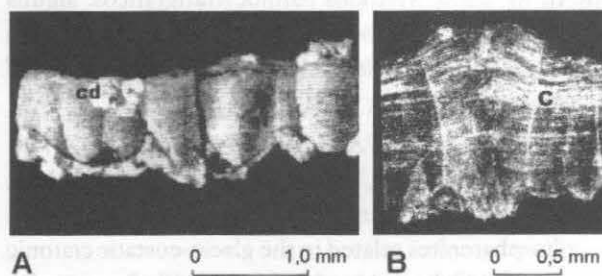


Figura 4.12 Seções delgadas transversais em cascas de ovos de dinossauros (Formação Marília, Bacia Bauru, Neocretáceo). (A) Substituição parcial por calcedônia (cd). (B) Deposição de carbonato de cálcio secundário (c) nas linhas de crescimento (Magalhães-Ribeiro, 2002; fotografia de Cláudia Maria Magalhães Ribeiro).

É importante esclarecer que os processos diagenéticos não são os únicos envolvidos com a preservação de restos orgânicos. A própria decomposição de matéria orgânica pode, sob condições muito particulares e raras, produzir cópias mineralizadas da estrutura original, com um grau de fidelidade que pode até superar o da fossilização. Os processos necrolíticos, como são chamados, podem ser algo semelhantes aos fossilização mas, para serem eficientes como modo de preservação, precisam ocorrer rapidamente, num intervalo de horas ou dias, após a morte do indivíduo. A decomposição dos restos orgânicos ricos em proteínas em ambiente aquático pode, por exemplo, liberar grandes quantidades de amônia na própria coluna d'água, antes do soterramento da carcaça. Sob condições de baixos teores de dióxido de carbono, o pH tornando-se elevado, há a precipitação de carbonato diretamente da água para os tecidos em decomposição, sem a necessidade de soterramento prévio.

De modo comparável, a decomposição de matéria orgânica, antes do soterramento, pode concentrar quantidades expressivas de CO₂ em um micro-ambiente, tornando o meio ácido e propenso à precipitação de fosfato diretamente sobre os tecidos em decomposição. O fosfato necessário pode ser disponibilizado pela decomposição bacteriana de substâncias como proteínas e ácidos nucleicos da própria carcaça.

Processos necrolíticos podem ter uma vantagem na qualidade de preservação, em relação à fossilização, porque ocorrem quando os tecidos ainda estão em sua condição original, recém mortos, e isto facilita a substituição detalhada das estruturas orgânicas.

Referências

- ARAI, M. 2000. Métodos palinoestratigráficos: alguns exemplos de inovação e sua aplicação da geologia do petróleo. *Geociências*, Universidade Guarulhos, 5 (número especial): 98-101.
- BERTRAND-SARFATI, J.; FLICOTEAUX, R.; MOUSSINE-POUCHKINE, A. & AHMED, A. A. K. 1997. Lower Cambrian apatitic stromatolites and phospharenites related to the glacio-eustatic cratonic rebound (Sahara, Algeria). *Journal of Sedimentary Research*, 67(5): 957-974.
- BOLZON, R. T. & GUERRA-SOMMER, M. 1994. Considerações sobre a tafonomia da lignitoflora mesozóica do Rio Grande do Sul. *Acta Geológica Leopoldensia*, 39/ 1 (17): 109-115.
- BOYD, D.W. 1989. Diagenetic alteration of fossil composition. In: *Paleotechniques*. FELDMANN, R.M., CHAPMAN, R.E. & HANNIBAL, J.T. (eds.). The Paleontological Society Special Publication, 4: 14-23.
- BRITO, P.M. 1992. *Tribodus limae* Brito & Ferreira, 1989 (Chondrichthyes-Elasmobranchii) du Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E Brésil): Nouvelles données sur l'anatomie et la position systématique. *Geobios* (Mém. Spécial, 14): 143-150.
- BUDD, D.A. & HIATT, E. E. 1993. Mineralogical stabilization of high-magnesium calcite: geochemical evidence for intracrystal recrystallization within Holocene porcellaneous foraminifera. *Journal of Sedimentary Petrology*, 63 (2): 261-274.
- CARPENTER, S.J.; ERICKSON, J.M.; LOHMANN, K.C. & OWEN, M.R. 1988. Diagenesis of fossiliferous concretions from the Upper Cretaceous Fox Hills Formation, North Dakota. *Journal of Sedimentary petrology*, 58 (4): 706-723.
- CARSON, G. A. 1991. Silicification of fossils In: *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G. (eds). Plenum Press, New York, p. 455-499.
- CARTELLE, C. 1994. *Tempo Passado - Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais*. Belo Horizonte, Editora Palco. 132 p.
- CASSAB, R. de C. T. 1982. Sobre a ocorrência de *Peruviella* Olsson, 1944, no Cretáceo do Brasil (Mollusca - Gastropoda). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54 (3): 575-577.
- CODY, R.D. 1991. Organo-crystalline interactions in evaporite systems: the effects of crystallization inhibition. *Journal of Sedimentary Petrology*, 61(5): 704-718.
- DESROCHERS, A. & AL-AASM, I.S. 1993. The formation of septarian concretions in Queen Charlotte islands, B. C.: evidence for microbially and hydrothermally mediated reactions at shallow burial depth. *Journal of Sedimentary Petrology*, 63(2): 282-294.
- FONSECA, V. M. M. 1990. *Braquiópodes da ordem Strophomenida da Formação Itaituba, Carbonífero da Bacia do Amazonas*. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências. Dissertação de Mestrado. 248 p.
- GUERRA-SOMMER, M. & SCHERER, C. M. S. 2000. Middle-Late Triassic petrified forests from Mata sandstone at Rio Grande do Sul State, BR: a preliminary

USO ESTRATIGRÁFICO DOS FÓSSEIS E TEMPO GEOLÓGICO

Rosemarie Rohn



Todo fóssil é o registro de uma espécie que existiu em determinado intervalo de tempo da história da Terra. Representa um estágio da evolução dos seres vivos. Considerando que a evolução ocorreu numa ordem bem definida, de maneira irreversível, os fósseis constituem uma importante ferramenta para discriminar as rochas mais antigas daquelas relativamente mais novas. A Escala de Tempo Geológico, que continua sendo aperfeiçoada até hoje, fundamenta-se nesse preceito. A Estratigrafia é um ramo da Geologia que utiliza dados paleontológicos para determinar a idade relativa das rochas, visando reconhecer a sua distribuição espacial.

No presente capítulo são introduzidas as informações básicas sobre o uso estratigráfico dos fósseis, recomendando-se, para conhecimentos mais profundos, consultar Mendes (1984), Lemon (1990) e Briggs & Crowther (1996).

Bacias Sedimentares

Quase todos os fósseis são encontrados em rochas sedimentares que se formaram, portanto, em bacias sedimentares. As ocorrências em cinzas vulcânicas ou em rochas metamórficas representam raríssimas exceções. Contudo, os fósseis mais antigos

do Brasil, ou seja, estromatólitos (construídos por cianobactérias) e procariontes associados, ocorrem em rochas metassedimentares do "Embasamento Pré-Cambriano" (figura 5.1).

As bacias sedimentares podem ser de diversos tipos, conforme a natureza do espaço de acumulação e de preservação dos sedimentos. No Brasil, de acordo com a localização e sem considerar a sua natureza, as bacias sedimentares podem ser classificadas em **interiores e marginais** (figura 5.1).

As grandes bacias **interiores** (ou intracratônicas) caracterizam-se por rochas sedimentares acumuladas durante longos intervalos de tempo sobre grandes extensões do continente. Também existem diversas bacias interiores com dimensões pequenas e depósitos geralmente bem mais jovens.

As bacias **marginais** estão relacionadas à separação da América do Sul e África do antigo supercontinente Gondwana iniciada há cerca de 100 milhões de anos.

Existe amplo registro de fósseis no Brasil, tanto nas bacias interiores, como nas marginais. Em muitas bacias, a Paleontologia ainda é pobremente conhecida (por exemplo, nas bacias Parecis-Alto Xingu, Alto Tapajós, Tacutu), o que pode servir como estímulo para novas investigações.

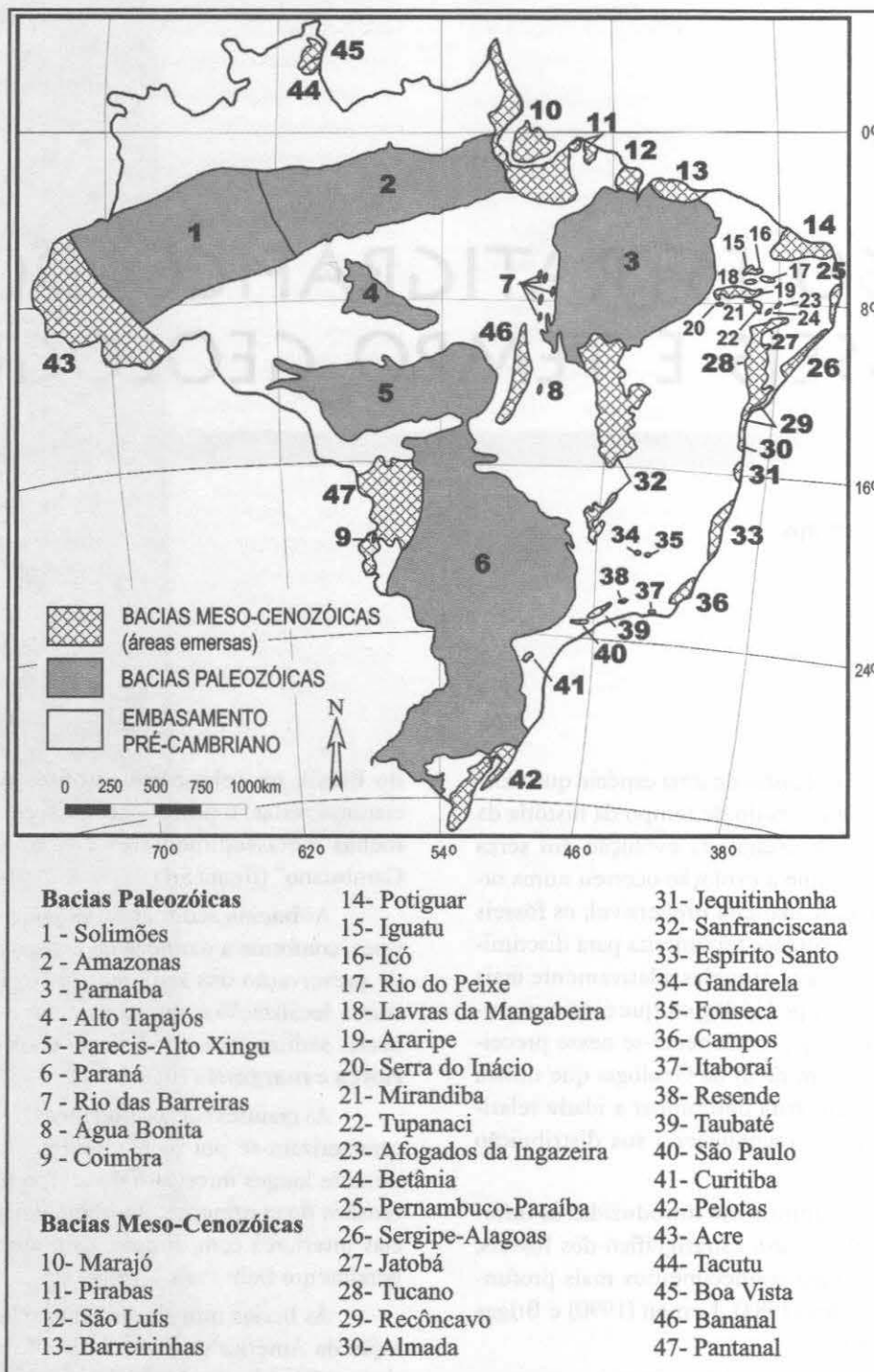


Figura 5.1 Distribuição das bacias sedimentares da parte emersa do Brasil (modificado de Schobbenhaus & Campos, 1984).

Conceitos Fundamentais da Estratigrafia

Nas bacias sedimentares, os ambientes deposicionais podem ser marinhos, continentais e transicionais,

apresentando distintas características de acordo com as condições físicas, químicas, biológicas, geográficas e climáticas reinantes. Independentemente do tipo de ambiente, os sedimentos depositam-se em estratos.

Estratigrafia é a parte da Geologia que trata do estudo de rochas estratificadas, sua descrição, sua interpretação e suas relações mútuas.

A designação **fácies** é empregada para uma rocha com determinadas características, que podem ser **litológicas** (litofácies), **paleontológicas** (biofácies) ou outras. Em geral, as características das fácies permitem interpretar o processo deposicional e o paleoambiente. Alguns pesquisadores discriminam as fácies em função da sua gênese e não pelos caracteres descritivos. Um estrato pode conter uma ou mais fácies.

O dinamarquês **Nicolaus Steno** (1638-1687) lançou os primeiros importantes conceitos da Estratigrafia, como o **Princípio da Superposição**, que pode ser traduzido como: "em qualquer empilhamento de estratos não perturbados, a camada inferior é a mais antiga e as camadas sucessivamente mais altas são sucessivamente mais jovens".

A Estratigrafia experimentou grande avanço com os trabalhos do engenheiro inglês **William Smith** (1769-1839). Ao longo dos anos, ele verificou que vários estratos ocorrem numa ordem vertical definida. Os estratos de um certo local puderam ser observados também em outros, sugerindo que eram originalmente contínuos. O reconhecimento dessa relação lateral entre os estratos recebe o nome de **correlação estratigráfica**. W. Smith identificou os estratos em pontos distintos através do conteúdo fossilífero, das litologias e dos solos típicos dessas litologias. Ele foi capaz de prever as rochas e suas espessuras nas escavações dos seus projetos de engenharia. Colecionando informações intuitivas sobre a sucessão de assembléias fossilíferas, ele estendeu suas correlações para estratos cada vez mais distantes, inclusive quando as litologias eram lateralmente distintas.

Cabe ressaltar que as conclusões de W. Smith antecederam, em cerca de 60 anos, a teoria de **evolução das espécies** de **Charles Darwin** (1809-1882). Posteriormente, embora ainda ocorressem controvérsias, a sucessão de diferentes tipos de animais e de plantas nos estratos e, portanto, no tempo, passou a ser explicada pela evolução. Assim, foi possível concluir que somente aquelas rochas originadas ao mesmo tempo podem conter assembléias fossilíferas similares. As correlações intuitivamente iniciadas por W. Smith representam "linhas (virtuais) de tempo", ou melhor, **horizontes cronoestratigráficos**.

As figuras 5.2 e 5.3 mostram exemplos de correlações estratigráficas, da escala de afloramento à escala

de bacia. Em qualquer situação, pode-se enfatizar a importância da Paleontologia para o reconhecimento de estratos de mesma idade (figura 5.4).

Os fósseis mais adequados para correlações a longas distâncias são os **fósseis-guias** (figura 5.3B). Além da grande distribuição geográfica (preferencialmente distribuição **cosmopolita** ou **pandêmica**, isto é, global), esses fósseis devem ter pequena amplitude vertical (ou seja, evoluído rapidamente ou experimentado rápida extinção), devem ser facilmente identificáveis, abundantes e preferencialmente independentes do tipo de rocha. Muitos microfósseis, especialmente de organismos planctônicos, grãos de pólen e esporos preenchem estes requisitos. São muito úteis nas correlações de subsuperfície porque as amostras de poços e de sondagens geralmente não permitem a obtenção de macrofósseis inteiros e em quantidades significativas.

Os estratos podem ser denominados de diversas maneiras, variando de acordo com os critérios de classificação. Por exemplo, a idade das rochas, as litologias ou o conteúdo paleontológico são critérios para estabelecer, respectivamente, a **Cronoestratigrafia**, a **Litoestratigrafia** e a **Bioestratigrafia**. São possíveis também outras classificações estratigráficas (por exemplo, a **Sismoestratigrafia** e a **Magnetoestratigrafia**), que fogem ao escopo do presente livro. Em cada país, devem ser obedecidas certas normas estratigráficas como as do "Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica" (Petri *et alii*, 1986a).

Litoestratigrafia

Na **Litoestratigrafia**, os critérios de classificação das rochas são as litologias. A unidade fundamental é a **formação**, a qual é um conjunto relativamente homogêneo de rochas de uma ou mais litofácies mapeável na superfície terrestre ou em subsuperfície, normalmente na escala 1:25.000 (figura 5.3 A-C). Uma formação pode ser subdividida em **membros**, preferencialmente também mapeáveis. Certas **camadas**, se forem úteis (por exemplo, para correlações ou para exploração econômica), igualmente são formalizadas como unidades litoestratigráficas. Um conjunto de formações geneticamente relacionadas corresponde a um **grupo**. Todas as unidades formais são denominadas pela categoria litoestratigráfica e por um nome, preferencialmente geográfico (por exemplo, Formação Pon-



Figura 5.2 (A) Correlações estratigráficas num afloramento. (B) Correlações estratigráficas numa área com diversos afloramentos e um poço. As informações da área são resumidas numa seção colunar composta que facilita a visualização dos intervalos de ocorrência dos fósseis.

ta Grossa, Membro Jaguariaíva, Grupo Paraná (figura 5.3D). Na Litoestratigrafia, existem possibilidades adicionais de subdivisões e denominações, as quais podem ser resgatadas em Petri *et alii* (1986a, b).

Bioestratigrafia

Na **Bioestratigrafia**, os critérios de classificação dos estratos são paleontológicos. Interessa apenas



Figura 5.3 Correlações estratigráficas na escala de bacia (exemplo hipotético). (A) Mapa geológico e localização de três áreas estudadas na bacia sedimentar. (B) Correlações entre colunas estratigráficas das três áreas de acordo com os fósseis. (C) Seção geológica da bacia com a posição das três áreas das figuras anteriores. (D) Convenções crono, lito e bioestratigráficas e amplitude estratigráfica dos taxa no âmbito da bacia.

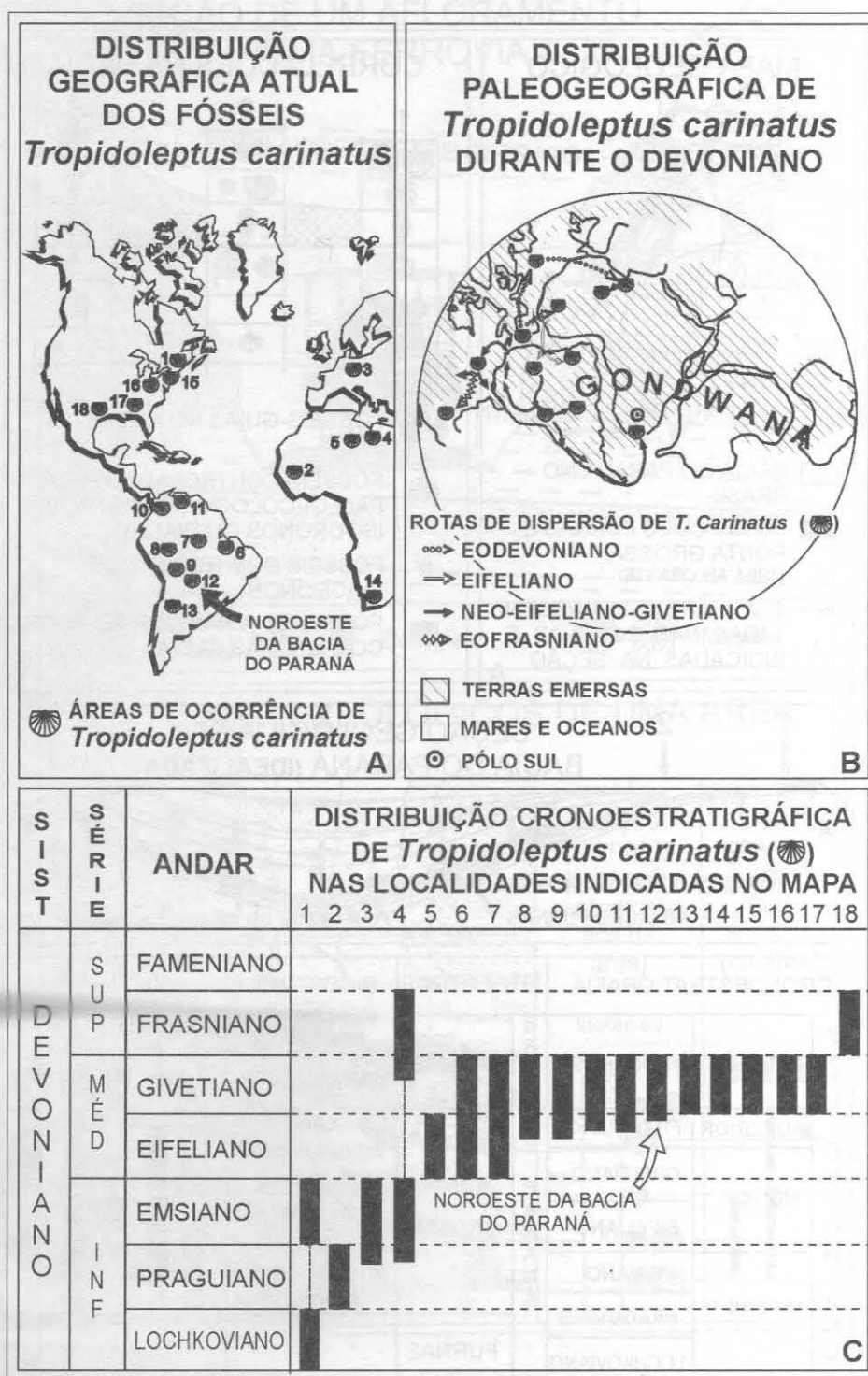


Figura 5.4 Correlações estratigráficas e cronoestratigrafia, usando como exemplo o braquiópode *Tropidoleptus carinatus* (dados de Fonseca & Melo, 1987). (A) Distribuição global dos fósseis de *T. carinatus*. (B) Interpretações da paleogeografia e das rotas de dispersão de *Tropidoleptus carinatus* (modificado de Fonseca & Melo, 1987). (C) Distribuição cronoestratigráfica de *T. carinatus* nas localidades da figura "A"; notar que as diferenças nas amplitudes verticais são devidas à história da dispersão da espécie ilustrada em "B".

a variação do conteúdo fóssilífero na sucessão de estratos que, em teoria, deve refletir a evolução das espécies. As subdivisões fundamentais são as **biozonas** (ou **zonas**), que podem ser subdivididas em **subzonas** ou agrupadas em **superzonas** (figura 5.5). Essas unidades são designadas de acordo com o nome de um ou dois fósseis característicos (por exemplo, *Zona Australocella tourteloti*, figura 5.3D).

Os limites das biozonas podem ser definidos por distintos critérios paleontológicos, geralmente pelo aparecimento ou desaparecimento de certos *taxa*, pelos intervalos de sua abundância máxima, pela combinação entre o aparecimento de alguns e desaparecimento de outros e também por vários tipos de associações entre *taxa* (figura 5.5). Os zoneamentos bioestratigráficos podem ser propostos usando um grupo específico de fósseis (por exemplo, apenas braquiópodes) ou diversos grupos em conjunto (por exemplo, braquiópodes + trilobitas + bivalvíos).

Num conjunto de estratos de uma bacia podem ser estabelecidos distintos zoneamentos, com limites completamente independentes (por exemplo, um zoneamento para os braquiópodes e outro para os trilobitas). Em qualquer situação, é importante amostrar os fósseis em intervalos adequados para reconhecer a amplitude vertical correta dos *taxa* (figura 5.6).

As unidades bioestratigráficas também são totalmente independentes das litoestratigráficas (figura 5.7). Entretanto, na prática, determinados fósseis muitas vezes só ocorrem em certas litofácies porque foram condicionados ecologicamente pelo ambiente deposicional (figura 5.6). Nesses casos, na realidade, pode-se estabelecer apenas uma “**ecoestratigrafia**” porque os níveis de aparecimento e desaparecimento dos *taxa* não refletem seu verdadeiro tempo de existência.

Cronoestratigrafia, Geocronologia e Tabela de Tempo Geológico

A Cronoestratigrafia está intimamente relacionada à Geocronologia, o que muitas vezes gera bastante confusão. A Cronoestratigrafia classifica os estratos de acordo com a sua idade e a Geocronologia refere-se exclusivamente ao tempo, que é uma grandeza imaterial.

A idade de uma rocha pode ser **absoluta** ou **relativa**. A idade absoluta é expressa em anos (usando-se as abreviações: **Ma** = milhões de anos; **Ba** ou

Ga = bilhões de anos). O principal método para realizar **datações absolutas** é o **radiométrico**, o qual se baseia no cálculo do tempo envolvido no decaimento de uma certa quantidade de isótopos desde o “momento” da cristalização de um mineral ou da solidificação de uma rocha. O método do Carbono-14 pode ser aplicado a fósseis que apresentam carbono em sua composição, porém não mais antigos que 50.000 ou 60.000 anos porque a meia-vida do isótopo é muito curta. No caso das rochas sedimentares mais antigas, a glauconita é um dos raros minerais eventualmente datáveis porque sua cristalização pode ter ocorrido no próprio ambiente de sedimentação.

Na falta de datações absolutas, a idade das rochas é expressa em termos **relativos**. Utilizam-se denominações como “Período Devoniano”, “Era Paleozóica”, com aproximadamente o mesmo sentido que “Era Medieval”, “Período Colonial”, “Anos 60”. As denominações empregadas na **Tabela de Tempo Geológico** (figura 5.8) começaram a ser criadas a partir do século XVIII, quando o engenheiro inglês William Smith constatou as sucessões ordenadas de fósseis nas rochas. Outros pesquisadores, inicialmente da Grã-Bretanha, depois de outros países da Europa, também se empenharam para comparar os estratos quanto ao seu conteúdo paleontológico. As dificuldades eram grandes porque ainda não se sabia quais fósseis realmente seriam úteis para as correlações (fósseis-guias). Em cada área, as camadas começaram a ser designadas por nomes locais. Tais nomes passaram a ser aplicados em áreas cada vez mais amplas à medida que as correlações eram estendidas para diversas bacias.

As origens de alguns nomes consagrados da Cronoestratigrafia e da Geocronologia são as seguintes: **Cambriano** em alusão à *Cambria*, o nome latino de Gália; **Ordoviciano**, nome derivado de *Ordovices*, uma antiga tribo celta; **Siluriano**, relativo a *Silures*, nome dos antigos habitantes do oeste da Inglaterra e do País de Gales; **Devoniano**, nome de afloramentos próximos a Devonshire, na Inglaterra; **Carbonífero**, designação dada aos estratos com camadas de carvão do centro-norte da Inglaterra; **Mississipiano** e **Pensilvaniano**, unidades também portadoras de carvão na América do Norte; **Permiano**, nome derivado da província russa de Perm no lado oeste das Montanhas Urais; **Triássico**, nome proposto para um conjunto de rochas subdividido em três partes da Alemanha; **Jurássico**, em alusão às Montanhas Jura entre a França e a Suíça; **Cretáceo**, denominação derivada da palavra latina *creta* que significa greda ou giz.

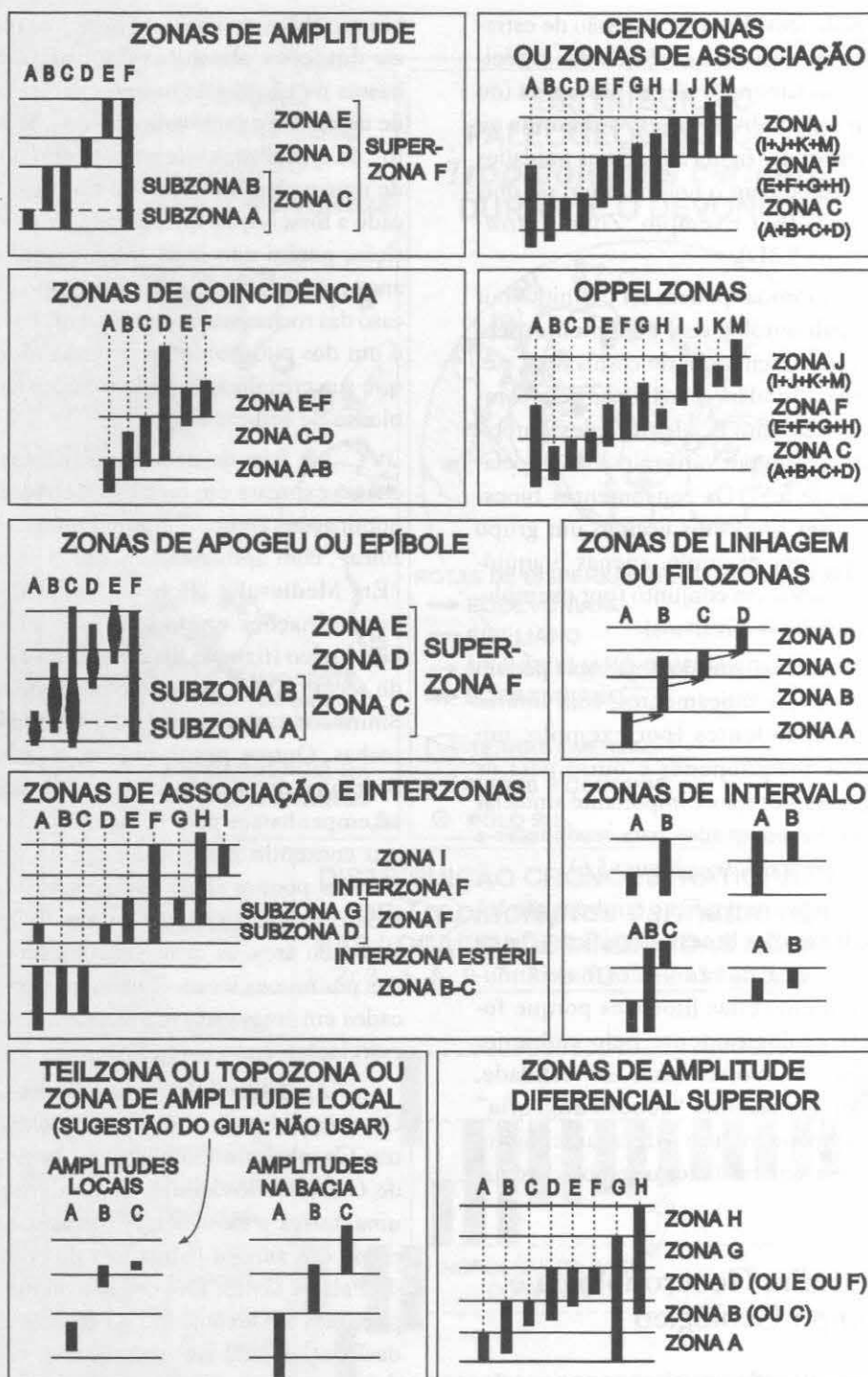


Figura 5.5. Principais tipos de biozonas de acordo com o Guia de Nomenclatura Estratigráfica (Petri *et alii*, 1986b).

A Tabela de Tempo Geológico é subdividida em éons, eras, períodos, épocas e idades (figura 5.8). Na Cronoestratigrafia, respectivamente, as unidades são conotemas, eratemas, sistemas, séries e andares.

A unidade fundamental da Cronoestratigrafia é o sistema que corresponde ao conjunto de rochas depositadas num período geológico. Por exemplo, o Sistema Devoniano foi depositado durante o Período Devoniano. Os sistemas Terciário e Quaternário

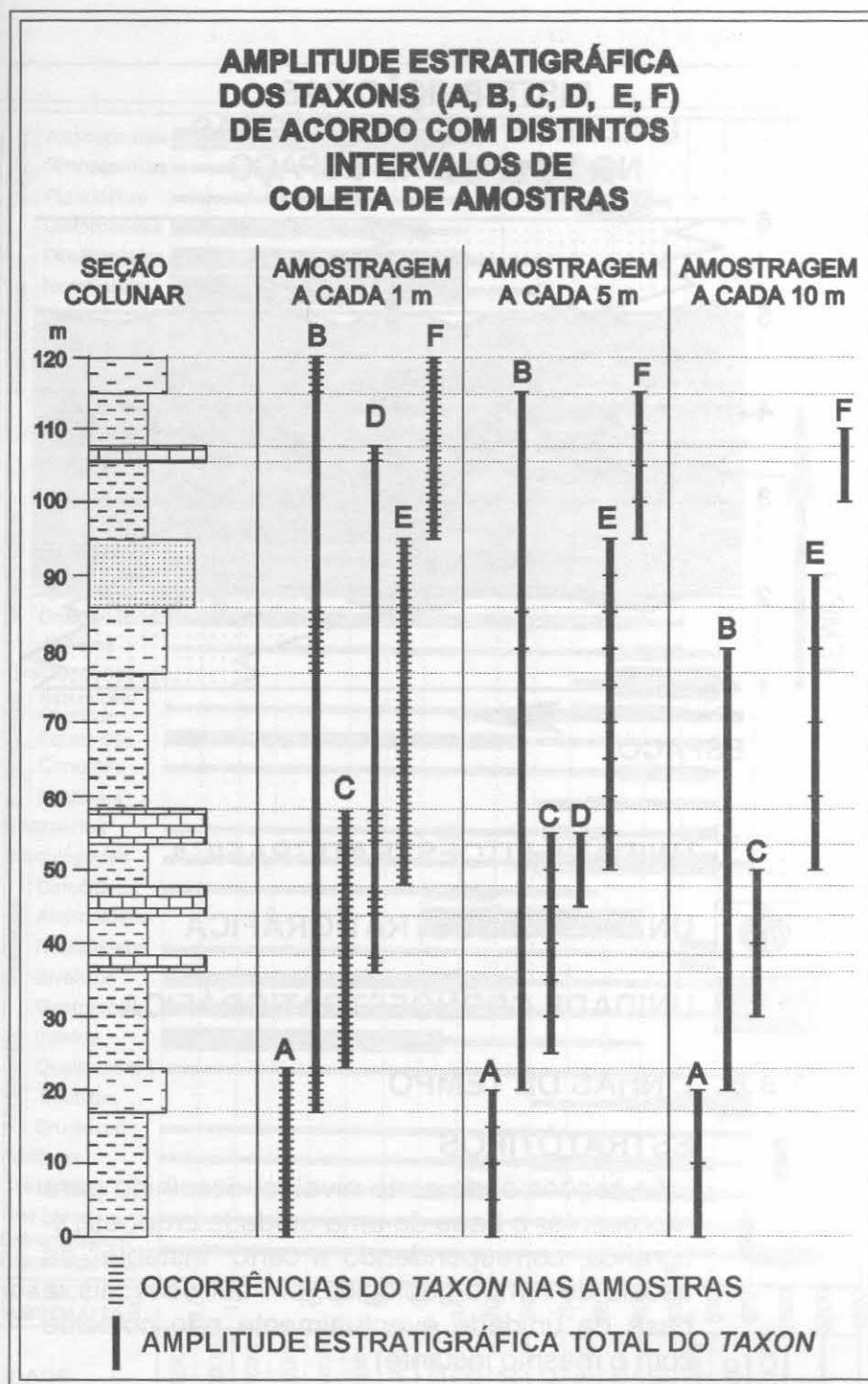


Figura 5.6 Amplitudes estratigráficas dos taxa A a F determinadas de acordo com distintos intervalos de amostragem. Notar que os taxa B e D ocorrem apenas em determinadas litofácies.

derivam da antiga classificação das rochas em Primário, Secundário, Terciário e Quaternário empregada no século XVII. Contudo, ao invés de Terciário, muitos autores adotam os sistemas Paleógeno e Neógeno.

Os sistemas fazem parte de unidades maiores designadas **eratemas** e **eonotemas**. As respectivas unidades de tempo são as **eras** e os **éons**. As rochas mais antigas da Terra eram anteriormente referidas

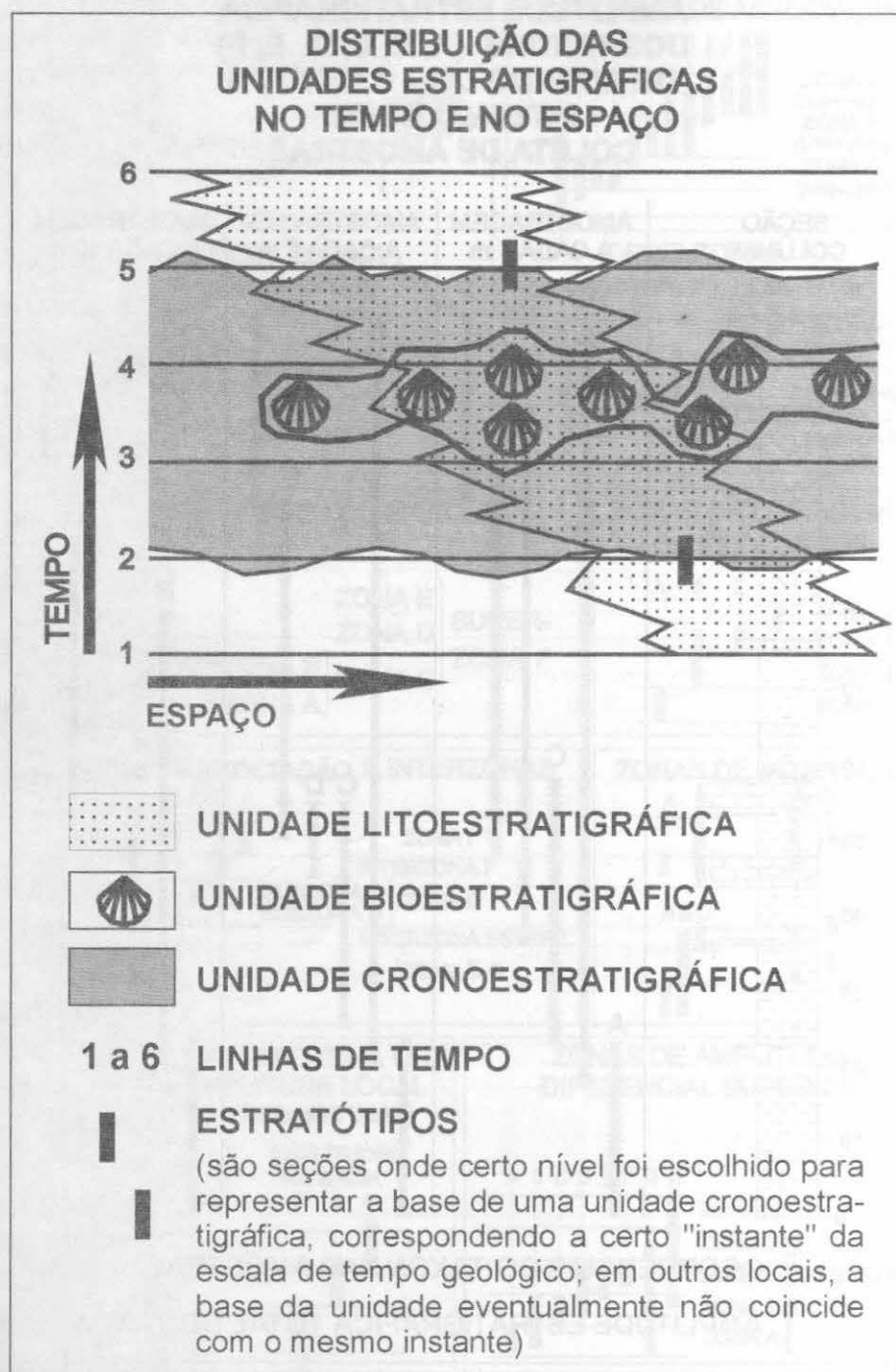


Figura 5.7 Estratótipos e unidades lito, bio e cronoestratigráficas no espaço e no tempo (modificado de Holland, 1996).

como pertencentes à "Série Primária". Correspondiam a rochas de caráter cristalino subjacentes a estratos fossilíferos. Na escala de tempo, estas rochas atualmente são atribuídas aos eóns **Arqueano** e

Proterozóico. O intervalo de tempo ainda anterior, compreendendo a formação da Terra até a geração das rochas mais antigas preservadas, é designado **Éon Hadeano**. Estes três intervalos são informalmente

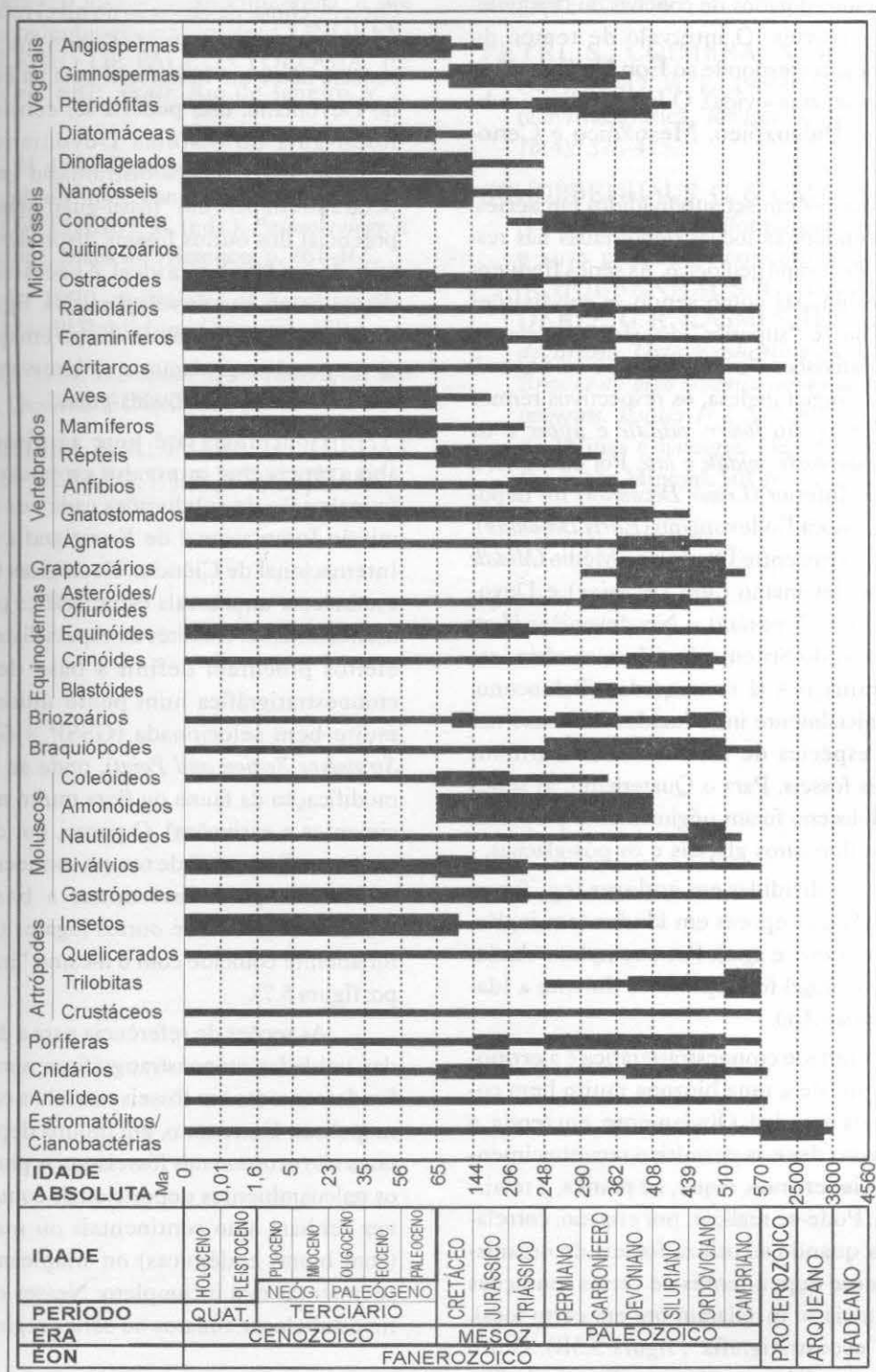


Figura 5.8 Tabela de Tempo Geológico e duração de diversos grupos de organismos. As barras mais grossas indicam os intervalos em que os grupos apresentaram taxa de importância bioestratigráfica. Dados paleontológicos de acordo com os outros capítulos do presente livro.

designados como “Pré-Cambriano”, por terem antecedido o Período Cambriano, quando surgiram os primeiros invertebrados dotados de conchas ou “esqueletos duros” preserváveis. O intervalo de tempo do Cambriano até hoje corresponde ao **Éon Fanerozóico** (*phaneros*= evidente; *zoon*= vida). O Fanerozóico é subdividido nas eras **Paleozóico**, **Mesozóico** e **Cenozóico**.

Os sistemas podem ser subdivididos em **séries**, as quais compreendem as rochas depositadas nas respectivas **épocas** do tempo geológico. As séries frequentemente são designadas como sendo as subdivisões “inferior”, “médio” e “superior” dos sistemas, correspondendo às subdivisões “eo...”, “meso...” e “neo...” dos períodos. Na língua inglesa, os respectivos termos cronoestratigráficos são *lower*, *middle* e *upper* e os geocronológicos são *early*, *middle* e *late*. Por exemplo, a Série Devoniano Inferior (*Lower Devonian*) foi depositada durante a Época Eodevoniano (*Early Devonian*). A mesma relação existe entre Devoniano Médio (*Middle Devonian*) - Mesodevoniano (*Mid Devonian*) e Devoniano Superior (*Upper Devonian*) - Neodevoniano (*Late Devonian*). No caso do Sistema Terciário, as séries receberam denominações já consagradas (Paleoceno, Eoceno, etc.), inicialmente introduzidas com base nas proporções de espécies de invertebrados marinhos atuais nas faunas fósseis. Para o Quaternário, as séries Pleistoceno e Holoceno foram originalmente propostas para designar os depósitos glaciais e os pós-glaciais.

As séries são divididas em **andares** (e.g., figura 5.2E; figura 5.3D) e as épocas em **idades** (em inglês, respectivamente, *stages* e *ages*). Por exemplo, o Andar Emsiano (*Emsian Stage*) foi depositado durante a Idade Emsiano (*Emsian Age*).

A menor unidade cronoestratigráfica é a **cronozona**, a qual equivale a uma biozona muito bem conhecida em escala mundial. Obviamente, em teoria, a precisão da biozona deveria permitir o reconhecimento de horizontes **isócronos**, o que, na prática, é relativamente difícil. Pode-se realizar, por engano, correlações **diácronas** quando se utiliza fósseis de organismos extremamente dependentes de certas condições ecológicas, as quais se instalaram ora em certo local, ora em outro (“ecoestratigrafia”; figura 5.3B). Outro risco de correlações diácronas é por utilização de fósseis retrabalhados, isto é, derivados de um estrato antigo erodido e redepositados num estrato mais novo. A dispersão de alguma espécie para áreas distantes também pode resultar em diacronismo devido a dificuldades para ultrapassar barreiras. Por exemplo, na

figura 5.4, o braquiópode *Tropidoleptus carinatus* alcançou áreas distantes em momentos diferentes por influência do clima, da elevação do nível relativo do mar e da movimentação tectônica do Gondwana para o norte. Esta espécie não é um bom fóssil-guia na escala de andares do Devoniano, mas poderia ser considerado um bom fóssil-guia do Sistema Devoniano. A resolução cronoestratigráfica e a distribuição geográfica que se pode admitir para um “fóssil-guia” sempre depende do potencial dos outros fósseis disponíveis. Às vezes, na falta de um fóssil-guia ideal, é necessário tolerar algum diacronismo nas correlações. Na figura 4.8 pode-se visualizar os intervalos de tempo em que viveram vários grupos de organismos e os intervalos dos representantes usados como fósseis-guias.

Continuam até hoje as discussões sobre a abrangência dos intervalos cronoestratigráficos e a formalização de subdivisões cada vez menores. A Comissão Internacional de Estratigrafia (ICS) da União Internacional de Ciências Geológicas (IUGS) objetiva estabelecer uma escala estratigráfica padrão, aplicável mundialmente. Comitês de especialistas rigorosamente eleitos procuram definir a base de cada unidade cronoestratigráfica num ponto único de uma seção muito bem selecionada (GSSP = *Global Boundary Stratotype Section and Point*), onde se observa alguma modificação da fauna ou flora muito marcante (aparecimentos e extinções). O ponto, por definição, representa um “instante” de tempo conhecido e serve como referência para determinar a base da unidade cronoestratigráfica de outros lugares (que não obrigatoriamente coincide com o mesmo “instante” de tempo; figura 5.7).

As seções de referência para a definição da base das unidades cronoestratigráficas normalmente estão fundamentadas em fósseis marinhos considerados cosmopolitas. Entretanto, em muitos depósitos sedimentares não ocorrem tais fósseis-guias por diversas razões: os paleoambientes deposicionais contemporâneos talvez tenham sido continentais ou marinhos restritos (com biotas endêmicas) ou simplesmente o registro sedimentar está incompleto. Nesses casos, é necessário estabelecer andares ou séries regionais/locais.

Referências

- BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. 1996. *Palaeobiology. A synthesis*. Oxford, Blackwell Science. 583 p.

A ESTRATIGRAFIA DE SEQÜÊNCIAS E O REGISTRO FÓSSIL

Michael Holz
Marcello Guimarães Simões

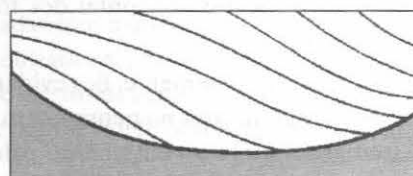
Os processos e eventos que controlam a gênese do registro fossilífero são, essencialmente, os mesmos que atuam na formação de um depósito sedimentar, sendo que sua natureza, intensidade e frequência controlam tanto a formação das camadas sedimentares, como o acúmulo e soterramento de restos orgânicos ou bioclastos (vide capítulo 3).

Desde o abandono da concepção gradualista na geologia sedimentar e o advento da concepção da sedimentação episódica, ainda na década de oitenta (Hsü, 1983; Dott, 1983), os paleontólogos sabem que o registro sedimentar é pontuado, em todas as escalas, por hiatos de erosão e não-deposição, e que os eventos de grande magnitude (tais como enchentes e tempestades), também conhecidos como episódicos, predominam na coluna estratigráfica com a sua assinatura, em detrimento do registro dos processos do dia-a-dia (eventos de fundo).

Existem hiatos de várias ordens de grandeza: de minutos ou horas (escala de estratificação das rochas sedimentares), de dezenas a centenas de milhares de anos (truncamentos e erosões em uma seqüência tempestítica) e de milhões de anos entre uma seqüência deposicional e outra. Estes últimos são causados pelos período de erosão e não-deposição, durante a fase de reorganização tectônica de uma bacia devido, por exemplo, ao levantamento de arcos estruturais ou o desloca-

mento do depocentro. Um pacote de rocha de metros de espessura pode ser produto de um processo que não durou mais que algumas poucas horas (como uma corrente de turbidez depositando areia), enquanto que uma camada de poucos centímetros pode representar uma deposição de dezenas de milhares de anos de duração (por exemplo as lamas de mar profundo, formando as chamadas seções condensadas). Desta forma, a paleontologia atualmente é ciente de que o registro fossilífero efetivamente encontrado é produto de uma série de processos que resultam em um registro muito incompleto devido aos hiatos em várias escalas.

As implicações para os estudos paleontológicos são diversas. Há muito sabe-se que, por exemplo, o registro sedimentar com seus hiatos e superfícies de condensação temporal pode mascarar, obliterar ou realçar aspectos do registro fossilífero. Assim, o conhecido efeito Signor-Lipps postula que qualquer evento paleobiológico de curta duração, tal como um pulso de extinção, pode aparecer como gradual no registro fossilífero devido ao problema de amostragem (Signor & Lipps, 1982). De maneira similar, um hiato estratigráfico pode amplificar a intensidade aparente de um evento de extinção, condensando o tempo do último aparecimento de um *taxon* que se extinguiu ao longo de um longo intervalo de tempo (Gilinsky &



Bambach, 1987). Kowaleswski (1996) fala em tafocenoses super-representadas (*overcompleteness*) para os casos onde os processos sedimentares resultam em amalgamento de depósitos (=eventos) e fósseis, de modo que, vários eventos geológicos/paleobiológicos, separados no tempo, aparecem como um evento único. Em resumo, a influência dos controles estratigráficos sobre a natureza do registro fóssil é inegável e tem recebido cada vez mais atenção. Assim sendo, pode-se dizer que na base epistemológica da análise paleontológica está a análise estratigráfica. Muitos dos modelos atualmente empregados pela Paleontologia (biozoneamentos, extinção em massa *versus* extinção gradativa, intervalos de confiança, modelo de equilíbrios pontuados) requerem e utilizam conhecimento estratigráfico de detalhe, estando fundamentados na distribuição vertical e horizontal dos fósseis nas rochas sedimentares.

Conseqüentemente, fica evidente que qualquer mudança significativa no pensamento ou paradigma da Estratigrafia afeta o pensamento paleontológico. Em outras palavras, se a maneira de se analisar e interpretar o registro sedimentar mudou, deve também mudar a maneira como o paleontólogo analisa e interpreta o achado fóssil.

Um fóssil não é simplesmente uma entidade taxonômica abstrata, estanque, atemporal, desprovida de significado paleoecológico. Nesse contexto, a seguinte questão pode ser erigida: a Paleontologia mudou sua maneira como ciência? A resposta é um definitivo sim.

O objetivo do presente capítulo é mostrar ao leitor (1) como a estratigrafia mudou conceitual e metodologicamente; (2) como essa "nova estratigrafia" se integra aos mais diversos estudos paleontológicos (tafonômicos, paleoecológicos, bioestratigráficos), visando introduzir o leitor nesta nova conceituação estratigráfica, mostrando a importância dessa ferramenta ao paleontólogo e (3) discutir alguns exemplos de suas inter-relações e aplicabilidade nos estudos paleontológicos, especialmente a partir de exemplos brasileiros.

A "Nova Estratigrafia"

A base paradigmática da Paleontologia mudou porque a Estratigrafia tem passado por decisiva modificação nos seus modelos e pensamentos, desde o advento do conceito da sedimentação episódica. No sentido de Kuhn (1989), pode-se falar em revolução científica: o

modelo estratigráfico anterior, fortemente embasado na Estratigrafia formal e descritiva da chamada "trindade santa" Lito-Bio-Crono-Estratigrafia, nos últimos quinze anos, tem dado lugar a um modelo mais dinâmico, prático (no sentido de ferramenta de trabalho) e universalmente aplicável, desde a escala de camada até a de sequência deposicional.

Este modelo ou paradigma é o da Estratigrafia de Sequências, cujo embrião foi constituído pelos trabalhos de pesquisadores da Exxon Research Company na década de setenta (Payton, 1977) e, sobremaneira, desenvolvida no final dos anos oitenta e noventa (Wilgus *et alii*, 1988; Emery & Myers, 1996).

A Estratigrafia clássica tinha como objetivo central descrever e empilhar as rochas de uma área de estudo, sem maiores preocupações com a gênese dos estratos ou com o mecanismo controlador da deposição. Embora as grandes descontinuidades do registro sedimentar estivessem mapeadas e o caráter episódico e cíclico da sedimentação fosse conhecido (Sloss *et alii*, 1949; Wheeler, 1958), a Estratigrafia se movia dentro do paradigma do empilhamento e da denominação (nomenclatura formal). Uma bacia era bem conhecida se tivesse um padrão de empilhamento definido e formalmente denominado, não importando se para cada região estudada diversas colunas estratigráficas existissem, algumas às vezes tão diferentes que chegavam a ser antagônicas.

Já o cerne da moderna Estratigrafia de Sequências é o reconhecimento do papel de cada fator que influi na sedimentação (clima, tectônica, eustasia) e tem, portanto, como objetivo estudar e entender o mecanismo e as causas da ciclicidade na gênese das sequências deposicionais (vide revisão em Holz, 1998). É a ferramenta que consegue estudar os hiatos deposicionais, tão importantes para o paleontólogo, e trazer entendimento sobre sua gênese e magnitude temporal.

A metodologia básica desta nova maneira de fazer Estratigrafia continua tendo como pedra fundamental a litofácies, mas a maneira de agrupar e empilhar associações faciológicas difere fundamentalmente em relação aos procedimentos tradicionais da "Estratigrafia de Bolo de Camadas". Uma sequência é gerada ao longo de um ciclo de variação relativa do nível de base (de origem tectônica, eustática ou ambas), compreendida entre duas sucessivas quedas.

Assim, é o papel do nível de base e seu comportamento que controlam o padrão de empilhamento dos sedimentos e, conseqüentemente, dos fósseis. Acima

do nível de base, erosão e transporte dominam, enquanto que abaixo do nível de base o sedimento pode acumular e ficar preservado.

Naquelas bacias sedimentares em conexão com os oceanos, o nível de base é controlado pelo conjunto eustasia+tectônica, enquanto nas bacias endorréicas (aquelas sem contato com o oceano, como foi o caso de muitas bacias durante a existência do Pangea), o conjunto clima+tectônica controla a variação do nível de base (a Bacia do Paraná, durante o Triássico, constitui um excelente exemplo).

Em palavras simples, o que acontece é o seguinte: em fases de nível de base alto, existe muito espaço para ser preenchido pelo sedimento suprido, e nas fases de nível de base baixo o contrário ocorre: o sedimento preenche facilmente o espaço disponível. As conseqüências dessas situações antagônicas são as transgressões e regressões.

No primeiro caso (nível de base alto ou aumentando), o sedimento não chega a se distribuir por toda a

bacia, ficando confinado nos ambientes continentais (rios, lagos) e junto à linha de costa. Se o nível de base continua subindo (= aumentando o espaço disponível para o sedimento ocupar), a linha de costa vai se retrair gradativamente, registrando-se uma transgressão.

No segundo caso (nível de base baixo ou caindo), o espaço disponível é rapidamente preenchido pelo sedimento, e a continuada chegada de sedimentos produzidos na área-fonte irá causar uma regressão (figura 6.1).

Considerando-se agora um ciclo completo de queda e posterior subida do nível de base, regressões e transgressões irão se suceder em uma ordem determinada e previsível. Na fase de queda do nível de base, a diminuição do espaço é muito acentuada, a ponto de não existir, na maioria dos casos, nenhum espaço para o sedimento depositar, havendo apenas erosão. No caso das bacias conectadas com o nível do mar, deve-se imaginar uma queda eustática acentuada, que recue o nível do mar dezenas de metros na vertical. Com isso, as áreas outrora costeiras e marinhas irão ficar expostas e sujeitas

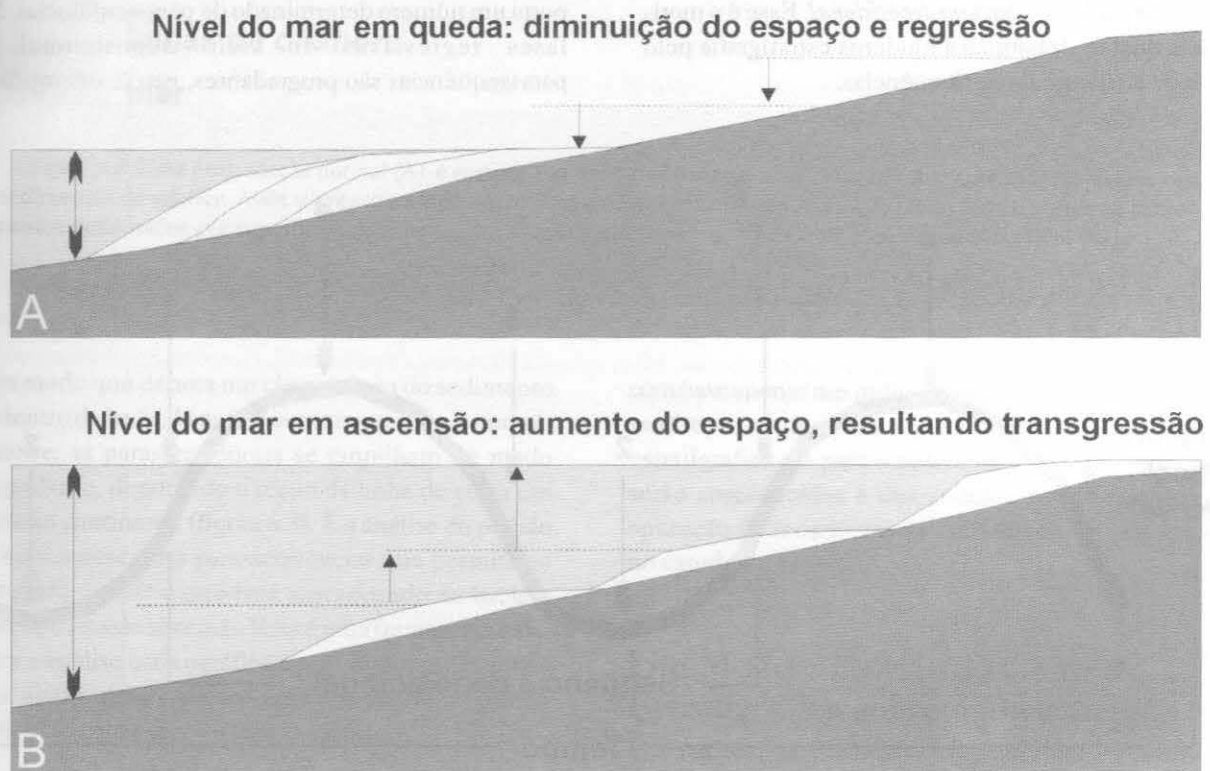


Figura 6.1 O nível de base controla o espaço disponível para o sedimento: (A) se o espaço é reduzido, o sedimento prograda e uma regressão se verifica. (B) Se o espaço é grande, ocorre retrogradação do sedimento e transgressão. Esse é o princípio básico e fundamental que rege toda a sedimentação em uma bacia sedimentar e, por extensão, controla os processos bioestratigráficos que atuam na gênese das concentrações de material bioclástico (tanatocenose e tafocenose).

à erosão. Nessa época, forma-se uma discordância, materializada pela superfície erosiva e pela superposição de sedimentos continentais sobre os sedimentos costeiros e marinhos anteriormente depositados. Essa discordância forma o limite de uma nova seqüência deposicional.

Terminada a queda, inicia-se a subida do nível de base, primeiro lenta, depois cada vez mais rapidamente. Com essa subida, incrementa-se também o espaço disponível. Primeiramente o espaço criado é facilmente preenchido pelo sedimento, mas, na medida que a subida do nível de base acelera, é criado mais espaço do que pode ser preenchido pelo sedimento disponível, e a transgressão inicia. A partir do ápice do ciclo de aceleração (no meio do limbo de subida da curva), a criação de espaço desacelera de novo. Nessa fase, o sedimento começa novamente a ganhar do espaço criado, preenchendo-o cada vez mais eficientemente, instaurando uma regressão. Passado a época do ápice da subida do nível de base, este vai cair de novo aceleradamente, e uma nova discordância irá ser gerada (figura 6.2).

Desta forma, todo o sedimento contido entre as duas discordâncias forma um pacote geneticamente vinculado chamado de *seqüência deposicional*. Esse é o motivo pelo qual se denomina a moderna estratigrafia pelo rótulo de Estratigrafia de Seqüências.

As fases de nível baixo, de transgressão e de nível alto geram associações de fácies e sistemas deposicionais diferentes e característicos, agrupados nos chamados *tratos de sistemas*. A fase de queda do nível de base gera a discordância limítrofe da seqüência deposicional, em alguns casos sobreposto por sedimentos fortemente regressivos agrupados no chamado trato de sistemas regressivo. A fase de nível baixo gera sedimentos regressivos a fracamente transgressivos, agrupados no chamado trato de sistemas de nível baixo. A fase transgressiva do ciclo gera o trato transgressivo, enquanto que a fase regressiva do final do ciclo gera sedimentos do chamado trato de nível alto (figura 6.2).

Como a variação do nível de base mostrada na curva da figura 6.2 não é uniforme, mas ocorre através de variações menores que compõem o ciclo maior, a estratigrafia de seqüências procura reconhecer essas variações menores, que formam as chamadas *parasseqüências*, que são pacotes sedimentares marcados por uma superfície de inundação (fácies marinhas) seguido por fácies que demarcam progradação (= fácies cada vez mais costeiras). Veja figura 6.3.

Desse modo, cada seqüência deposicional comporta um número determinado de parasseqüências. Nas fases regressivas do ciclo deposicional, as parasseqüências são progradantes, isto é, se empilham

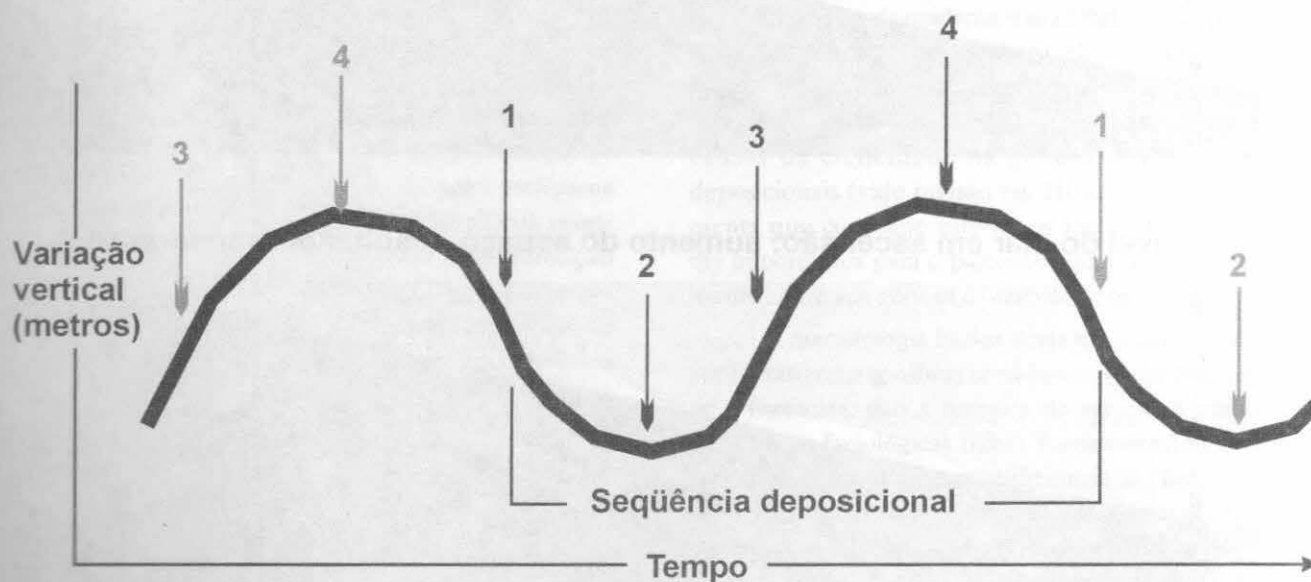


Figura 6.2 Ciclo de variação do nível de base e regime sedimentar durante cada fase de desenvolvimento do ciclo: na região da curva marcada por 1 ocorre regressão e geração de uma discordância (= base da seqüência deposicional); em 2: fase de regressão a leve transgressão, em 3: fase de forte transgressão, em 4: fase de leve transgressão a forte regressão. As quatro regiões na curva de variação correspondem ao tempo de formação dos tratos de sistemas conforme discussão no texto.

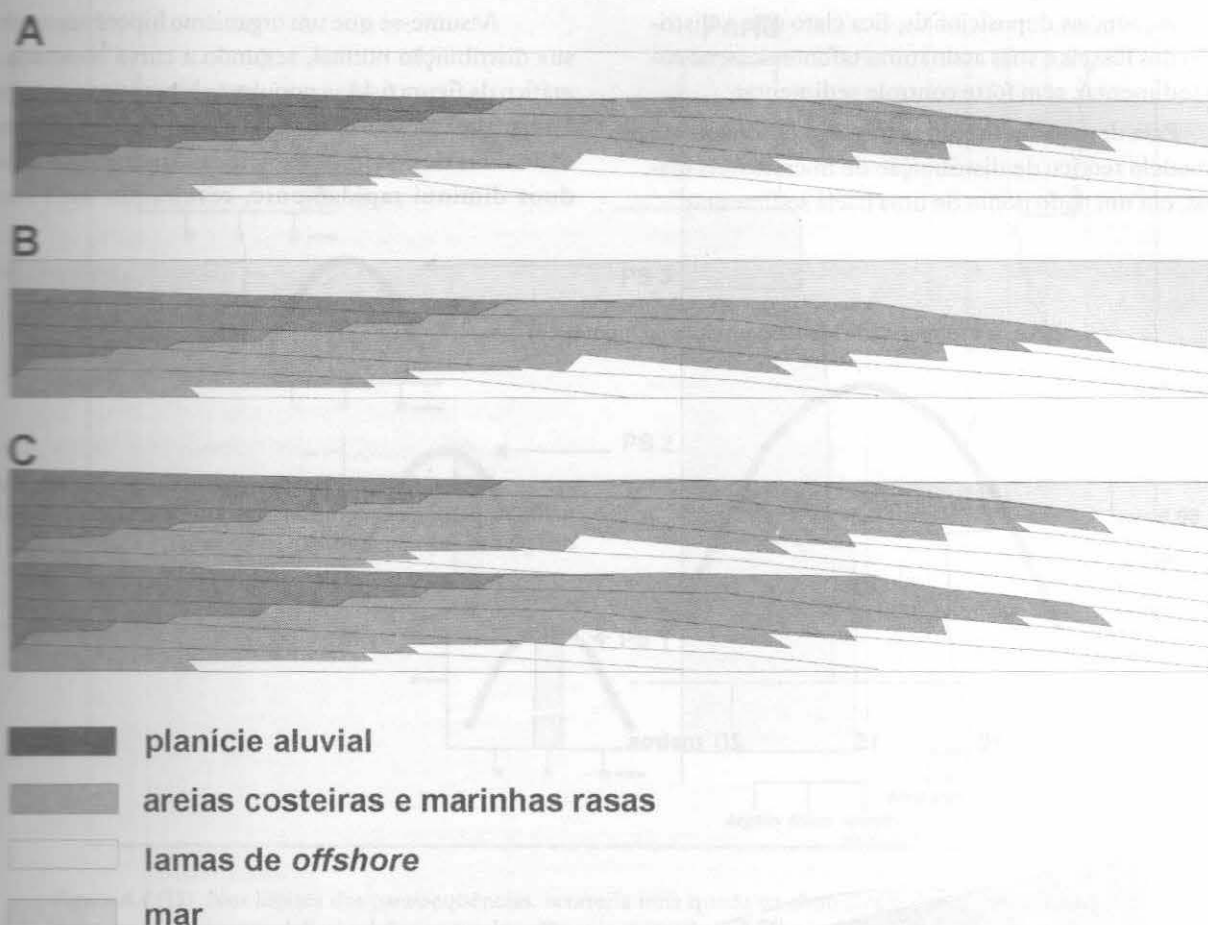


Figura 6.3 Uma progradação normal (A) é seguida por um pulso transgressivo (B), que cobre grande parte da área costeira com sedimentos de *offshore*. Após o evento transgressivo, a progradação normal continua (C). Desta forma, geram-se pacotes de sedimentos delimitados por superfícies de inundação - as paraseqüências (modificado de Van Wagoner *et alii*, 1991).

de um modo que denota um claro avanço do sedimento para dentro da bacia. Já nas fases transgressivas, o contrário ocorre: as paraseqüências se empilham de modo retrogradante, denotando o recuo da linha de costa em direção ao continente (figura 6.3). É a análise do padrão de empilhamento das paraseqüências que permite ao estratígrafo definir o que está acontecendo na bacia e definir os tratos de sistemas. Esta é uma ferramenta básica para a análise estratigráfica e tem importantes reflexos na distribuição e preservação dos fósseis na coluna sedimentar, como será discutido adiante.

A nova visão estratigráfica tem implicações diretas e fundamentais na maneira de conduzir a análise paleontológica, e recomenda-se um aprofundamento no assunto para o paleontólogo que pesquisa em áreas como a paleoecologia e a bioestratigrafia. Contudo, mesmo

com base apenas nos rudimentos acima fornecidos, pode-se discutir a importância que a correta compreensão da estratigrafia tem para o paleontólogo. Para tanto, aqui serão apresentados e discutidos alguns exemplos de aplicação da ferramenta da estratigrafia de seqüências no estudo de fósseis.

Um Modelo Teórico do Controle Estratigráfico sobre a Distribuição de Fósseis

No momento que se assume que o registro sedimentar pode ser analisado sob a óptica da estratigrafia de seqüências, utilizando-se conceitos como o das paraseqüências e dos tratos de sistemas organizado den-

tro de seqüências deposicionais, fica claro que a distribuição dos fósseis e suas assinaturas tafonômicas, na coluna sedimentar, têm forte controle sedimentar.

Para demonstrar isso, a seguir será desenvolvido um modelo teórico de distribuição de microfósseis marinhos, em um dado ponto de uma bacia sedimentar.

Assume-se que um organismo hipotético tenha a sua distribuição normal, segundo a curva mostrada no gráfico da figura 6.4A: a população hipotética ocupa preferencialmente águas entre 20 e 30 metros de profundidade. Fora dessa faixa batimétrica, o número de indivíduos diminui rapidamente, resultando uma curva

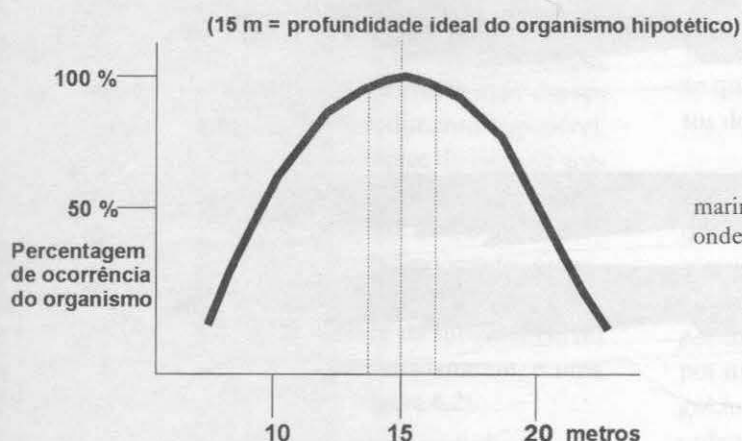


Figura 6.4 (A) Distribuição hipotética de um *taxon* marinho bentônico, com uma faixa de profundidade ideal, onde a maioria da população se encontra.

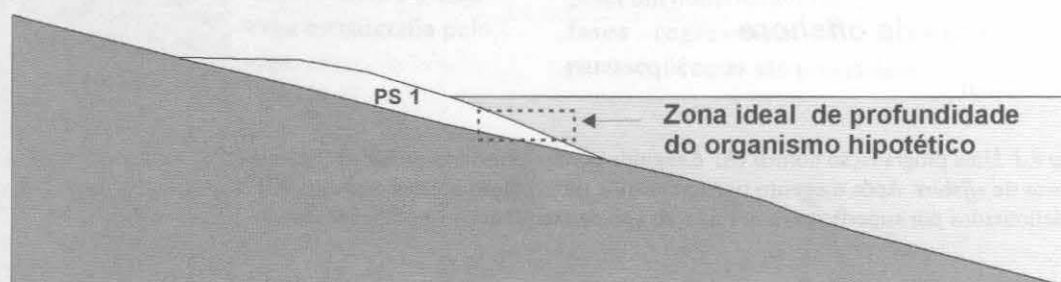


Figura 6.4 (B) No perfil marinho, a distribuição ideal define uma zona de profundidade do organismo bentônico (PS=paraseqüência). Variando o nível de base, vai variar essa zona.

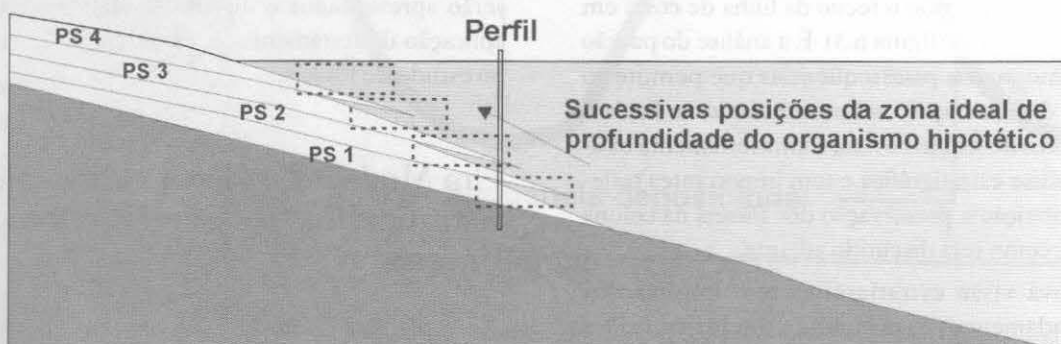


Figura 6.4 (C) A subida do nível de base gera um pacote de paraseqüências retrogradantes. Um furo de sondagem (ou perfil de campo) no local indicado mostraria um perfil litológico e uma distribuição do organismo na coluna conforme mostrado na figura 6.4D.

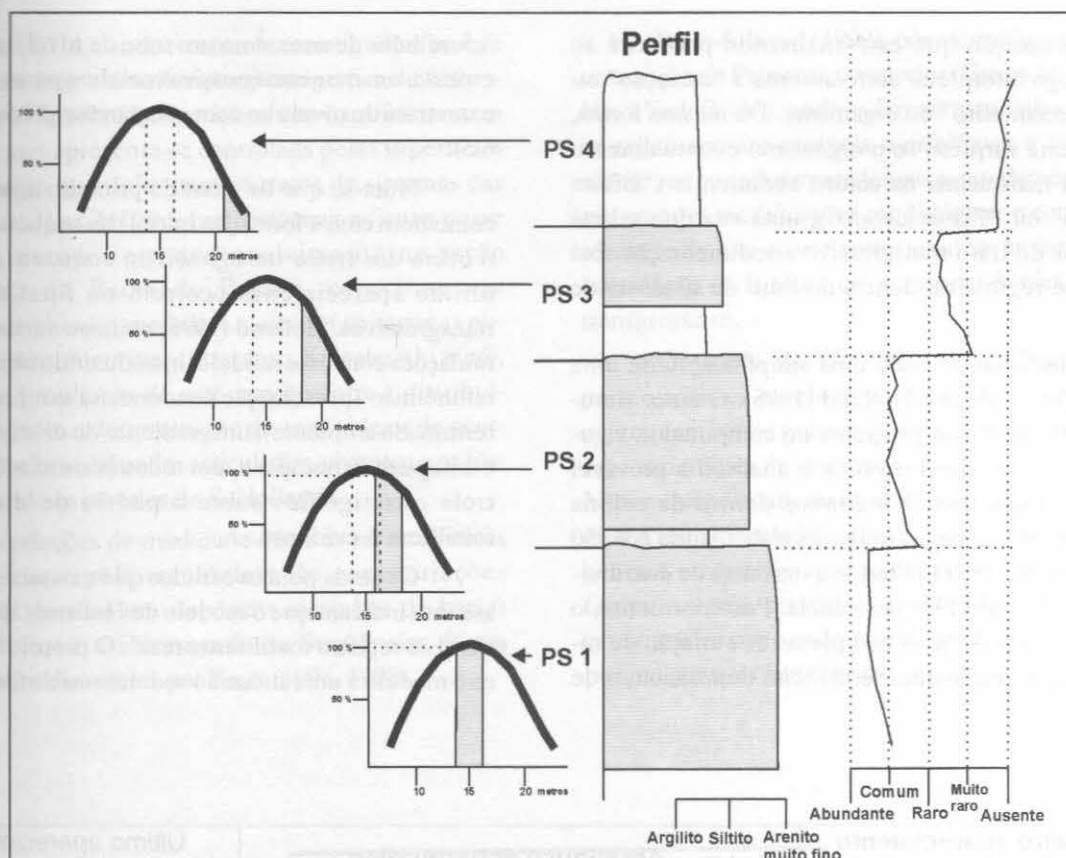


Figura 6.4 (D) Nos limites das parassequências, ocorreria uma queda na abundância do organismo, e ao longo de toda a coluna sedimentar, uma gradual diminuição na sua abundância, até seu desaparecimento completo, por causa do deslocamento da faixa de profundidade, conforme indicado nos histogramas.

gaussiana ou de distribuição normal. Define-se assim uma zona ideal de ocorrência do organismo no perfil costeiro-marinho (figura 6.4B). Em termos estratigráficos, o organismo habita o topo da primeira parassequência do modelo, designada de PS 1 na figura mencionada.

Assume-se agora que a profundidade d'água aumenta através de três pequenos pulsos transgressivos, ou seja, geração de parassequências (figura 6.4C). Deste modo, no final do ciclo hipotético existem quatro parassequências com um padrão retrogradacional de empilhamento. Na área onde antes havia a lâmina d'água ideal para o desenvolvimento do organismo em questão, agora a profundidade é cada vez maior. A zona ideal para ocorrer o organismo em questão se desloca na medida que o nível de base aumenta (figura 6.4C). Analisando-se uma determinada porção na bacia (por exemplo, um furo de sondagem), se constatará que a abundância do organismo diminui na medida que os pulsos transgressivos se sucedem. O abrupto aumento da lâmi-

na d'água (=início da parassequência) irá diminuir a ocorrência do organismo, mas na medida que a sedimentação prograda da parassequência se desenvolve, ele voltará a ocorrer em maior quantidade, embora não nos patamares da abundância antes do pulso transgressivo. Em cada início de parassequência isso vai ocorrer, de modo que o registro visto no furo de sondagem mostrará uma coluna sedimentar onde a abundância do organismo diminui aos pulsos até desaparecer (figura 6.4D).

Normalmente, é nesse nível de desaparecimento que o paleontólogo marca uma linha e interpreta um evento de extinção, marcando, por exemplo, o topo de uma biozona. Contudo, na realidade o organismo não desapareceu nem foi extinto, apenas seu registro foi afetado pelo controle estratigráfico.

Dentro da óptica da estratigrafia de sequências, o organismo está contido em sedimentitos de um trato de sistemas transgressivos. O conhecimento prévio sobre o

tipo de deposição que está analisando permitirá ao paleontólogo interpretar corretamente a “extinção” ou o “desaparecimento” do organismo. Da mesma forma, ele não ficará surpreso se o organismo eventualmente reaparecer mais acima na coluna sedimentar (“Efeito de Lázaro” ou “*Taxon Lázaro*”), uma vez que saberá que depois do trato transgressivo a sedimentação será novamente regressiva, dentro do trato de sistemas de nível alto.

A discussão acima é uma simplificação de uma idéia desenvolvida por Holland (1995). O autor simulou, com ajuda de um programa de computador, algumas variações no nível de base e analisou a provável distribuição dos fósseis marinhos dentro da coluna sedimentar gerada pela simulação, trabalhando com 50 *taxa* hipotéticos, cada um tendo a sua curva de distribuição e sua zona ideal de ocorrência. Posteriormente, o autor simulou dois ciclos completos de variação do nível de base, obtendo duas seqüências deposicionais de

3,5 milhões de anos, com um trato de nível baixo pouco espesso, um trato transgressivo com duas parasseqüências e um trato de nível alto com seis parasseqüências (figura 6.5).

Nota-se que os picos de primeiro aparecimento coincidem com a formação inicial das seqüências e com o início dos tratos transgressivos, enquanto que os de último aparecimento ocorrem no final dos tratos transgressivos. Holland (1995) realizou várias outras simulações com esse modelo, introduzindo um gradiente tafonômico (preservação tendenciosa em favor de determinado ambiente), um gradiente de diversidade e de euriptopia/estenotopia e, em todas as simulações, o controle estratigráfico sobre o padrão de distribuição fossilífera é evidente.

Os ainda poucos estudos que existem sobre esse assunto indicam que o modelo de Holland (1995) é aplicável ao registro fossilífero “real”. O próprio autor aplica o modelo a uma sucessão sedimentar do Ordoviciano

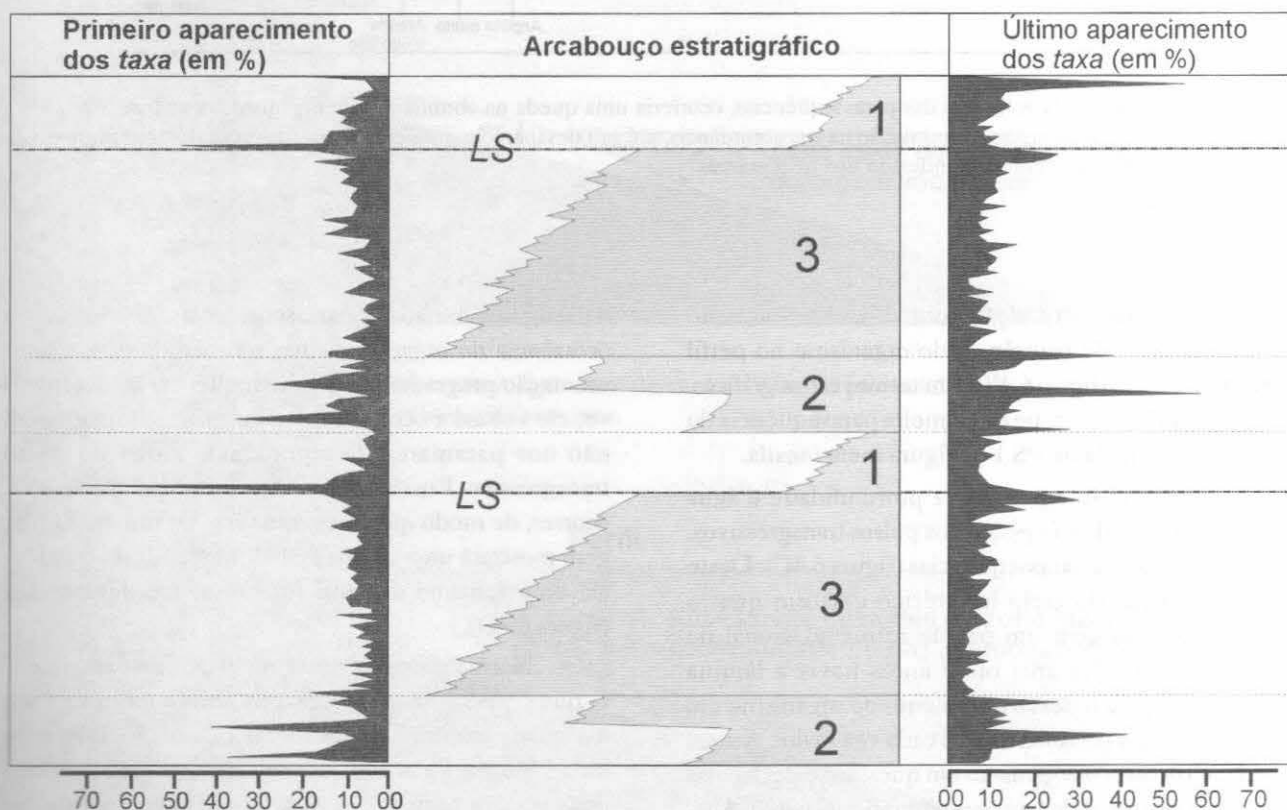


Figura 6.5 Resultado da simulação de Holland (1995): primeiras e últimas ocorrências dos *taxa* apresentam nítido controle estratigráfico. Notar em especial a forte incidência de primeiros aparecimentos após os limites de seqüências e de últimos aparecimentos nos tratos de sistemas transgressivos (LS = limite de seqüências, 1 = trato de sistemas de mar baixo, 2 = trato de sistemas transgressivo, 3 = tratos de sistemas de mar alto).

de Indiana (EUA), onde o controle estratigráfico parece claro (figura 6.6): a distribuição estratigráfica de 230 espécies de invertebrados marinhos não é uniforme nem aleatória, mas apresenta-se controlada pelas superfícies de inundação que delimitam os tratos de sistemas das seqüências C1 a C6. Conforme visto mais adiante, nesse capítulo, estudos em desenvolvimento na seção devoniana da Bacia do Paraná, com base em macroinvertebrados marinhos, parecem suportar as observações do autor (vide, entretanto, Kowaleswki *et alii*, 2002, para problemas de comparação entre a distribuição batimétrica e determinação de zonas ideais de ocorrência entre braquiópodes articulados, viventes e os fósseis, segundo os estudos de S. Holland).

As relações de dualidade entre as características tafonômicas e paleoecológicas de concentrações fossilíferas geradas em depósitos marinhos de bacias intracratônicas e a Estratigrafia de Sequências, foram amplamente discutidas por Brett (1995, 1998).

Brett & Baird (1992), por exemplo, pesquisaram uma seção do Paleozóico superior (Grupo Hamilton) de Nova York (EUA), onde as faunas estudadas revelaram-se relativamente estáveis morfológica e taxonomicamente por períodos muito longos e, rapidamente, passam por grandes modificações morfológicas e ecológicas. Os níveis onde isso ocorre correspondem às superfícies de inundação (= limites de parasequências) de tratos transgressivos.

O estudo de Wignall (1993) sobre a extinção permo-triássica revela que esse grande evento biótico ocorreu em vários pulsos. Todos esses pulsos coincidem com superfícies de inundação em tratos transgressivos. Não se quer discutir ou duvidar da extinção, mas questionar a sua velocidade ou taxa de extinção (=número de gêneros ou famílias que se extinguem por unidade de tempo), ou seja, precisa-se ter em mente que o controle estratigráfico pode realçar ou obliterar um evento biótico porque controla seu registro na rocha.

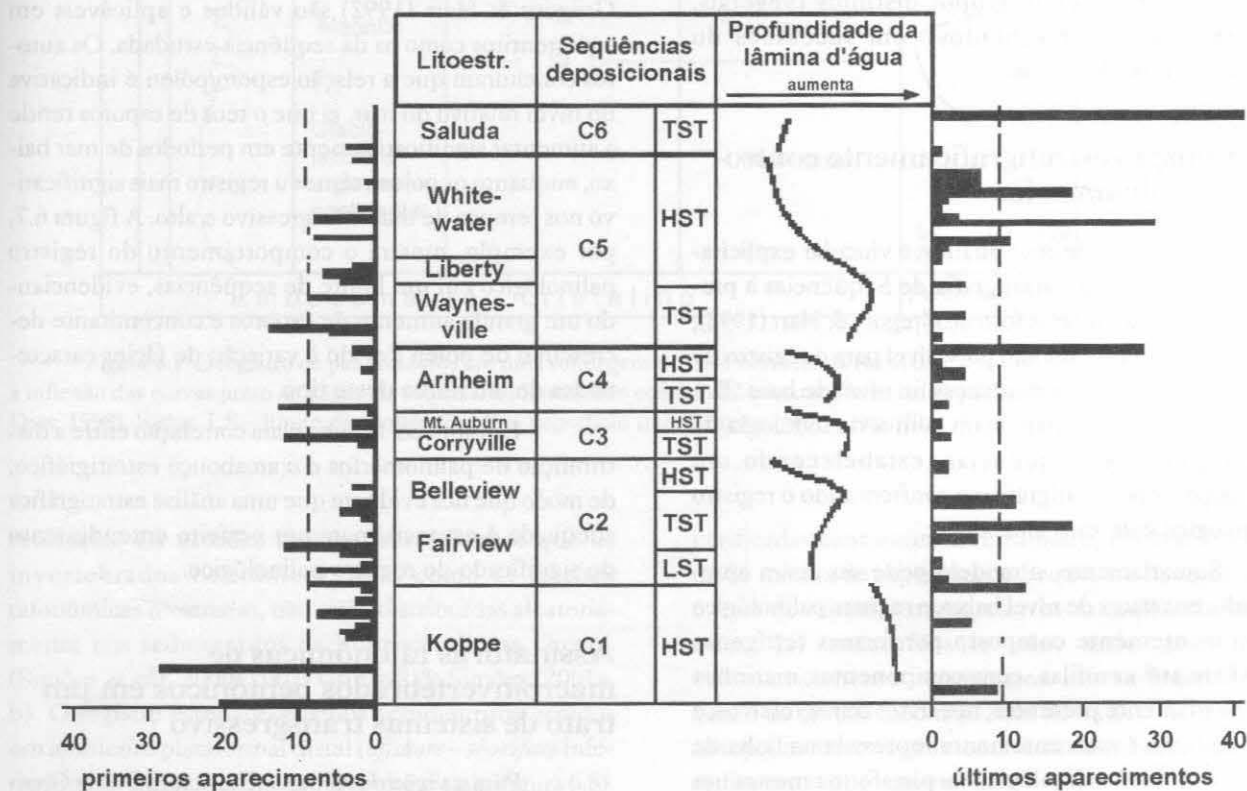


Figura 6.6 Primeiras e últimas ocorrências em uma seção neo-ordovicianiana em Indiana (EUA), segundo Holland (1995). Notar o controle estratigráfico sobre a distribuição dos fósseis.

Fica assim demonstrado que existe um efetivo controle estratigráfico sobre a preservação dos organismos fósseis no registro sedimentar. Essa conclusão não é nova para a Paleontologia, mas a maneira de interpretar a distribuição e, principalmente, os primeiros e últimos aparecimentos de *taxa* na coluna sedimentar é inteiramente renovada pela óptica da estratigrafia de seqüências, demonstrando que o paleontólogo precisa de um arcabouço estratigráfico genético confiável para fazer suas interpretações bioestratigráficas e evolutivas com segurança.

Exemplos Brasileiros

Uma abordagem similar à de Holland (1995) está, aos poucos, sendo introduzida em outros campos da pesquisa paleontológica no país. A seguir, serão apresentados alguns exemplos provenientes dos resultados obtidos a partir de pesquisas concluídas e em desenvolvimento, onde as ferramentas estratigráficas, tafonômicas e paleoecológicas são combinadas, para o entendimento do registro fóssil. Três exemplos serão discutidos, abrangendo grupos distintos (vegetais, invertebrados e vertebrados), em sucessões do Paleozóico e do Mesozóico.

Distribuição estratigraficamente controlada de palinórmfos

Um dos primeiros trabalhos a vincular explicitamente o modelo da Estratigrafia de Seqüências à preservação de palinórmfos foi o de Gregory & Hart (1992), que estabelece um modelo previsível para o registro de palinórmfos frente às mudanças no nível de base. Em outras palavras, eles trabalham com a metodologia da Estratigrafia de Seqüências, estabelecendo um arcabouço cronoestratigráfico e confrontando o registro palinológico com este arcabouço.

Sumariamente, o modelo pode ser assim apresentado: nos tratos de nível baixo, o registro palinológico é predominantemente composto por formas terrígenas higrófilas até xerófilas, com componentes marinhos minoritariamente presentes; nos tratos transgressivos, a sedimentação é crescentemente represada na linha de costa e o registro palinológico na plataforma mostra um crescente teor de elementos marinhos e pólenes de ambientes mesófilos-xerófilos, os quais podem ser dispersos pelo vento a grandes distâncias, e nos tratos de nível alto, devido à natureza predominantemente regressiva de

seus depósitos, as formas marinhas diminuirão e o teor em pólen mostrará uma tendência ao enriquecimento em componentes higrófilos e higrófilos.

Holz & Dias (1998) aplicaram o modelo à ocorrência de palinórmfos em uma sucessão do Permiano inferior no nordeste do Rio Grande do Sul, em uma região que geologicamente representa uma parte da borda leste da Bacia do Paraná. Estes autores estudaram o registro palinórmfico de quatro grandes grupos: pólenes, esporos, algas do gênero *Botryococcus* e formas do grupo *Acrutarcha*, e o correlacionaram com o arcabouço estratigráfico obtido pela metodologia da Estratigrafia de Seqüências (Holz, 1997). O registro palinórmfico foi plotado na forma de uma curva percentual, tendo ao lado o arcabouço da Estratigrafia de Seqüências, com o intuito de testar se o registro palinológico é condicionado pelos tratos de sistemas e se as superfícies de inundação (St e sim) coincidem com modificações importantes no registro palinológico. O resultado foi bastante consistente, tendo sido demonstrado o controle das variações do nível relativo do mar sobre o registro de palinórmfos em praticamente todas as sondagens estudadas, mostrando que modelos preditivos como o de Gregory & Hart (1992) são válidos e aplicáveis em sedimentitos como os da seqüência estudada. Os autores concluíram que a relação esporo/pólen é indicativa do nível relativo do mar, já que o teor de esporos tende a aumentar significativamente em períodos de mar baixo, enquanto os pólenes têm seu registro mais significativo nos tempos de mar transgressivo e alto. A figura 6.7, por exemplo, mostra o comportamento do registro palinológico em um limite de seqüências, evidenciando um grande aumento de esporos e concomitante decréscimo de pólen devido à variação de fácies característica de um limite deste tipo.

Em síntese, há uma clara correlação entre a distribuição de palinórmfos e o arcabouço estratigráfico, de modo que fica evidente que uma análise estratigráfica adequada é essencial para um perfeito entendimento do significado do registro palinológico.

Assinaturas tafonômicas de macroinvertebrados bentônicos em um trato de sistemas transgressivo

Para a seção devoniana (Formação Ponta Grossa, ?Lockhoviano-Frasniano) da Bacia do Paraná na região de Jaguariaíva (Paraná), Simões & Ghilardi (2000) integraram a estratigrafia de seqüências de Bergamaschi (1999) com dados paleoecológicos e tafonômicos de alta

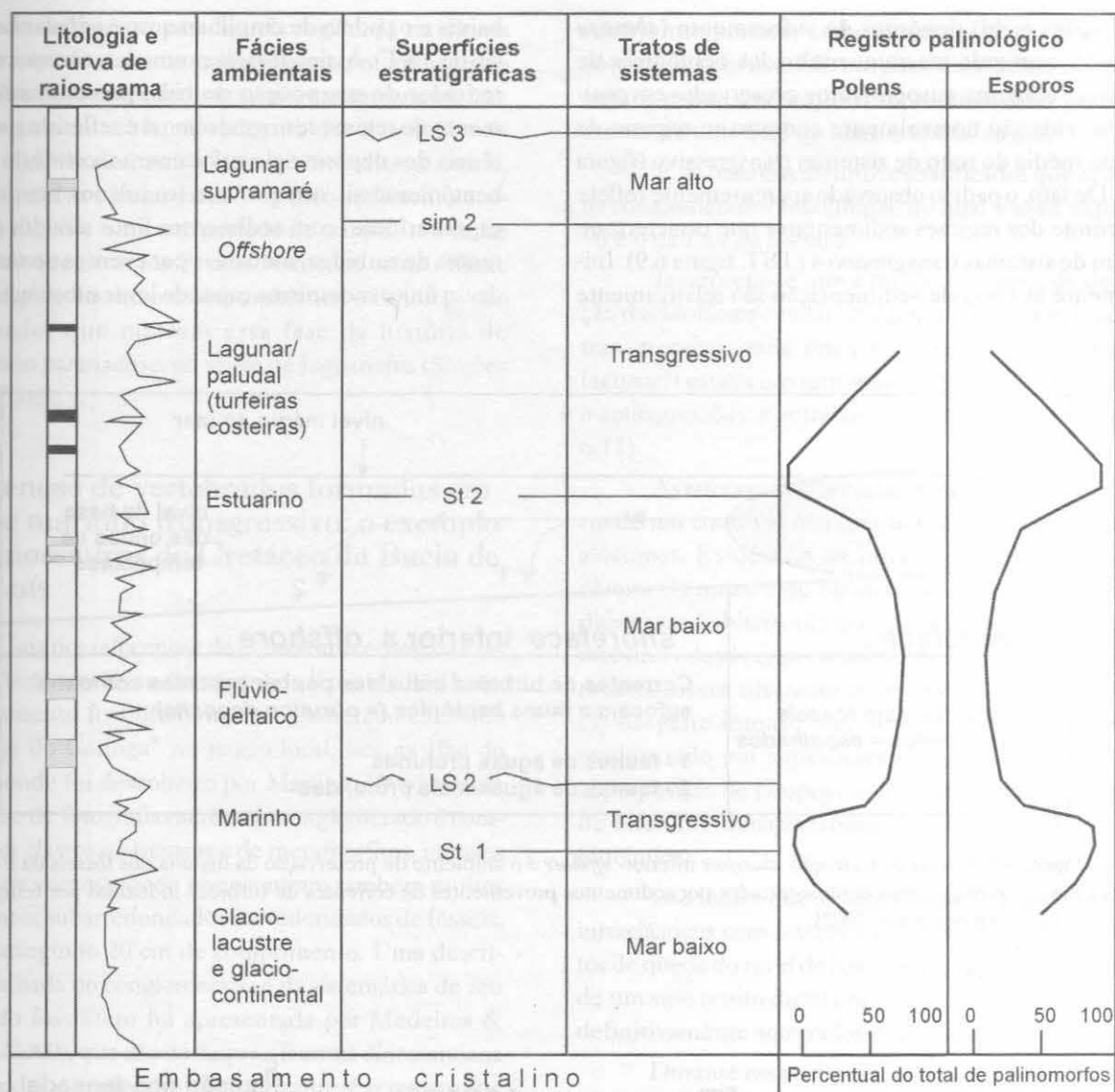


Figura 6.7 O registro de palinófitos em uma sondagem do Eo-Permiano da Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul. Notar a inflexão das curvas junto ao limite de sequência identificado como LS 2 e à superfície transgressiva St 2 (modificado de Holz & Dias, 1998). Siglas: LS – limite de sequência; St – superfície transgressiva; Sim – superfície de inundação máxima.

resolução. Os estudos indicam ser evidente que os invertebrados bentônicos, bem como as feições tafonômicas mostradas, não estão distribuídas aleatoriamente nos sedimentitos da Formação Ponta Grossa. (Simões *et alii*, 2000, 2001; Ghilardi & Simões, 2001a, b) O registro estudado engloba sedimentitos gerados em ambiente plataformar distal (*offshore* – *shoreface* inferior) representando tempestitos muito distais (figura 6.8). Esses sedimentos registram cinco sequências de terceira ordem (sequências, B, C, D, E e F de Bergamaschi, 1999). O exame das assinaturas tafonômicas de trilobitas, braquiópodes, moluscos bivalves e conulários,

verificadas centímetro-a-centímetro, em um intervalo de 86 metros de espessura da Sequência B, registrando o trato de sistemas transgressivos da sequência, indica que: (a) macrofósseis são mais comuns e volumetricamente importantes, nos sedimentitos da base e da porção média/inferior do trato; (b) em direção ao topo, os macrofósseis tornam-se raros; (c) no topo, nos sedimentos que caracterizam a superfície de máxima inundação, que encerra esse trato de sistemas na área de estudo, os macrofósseis estão praticamente ausentes, ocorrendo apenas em camadas condensadas, ricas em conchas de braquiópodes inarticulados, preservados em

concreções e, (d) depósitos de sufocamento (*obration deposits*), contendo macroinvertebrados bentônicos de infauna e epifauna, suspensívoros, preservados em posição de vida são notavelmente comuns no registro da porção média do trato de sistemas transgressivo (figura 6.9). De fato, o padrão observado aparentemente reflete o controle dos regimes sedimentares que caracterizam o trato de sistemas transgressivos (TST, figura 6.9). Inicialmente as taxas de sedimentação são relativamente

baixas e o padrão de empilhamento é agradacional (início do TST). Assim, fósseis exumados, transportados ou retirados de sua posição de vida, predominam. O aumento do regime retrogradacional é refletido pela ocorrência dos depósitos de sufocamento, cobrindo a fauna bentônica sésil, suspensívora, (conulários, braquiópodes esperiferídeos) com sedimentos finos trazidos por correntes de turbidez, induzidas por eventos de tempestades, o único mecanismo capaz de levar substancial quan-

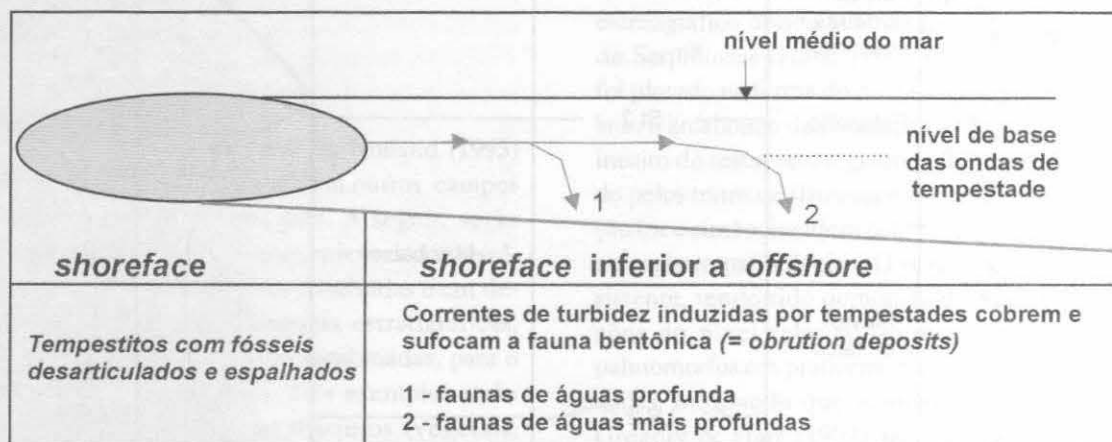


Figura 6.8 A zona de transição *shoreface* inferior- *offshore* é o ambiente de preservação da maioria dos fósseis da Formação Ponta Grossa. Os organismos eram soterrados por sedimentos provenientes de correntes de turbidez induzidas por tempestades (modificado de Simões *et alii*, 2002).

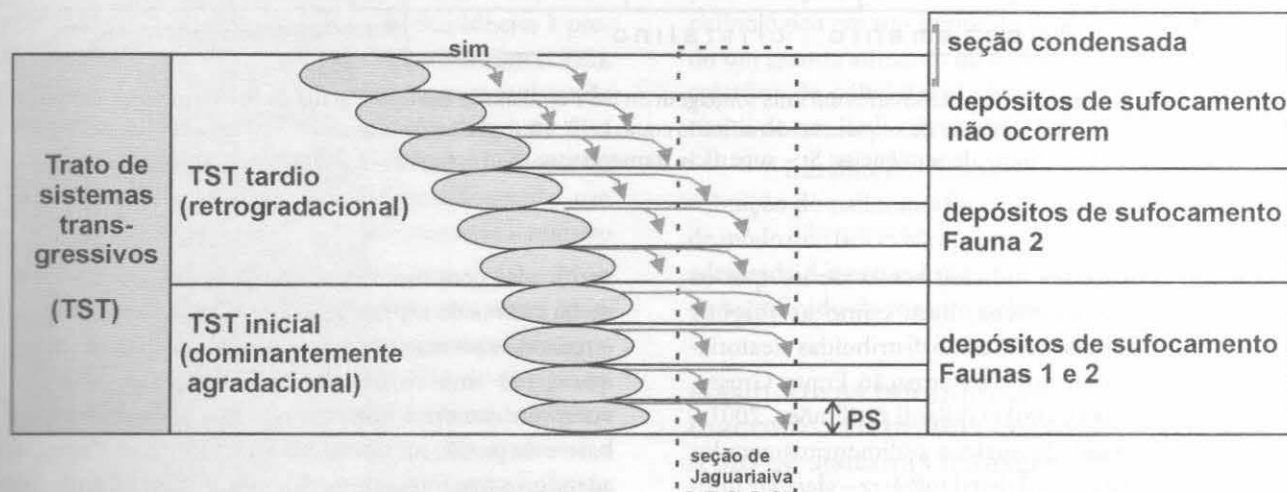


Figura 6.9 Uma seção do Membro Jaguariaíva (Formação Ponta Grossa) interpretada como representando um trato de sistemas transgressivo: o aumento do regime retrogradacional é refletido pela ocorrência dos depósitos de sufocamento, cobrindo a fauna bentônica sésil com sedimentos finos trazidos por correntes de turbidez, induzidas por eventos de tempestades. Na última fase, com taxas de sedimentação extremamente baixas, o registro fóssil é escasso (modificado de Simões *et alii*, 2002).

idade de sedimento para aquela região. Já na última fase do trato de sistemas transgressivo, predominam as condições de taxas de sedimentação extremamente baixas, porque nem as correntes de turbidez alcançam mais aquela região mais distal. A consequência disso é anoxia, gerando seções condensadas (= pouco sedimento acumulado durante um vasto período de tempo), marcadas por escasso registro fóssil, possivelmente como reflexo de condições de alto estresse ambiental e fundo pouco oxigenado, que marcam essa fase da história do devoniano paranaense, na seção de Jaguariaíva (Simões *et alii*, 2002).

Tafocenose de vertebrados formadas em regime marinho transgressivo: o exemplo dos dinossauros do Cretáceo da Bacia de São Luís

Uma rica tafocenose de dinossauros ocorre na Formação Alcântara (Neo-Cretáceo) da Bacia de São Luís. O afloramento fossilífero, um conglomerado chamado de "Laje do Coringa" no jargão local, fica na Ilha do Cajual, onde foi descoberto por Martins (1996) através da análise de fotografias aéreas. O conglomerado é composto por clastos quartzosos e de metamorfitos, imersos em matriz arenosa, onde se encontram também muitos fragmentos subarredondados a arredondados de fósseis, alguns atingindo 20 cm de comprimento. Uma descrição detalhada do conglomerado e da sistemática de seu conteúdo fossilífero foi apresentada por Medeiros & Schultz (2000), que dão destaque a fáunula dinossauriana (saurópodes e terópodes). Interessante é o registro de uma forma de tubarão (hibodontiformes) junto com a fauna reptiliana terrestre.

Holz *et alii* (2001) apresentam um modelo tafonômico para o sítio fossilífero *Laje do Coringa* e dos demais conglomerados fossilíferos encontrados na região de estudo. Os autores analisaram não apenas o lajeado fossilífero mas os demais afloramentos na área próxima, em especial uma falésia próxima ao lajeado fossilífero e em direta correlação estratigráfica deste. A análise da geometria deposicional da ocorrência revelou descontinuidade de duas ordens de grandeza, definindo macroformas deposicionais em migração para S-SW. A figura 6.10 mostra o afloramento da falésia e sua arquitetura deposicional.

Na sucessão estudada reconhecem-se duas associações faciológicas, uma de arenitos estratificados (laminação plano-paralela, estratificação tangencial e

swaley) interpretados como conjuntos de mega-ondulações (*tidal sand bars*) de um *flood tidal* delta; e outra de pelitos e arenitos rítmicos, representando o preenchimento de uma baía de maré (*subtidal bayfill*).

É na base dos arenitos estratificados que ocorrem os conglomerados fossilíferos, do qual o mais expressivo é o da *Laje do Coringa*.

Interpreta-se que a região, na época da deposição das litofácies citadas, era dominada por um processo transgressivo, onde um complexo de maré (estuário lagunar?) estava em retrogradação para S-SW e sujeito a transgressões e retrabalhamento por ondas (figura 6.11).

As tafocenoses, portanto, foram preservadas dentro de um contexto marinho transgressivo e devem ser alóctones. Evidências de intenso retrabalhamento incluem: (1) mistura de elementos ósseos de animais de diferentes habitats; (2) grau de fraturamento variável, incluindo desde ossos centimétricos fraturados até elementos ósseos triturados ao nível de "farinha de osso"; (3) desgaste intenso mesmo dos elementos maiores, evidenciado por superfícies de arredondamento; (4) superposição de Grupos de Voorhies (= grupos de ossos de diferente transportabilidade em função da seleção hidráulica).

Isso indica que as ocorrências de conglomerados intraclásticos com fósseis terrestres representam eventos de queda do nível de base. Os fósseis foram aportados de um sítio muito distal em relação ao local onde foram definitivamente soterrados e fossilizados.

Durante essas quedas, os depósitos fluviais existentes em direção ao continente ficavam em boa parte acima do novo nível de base e eram erodidos, vindo a ser depositados mais distalmente, próximo à nova linha de costa, formando o complexo deposicional de mar baixo. Durante as transgressões subsequentes, esses depósitos eram retrabalhados pela ação das ondas e transformados em depósitos de ambientes transicionais e marinhos rasos (figura 6.12).

Essa interpretação tafonômica é condizente com a estratigrafia regional. A sedimentação da Formação Alcântara tem sido interpretada como sendo de preenchimento de vale inciso (Rossetti, 1998), ou seja, retratando a sedimentação de um vale escavado anteriormente durante queda do nível de base. Desse modo, pode-se afirmar que as tafocenoses estudadas representam um raro registro de fósseis de dinossauros preservados em uma sucessão de preenchimento transgressivo de um vale inciso.

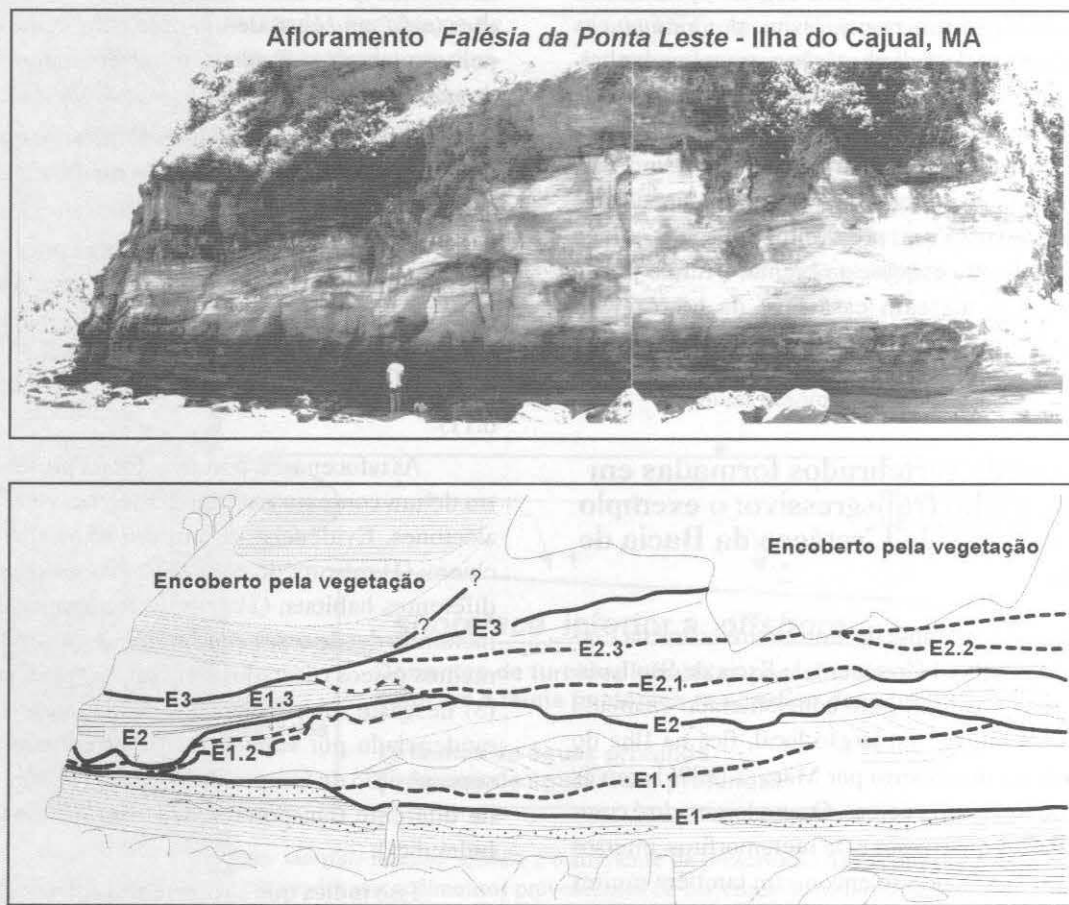


Figura 6.10 As tafocenoses de dinossauros da Formação Alcântara da Bacia de São Luís: afloramento característico da sucessão sedimentar onde ocorrem os conglomerados com fragmentos de ossos de dinossauros e sua geometria interna. As letras E1 a E3 designam as superfícies que definem a geometria sedimentar.

O estudo desenvolvido permite duas conclusões: 1) do ponto de vista conceitual, pode-se concluir que a estratigrafia de seqüências é uma ferramenta importante para o tafônomo, já que as tafocenoses são sempre produto dos mesmos processos que controlaram a deposição dos sedimentos; 2) a Laje do Coringa trata-se de um registro fossilífero altamente retrabalhado, cujos restos provêm de um sítio que foi destruído durante ciclos de queda e subida do nível de base.

Conclusões

A Estratigrafia de Seqüências é conceitual e metodologicamente imprescindível para o paleontólogo entender e interpretar corretamente o registro fossilífero.

A nova ferramenta estratigráfica aplica-se em todos os campos da paleontologia e aos fósseis preservados em todos os tipos de sistemas deposicionais, uma vez que atualmente já existem arcabouços conceituais para aplicação da Estratigrafia de Seqüências não apenas à sistemas parálicos, onde na verdade ela nasceu, mas também a sistemas tão diferentes quanto o eólico e o fluvial. O paleontólogo, especialmente aquele que enfoca tafonomia, paleoecologia, bioestratigrafia e evolução deve, obrigatoriamente, apoiar suas observações em arcabouços estratigráficos provenientes da Estratigrafia de Seqüências, afim de realizar interpretações mais seguras e refinadas, uma vez que o efetivo posicionamento do fóssil na camada sedimentar ocorre com forte controle exercido pelos fatores estratigráficos, fatores que só a análise sob essa nova óptica pode elucidar e trazer à luz.

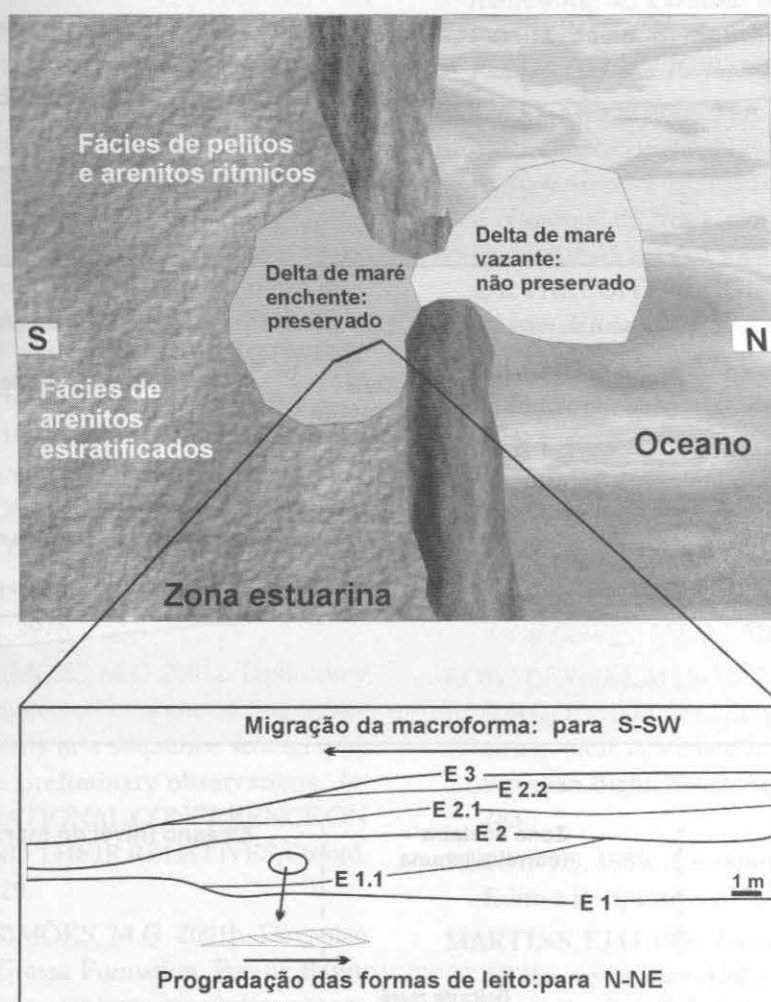


Figura 6.11 A interpretação do ambiente deposicional (discussão no texto), que gerou as tafocenoses de dinossauros da Formação Alcântara do Cretáceo da Bacia de São Luís.

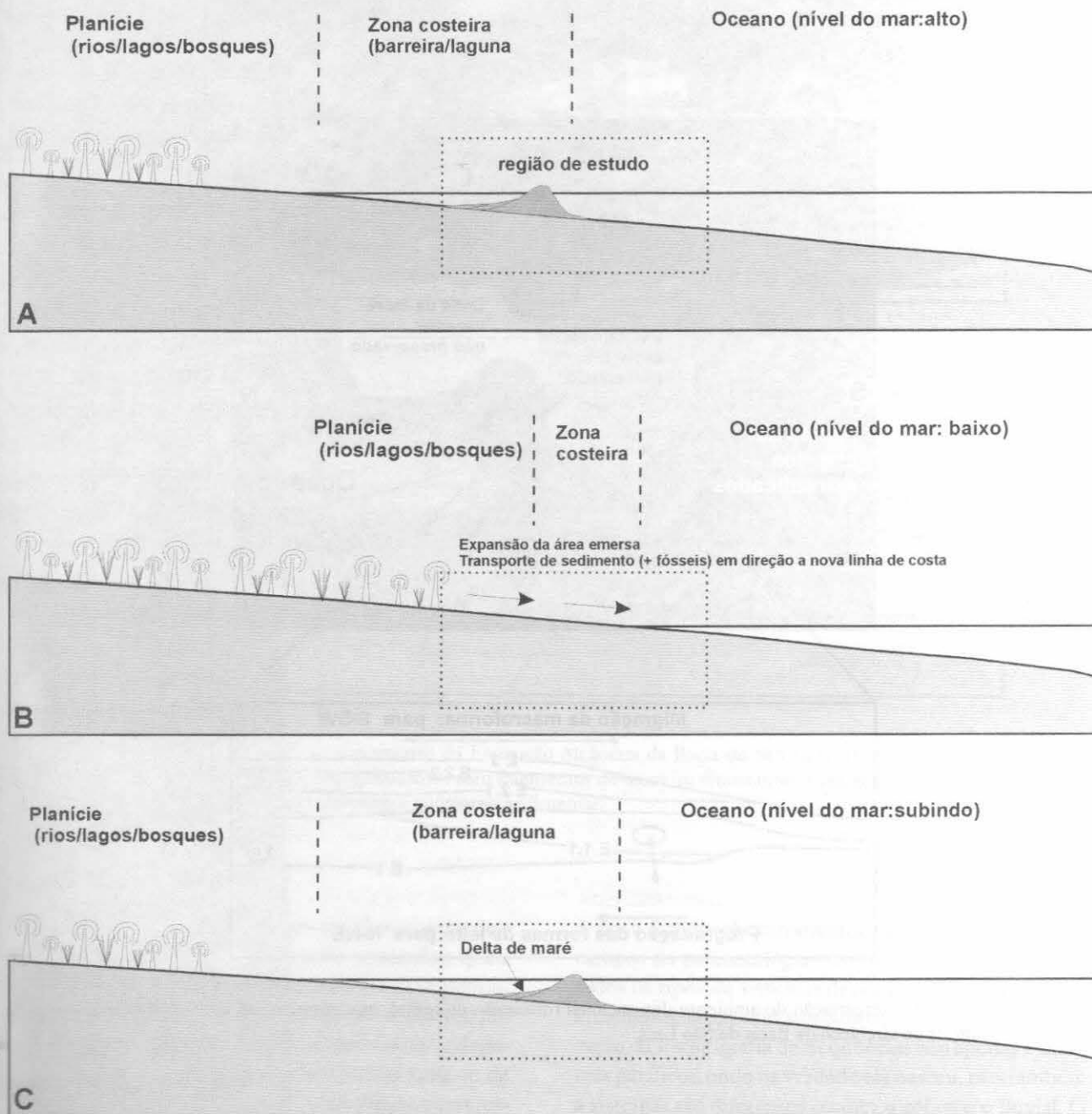


Figura 6.12 A gênese dos conglomerados fossilíferos é vinculada a variações do nível do mar: (A) Os saurópodos e terópodos vivem na região a sudoeste, fora da região de estudo. (B) O nível do mar cai, expondo grande faixa continental à erosão, mobilizando sedimento e restos orgânicos em direção à nova linha de costa. (C) O nível do mar sobe novamente, instalando um sistema de estuário lagunar retrogradante. Os restos orgânicos são remobilizados e ficam preservados na base das barras de marés, lugar de mais alta energia nesse tipo de sistema deposicional.

TEORIAS EVOLUTIVAS

Roberto Iannuzzi
Marina Bento Soares



A palavra **evolução** tem sua origem no termo latino *evolutio*, que significa desenrolar (Salzano, 1993). Erroneamente associado à idéia de progresso, este termo envolve apenas o sentido de mudança. Portanto, subentende-se que evoluir implica em mudar. Todas as teorias evolutivas que estejam relacionadas a fenômenos biológicos, físicos ou sociais são teorias de mudança. Deste modo, o conceito de evolução pode ser aplicado tanto às mudanças que operam no mundo biológico quanto às mudanças culturais e tecnológicas.

O tema abordado neste capítulo refere-se à evolução que ocorre no mundo orgânico, relativo aos seres vivos, denominada **evolução biológica**.

Evolução biológica compreende a modificação sofrida por populações de organismos através do tempo; tempo este que ultrapassa o período de vida de uma única geração (Futuyma, 1993). As mudanças consideradas evolutivas são aquelas herdadas via material genético. Contidas no conceito de evolução biológica estão as idéias de:

- mudança contínua dos organismos através do tempo;
- irreversibilidade das mudanças (verdadeira para a maioria dos acontecimentos evolutivos);
- divergência de características entre os organismos, refletida pela diversidade encontrada no mundo biológico (Salzano, 1993).

Histórico do Pensamento Evolutivo

Até o século XVIII acreditava-se que o planeta Terra era muito jovem, tendo sido criado por Deus há poucos milhares de anos e que os seres vivos, igualmente, eram criações divinas. O naturalista e filósofo Charles Bonnet (1720-1793) ilustrava bem esta concepção de mundo. Para ele, os seres vivos e o universo organizavam-se numa escala graduada, do menos para o mais perfeito. Os seres vivos dispunham-se hierarquicamente em uma cadeia, formando uma "escada da vida", com o homem ocupando o topo. A cadeia era estática, sem mudanças desde o ato da criação (Barberena, 1984).

Ao final do século XVIII, os geólogos reconheceram que as rochas sedimentares haviam sido depositadas em diferentes épocas, propondo que a Terra poderia ser muito mais antiga do que se imaginava. A grande contribuição da geologia foi a descoberta do "tempo profundo", o que limitou temporalmente a existência e, conseqüentemente, a importância do ser humano na história do planeta. A idéia, até então vigente, de uma Terra jovem governada pela espécie humana foi substituída pela noção de uma vastidão quase incomensurável de tempo, com a presença do Homem restrita aos instantes finais do tempo geológico (Gould, 1991).

A noção do “tempo profundo” deve-se a James Hutton (1726-1797). Em 1788, ele publicou um ensaio intitulado *Theory of Earth* (Teoria da Terra), criando o princípio do **uniformitarismo**, o qual sustentava que os mesmos processos físicos que atuam no presente foram também os responsáveis por eventos passados. Baseando-se em observações de campo, reconheceu que as inconformidades, as quais representavam hiatos de tempo entre dois episódios na formação das rochas, eram as evidências mais consistentes da quase inconcebível vastidão do tempo. Desta forma, observou que a história da Terra incluía múltiplos ciclos de deposição e soerguimento. Segundo Hutton, a Terra era muito antiga “*sem vestígio de um começo – sem perspectiva de um fim*” (Gould, 1991).

Além disso, a descoberta cada vez mais frequente de fósseis nos séculos XVIII e XIX mostrou que outras formas de vida tinham aparecido e desaparecido em várias épocas ao longo do tempo. Os fósseis, que caracterizavam os diferentes estratos de rocha, foram geralmente considerados como reflexo de uma sucessão de catástrofes. Georges Cuvier (1769-1832), o fundador da anatomia comparada, reconstituindo esqueletos de animais fósseis, percebeu as interrupções no registro sedimentar e fossilífero, e começou a elaborar a idéia sobre a sucessão dos diversos tipos de animais através do tempo. Criou a teoria do **catastrofismo**, postulando que as descontinuidades que separavam os diferentes animais fósseis eram consequência de catástrofes que dizimavam faunas inteiras. Acreditava que após cada evento de extinção em determinada área, faunas provenientes de outros locais ocupavam os ambientes agora vagos (“*um ir e vir de faunas*”).

A teoria do **uniformitarismo** de Hutton foi retomada e vigorosamente defendida por Charles Lyell (1797-1875) na sua obra chamada *Principles of Geology* (Princípios da Geologia/1830-1833). Ele argumentava que todos os eventos passados, sem exceção, poderiam ser explicados pela ação de fenômenos hoje atuantes. Deste modo, a idéia central de seu trabalho era de que “*o presente é a chave para o passado*”. Lyell não era adepto da sucessão temporal de fósseis, para ele uma espécie extinta poderia reaparecer, desde que houvesse condições ambientais propícias para tal. Também não acreditava em episódios de extinção e/ou origem em massa. Para ele, o surgimento das diferentes formas de vida estava distribuído de modo uniforme ao longo do tempo geológico.

Nem o uniformitarismo de Lyell, nem tampouco o catastrofismo de Cuvier admitiam a idéia de evolu-

ção biológica. Mas pensamentos sobre evolução dos seres vivos já floresciam no final do século XVIII. Em 1766, Georges-Louis Leclerc, “Conde de Buffon” (1707-1788) foi o primeiro a sugerir que as diferentes espécies teriam surgido por variação a partir de ancestrais comuns. No entanto, foram Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) e Charles Robert Darwin (1809-1882) os primeiros cientistas que procuraram explicar a diversidade dos seres vivos através da ação de um mecanismo evolutivo, como será visto a seguir.

Lamarckismo

Em sua obra intitulada *Philosophie Zoologique* (Filosofia Zoológica/1809), Lamarck propôs que as formas de vida progridem, por transformação gradual, em direção a uma maior complexidade e perfeição. Sustentou que o caminho da progressão é determinado por uma “força interna” influenciada por “circunstâncias externas”, ou seja, mudanças no ambiente trazem a necessidade de alterações no organismo. Desta forma, o organismo responde usando alguns órgãos mais que outros. Segundo ele, “*o uso e o desuso dos órgãos*” alteram a morfologia destes, a qual é transmitida para as gerações subseqüentes. Um exemplo clássico, segundo o próprio Lamarck, seria a evolução do pescoço da girafa. De acordo com sua teoria, os ancestrais da girafa poderiam ter sido animais de pescoço curto, que na tentativa de alcançarem as folhas mais altas das árvores para alimentarem-se, esticavam seus pescoços. Este comportamento intencional e repetitivo fez com que, geração após geração, os pescoços fossem se tornando gradativamente mais compridos, devido ao esforço. Assim foi atingido o estágio de desenvolvimento do pescoço das atuais girafas. Lamarck, deste modo, enfatizou a adaptabilidade e a transmissão de caracteres adquiridos.

Lamarck foi duramente criticado por Cuvier, pois este argumentava que o registro fóssil não revelava séries graduais intermediárias de ancestrais e descendentes. Também Lyell se mostrou contrário às idéias de Lamarck, já que num mundo uniformitarista não havia lugar para a evolução. Vários experimentos realizados posteriormente demonstraram que características adquiridas ao longo da vida não são hereditárias. O biólogo alemão August Weismann (1834-1914), por exemplo, ao cortar a cauda de camundongos por várias gerações sucessivas, constatou que os camundongos desprovidos de cauda sempre davam origem a descendentes com cauda.

Atualmente, a teoria de Lamarck não é aceita, pois foi comprovado que as características adquiridas durante a vida não são hereditárias, apenas mudanças ao nível genético podem ser herdadas pelos descendentes.

Lamarckismo

Princípios fundamentais:

- lei do uso e do desuso dos órgãos;
- lei da transmissão de características adquiridas de geração para geração.

Conceitos equivocados:

- as modificações adquiridas durante a vida em função do uso ou desuso dos órgãos não são transmitidas hereditariamente.

Contribuição para a teoria evolutiva:

- ênfase na capacidade de adaptação dos organismos ao meio e conseqüente modificação destes ao longo das sucessivas gerações.

Darwinismo

Após a teoria de Lamarck, nenhum mecanismo evolutivo satisfatório foi reconhecido, até que a teoria de Charles Darwin e Alfred Wallace (1823-1913) fosse apresentada.

A história sobre a concepção do Darwinismo inicia-se com a viagem ao redor do mundo empreendida pelo jovem Charles Darwin, entre 1831 e 1836, a bordo do navio do governo inglês *H.M.S. Beagle*, na qualidade de naturalista. A partir de suas observações acerca da diversidade de fauna e flora, constatadas durante essa viagem, Darwin voltou à Inglaterra com a idéia de que os seres vivos se modificavam com o tempo. Mas um mecanismo que explicasse como estes evoluíam era ainda desconhecido. Já em sua casa, em Downe (Inglaterra), Darwin interessou-se pela criação de animais domésticos. Ele percebeu que os criadores sempre escolhiam determinadas características nos animais e as selecionavam através das várias gerações, até obterem uma nova raça. As novas raças eram mantidas somente se os seus membros fossem acasalados entre si. Este método era denominado de “seleção artificial”. Esta “seleção artificial” forneceu a Darwin pistas de como ocorria a seleção

das características nos animais selvagens e a conseqüente modificação destes ao longo do tempo. Então, em 1838, Darwin leu o ensaio de Thomas Robert Malthus (1765-1834) intitulado *An essay on the principles of population* (Um ensaio sobre os princípios da população, 1803), o qual proferia que enquanto as populações humanas cresciam em progressão geométrica, a oferta de alimentos crescia em progressão aritmética. Darwin percebeu que isto não era observado na natureza, já que as populações de seres vivos se mantêm num nível mais ou menos constante. Por outro lado, ele observou que os indivíduos dessas populações apresentavam variabilidade, inclusive em características essenciais à sua adaptação ao ambiente. Constatou também que, devido a esta variabilidade, muitos indivíduos morriam precocemente, outros não eram bem-sucedidos reprodutivamente, e alguns eram longevos e capazes de produzir descendentes férteis em boa quantidade. Desta forma, concluiu que deveria existir uma “luta pela sobrevivência” (i.e. competição), onde apenas os mais aptos seriam selecionados ao longo do tempo, transmitindo suas características vantajosas aos seus descendentes. A este processo denominou **seleção natural**, em oposição à “seleção artificial”. As diferenças entre as populações iriam se acumulando com a sucessão das várias gerações, a ponto destas se diferenciarem dos tipos originais, constituindo-se em novas formas ou “espécies”.

Segundo vários autores, as idéias de Darwin estão marcadas pelas concepções políticas dominantes na sociedade inglesa da época; o progresso era de ocorrência lenta, gradual e constante dentro da estabilidade monárquica (Freire-Maia, 1988). Dessa forma, as idéias de Lyell foram de grande importância na teoria Darwinista. Para que ocorresse evolução, Darwin acreditava que deveria haver uma certa estabilidade no ambiente. Sustentou que as falhas no registro geológico foram as responsáveis pela ausência de formas intermediárias entre as “espécies”. Acreditava que a modificação era direcional, lenta e gradual, sempre enfatizando a seleção natural como a principal causa da evolução. Assim, a seleção natural ocorreria em um ambiente calmo, sem catástrofes, e num intervalo de tempo longo.

Darwin passou 20 anos testando experimentalmente suas convicções, analisando as evidências acumuladas durante sua viagem ao redor do mundo e escrevendo um longo tratado sobre o assunto. No ano de 1858, Darwin recebeu uma carta de um jovem natura-

lista, Alfred Russel Wallace, na qual este propunha o mesmo mecanismo de evolução dos seres vivos concebido por ele. Darwin, reconhecendo o valor do trabalho de Wallace, escreveu um breve resumo de suas teorias. Os dois trabalhos foram então apresentados concomitantemente em uma reunião da Sociedade Linneana, em Londres: *Sobre a tendência das espécies em formar variedades e Sobre a perpetuação das variedades e espécies por meio da seleção natural*. Cabe ressaltar que a teoria da seleção natural de Wallace foi elaborada com o mesmo rigor científico, mas sem o mesmo embasamento experimental da teoria darwiniana. Enquanto Wallace escreveu apenas um ensaio com os resultados de suas pesquisas, Darwin escreveu vários livros relatando seus experimentos e observações. Apesar da obra de Darwin ser muito mais difundida, Wallace merece ser reconhecido como co-descobridor deste mecanismo evolutivo, ou seja, a seleção natural.

Em 1859, foi publicada a 1ª edição da principal obra de Darwin – *The Origin of Species* (A Origem das Espécies) – onde ele apresentava uma síntese de amplo alcance sobre a teoria da evolução, recorrendo a todas as fontes relevantes de informações que pudessem corroborar suas idéias (*i.e.* o registro fóssil, a biogeografia, estudos sobre anatomia e embriologia comparadas, modificações em animais domesticados, entre outras).

Apesar dos evolucionistas atuais aceitarem somente parte do pensamento de Darwin, sua teoria tem um reconhecimento quase universal nos meios científicos. Desde a publicação da Origem das Espécies, o conhecimento sobre as causas e caminhos das mudanças evolutivas tem aumentado enormemente, tendo sido amplamente reformulado sob a ótica da moderna biologia evolutiva.

Darwinismo

Princípios fundamentais:

- devido à desproporção entre o crescimento populacional e a quantidade de espaço e alimento disponíveis, deve existir uma luta pela sobrevivência entre os indivíduos;
- como resultado desta luta, apenas os mais aptos permaneceriam vivos, transmitindo suas características aos seus descendentes (seleção natural).

Destes princípios depreendem-se duas teses principais:

- os organismos são produtos de uma história de descendência com modificação lenta e gradual, a partir de ancestrais comuns;
- o principal mecanismo de evolução é o da seleção natural das características hereditárias dos organismos.

Importância do Darwinismo:

- ter sido a base da moderna teoria evolutiva.

Teoria Sintética da Evolução

O primeiro quarto do século XX foi inaugurado pelo redescobrimento das leis de Mendel e marcado pelo desenvolvimento explosivo da Genética.

Em sua teoria, Darwin não havia conseguido explicar a natureza da herança das características nos organismos. De acordo com o pensamento da época, ele acreditava que a herança ocorria através de uma fusão de elementos paternos e maternos, como uma mistura de tintas. Mas uma hereditariedade desse tipo levaria a uma rápida redução da variabilidade das características nos organismos. Outro problema a ser resolvido era como se dava a conservação e o ressurgimento de características, apesar da reprodução sexual. Nenhuma solução satisfatória foi encontrada até 1900, quando houve a divulgação das experiências do monge Gregor Johann Mendel (1822-1884), apresentadas em 1865. A essência da hereditariedade mendeliana é que os fatores hereditários, os **genes**, reunidos em um indivíduo, devido à fertilização de um ovo, separar-se-ão novamente nas células reprodutivas (gametas) do indivíduo. Mendel, através de experiências com o cruzamento de plantas, constatou que a variação genética podia ser mantida indefinidamente numa população com reprodução sexuada. Isto porque este tipo de reprodução permite a separação (segregação) e a reunião dos genes de uma população ao longo das gerações, fato este matematicamente demonstrado por ele.

Desde 1901, quando alguns pesquisadores chegaram à conclusão da existência dos genes (fatores hereditários), confirmando todas as proposições de Mendel (o pai da Genética), houve um acentuado impulso no conhecimento científico sobre os genes e suas propriedades.

Genes, cromossomos e mutações

Os genes são formados por DNA (ácido desoxirribonucleico) e localizam-se nas células dos organismos. Eles se encontram em organismos sexuais, aos pares, reunidos em filamentos que se organizam em cromossomos (macromoléculas nucleoproteicas portadoras dos genes). Qualquer tipo de alteração nos genes ou em sua ordenação nos cromossomos, ocorrida nas células reprodutivas (gametas), pode causar o aparecimento de novas características hereditárias. Alterações desta natureza recebem o nome de **mutação**.

A partir de 1940, os trabalhos de Ronald Fisher, John Haldane, Sewall Wright, Theodosius Dobzansky, Ernest Mayr, Julian Huxley, George Simpson e G. Ledyard Stebbins reinterpretaram, à luz de novos dados provindos da genética e outras áreas do conhecimento biológico (botânica, zoologia, paleontologia, ecologia), os conceitos obtidos a partir do darwinismo. Assim nasceu uma nova teoria evolutiva denominada **teoria sintética da evolução** ou **teoria neodarwinista**. A teoria darwiniana, quanto à seleção natural, não sofreu alteração em nenhum de seus aspectos essenciais em virtude da teoria genética, mas sim foi enriquecida por uma teoria da hereditariedade que permitiu dar uma maior precisão ao conhecimento da evolução, resolvendo alguns problemas até então sem solução (Futuyma, 1993).

A genética veio mostrar que as características dos organismos são determinadas por fatores herdáveis, os genes. As modificações (= mutações) ocorridas ao acaso nos genes, quando não letais aos organismos, são a fonte de origem das novas características nos seres vivos e, por conseguinte, responsáveis pela diversidade morfológica observada nas populações. A manutenção da variabilidade nas características dos organismos é garantida inicialmente pela reprodução, onde ocorre a recombinação dos genes dentro da população e, posteriormente, pelo mecanismo da seleção natural.

A estrutura básica da Teoria Sintética clássica é que a evolução é um fenômeno de duas faces: a produção da variabilidade gênica e a sua manutenção. Os fatores que determinam alterações no **conjunto gênico** (conjunto de todos os genes presentes em determinada população) são denominados "fatores evolutivos". A teoria sintética reconhece como causas da evolução

os seguintes fatores evolutivos: **mutação**, **recombinação gênica**, **deriva genética**, **seleção natural** e **migração**. Mutação é um fator de produção e aumento da variabilidade gênica. Recombinação e migração são fatores de aumento da variabilidade gênica. Deriva genética, seleção natural e também a migração são fatores de redução da variabilidade gênica (figura 7.1).

Genótipo versus Fenótipo

O **genótipo** é o conjunto dos genes de um único indivíduo. O conjunto dos diferentes genótipos (= tipos gênicos) de uma população forma o seu **conjunto gênico**, **patrimônio gênico** ou **genoma**.

O conjunto de todas as características (morfológicas, fisiológicas, comportamentais e outras) de um indivíduo, manifestadas ao longo da vida e que se desenvolvem pela interação dos genes com o meio ambiente, é denominado **fenótipo**.

a) Mutação

É a fonte básica de toda a variação hereditária; os demais mecanismos evolutivos utilizam a variabilidade que é produzida pelas mutações. Por isso, as mutações têm sido chamadas de "matéria-prima da evolução" (ver também quadro sobre genes, cromossomos e mutações). A mutação pode ser **gênica** (alteração de um gene) ou **cromossômica** (alteração do número ou estrutura dos cromossomos).

b) Recombinação gênica

É um processo que reorganiza os genes já existentes nos cromossomos. O mecanismo primário de recombinação gênica é a reprodução sexuada, onde os pares de cromossomos permutam (trocam) pedaços entre si durante a formação das células reprodutivas (gametas). Para alguns geneticistas, a recombinação envolve também a segregação (separação) independente desses pares de cromossomos nas células reprodutivas, durante a meiose (redução do número de cromossomos). Ambos os mecanismos possibilitam um grande número de combinações gênicas, dando origem a vários tipos de gametas que irão se unir na fecundação. Através da recombinação gênica, uma população pode ter sua variabilidade gênica aumentada, sem adição de novos genes. A recombinação gênica leva à formação de no-

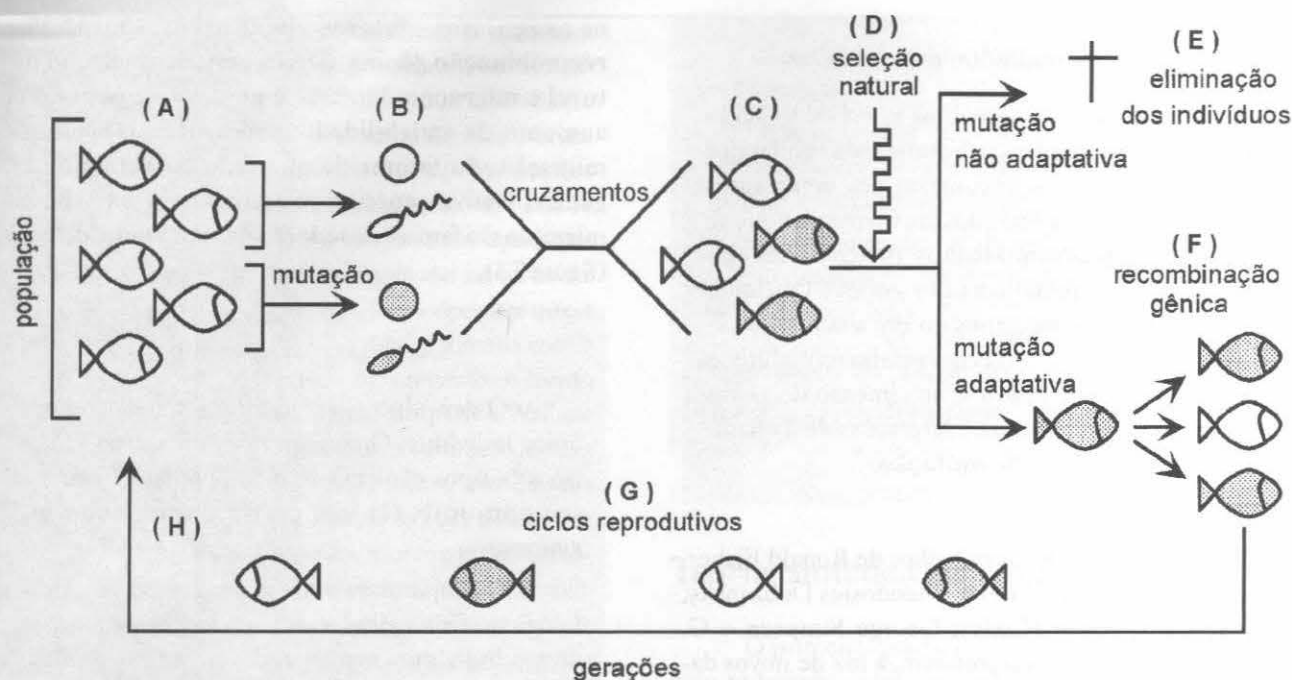


Figura 7.1 Modo de atuação dos principais mecanismos evolutivos propostos pela teoria sintética. (A) população de indivíduos com um conjunto gênico homogêneo; (B) mutação gênica nas células reprodutivas de alguns indivíduos: fonte de origem de novas características morfológicas, fisiológicas ou comportamentais; (C) cruzamentos entre indivíduos com e sem mutação gênica; segregação dos genes na descendência (recombinação gênica), dando origem a alguns descendentes com novas características (indivíduos mutantes); (D) seleção natural atuando sobre os indivíduos mutantes, selecionando-os quanto à sua adaptação ao meio; (E) indivíduos mal-adaptados (i.e. com "mutações não adaptativas") morrem sem deixar descendentes férteis ou deixam menos descendentes, os quais acabam por ser eliminados nas gerações subsequentes; (F) indivíduos bem adaptados (i.e. com "mutações adaptativas") cruzam com outros indivíduos (recombinação gênica), dando origem a descendentes férteis, os quais perpetuam as novas características dentro da população; (G) através de sucessivos ciclos reprodutivos ocorre a manutenção da variabilidade genética na população (ocorrência de indivíduos com antigas e novas características), principalmente por meio de cruzamentos (recombinação gênica) e seleção natural; outros fatores como deriva genética e migração podem atuar de modo secundário; (H) manutenção do processo evolutivo com o surgimento de novas mutações em algum(ns) indivíduo(s) da população.

vos **genótipos**, expondo-os à seleção natural e a outros agentes (Araújo, 1984).

c) Deriva genética

Trata-se de um processo estocástico (aleatório), importante apenas em populações muito pequenas, onde as frequências dos genes flutuam ao acaso, independentemente da sua contribuição para a adaptação. Uma população pode ter seu tamanho reduzido sensivelmente em decorrência de eventos climáticos ou desastres ecológicos. Pode acontecer, também, de um número pequeno de indivíduos de uma população migrarem para outra região, mais favorável à sua sobrevivência. Em ambos os casos, esses poucos indivíduos não constituem uma amostra significativa do conjunto gênico da população original. Assim, pela simples ação do **acaso**, pode haver fixação de genes prejudiciais ou eliminação de genes favoráveis. Nestas situações, o

processo de seleção natural exerce um papel secundário, pois o acaso poderá atuar no sentido inverso a este. Um caso particular de deriva genética é o denominado "**efeito do fundador**" (ver item B.a).

d) Seleção natural

Trata-se do principal fator evolutivo que atua na alteração da variabilidade gênica da população, enquanto que a migração e a mutação concorrem de forma secundária. A seleção natural é representada pelos agentes do meio externo (i.e. meio físico, químico e biológico) que atuam sobre os indivíduos. Ela organiza e direciona a variabilidade gênica surgida através de processos aleatórios (mutação, recombinação e deriva genética). A seleção natural, agora sob a ótica da genética, consiste em selecionar genótipos que confirmam a seus portadores melhor adaptação ao ambiente em que vivem, fazendo com que estes deixem maior número de

descendentes ao longo das gerações, eliminando, assim, os genótipos desvantajosos presentes no conjunto gênico. Portanto, a seleção natural tende a diminuir a variabilidade gênica, pois apenas alguns genótipos serão "selecionados".

e) Migração

Constitui outro fator capaz de alterar a variabilidade em uma população. A mudança na variabilidade pode ser compreendida ao se imaginar uma população com uma dada constituição genética, recebendo migrantes de outra população com diferente constituição genética, que passam a cruzar com a população residente. Os imigrantes introduzirão genes novos e contribuirão para o aumento da variabilidade gênica da população. Porém, através da migração é estabelecido um "fluxo gênico" (intercâmbio gênico) que tende a diminuir as diferenças genéticas entre as populações. Logo, a migração é um fator que promove a uniformidade genética entre as populações, podendo, deste modo, contribuir para a redução da variabilidade gênica do conjunto gênico total das populações envolvidas.

Teoria sintética

Princípios Fundamentais

- as populações apresentam variação genética que surge através de mutação ao acaso (i.e. não dirigida adaptativamente) e recombinação gênica (novas combinações genotípicas);
- as populações evoluem por alterações nas frequências dos genes geradas pelos seguintes fatores evolutivos: mutação, recombinação gênica, deriva genética, migração e, principalmente, pela seleção natural;

Méritos da Teoria Sintética:

- reuniu, sob uma teoria consistente, a essência da teoria de Darwin (a seleção natural) e os conhecimentos do campo da genética, extraídos inicialmente dos trabalhos de Mendel;
- conseguiu fornecer explicações consistentes sobre a origem e a manutenção da variabilidade das características nas populações de cada espécie e sobre as diferenças entre as espécies, fazendo a grande síntese de todos os dados biológicos e paleontológicos;
- definiu as populações, e não os indivíduos, como as "unidades evolutivas".

A elucidação dos princípios básicos da evolução através da teoria sintética retirou do indivíduo o papel de promotor da evolução. Uma vez que boa parte da teoria pôde ser formalizada em termos de modelos estatísticos (frequências gênicas e genotípicas, por exemplo), as populações de indivíduos semelhantes tornaram-se as "unidades evolutivas". Mas o que são indivíduos semelhantes? São os indivíduos de uma mesma espécie! E o que é uma espécie? A resposta a esta questão era crucial para se estudar a evolução. Sem uma clara idéia do que é uma espécie, não se poderia levar adiante uma série de experimentos necessários à comprovação, em termos empíricos, da existência da evolução biológica como postulada pela teoria sintética. Devido a isso, a partir de 1940, vários pesquisadores esforçaram-se em definir corretamente o que são as "espécies biológicas" para poder explicar como elas surgem com base nos mecanismos propostos pela teoria sintética. É o que será abordado a seguir.

Espécie e Especiação

A. Conceito Biológico de Espécie

A teoria sintética postula que a evolução ocorre ao nível da espécie e a mudança evolutiva provém, principalmente, da seleção natural agindo sobre espécies existentes, de forma a transformá-las ou diversificá-las, originando novas espécies. Para melhor compreender esta definição é importante conhecer o mais difundido **conceito biológico de espécie**, originalmente concebido por Mayr em 1942 e aprimorado por ele em 1977.

Espécies são agrupamentos de populações naturais intercrucantes, reprodutivamente isoladas de outros grupos semelhantes (Mayr, 1977).

Este conceito realça o fato de que:

- uma espécie é constituída por populações, ou seja, agrupamentos de indivíduos que ocorrem em uma mesma área geográfica, em um mesmo intervalo de tempo;
- as espécies são reais e possuem um conjunto gênico que é compartilhado por todos os seus membros.

Assim sendo, os membros de uma espécie constituem-se em:

- *uma comunidade reprodutiva*: na qual os indivíduos procuram-se uns aos outros com a finalidade reprodutiva;
- *uma unidade ecológica*: que interage com outras espécies com as quais compartilha o meio ambiente como uma unidade;

– *uma unidade genética*: que consiste num grande conjunto gênico em intercomunicação, enquanto o indivíduo é meramente um componente com uma pequena porção do conteúdo genético total deste conjunto.

Além disso, este conceito salienta o isolamento reprodutivo como principal fator determinante de uma espécie. Daí advém o fato de que entre duas populações de espécies distintas não deve haver intercâmbio gênico.

Novos conceitos de espécie biológica têm surgido nos últimos anos, uma vez que o conceito de Mayr está restrito, basicamente, aos organismos sexuados. O mais inovador deles é o chamado “conceito de coesão”, formulado e proposto por Templeton (1981). Este conceito procura ressaltar os mecanismos que mantêm as espécies “coesas”, ao contrário do conceito de Mayr que valoriza os mecanismos de isolamento reprodutivo. A partir destes novos conceitos uma espécie biológica tem sido definida em três distintos níveis: o genético-molecular, o morfológico e o ecológico.

Com relação à definição de espécie ao nível genético-molecular, os fósseis dos organismos têm, salvo raríssimas exceções (p.ex. insetos conservados em âmbar, mamutes congelados), as suas características genético-moleculares totalmente destruídas durante os processos de fossilização. Portanto, na paleontologia não há normalmente como definir uma espécie em termos genético-moleculares.

A definição de espécie ao nível morfológico é a mais clássica e usual em paleontologia, tendo em vista que as características morfológicas são as que mais se preservam nos fósseis. Desde o século XVIII, quando a paleontologia presenciou um grande incremento dentro dos meios científicos, vindo assim a tornar-se um ramo independente da ciência, o conceito de espécie em termos morfológicos é praticamente o único que tem sido utilizado. Uma espécie definida com base nestes critérios denomina-se de **morfoespécie** ou **espécie paleontológica**. A **morfoespécie** é, portanto, uma espécie estabelecida em termos das diferenças morfológicas. A **espécie paleontológica** expressa meramente o grau de diferença morfológica entre os organismos fossilizados. Ela pode, indiretamente, refletir a existência de espécies distintas, uma vez que uma significativa diferenciação morfológica entre as formas, normalmente, conduz ao isolamento reprodutivo.

Já a definição de espécie ao nível ecológico é habitualmente utilizada de maneira indireta pelos

paleontólogos. As adaptações de um organismo ao meio (relação forma/função em paleontologia) e o hábitat onde ele vive sempre foram considerados pelos paleontólogos em suas discussões a respeito dos fósseis (*taxa*). Entretanto, este tipo de informação nunca é formalmente incorporado à definição de uma espécie em paleontologia. Isto pode ser explicado pelo fato de que: a) os fósseis representam evidências bastante incompletas dos organismos do passado; b) esses organismos, em geral, não foram fossilizados exatamente em seus ambientes de vida; c) os antigos ambientes de vida desses organismos, quando preservados, demonstram, através das rochas sedimentares, um registro incompleto de todos os seus parâmetros (bióticos ou abióticos). Desta forma, torna-se bastante difícil e impreciso ao paleontólogo a incorporação de informações paleoecológicas às definições de espécie. No entanto, se tais informações forem suficientemente bem conhecidas, elas podem vir a ser anexadas às definições das espécies paleontológicas, tendo em vista os conceitos adotados na biologia moderna.

B. Especiação

Entende-se por **especiação** os processos que estão envolvidos no surgimento de novas espécies. Especiação consiste, em última análise, no desenvolvimento de barreiras ao intercâmbio gênico entre as populações. Isto porque o processo de especiação ocorre a partir do acúmulo de diferenças entre os conjuntos gênicos (diferenciação genética) em populações de uma mesma espécie. Estas diferenças gênicas, no entanto, podem ser perdidas a qualquer momento, caso não haja um **isolamento reprodutivo** (interrupção do fluxo gênico), pois um inter cruzamento entre os indivíduos de diferentes populações de uma mesma espécie promove a homogeneização dos conjuntos gênicos destas (ver item e) Migração). Apenas com o isolamento reprodutivo as diferenças genéticas obtidas entre as populações têm possibilidades reais de se preservarem ao longo do tempo.

Observação

Não esquecer que são os genes que codificam e determinam todas as características dos seres vivos. Logo, quanto mais diferenças gênicas existam entre duas populações, mais acentuadas serão as diferenças em termos morfológicos, fisiológicos e comportamentais entre elas, pois diferentes genes codificam diferentes produtos gênicos,

que por sua vez determinam distintas características.

A diferenciação genética (gênica e cromossômica) das populações em espécies distintas deve-se à ação, conjunta ou não, dos fatores evolutivos **seleção natural e deriva genética**.

Portanto, o desenvolvimento de mecanismos que propiciem o isolamento reprodutivo das populações de organismos é fundamental para a origem das novas espécies. **Isolamento geográfico e isolamento ecológico** têm sido apontados como fatores que auxiliam na manutenção das diferenças obtidas entre as populações. O isolamento geográfico (= separação espacial) pode propiciar a diferenciação genética, a qual pode levar a um isolamento reprodutivo. Já o isolamento ecológico tem base genética e constitui, em si, uma barreira de isolamento reprodutivo. Ele é muito importante em plantas e em animais ecologicamente especializados.

O **isolamento reprodutivo** é gerado por mecanismos genéticos (intrínsecos). Templeton (1981) divide os tipos de especiação com base nos mecanismos genéticos em duas categorias. A primeira – Transiliência – apresenta mecanismos que envolvem alterações genéticas (gênicas ou cromossômicas) ou a formação de híbridos férteis, com posterior diferenciação de nova(s) espécie(s). Essa categoria, por não ser testável no âmbito da paleontologia, é de pouco interesse aqui. Apenas o mecanismo “efeito do fundador”, que envolve deriva genética e está incluído nesta categoria, tem real interesse paleontológico, como verificar-se-á adiante. Já os mecanismos da segunda categoria – Divergência –, por envolverem aspectos geográficos e ecológicos, são os únicos passíveis de verificação paleontológica.

Existem três tipos básicos de especiação a partir dos mecanismos de Divergência, os quais, do ponto de vista estritamente geográfico, podem ser classificados em: **especiação alopátrica, especiação simpátrica e especiação parápátrica**. A classificação geográfica destes tipos de especiação é útil em termos paleontológicos, tendo sido adotada por Mayr (1942, *apud* Grant, 1991). Porém, não indica os mecanismos básicos envolvidos no processo de especiação. Por isso, Templeton (1981) procurou substituir estes nomes por outros que refletissem tais mecanismos: **especiação adaptativa, especiação por hábitat e especiação clinal**.

a) **Especiação alopátrica** (“especiação adaptativa”)

Duas populações de uma mesma espécie divergem para duas áreas distintas como consequência de uma separação espacial (alopatria), ocasionada pelo surgimento de uma barreira geográfica (montanha, mar, rio, floresta, deserto, etc.). Se as duas áreas diferirem em suas características ecológicas e/ou as duas populações ficarem separadas por tempo suficiente para haver divergência genética, mecanismos de isolamento reprodutivo poderão surgir. Em consequência disso, haverá especiação. Segundo Templeton (1981) a diferenciação genética entre as populações separadas é, principalmente, desencadeada por processos de adaptação aos distintos ambientes (i.e. fatores ecológicos bióticos e abióticos) gerados pelo estabelecimento da barreira (figura 7.2A).

Um tipo especial de especiação alopátrica, o **efeito do fundador**, proposto por Mayr (1963, *apud* Mayr, 1977), merece destaque. A partir de uma população grande, um pequeno número de indivíduos migra para além dos limites de distribuição da espécie, levando consigo uma pequena amostra do conjunto gênico da população original. A situação de população pequena e periférica propicia a ação da deriva genética, a qual leva à produção, nesta população, de genótipos diferentes dos normalmente encontrados na população inicial (Araújo, 1984). Como este fenômeno é verificado apenas em populações muito pequenas, o que ocorre com maior frequência é a extinção destas, devido à fixação de características não adaptativas ou deletérias. No entanto, o **efeito do fundador**, nos casos bem-sucedidos, pode conduzir a uma especiação mais rápida e de maior magnitude, graças a uma ação conjunta da deriva genética e da seleção natural, propiciando diferenças mais acentuadas entre as novas espécies (figura 7.2B). Por suas características este tipo de especiação foi fundamental na elaboração da “teoria do equilíbrio pontuado” de Eldredge & Gould, 1972, como será visto mais adiante.

b) **Especiação simpátrica** (“especiação por hábitat”)

Especiação sem separação geográfica. Ocorre quando duas ou mais populações, derivadas de uma população original, coexistem em um mesmo território, sem inter cruzarem-se. Normalmente, neste tipo de especiação acontece, logo de início, uma modificação genética que impede o cruzamento entre alguns dos indivíduos da mesma população, criando assim uma nova população reprodutivamente isolada, dentro do mesmo território. A partir disso, as duas populações geradas evoluem separadamente, acumulando di-

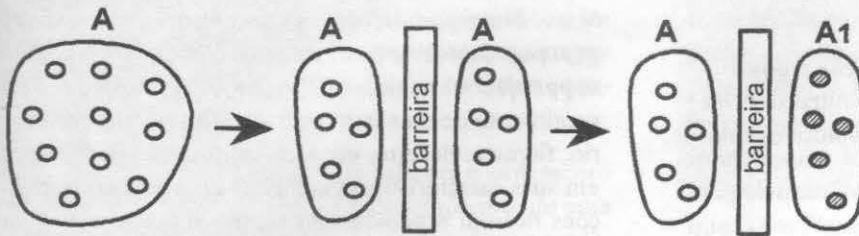
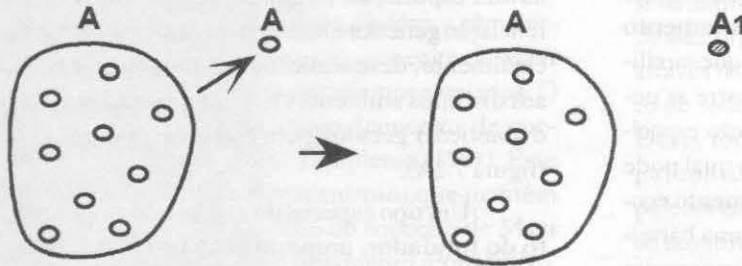
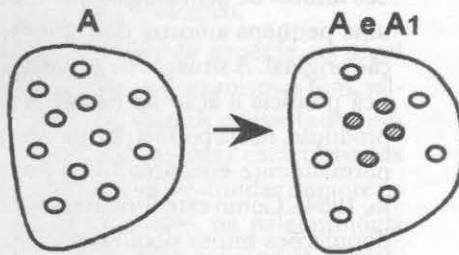
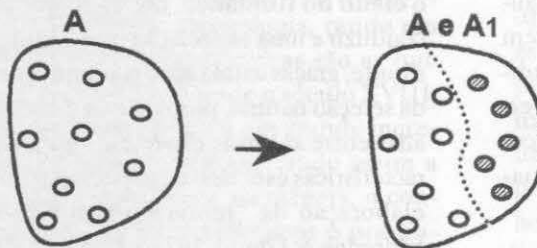
A Especiação Alopátrica**B Efeito do Fundador****C Especiação Simpátrica****D Especiação Parapátrica**

Figura 7.2 Tipos de especiação em termos geográficos. (A) Especiação Alopátrica: o surgimento de uma barreira geográfica separando as populações da espécie A que, por divergência adaptativa, dão origem a uma nova espécie A_1 do outro lado da barreira. (B) Efeito do Fundador: migração de uma pequena parte da população para outra área, além dos limites daquela ocupada pela população original A; a rápida e significativa diferenciação da população emigrada, por ação da deriva genética, pode dar origem a uma nova espécie A_1 . (C) Especiação Simpátrica: diferenciação de algumas populações locais desencadeada por mudanças genéticas que geram barreiras de isolamento reprodutivo; a partir da evolução independente das populações reprodutivamente isoladas, surgem adaptações a novos nichos que conduzem ao estabelecimento da nova espécie A_1 dentro da mesma área geográfica. (D) Especiação Parapátrica: diferenciação de populações que ocupam áreas contíguas, porém ecologicamente distintas, formando por isolamento reprodutivo uma nova espécie A_1 (linhas = limite da área de distribuição da espécie; bolhas claras = populações da espécie A; bolhas escuras = populações da espécie A_1).

ferenças genéticas (= mudanças morfológicas, fisiológicas, comportamentais) que conduzirão à formação de novas espécies ecologicamente diferenciadas, a fim de possibilitar sua coexistência dentro da mesma área (figura 7.2C). Portanto, em um processo simpátrico o isolamento reprodutivo inicial é fundamental para que ocorra a especiação. A diferenciação ecológica (= compatibilização ecológica) é consequência do processo e não desencadeadora deste, apesar de Templeton (1981) denominar este tipo de “*especiação por divergência de hábitat*”.

c) Especiação parapátrica (“especiação clinal”)

Ocorre quando duas ou mais populações de uma mesma espécie ancestral diferenciam-se devido a fatores ecológicos, ocupando áreas contíguas. Portanto, a diferenciação genética é ocasionada, neste caso, por processos de adaptação das populações periféricas aos distintos ambientes contíguos à área de distribuição ancestral. Pode-se formar uma estreita zona de contato entre as duas populações diferenciadas, onde é possível o intercruzamento, possibilitando a ocorrência de formas intermediárias (híbridos). Mesmo nesses casos, não

há intercruzamento entre os indivíduos das populações situados nos extremos da área de distribuição. O desaparecimento dos híbridos, formados na zona de contato, poderá estabelecer o surgimento de duas ou mais espécies novas, reprodutivamente isoladas. Usualmente, estas populações apresentam uma mudança gradual de uma ou mais características ao longo da sua área geográfica total de distribuição, o que é denominado de “clina” (figura 7.2D).

C. Padrões de Especiação em Paleontologia

Uma maneira clássica de visualizar a especiação em paleontologia refere-se ao número de espécies que são geradas ao longo do tempo por uma linhagem de organismos (linhagem evolutiva). Como os fósseis são encontrados em estratos de rochas que se sucedem do mais antigo para o mais jovem, este tipo de classificação é bastante útil na paleontologia.

O mais clássico padrão de especiação concebido tem como princípio a modificação lenta e gradual das espécies ao longo do tempo e é denominado **especiação filética** ou **gradual**. Neste padrão uma única espécie, pelo lento acúmulo de novas características genéticas, vai se transformando em outra espécie (figura 7.3A). A especiação filética ocorre através de **anagênese**. Este tipo de especiação fornece aos paleontólogos as chamadas **cronoespécies**, que são espécies paleontológicas (i.e. morfologicamente distintas) que se sucedem ao longo de uma mesma linhagem evolutiva (Futuyma, 1993). Cronoespécies, portanto, são geradas por **anagênese** e não são equivalentes às espécies biológicas, pois necessariamente não implicam na ocorrência de processos de especiação biológica.

Anagênese versus Cladogênese

Anagênese é um processo evolutivo que leva a mudanças direcionais através do tempo dentro de uma única linhagem. Ocorre nos organismos, independente da ocorrência do processo de especiação (figura 7.4A e B).

Cladogênese corresponde a um processo evolutivo que gera ramificações nas linhagens de organismos ao longo de sua história evolutiva. Implica obrigatoriamente em especiação biológica (figura 7.4C).

Portanto, a ação da **anagênese** (ou dos processos anagenéticos) pode ou não conduzir à especiação, já a **cladogênese** (ou os processos cladogenéticos) sempre resulta em um evento de especiação.

O padrão de especiação gradual foi concebido a partir da análise do registro fóssil à luz das idéias darwinistas. Apesar de atualmente este padrão ser criticado por alguns evolucionistas, ele constitui-se em um dos pressupostos básicos do gradualismo, como será visto a seguir. Além da evolução filética (gradual), são também apresentadas por vários autores a **especiação redutiva** (fusão de espécies através da formação de híbridos) e a **especiação aditiva** (multiplicação do número de espécies) (figura 7.3B e C). A especiação aditiva é gerada por **cladogênese**. Deve-se salientar que a especiação aditiva corresponde aos modelos de especiação biológica apresentados no item anterior.

Microevolução versus Macroevolução

Os termos **microevolução** e **macroevolução** foram criados por Richard Goldschmidt (1940) com o objetivo de separar os mecanismos neodarwinistas, responsáveis pela diferenciação entre as espécies, daqueles que originam grupos taxonômicos hierarquicamente superiores (gêneros, famílias, ordens, classes, filos) (Araújo, 1984). Pode-se definir **microevolução** como o conjunto de mudanças que ocorrem dentro das populações e que podem levar até sua diferenciação em espécies (Freire-Maia, 1988). Já a **macroevolução**, também conhecida como “evolução acima do nível das espécies”, abrange as mudanças suficientemente grandes para distinguir os *taxa* superiores (Futuyma, 1993).

Desde a primeira metade do século XX, alguns cientistas já questionavam a evolução lenta e gradual, tipicamente darwiniana. A partir da observação de que o registro fóssil revela descontinuidades marcantes, ou seja, não existem formas intermediárias indicando uma transformação lenta e gradual entre os *taxa* superiores, foram apresentados modelos macroevolutivos que se confrontavam com a teoria neodarwinista. Os macroevolucionistas, destacando-se Richard Goldschmidt e George Simpson, argumentavam que não se podia compreender a macroevolução baseando-se apenas nos processos neodarwinistas de acúmulo lento e gradual de micromutações. Goldschmidt (1940) propôs o termo “mutação sistêmica” ou “macromutação” para desig-

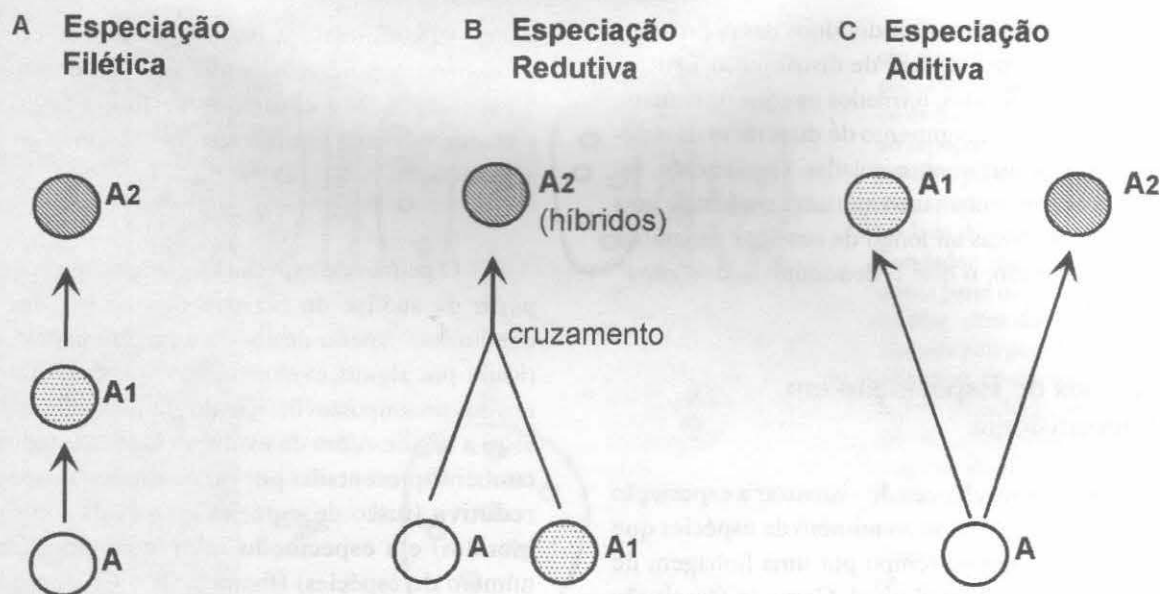


Figura 7.3 Modos de especiação em paleontologia. (A) Gradual ou filética: quando há a transformação gradual de uma espécie em outra. (B) Redutiva (fusão de espécies): quando há a formação de híbridos a partir de duas espécies ancestrais distintas. (C) Aditiva (multiplicação de espécies): quando há o surgimento de novas espécies a partir de uma espécie ancestral.

nar uma grande mutação capaz de fazer, por exemplo, surgir uma ave a partir de um réptil. Em 1944, Simpson levou a paleontologia aos domínios da teoria sintética através de sua obra intitulada *Tempo and mode in evolution* (Tempo e modo em evolução), a qual causou um grande impacto na época (Barberena, 1984). A partir das descontinuidades do registro fóssil, Simpson criou a expressão “evolução quântica” para denominar a ocorrência de uma mudança significativa, sem meio-termo. Para ele, a origem dos grandes grupos sistemáticos seria sempre produzida por uma evolução deste tipo. Simpson não acreditava nas macromutações de Golschmidt (1940), mas apontava a deriva genética como o processo mais consistente para fazer a ligação entre a micro e a macroevolução.

A ênfase nos processos macroevolutivos foi desaparecendo do cenário científico com a morte dos seus maiores expoentes, sendo que nunca se chegou a um acordo sobre qual seria o mecanismo ou fator capaz de gerar as grandes novidades evolutivas (Freire-Maia, 1988). Deste modo, a visão gradualista manteve-se como uma das principais diretrizes dos processos evolutivos.

Segundo a teoria sintética, a evolução em todos os níveis deve ser explicada pelos fatores microevolutivos (mutação, recombinação, migração, seleção natural, deriva genética), ou seja, as mudanças macro-

evolutivas são compostas por eventos microevolutivos, não havendo justificativa para se supor a ocorrência de fenômenos diferentes dos atualmente propostos (Araújo, 1984).

Apesar disso, dentro da biologia evolutiva ainda não existe um ponto de vista consensual que explique a origem dos *taxa* superiores. Até o momento não foram encontradas respostas completamente satisfatórias dentro da Teoria Sintética para questões como (Freire-Maia, 1988): Por quais mecanismos as diferenças entre famílias, ordens, classes e filos evoluíram? Como surgiram os vertebrados a partir de invertebrados? Como se deu a origem dos novos órgãos (ex.: bexiga natatória dos peixes, mamas dos mamíferos, etc.)? Segundo os defensores da macroevolução, os neodarwinistas esclarecem em parte os fenômenos capazes de gerar as grandes novidades evolutivas, ou seja, descrevem os fenômenos, mas, no entanto, não fornecem explicações satisfatórias sobre como e por que estes ocorreram. Na opinião de Freire-Maia (1988), uma vez que o registro fóssil é o único meio através do qual a macromutação pode ser estudada, não há justificativas para se explicar a evolução nos seus níveis mais altos a partir somente de inferências microevolutivas. Segundo Futuyma (1993), a macroevolução constitui-se ainda hoje em um dos tópicos mais desafiadores e difíceis de serem resolvidos dentro da biologia evolutiva.

Gradualismo *versus* Pontuismo

Como visto anteriormente, para os darwinistas e neodarwinistas, a evolução, mesmo ao nível dos *taxa* superiores, é relativamente lenta e gradual. Por isso, a especiação realizada segundo o modelo neodarwinista foi denominada de **gradualismo filético**.

Segundo Eldredge & Gould (1972), os principais postulados do gradualismo filético são:

- novas espécies surgem pela transformação de uma população ancestral em descendentes modificados;
- a transformação envolve grande número de indivíduos, usualmente toda a população ancestral;
- a transformação ocorre em toda a área de distribuição geográfica da espécie ancestral ou numa grande porção da mesma;
- idealmente, o registro fóssil da origem de uma nova espécie deveria estar constituído por uma longa sequência de formas intermediárias, quase imperceptivelmente gradacionais, ligando, de forma contínua, o ancestral ao descendente;
- os hiatos morfológicos encontrados no registro fóssil são devidos às falhas do registro geológico (que é bastante incompleto).

Até meados de 1970, era esta a visão dominada pelo paradigma do gradualismo filético, que se tinha sobre especiação. Não concordando com este tipo de interpretação, os paleontólogos Eldredge & Gould (1972) apresentaram uma nova teoria evolutiva denominada **Teoria do Equilíbrio Pontuado**, conhecida também como **pontuismo** ou **pontualismo**.

Para Eldredge & Gould, a evolução não deve ser vista como um desdobramento gradual, mas sim como um processo onde ocorre um equilíbrio homeostático – **estase** evolutiva – pontuado, apenas raramente, por rápidos e episódicos eventos de especiação (Barberena, 1984) (figura 7.5). É importante salientar que a **estase** compreende um longo período de tempo em que não acontecem mudanças morfológicas significativas, o que não quer dizer total estagnação. Ocorrem, neste período, apenas pequenas mudanças não direcionais (oscilações genéticas decorrentes dos processos microevolutivos) em torno da média das características das populações. Apesar da especiação poder durar alguns milhares de anos, ela ocorre várias vezes em termos de tempo geológico. Os autores estimam que a duração das fases de “rápida especiação” deve

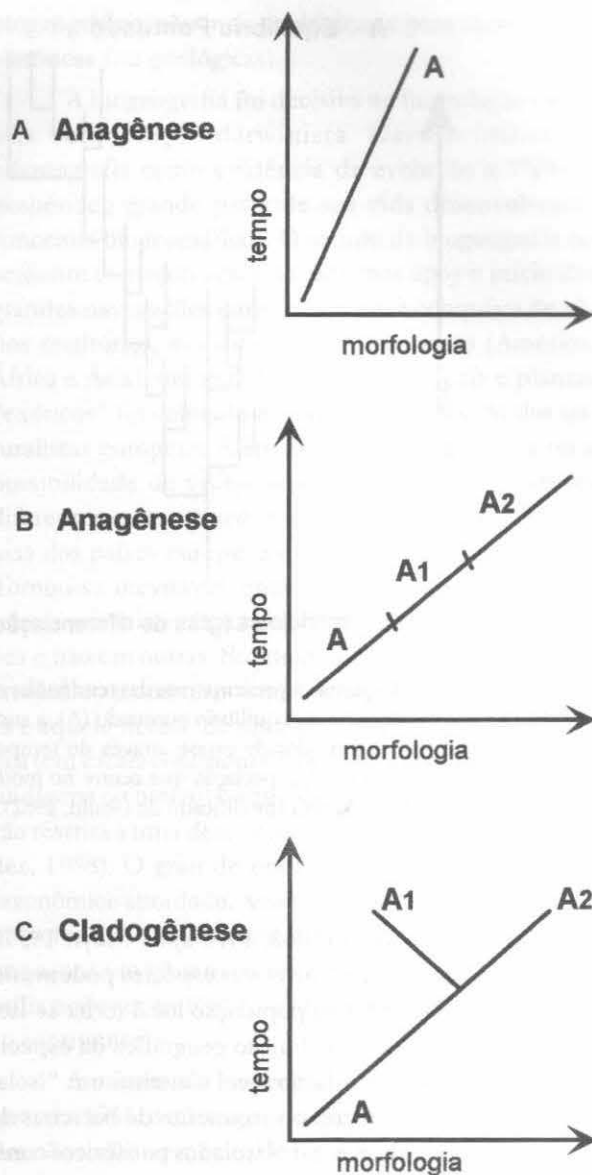


Figura 7.4 Diagramas representativos dos processos de anagênese e cladogênese. As ordenadas representam o tempo e as abscissas representam as mudanças morfológicas que ocorrem ao longo do tempo. (A) Processo de anagênese onde não ocorreu especiação (= *cronoclina*). (B) Processo de anagênese resultando em especiação filética, onde a linhagem da espécie ancestral A deu origem às espécies A_1 e A_2 , sucessivamente. (C) Processo de cladogênese com nítida especiação da linhagem da espécie ancestral A, dando origem às espécies A_1 e A_2 .

compreender cerca de 1% ou menos do período de estase, dentro do tempo total de existência das espécies.

Para explicar os eventos de especiação em sua teoria, Eldredge & Gould basearam-se no modelo de especiação alopátrica dos isolados periféricos (efeito

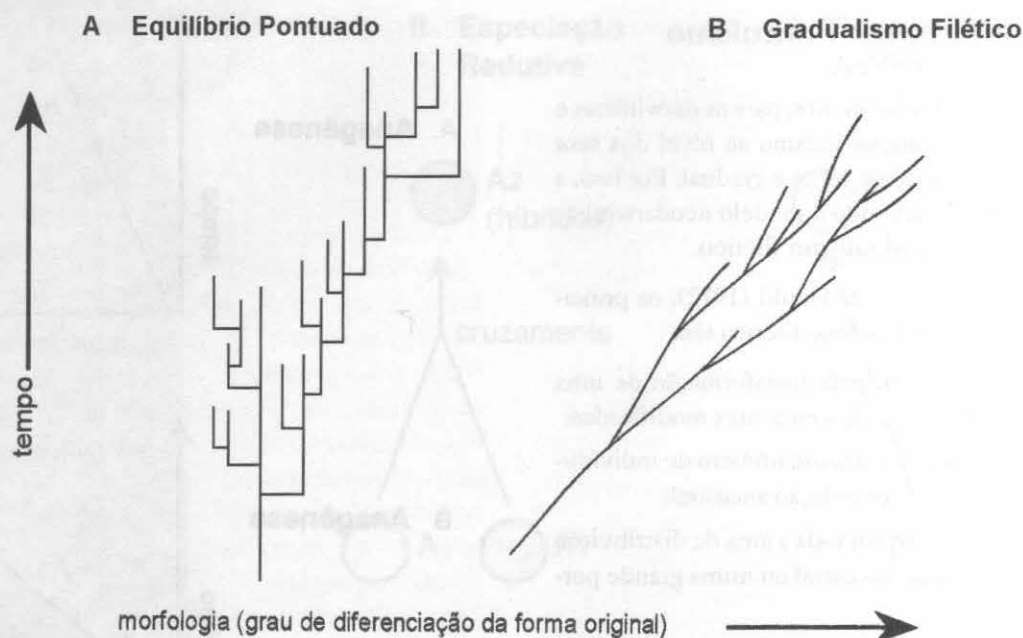


Figura 7.5 Diagramas representativos das tendências evolutivas sob os paradigmas do equilíbrio pontuado (A) e do gradualismo filético (B). No cladograma do equilíbrio pontuado (A), a sucessão das diferentes espécies produz uma tendência, as linhas verticais representam os longos períodos de estase através do tempo geológico e as linhas horizontais representam os rápidos eventos de especiação ("punctuação"). A especiação que ocorre no modelo filético (B) é lenta e gradual e não modifica a direção da tendência evolutiva, nem acelera sua taxa (modificado de Gould, 1982).

do fundador) de Mayr (1963, 1970 *apud* Mayr, 1977). Os autores consideram que novas espécies podem surgir somente quando uma população local torna-se isolada, na margem de distribuição geográfica da espécie progenitora. Esta população local constitui um "isolado periférico". Se ocorrer o surgimento de barreiras de isolamento reprodutivo, estes isolados periféricos constituirão uma nova espécie. Como consequência da especiação alopátrica, *as novas espécies fósseis não se originam no mesmo local onde viveram seus ancestrais*.

Desta forma, para Eldredge & Gould (1972), os hiatos morfológicos, interpretados pelos neodarwinistas como falhas do registro fóssil, são vistos como o resultado lógico dos eventos de especiação alopátrica. Assim, em qualquer seção geológica local contendo a espécie ancestral, o surgimento da espécie descendente no registro fóssil deve constituir-se em um evento brusco representado por uma quebra morfológica significativa entre as duas (punctuação). Este evento marca a migração da espécie descendente, vinda da área periféricamente isolada onde se desenvolveu, para a área da espécie ancestral. A quebra morfológica reflete a fase de "rápida especiação" ocorrida na população local inicial isolada (= isolado periférico). Com a chegada da

espécie descendente, a espécie ancestral pode continuar existindo normalmente, retrair-se geograficamente ou extinguir-se. Portanto, se a especiação ocorrer rapidamente em pequenas populações, distantes da área em que a espécie ancestral é mais abundante, muito raramente encontrar-se-á uma evidência real desse evento no registro fóssil (Barberena, 1984), tendo em vista que os organismos raros têm pouca chance de serem fossilizados.

Muita polêmica criou-se após a publicação da teoria do equilíbrio pontuado, tendo os seus autores recebido várias críticas por parte dos neodarwinistas. Em 1977, Gould & Eldredge publicaram um novo trabalho discutindo sua teoria e manifestando-se sobre os trabalhos publicados pelos autores que criticaram o pontuismo. Gould & Eldredge (1977) salientam que sua teoria não invalida a teoria sintética, apenas contraria o ponto de vista de que a evolução lenta, gradual é contínua seja o modo predominante dentro das mudanças evolutivas. Para eles, o equilíbrio pontuado é o processo evolutivo mais comum na natureza.

Os neodarwinistas afirmam que quando há o surgimento de novas espécies em isolados periféricos, o número de indivíduos inicialmente é baixo e, portanto,

a probabilidade de se encontrar algum fóssil desses indivíduos é muito pequena ou nula. A nova espécie só terá maior probabilidade de deixar fósseis quando estiver dominando o ambiente, o que significa um aumento do número de indivíduos. Neste momento, ela possivelmente já será uma espécie totalmente diferenciada. Os neodarwinistas admitem também rápidas mudanças nas taxas evolutivas, e alegam que eventos de rápida especiação são constatados hoje em dia e podem ser explicados pelos mecanismos microevolutivos. Segundo Salzano (1993), a polêmica entre neodarwinistas e pontuístas acontece devido a problemas ao nível de escala temporal. Uma mudança que opera por milhares de gerações é classificada como lenta pelos geneticistas, mas pode ser considerada instantânea pelos paleontólogos, devido à baixa resolução do registro geológico. Em geologia, milhares de anos podem estar materializados e condensados em uma fina camada (de espessura centimétrica) de rocha sedimentar.

Uma questão ainda em aberto é sobre o fenômeno da estase. Os neodarwinistas acreditam que a estase ocorra apenas em frequências muito baixas. O exemplo clássico seria o dos “fósseis vivos”, que possuem baixas taxas evolutivas e são raros na natureza. Eles são também a favor de que, na maior parte das vezes, quando ocorrem baixas taxas evolutivas, como no exemplo citado, os *taxa* continuam a evoluir por anagênese (mudanças direcionais), veja figura 7.4A. Já os pontuístas insistem na ocorrência da estase (mudanças não direcionais) na grande maioria das espécies. Desta forma, eles não acreditam que ocorra evolução por anagênese (i.e. através de baixas taxas evolutivas), veja figura 7.4B, mas apenas por cladogênese (i.e. através de altas taxas evolutivas), veja figura 7.4C. Segundo Gould (1982), em termos de estudos paleontológicos, os fenômenos de estase são praticamente ignorados. Os paleontólogos preocupam-se apenas com eventos de rápida especiação, quando deveriam na verdade investigar os períodos de estase, pois estes constituem-se em dados reais bem documentados no registro geológico.

Biogeografia

A biogeografia é o estudo da distribuição geográfica dos organismos. Ela procura estabelecer o padrão de distribuição geográfica das distintas espécies e *taxa* superiores sobre as diferentes regiões do globo e explicar o porquê deste padrão. A biogeografia relaciona-se intimamente com a ecologia e com a geologia, uma vez que as respostas para alguns dos problemas

biogeográficos são mais ecológicas e para outros, mais históricas (ou geológicas).

A biogeografia foi decisiva na formulação da teoria da evolução darwinista. Darwin utilizou a biogeografia como evidência da evolução e Wallace despendeu grande parte de sua vida desenvolvendo conceitos biogeográficos. O estudo da biogeografia no ocidente começou cerca de 200 anos após o início das grandes navegações européias. Com a conquista de vários territórios, em diferentes continentes (América, África e Ásia), um grande acervo de animais e plantas “exóticos” foi coletado e tornou-se conhecido dos naturalistas europeus. Além disso, estes passaram a ter a possibilidade de visitar as áreas de ocorrência desses diferentes seres, através do estabelecimento das colônias dos países europeus nos territórios conquistados. Tornou-se inevitável, então, questionar por que diferentes animais e plantas vivem em determinadas regiões e não em outras. Surgiram, a partir disso, os termos **endêmico** e **cosmopolita**. Um organismo **cosmopolita** é aquele dotado de uma grande distribuição geográfica (em escala continental). Já um organismo **endêmico** (indígena ou nativo) é aquele que possui uma distribuição restrita a uma determinada região geográfica (Mendes, 1988). O grau de endemismo depende do nível taxonômico abordado. Assim, uma família pode ser cosmopolita (ocorrer em quase todos os continentes, p. ex.), enquanto um gênero ou uma espécie desta mesma família pode ser endêmico(a) de uma região (em um único continente).

A origem da biogeografia é atribuída a Buffon que, em 1761, declarou que o “Velho” e o “Novo” mundos não tinham espécies de mamíferos em comum. Esta observação levou à formulação da “Lei de Buffon”, a qual postulava que diferentes regiões do globo, embora às vezes compartilhando as mesmas condições ambientais, eram habitadas por diferentes espécies de animais e plantas (Myers & Giller, 1988). Alfred Wallace e outros biogeógrafos pioneiros perceberam que muitos *taxa* endêmicos apresentavam distribuições que se sobrepunham parcialmente dentro da mesma área geográfica – distribuições congruentes (Futuyma, 1993). A partir disso, estabeleceram os chamados **reinos biogeográficos**, os quais representam extensas áreas geográficas (em escala continental) caracterizadas por um grande conjunto de *taxa* endêmicos. Um exemplo clássico é a fauna de marsupiais da Austrália, onde cangurus, coalas e outros mamíferos são endêmicos daquele continente. No interior e nas bordas dos reinos, as **barreiras** à dispersão definem, muitas vezes, os limites

entre associações de espécies. Qualquer obstáculo à dispersão, seja de natureza abiótica (parâmetros físico-químicos) ou biótica (parâmetros biológicos), denomina-se **barreira biogeográfica**. Há vários tipos de barreiras que influem na distribuição dos organismos:

- no meio terrestre: mares, grandes rios, cadeias de montanhas, desertos, tipos de clima, descontinuidades na vegetação;
- no meio aquático: variações de salinidade, temperatura, profundidade, tipos de substrato e luminosidade.

A parte da biogeografia que estuda a distribuição geográfica dos organismos do passado recebe o nome de **paleobiogeografia**. Através da aplicação de seus conceitos, é possível detectar a influência das "paleobarreiras" na distribuição dos organismos pretéritos (Mendes, 1988). Daí a importância de se entender, em paleontologia, os princípios básicos da biogeografia.

O estudo das distribuições geográficas dos organismos pode ser dividido em **biogeografia histórica** e **biogeografia ecológica**. O botânico Augustin Pyrame de Candolle (1778-1841), ao definir estes termos, reconheceu que as explicações "*ecológicas*" dependiam de "*causas físicas operando no tempo presente*", enquanto que as "*históricas*" estavam relacionadas a "*causas que não mais existem hoje*" (Nelson & Platnick, 1984). Os biogeógrafos históricos tenderiam, portanto, a ver as distribuições como consequência de acontecimentos passados, como por exemplo a deriva dos continentes, ao passo que os biogeógrafos ecológicos tenderiam a relacionar as distribuições com fatores contemporâneos, como as interações interespecíficas ou a distribuição dos habitats (Futuyma, 1993). Com base nisso, Wiley (1981) define:

- **biogeografia histórica**, como o estudo das distribuições espacial e temporal dos organismos (ao nível taxonômico), sendo as explicações para estas distribuições baseadas em eventos históricos passados;
- **biogeografia ecológica**, como o estudo da dispersão dos organismos (ao nível do indivíduo ou de populações locais) e dos mecanismos que a mantêm ou a modificam.

Esses dois enfoques sobrepõem-se e, na maioria dos casos, tanto processos históricos como ecológicos devem ser levados em conta na compreensão dos padrões de distribuição dos organismos abordados. Muitos padrões históricos têm, em última análise, bases ecológicas, e a dispersão tem um componente histórico,

bem como um ecológico. Entretanto, a meta e o interesse do biogeógrafo ecológico relacionam-se mais com a ecologia do que com a sistemática, enquanto que o oposto é verdadeiro para o biogeógrafo histórico. O primeiro está interessado na dinâmica das biotas como uma unidade ecológica e o segundo está interessado na origem e relação de parentesco entre as biotas (Wiley, 1981).

Para os paleontólogos, a biogeografia histórica é o que normalmente interessa, uma vez que a biogeografia ecológica, por definição, tem pouca aplicabilidade em paleontologia, seja porque trata da distribuição dos organismos atuais, seja porque trabalha apenas ao nível das evidências ecológicas, difíceis de serem totalmente elucidadas em estudos paleontológicos. Além disso, o registro fóssil é um importante elemento dentro do campo da biogeografia histórica, auxiliando inclusive na compreensão da distribuição dos grupos atuais, como será visto adiante.

A. Biogeografia Histórica: Dispersão versus Vicariância

Inicialmente, deve-se analisar quais são as causas da distribuição dos organismos segundo a biogeografia histórica. A atual distribuição de um táxon em uma determinada área hoje pode ser devido a duas razões históricas:

- seus ancestrais originalmente já ocorriam lá e seus descendentes sobreviveram até os dias presentes;
- seus ancestrais originalmente ocorriam em algum outro lugar e depois eles (ou seus descendentes) dispersaram-se para esta nova área, onde seus descendentes sobrevivem até hoje (Nelson & Platnick, 1984).

Estas duas razões caracterizam dois tipos de explicação histórica: **dispersão** e **vicariância**. **Dispersão** ocorre quando parte de uma população ancestral, de distribuição limitada por uma barreira biogeográfica, consegue atravessá-la, colonizando uma nova área além da barreira. Se os membros da população colonizadora permanecerem isolados dos membros da área de origem, eles eventualmente evoluirão para um táxon distinto (figura 7.6A). **Vicariância** ocorre quando uma população ancestral é dividida em pelo menos duas subpopulações devido ao surgimento de uma barreira geográfica intransponível; com o tempo as subpopulações evoluem para diferentes *taxa* (figura 7.6B). Por-

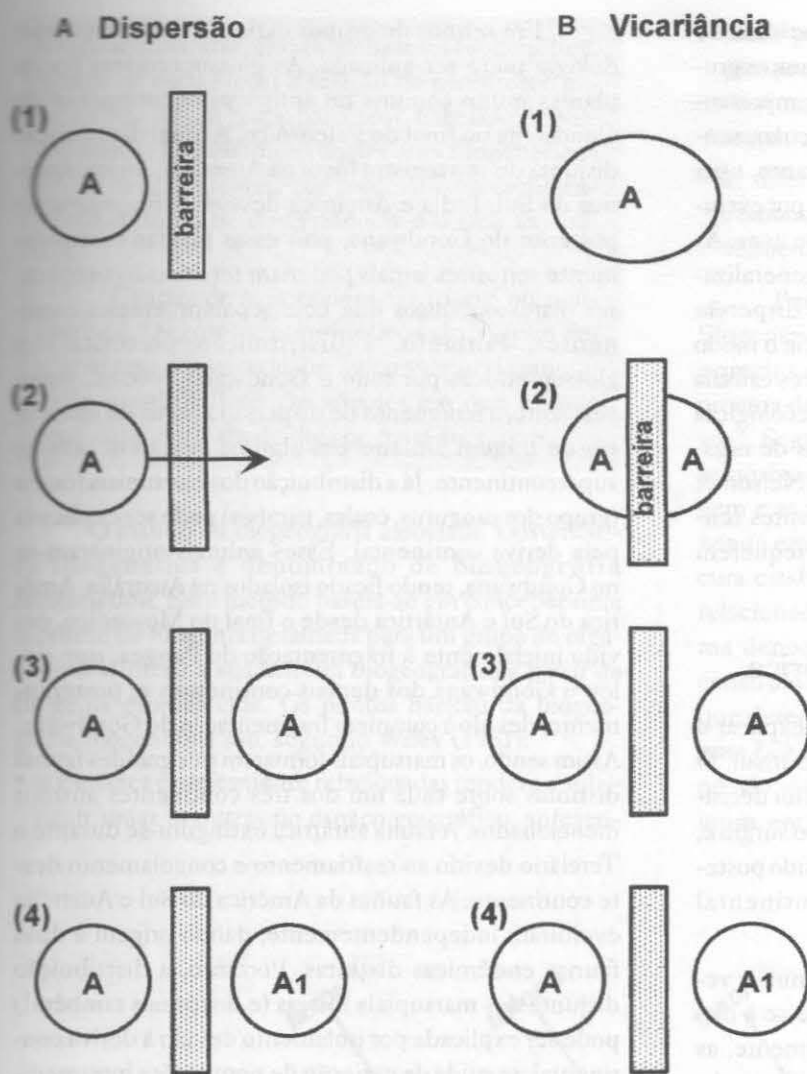


Figura 7.6 Processos de distribuição geográfica *versus* especiação. (A) Dispersão: (1) população ancestral da espécie A distribuída em uma determinada área limitada por uma barreira geográfica; (2) dispersão de parte da população através da barreira; (3) formação de duas populações da espécie A; (4) subsequente diferenciação das populações com o surgimento da espécie A₁. (B) Vicariância: (1) população ancestral da espécie A distribuída em uma determinada área; (2) aparecimento de uma barreira biogeográfica dentro da área de distribuição da espécie A; (3) formação de duas populações da espécie A de cada lado da barreira; (4) subsequente diferenciação das populações com o surgimento da espécie A₁ (modificado de Nelson & Platnick, 1984).

tanto, no fenômeno da vicariância o aparecimento da barreira é visto como “a causa da disjunção” (separação da população em subpopulações). Logo, a barreira tem a idade da disjunção. No fenômeno de dispersão a barreira é anterior à disjunção e não pode ser apontada como a causa desta (Nelson & Platnick, 1984). Deve-se ressaltar que a distribuição disjunta de um táxon ou de um grupo taxonômico qualquer recebe o nome de “padrão vicariante”. A constatação de um padrão vicariante de distribuição não explica em si o fenômeno (dispersão \times vicariância) que o originou, pois o padrão vicariante (distribuição disjunta) pode surgir não só através das barreiras ocasionadas pelas mudanças na distribuição das terras e continentes (ação da deriva continental), mas também pela extinção de populações intermediárias relacionada a alterações no ambiente (Futuyma, 1993).

Como exemplo de dispersão temos a atual distribuição de certos mamíferos placentários (gatos, antas, veados) na América do Sul, uma vez que estes emigraram da América do Norte, no final do Plioceno, através do Istmo do Panamá (ver Mendes, 1988). Em termos de vicariância, a distribuição das aves ratitas (emas, avestruzes, casuares, emus) na América do Sul, África e Australásia, pode ser explicada pela fragmentação do antigo supercontinente do Gondwana durante o Mesozóico. Este evento provocou o isolamento deste grupo de aves em subgrupos, os quais sobreviveram independentemente em cada um dos atuais continentes resultantes da fragmentação do Gondwana (Futuyma, 1993).

Por último, deve-se salientar que as explicações relativas à dispersão e à vicariância diferem entre si, também, quanto ao seu grau de generalização: a dispersão

tende a explicar a distribuição de um grupo particular de organismos e a vicariância, a distribuição de muitos grupos ao mesmo tempo. Para a dispersão é fator importante o "modo de dispersão" de um grupo particular, sendo que este varia de grupo para grupo. Portanto, uma explicação possível para um grupo de aranhas, por exemplo, pode não ser aceitável para um grupo de aves. As explicações relativas à dispersão têm sua generalização limitada a grupos que tenham modos de dispersão semelhantes. Por outro lado, para a vicariância o modo de dispersão em si não é importante. Os fatores causais da vicariância são mudanças geológicas e ecológicas que afetam simultaneamente muitos grupos de organismos com diferentes modos de dispersão (Nelson & Platnick, 1984). Logo, as explicações vicariantes tendem a explicar padrões de distribuição que requerem uma explanação mais geral (Wiley, 1981).

B. Métodos em Biogeografia Histórica

Uma das melhores ferramentas para explicar a distribuição de um grupo é um bom registro fóssil. O registro fóssil pode ser empregado como um fator decisivo para determinar-se quando e onde um grupo surgiu e, conseqüentemente, se ele poderia ou não ter sido posteriormente fragmentado pela deriva continental (Futuyma, 1993).

A distribuição pretérita de um grupo muitas vezes esclarece se a sua distribuição atual deve-se à dispersão ou à vicariância. Por exemplo, atualmente, as antas (*Tapiridae*) distribuem-se pela América Tropical e Malásia. O grupo surgiu no Terciário, quando os atuais continentes já se achavam separados. Fósseis de tapídeos são encontrados na América do Norte, Ásia e Europa desde o início do Terciário Superior até o Pleistoceno, mostrando que este grupo possuía uma ampla distribuição no passado. Na América do sul, os tapídeos só chegaram no Pleistoceno, vindos da América do Norte, através do Istmo do Panamá. A atual distribuição disjunta das antas deve-se à extinção de populações intermediárias na Europa, Ásia e América do Norte e representa vestígio de um grupo que se dispersou através da Eurásia e Américas. Já grupos mais antigos indicam, através do registro fóssil, que a deriva dos continentes pode explicar melhor suas distribuições atuais. Os sapos pípidos da América do Sul e África, por exemplo, são conhecidos em ambos os continentes, desde o final do Mesozóico, quando estes ainda estavam parcialmente unidos. Portanto, a posterior separação da América do Sul e África explica a atual distribuição disjunta deste grupo.

Em termos de grupos extintos, a mesma metodologia pode ser aplicada. As glossopterídeas foram plantas muito comuns no antigo supercontinente do Gondwana no final do Paleozóico. A atual distribuição disjunta de seu registro fóssil na Austrália, África, América do Sul, Índia e Antártica deve-se à fragmentação posterior do Gondwana, pois essas plantas exclusivamente terrestres jamais poderiam ter cruzado os extensos mares oceânicos que hoje separam aqueles continentes. Portanto, a distribuição pretérita das glossopterídeas por todo o Gondwana deve-se, possivelmente, a fenômenos de dispersão a partir de um centro de origem situado em alguma região do antigo supercontinente. Já a distribuição dos marsupiais fósseis (grupo dos cangurus, coalas, gambás) pode ser explicada pela deriva continental. Esses animais originaram-se no Gondwana, tendo ficado isolados na Austrália, América do Sul e Antártica desde o final do Mesozóico, devido inicialmente à fragmentação do Pangea, que isolou o Gondwana dos demais continentes e, posteriormente, devido à completa fragmentação do Gondwana. Assim sendo, os marsupiais formaram três grandes faunas distintas sobre cada um dos três continentes austrais mencionados. A fauna antártica extinguiu-se durante o Terciário devido ao resfriamento e congelamento deste continente. As faunas da América do Sul e Austrália evoluíram independentemente, dando origem a duas faunas endêmicas distintas. Portanto, a distribuição disjunta dos marsupiais fósseis (e dos atuais também!) pode ser explicada por isolamento devido à deriva continental, seguida da extinção de populações intermediárias.

Na ausência de um registro fóssil adequado, a história da distribuição de um grupo pode ser inferida, muitas vezes, a partir da **análise filogenética**. Neste caso, a biogeografia histórica depende inteiramente de uma taxonomia filogeneticamente correta. Não se pode tentar explicar a distribuição de um táxon sem que seus membros possuam realmente um ancestral comum, ou em outras palavras, constituam um grupo **monofilético**. Muitas vezes é possível inferir que um grupo se originou numa área e se dispersou para outra, se a filogenia do grupo for determinada pela cladística ou por métodos semelhantes (Futuyma, 1993).

Filogenia, monofilia e polifilia

Filogenia é a genealogia de um grupo de *taxa*, tais como espécies, gêneros, etc. As análises

filogenéticas, através da **sistemática filogenética**, procuram estabelecer a relação de parentesco entre os *taxa* de um grupo particular. Este tipo de análise resulta na construção de **árvores filogenéticas** (p. ex. os cladogramas) que procuram representar as diversas linhas de descendência dos *taxa* analisados.

Grupos de *taxa* podem ser **mono** ou **poli**-filéticos. Os grupos **monofiléticos** são aqueles em que os *taxa* derivam de um único ancestral comum. Grupos **polifiléticos** são aqueles em que os *taxa* analisados derivam de dois ou mais ancestrais.

O estudo da biogeografia associado à sistemática filogenética é denominado de **biogeografia filogenética**. Este método baseia-se em conceber uma hipótese de filogenia detalhada para um grupo de organismos e inferir a sua história biogeográfica a partir da filogenia estabelecida. Os pontos básicos da biogeografia filogenética são, segundo Wiley (1981):

- as espécies estreitamente relacionadas tendem a substituir umas às outras no espaço geográfico, apresen-

tando padrões disjuntos (= vicariantes) de distribuição; *taxa* superiores (gêneros, famílias, ordens) podem também ser vicariantes, mas frequentemente demonstram graus de superposição geográfica;

- se diferentes grupos de organismos monofiléticos demonstram o mesmo padrão geográfico, eles provavelmente dividem a mesma história biogeográfica.

Para se aplicar os conceitos da biogeografia filogenética, utilizam-se dois métodos principais. O primeiro é conhecido como **regra da progressão** e procura descobrir a área ocupada pelos "tipos primitivos". Segundo esta regra, espera-se encontrar os tipos primitivos de um grupo persistindo na sua área de origem e as formas mais especializadas ou derivadas, vivendo em áreas mais remotas. O segundo método procura estabelecer como os grupos de organismos estão relacionados filogeneticamente através de um diagrama denominado **cladograma**. Os **cladogramas** são construídos tendo como base as características únicas que determinam os distintos grupos de organismos (figura 7.7). Assim, se as características únicas de cada grupo são indicativas da existência de um ancestral comum, então os cladogramas representam também rela-

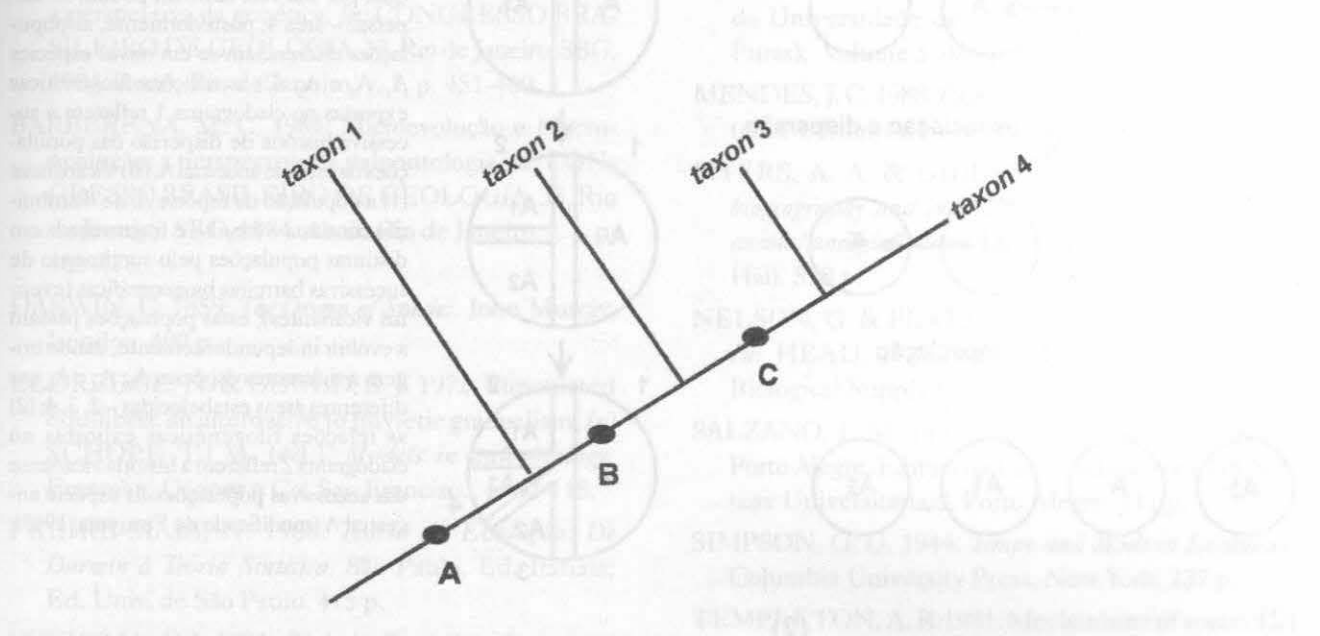


Figura 7.7 Cladogramas como indicadores de relações filogenéticas. No cladograma apresentado pode-se verificar que: as características unicamente divididas entre os *taxa* 3 e 4 definem este grupo e não são encontradas nos *taxa* 1 e 2; as características unicamente divididas entre os *taxa* 2, 3 e 4 definem este grupo e não são encontradas no *taxon* 1. Se as características únicas de cada grupo indicam a existência de um ancestral comum, então os cladogramas representam relações evolutivas de parentesco. No caso deste cladograma pode-se admitir que os *taxa* 3 e 4 têm um ancestral comum C, o qual não é ancestral dos *taxa* 1 ou 2; que os *taxa* 2, 3 e 4 têm um ancestral comum B, o qual não é ancestral do *taxon* 1; e que todos os *taxa* possuem um único ancestral comum A. Com isso, o cladograma representa a filogenia (= história evolutiva) deste grupo de *taxa* e mostra a seqüência de divergência (ou diferenciação) dos *taxa* a partir de seus ancestrais comuns. O grupo em questão pode ser considerado monofilético, pois todos os seus *taxa* (1, 2, 3 e 4) possuem um ancestral comum A (modificado de Nelson & Platnick, 1984).

ções evolutivas de parentesco (Nelson & Platnick, 1984).

A partir de relações filogenéticas estabelecidas nos cladogramas, pode-se inferir dispersão ou vicariância. Se espécies consideradas ancestrais (= "tipos primitivos") ocorrerem em uma área 1 e se as espécies de uma área 2 forem "grupo irmão" (ou seja, intimamente relacionadas) das espécies da área 1, provavelmente a área 1 é a área de origem do grupo todo.

Neste caso, temos uma história de dispersão (figura 7.8A). Por outro lado, se uma ampla região habitada por um táxon sofrer uma sucessiva fragmentação em áreas menores e isoladas, as relações entre os *taxa* derivados do táxon ancestral devem refletir a história da fragmentação. Esta é uma história de vicariância (figura 7.8B).

Pode-se ainda, em vista a compreender um processo vicariante, elaborar o chamado **cladograma geográfico**. Este é um cladograma que especifica apenas

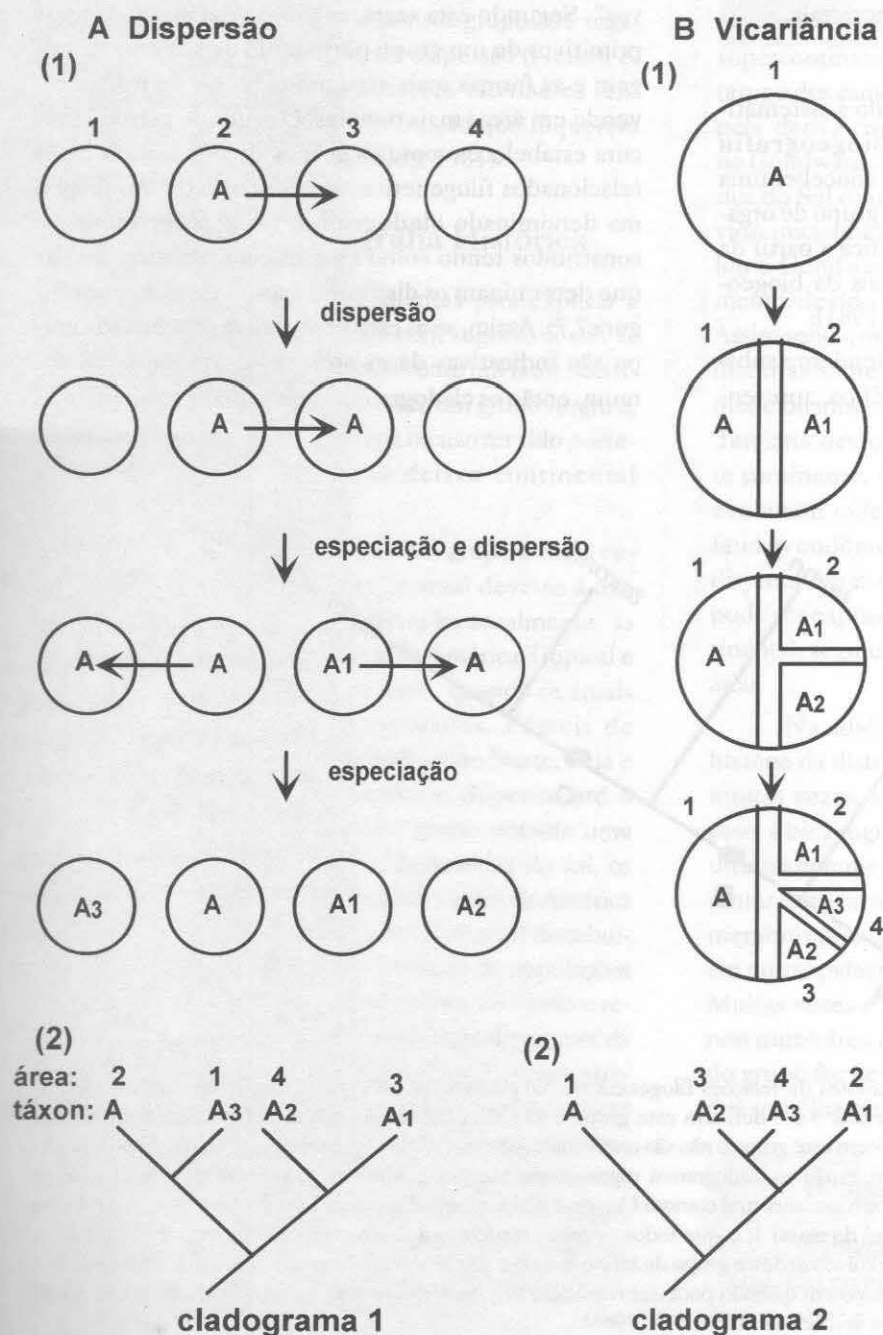


Figura 7.8 Relações cladísticas como indicadoras da história biogeográfica. (A) Dispersão: (1) a partir de uma área-fonte – 2 – parte da população da espécie A dispersa-se para outras áreas – 1 e 3 – dando origem a novas populações que, por sua vez, também podem se dispersar – área 4; posteriormente, as populações diferenciam-se em novas espécies A_1 , A_2 e A_3 . (2) as relações filogenéticas expostas no cladograma 1 refletem a sucessiva história de dispersão das populações da espécie ancestral A. (B) Vicariância: (1) a população da espécie A, de distribuição contínua – área 1 – é fragmentada em distintas populações pelo surgimento de sucessivas barreiras biogeográficas (eventos vicariantes); estas populações passam a evoluir independentemente, dando origem a diferentes espécies A_1 , A_2 e A_3 nas diferentes áreas estabelecidas – 2, 3, 4; (2) as relações filogenéticas expostas no cladograma 2 refletem a história vicariante das sucessivas populações da espécie ancestral A (modificado de Futuyma, 1993).

a relação entre as várias áreas em estudo, sem referência alguma aos organismos que as habitam. Tais cladogramas são obtidos a partir tanto de informações biológicas (análise dos cladogramas dos organismos), quanto de informações geológicas (análise dos eventos geológicos). Eles são muito fáceis de ser construídos ao nível continental, mas são muito difíceis de ser elaborados para pequenas áreas geográficas, uma vez que são necessários dados geológicos e geográficos bastante precisos. A técnica consiste em comparar um cladograma geográfico das áreas estudadas com os vários cladogramas dos distintos organismos (cladogramas biológicos) que as habitam. Se houver uma correspondência entre o cladograma geográfico e os cladogramas biológicos, então pode-se inferir que as causas associadas com o cladograma geográfico possam, também, ter causado as seqüências filogenéticas de diferenciação dos *taxa* (ou especiação, no caso de espécies) observadas nos cladogramas biológicos (Wiley, 1981).

Referências

- ARAÚJO, A. M. 1984. Microevolução e Macroevolução: a perspectiva da genética. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33. Rio de Janeiro, SBG, 1984. *Anais*. Rio de Janeiro, v. 1, p. 451-460.
- BARBERENA, M. C. 1984. Microevolução e Macroevolução: a perspectiva da paleontologia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33, Rio de Janeiro, SBG, 1984. *Anais*. Rio de Janeiro, v. 1, p. 465-476.
- DARWIN, C. 1859. *The Origin of Species*. John Murray, London. 490 p.
- ELDREDGE, N. & GOULD, S. J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, In: SCHOPF, T.J.M. (ed.). *Models in paleobiology*. Freeman, Cooper e Co, San Francisco, p. 82-115.
- FREIRE-MAIA, N. 1988. *Teoria da Evolução: De Darwin à Teoria Sintética*. São Paulo, Ed. Itatiaia, Ed. Univ. de São Paulo. 415 p.
- FUTUYMA, D.J. 1993. *Biologia Evolutiva*. Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, Ribeirão Preto. 631 p.
- GOLDSCHMIDT, R. 1940. *The material basis of evolution*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- GOULD, S. J. 1982. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In: MILKMAN, R. (ed.). *Perspectives on Evolution*, Sinauer Associates, Inc. publishers Sunderland, Massachusetts, p. 5-104.
- GOULD, S. J. 1991. *Seta do Tempo Ciclo do Tempo, mito e metáfora na descoberta do tempo geológico*. Companhia das Letras. 221 p.
- GOULD, S. J. & ELDREDGE, N. 1977. Punctuated Equilibria: The Tempo and Mode of Evolution Reconsidered. *Paleobiology*, 3:115-151.
- GRANT, V. 1991. *The Evolutionary Process, a Critical Study of Evolutionary Theory*. Columbia University Press, New York. 487 p.
- HUTTON, J. 1788. Theory of Earth. *Transactions of the Royal Society of Edimburg*, 1:209-305.
- LAMARCK, J. B. 1809. *Philosophie zoologique*. Paris, Denter.
- LYELL, C. (1830-1833). *Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface by reference to causes now in operation*, 3 v. London, John Murray.
- MALTHUS, T. R. 1798. *An essay on the principles of population*. London, J. Johnson.
- MAYR, E. 1977. *Populações, espécies e evolução*. Editora da Universidade de São Paulo, Série 3ª (Ciência Puras), Volume 5. 485 p.
- MENDES, J. C. 1988. *Paleontologia Básica*. T. A. Queiroz (ed.), Editora da Universidade de São Paulo. 347 p.
- MYERS, A. A. & GILLER, P. S. 1988. *Analytical biogeography and integrated approach to the study of animal and plant distributions*. London, Chapman & Hall. 578 p.
- NELSON, G. & PLATNICK, N. 1984. Introduction. In: HEAD, J. J. (ed.). *Biogeography*. Carolina Biological Supply Company, p. 3-16.
- SALZANO, F. M. 1993. *Biologia, Cultura e Evolução*. Porto Alegre, Editora da Universidade/UFRGS, Síntese Universitária/8, Porto Alegre. 111 p.
- SIMPSON, G. G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York. 237 p.
- TEMPLETON, A. R. 1981. Mechanisms of speciation – a population genetic approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:23-48.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics, the Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons, New York. 439 p.

EXTINÇÕES

Cesar Leandro Schultz

A idéia de que uma espécie inteira de criaturas pudesse desaparecer para sempre não era aceita pela maioria das pessoas até meados do século XVIII. Naquela época, o achado de fósseis que não podiam ser atribuídos a nenhuma forma vivente eram “explicados” como sendo pertencentes a organismos que viviam em lugares remotos da Terra, e que cedo ou tarde seriam encontrados. Esta concepção tem muito a ver com o relato bíblico de uma criação de espécies já “prontas” e simultâneas. Na visão criacionista da época, todas as espécies foram criadas por Deus na aurora do mundo e permaneceriam até hoje como sempre foram: sem mudanças (logo, não haveria evolução e nem extinção).

Entretanto, fósseis “inexplicáveis” continuavam se avolumando, enquanto os locais mais recônditos da Terra iam sendo explorados e não revelavam a presença de nenhuma destas criaturas ainda vivas. Em 1798, finalmente, Georges Cuvier, com sua autoridade de naturalista mundialmente conhecido, após definir que os elefantes da África e da Índia pertenciam a espécies distintas, demonstrou que os mamutes fósseis da Europa e da Sibéria eram diferentes de qualquer uma das espécies viventes de elefantes (Smith, 1993). Além disso, seriam animais tão grandes que era impossível que pudessem ainda estar vivos em algum lugar sem serem percebidos pelo olhar humano. Assim sendo, tinham de estar extintos. Ironicamente, Cuvier não acreditava na evolução das espécies, mas ao demonstrar

que as extinções eram possíveis, abriu um importante caminho para o fortalecimento da teoria evolucionista.



Os Diferentes Tipos de Extinções

Mas que tipos de fenômenos podem fazer com que uma espécie desapareça totalmente? Sabemos que muitos animais e plantas já foram extintos ou estão correndo este risco em virtude da atitude predatória do Homem frente à natureza. Mas e antes do *Homo sapiens*? Como explicar a extinção conjunta de predadores e presas? Por quê algumas espécies se extinguem e outras não? Por quê algumas extinções afetam às vezes poucas espécies (ou mesmo uma única) e outras podem exterminar mais da metade da vida do Planeta?

Esta última questão tem sido, historicamente, uma das mais discutidas, sendo que duas diferentes escalas de abordagem são normalmente utilizadas.

Extinções de menor escala

PSEUDO-EXTINÇÃO OU EXTINÇÃO FILÉTICA

A relação entre Extinção e Evolução, há pouco citada, para muitos não visível num primeiro momento, é extremamente importante, pois uma das causas de

Extinção é justamente a Evolução! Senão vejamos: um dos pressupostos evolucionistas é justamente o fato de que as espécies não são estáticas e imutáveis ao longo do tempo. Ao contrário, como demonstrou Charles Darwin, as interações dos organismos com o meio que os cerca (incluindo outras formas de vida), geram pressões seletivas às quais estes organismos têm que se adaptar, e isso ocasiona mudanças morfológicas nos mesmos através das gerações. A consequência disso é que, paulatinamente, um indivíduo de uma determinada espécie pode chegar a se tornar tão diferente daqueles de outras gerações passadas que seria difícil, se pudessem ser colocados lado a lado, considerar que ainda pertencessem à mesma espécie.

Este tipo de processo, em que os descendentes de uma população original se modificam ao ponto de serem considerados como uma nova espécie e a espécie original como extinta, é chamado **extinção filética** ou **pseudo-extinção**.

Já é difícil imaginar, mesmo num exemplo teórico, qual seria o ponto exato em que teríamos esta mudança de uma espécie para outra. Imagine então a tarefa de um paleontólogo, que dispõe apenas de uns poucos fósseis representando, cada um deles, apenas uma entre as milhares de gerações envolvidas neste processo de mudança. Assim sendo, este ponto de extinção de uma espécie e surgimento de outra é totalmente arbitrário, pois baseia-se apenas nas eventuais diferenças morfológicas encontradas nas partes que foram preservadas dos espécimes fósseis. Em outras palavras, uma grande parte da informação sobre os organismos originais se perde de qualquer maneira, pois apenas uma fração dos mesmos se preserva.

Com base neste processo contínuo de mudança, estima-se que as espécies tendem a durar, em média, entre um e dois milhões de anos, tempo após o qual os indivíduos já estão tão diferentes da forma original que passam a ser um novo *taxon*.

EXTINÇÕES DECORRENTES DAS INTERAÇÕES ENTRE OS ORGANISMOS VIVOS

Existem várias situações teóricas em que a simples interação entre os organismos, no dia-a-dia e ao longo dos séculos e milênios, poderia levar à extinção de uma ou mais espécies, sem deixar descendentes. Estes tipos de extinção são denominados "de fundo" (*background extinctions*), na comparação com os casos excepcionais das grandes extinções (ou "extinções em massa") que veremos adiante.

Um exemplo seria o surgimento de algum predador particularmente eficiente e que não dependesse fun-

damentalmente de uma determinada presa para se alimentar (condição que tenderia a estabelecer um equilíbrio entre as populações de predador e presa, ou ambos seriam extintos). Dentre as várias opções de presas, ele poderia eliminar totalmente uma delas. Este tipo de extinção pode ser bem exemplificado pela ação do *Homo sapiens* desde o seu surgimento, tendo levado (e continuando a levar) inúmeras espécies à extinção.

Outro modelo seria o surgimento de uma espécie mais eficiente que passasse a competir com outra por um mesmo nicho. Isto ocorre, por exemplo, quando duas áreas isoladas desenvolvem, ao longo do tempo, suas respectivas cadeias alimentares, com espécies totalmente diferentes e, num dado momento, esse isolamento é quebrado e passa a existir a interação entre ambas. Isto aconteceu, de fato, por várias vezes ao longo da história, devido à deriva dos continentes, e também em escalas menores, dentro de um mesmo continente ou no fundo dos oceanos. No leito dos oceanos, esta situação pode ocorrer pela aproximação de duas placas continentais, cada uma com sua respectiva biota, ou por mudanças na circulação das correntes marinhas. Já no contexto terrestre, um exemplo clássico é o momento da união entre as Américas do Sul e do Norte, através da "ponte" formada pela recém-emersa América Central, ao final do Plioceno. A interação de faunas e floras que se segue, em casos como estes, não envolve apenas a competição direta por território e alimento entre espécies similares dos dois lados, mas também tem um importante componente invisível, representado pela guerra microscópica entre os diferentes tipos de pragas, parasitas e/ou microorganismos transmissores de doenças trazidos de ambas as regiões.

Quando existe uma relação direta entre uma espécie e um tipo particular de fonte alimentar, a extinção desta última pode levar à extinção da primeira, às vezes numa reação em cadeia, começando numa planta, passando por um herbívoro e terminando num carnívoro. Da mesma forma, espécies que mantêm entre si relações ecológicas muito estreitas (mutualismo, parasitismo, comensalismo) podem se extinguir juntas se uma delas for de algum modo levada ao desaparecimento.

Graham (1986) discute as extinções do final do Pleistoceno, envolvendo, entre outros, a fauna de mamíferos gigantes então existente. Segundo o mesmo, vários autores atribuem este evento de extinção à predação intensa efetuada pelos humanos paleolíticos. Para Graham (1986), no entanto, a mesma ocorreu em decorrência de mudanças climáticas (estágios glaciais/interglaciais) que desencadearam a necessidade de uma "reorganização biótica". A destruição de alguns habitats, decorrente do

avanço do frio, forçou uma mistura de biotas austrais e boreais nas áreas mais quentes, enquanto as mudanças na vegetação (florestas dando lugar a savanas ou vice-versa), dependendo das latitudes e das flutuações climáticas, tiveram impacto direto sobre a cadeia alimentar animal, especialmente entre os consumidores primários. Herbívoros que viviam em habitats separados passaram a ocupar – e competir – pelo mesmo espaço e pelas mesmas plantas, trazendo atrás deles os carnívoros, e este desequilíbrio gerou uma crise entre a biota, levando várias espécies à extinção.

Extinções em larga escala ou extinções em massa

Todos os tipos de extinção até agora citados são considerados “normais” e/ou “de fundo” dentro do processo de interação entre os organismos e o planeta como um todo. Em alguns momentos da história da Terra, entretanto, surgiram situações em que uma significativa porção de tudo o que era vivo no planeta foi totalmente eliminada. Estes episódios são chamados de **extinções em massa**, sendo o mais famoso deles aquele que envolve o fim dos dinossauros, no limite Cretáceo-Terciário, embora o

de mais larga escala tenha sido o que marca o limite Permiano-Triássico.

Não existe um percentual definido que determine quando uma extinção é considerada “em massa”, mas os episódios mais citados costumam apresentar valores mínimos entre dez e vinte por cento de todas as espécies de uma comunidade. Um exemplo é a do final do Permiano, quando houve a extinção de mais de 75% das espécies. Foram constatados no registro fóssil pelo menos sete picos de extinções em massa, do Cambriano até o presente, em que foi ultrapassada a marca de 40% de extinção de gêneros marinhos (figura 8.1).

O estudo das extinções em massa tem atraído uma maior atenção dos pesquisadores nas últimas décadas, mas ainda são poucos os episódios desse tipo que estão razoavelmente bem explicados. Seja como for, parece claro que eles não foram determinados por uma única causa, e o rol dos agentes potenciais que podem, sozinhos ou combinados, terem sido os responsáveis por estas extinções, começa com causas terrestres de grande escala (deriva continental, tectônica, vulcanismo) e chega aos componentes extraterrestres (por exemplo: impacto de meteoros e radiações cósmicas).

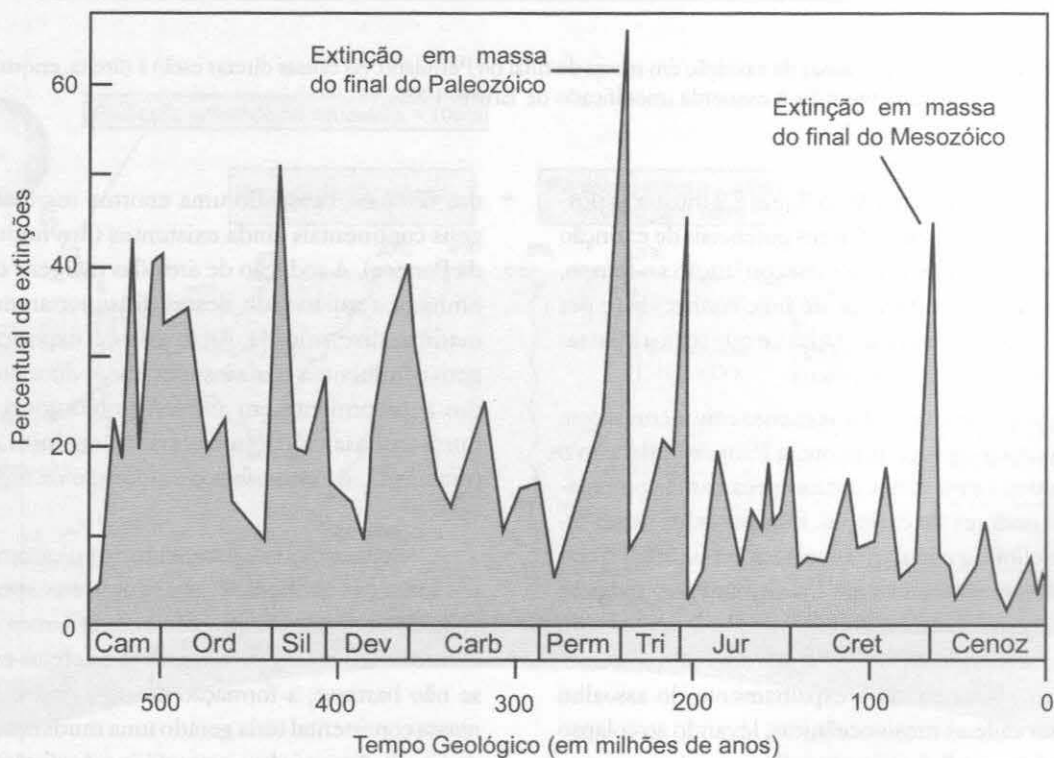


Figura 8.1 Percentagens de extinções entre os gêneros de invertebrados marinhos ao longo do Fanerozóico (modificado de Erwin, 1993).

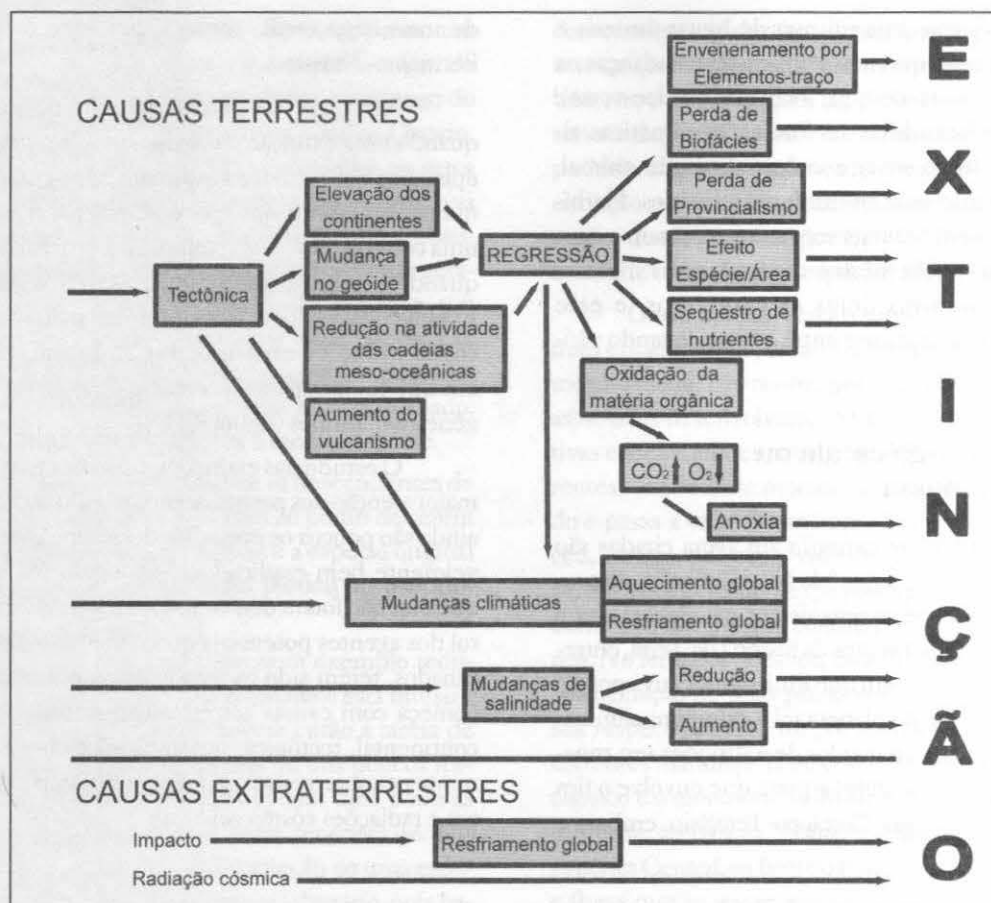


Figura 8.2 As possíveis causas da extinção em massa do final do Permiano. As causas diretas estão à direita, enquanto as causas indiretas estão progressivamente mais à esquerda (modificado de Erwin, 1993).

O modelo apresentado na figura 8.2 mostra as possíveis interações entre vários fatores potenciais de extinção que resultaram, justamente por sua conjunção no tempo, na maior de todas as extinções até hoje conhecida (e por isso mesmo uma das mais estudadas), e que marca a passagem do Permiano para o Triássico.

A aproximação de todas as massas continentais para formar um único supercontinente, a Pangea, teria sido o estopim que acionou vários outros mecanismos potencialmente causadores de extinção. Os resultados dessa fusão sobre o clima, a circulação oceânica e a biosfera como um todo teriam sido enormes. Primeiramente, todas as áreas de margens continentais entre as placas teriam sido destruídas, acabando com a vida marinha ali existente. Também ter-se-ia cessado o espalhamento do assoalho oceânico nas cadeias meso-oceânicas, levando ao colapso e ao "afundamento" das mesmas. Sem o volume representado por estas imensas cadeias de montanhas, o espaço anteriormente ocupado por elas foi preenchido pela água

dos oceanos, causando uma enorme regressão nas margens continentais ainda existentes (nos limites externos da Pangea). A redução de área das margens continentais limitaria a capacidade destas de suportarem uma biota marinha diversificada. Além disso, a exposição das margens continentais traria à superfície sedimentos depositados anteriormente em ambientes redutores, resultando numa intensa oxidação da matéria orgânica ali presente (tirando O₂ da atmosfera e sufocando os organismos vivos).

Somemos a isto o aumento do vulcanismo que ocorreu sobre os continentes (jogando gases, especialmente o CO₂, diretamente na atmosfera), e teríamos um aquecimento da atmosfera, pelo aumento do efeito-estufa. Como se não bastasse, a formação de uma única e gigantesca massa continental teria gerado uma mudança nos padrões de circulação marinha e atmosférica. As distâncias entre as bordas do continente e o centro seriam tão grandes que a umidade trazida dos oceanos pelos ventos não conseguia

ria chegar ao interior. Esta combinação de efeitos, somada ao aquecimento global anteriormente citado, faria com que houvesse uma enorme desertificação em toda a Pangea (de fato identificada pela deposição de espessos pacotes eólicos em quase todas as bacias desta época).

Em resumo, esta combinação de fatores tectônicos e climáticos teria afetado drasticamente tanto a flora quanto a fauna existentes, levando à extinção uma significativa parcela dos *taxa* então existentes.

O efeito estufa e a vida na Terra

Diariamente somos bombardeados com alertas de que o Homem está poluindo de tal maneira a atmosfera que o aumento do gás carbônico resultará num "efeito-estufa" que causará um aumento da temperatura do planeta, degelo das calotas polares e perturbação das condições atmosféricas. Entretanto, na composição da atmosfera terrestre, o gás carbônico (CO_2) representa menos de 0,5%, o que parece indicar, à primeira vista, que a sua imagem de grande vilão da história é improcedente. Entretanto, o CO_2 possui um alto potencial de absorção de calor, e é essa propriedade que o faz um elemento importante para

o equilíbrio do efeito-estufa. As partículas em suspensão, tanto sólidas quanto líquidas, na atmosfera da Terra, são chamadas de aerossóis. Os aerossóis e os gases interferem na taxa de incidência da luz solar sobre a superfície da Terra (figura 8.3), uma vez que absorvem, refletem ou desviam boa parte dos raios solares. Por causa deles, menos da metade da radiação solar consegue chegar à superfície. Além disso, a Terra também produz o seu próprio calor, parte do qual também é absorvido pela atmosfera e outro tanto é liberado para o espaço. Assim, a temperatura, na superfície da Terra, resulta da combinação da quantidade de calor absorvida a partir do sol com aquela provinda do interior do planeta. Como boa parte deste calor fica "presa" e circulando pelas camadas mais baixas da atmosfera, justamente onde se concentra a vida, esta região tem uma temperatura bem mais alta do que deveria. Sem o efeito-estufa, a superfície da Terra seria totalmente gelada e praticamente sem vida. Logo, o problema não está na **existência** do efeito-estufa, e sim na sua **variação** ao longo do tempo, que pode resultar num aquecimento ou resfriamento de todo o planeta, cujos efeitos podem contribuir para causar extinções.

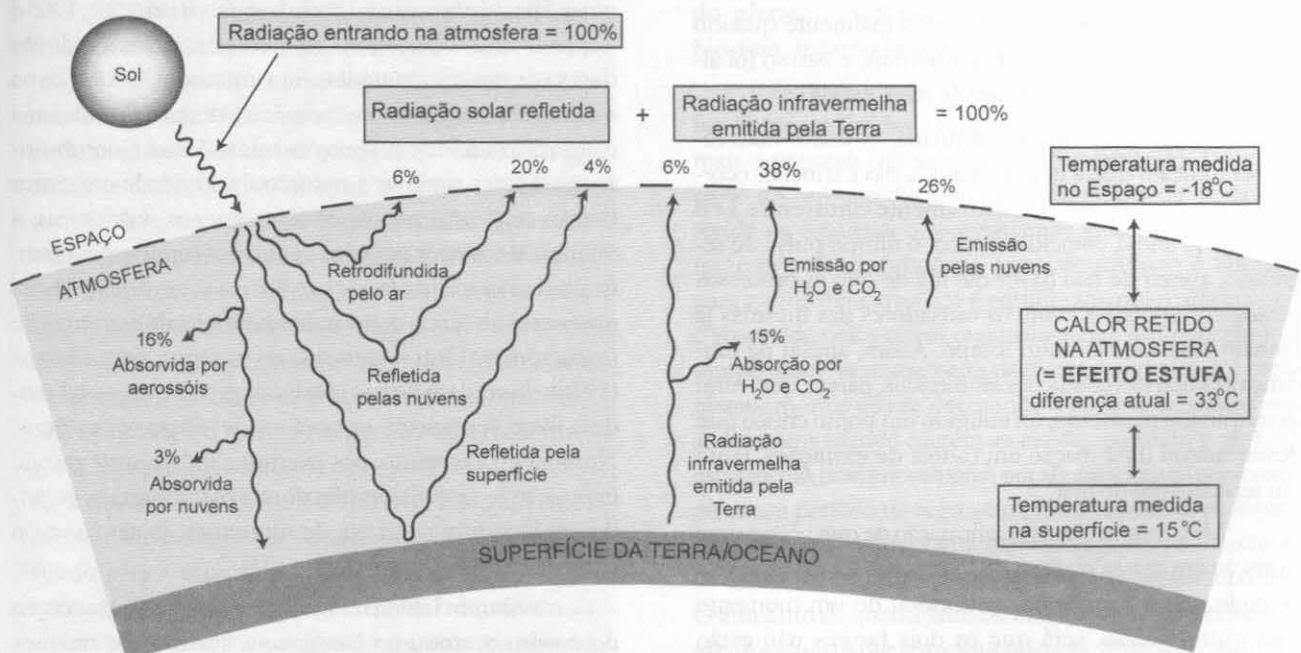


Figura 8.3 A origem do efeito-estufa natural: a Terra libera para o espaço a mesma quantidade de calor que recebe do Sol, mas parte do calor fica "preso" na atmosfera e esta se aquece significativamente.

As variações do efeito estufa podem ter várias causas, incluindo desde fatores bióticos (desequilíbrios na proporção entre animais e vegetais), passando pelos geológicos (variações climáticas cíclicas no planeta, tectônica, taxas de erosão e sedimentação, vulcanismo) até causas extraterrestres (impacto de meteoros).

Entretanto, uma questão sempre vem à tona quando se imagina a conjugação destes vários fatores para formar um cenário de destruição para os seres vivos: *Mas a formação da Pangea levou milhões de anos para acontecer, e nem todas as placas se chocaram simultaneamente. Assim, mesmo admitindo que todas as causas acima efetivamente atuaram durante a formação do supercontinente, nem todas as extinções teriam ocorrido ao mesmo tempo. Mas, então, as extinções em massa não seriam eventos catastróficos e sim graduais?*

Esta discussão coloca em cena um importante conceito denominado **taxa de extinção**, isto é, a quantidade de extinções por unidade de tempo. Até algumas décadas atrás, os autores consideravam as mudanças de diversidade numa escala de períodos geológicos (isto é, as extinções verificadas ao longo de todo o Cambriano, do Jurássico e outras). Uma vez que cada período dura dezenas de milhões de anos, o dado geral era muito pouco informativo quanto a esta taxa. Isto se devia ao fato de que uma abordagem com maior resolução dependeria de uma análise estratigráfica de maior precisão, principalmente quando envolvesse correlações intercontinentais, e isto só foi alcançado em anos mais recentes (Erwin, 1993).

No caso da extinção permiana, os dados mais recentes indicam que a grande maioria das extinções ocorreu num espaço de tempo relativamente curto (entre 3 e 8 milhões de anos), coincidindo com o último pulso de regressão, apesar de não haver dúvida de que os processos geológicos arrolados como os causadores das mesmas já vinham atuando há muito tempo. Assim, apesar da mudança gradual das condições ambientais, parece que, num determinado momento, foi atingido um ponto crítico que desencadeou uma reação em cadeia de extinções, tanto em terra quanto no mar.

Mas, mesmo com a confirmação de que houve uma extinção em massa no final do Permiano, continua sendo verdade que a Pangea não se formou de um momento para outro. Então, será que os dois fatores não estão diretamente relacionados? Qual (ou quais) das causas citadas foram realmente as responsáveis por esta extinção (e por outras na história do planeta)?

Observando a figura 8.2, torna-se evidente a complexidade da tarefa de avaliar a influência individual de cada um dos fatores envolvidos (cada um deles um causador potencial de extinção) ou uma eventual combinação de alguns deles (ou de todos ao mesmo tempo!). Desse modo, é impossível definir com certeza qual foi a composição de fatores que levou ao ponto crítico que desencadeou a extinção em massa do final do Permiano. Mesmo que fosse possível, esta informação valeria apenas para *este* caso específico, porque em cada uma das outras grandes extinções os cenários (a começar pela configuração dos continentes) foram diferentes.

Entretanto, como a extinção do final do Permiano envolve a participação de quase todos os “vilões” conhecidos e é uma das mais bem estudadas, vamos avaliar, a seguir, com base principalmente nos trabalhos de Jablonski (1986) e Erwin (1993), o potencial de cada um dos processos listados na figura 8.2 como causadores de extinções.

1. Redução de Nutrientes

Os produtores primários, representados basicamente pelo fitoplâncton marinho, formam a base da cadeia alimentar, e qualquer variação significativa na sua quantidade pode causar sérios problemas ao ecossistema inteiro.

Os principais nutrientes consumidos pelos produtores primários são os minerais trazidos para os oceanos, provenientes da erosão das rochas continentais. Baseados nesse fato, vários autores (entre os quais Bramlette, 1965 e Tappan, 1982) elaboraram hipóteses nas quais a redução da taxa destes nutrientes levaria a uma redução drástica na quantidade dos produtores primários, desencadeando uma reação em cadeia de proporções catastróficas. Contribuiriam para estes cenários a redução de atividade orogênica (baixos relevos = menos erosão = menos nutrientes), a retenção de matéria orgânica dentro dos continentes (grandes turfeiras = camadas de carvão) e a acumulação destes nutrientes no fundo dos oceanos pela falta de correntes de ressurgência. Outros autores, no entanto, como Lipps (1970), discordam destas idéias, alegando que, se tal modelo fosse verdadeiro, os oceanos deveriam ser estéreis. No final do Permiano, por exemplo, houve uma grande exposição (e erosão) das plataformas continentais, gerando um aumento na oferta de nutrientes, justamente no auge da extinção.

Segundo Jablonski (1986), com a possível exceção do evento ocorrido no Devoniano Superior, as maiores extinções sempre estão associadas com episódios regressivos, embora a associação destes com outras causas potenciais permaneça incerta. Entretanto, segundo o mes-

mo autor, seria pouco provável que apenas o **Efeito Espécie-Área** (que é a relação direta entre o tamanho de uma área e o número de espécies que nela podem coexistir) pudesse, mesmo durante uma regressão, produzir extinções ao nível de famílias. A grande maioria destas famílias poderia persistir ao redor de ilhas oceânicas, que sofreriam, proporcionalmente, uma redução muito pequena nas respectivas áreas de águas rasas durante a regressão. A persistência destes refúgios de águas rasas durante episódios regressivos é atestado pela grande quantidade de *taxa* que parecem ter se extinguido durante um determinado evento e mais tarde ressurgem no registro (o chamado **Efeito Lázaro**). Isto determina que aparentes declínios na diversidade taxonômica, levando à extinção, só podem ser aceitos como genuínos se for possível demonstrar que sua magnitude supera a do Efeito Lázaro.

O ponto fundamental, porém, é que não há como negar que uma redução drástica nos produtores primários pode levar a uma reação em cadeia, com efeitos catastróficos, e que isto parece ter ocorrido várias vezes ao longo da história do planeta. Uma das causas potenciais mais prováveis, neste sentido, corresponderia a episódios de anoxia dos oceanos.

A influência das correntes marinhas sobre o clima do Planeta

Cada vez mais se tem constatado o quão intrínseca e variável é a interação entre o mar e a atmosfera, e o quanto esta relação interfere na vida sobre a Terra. Mudanças na circulação oceânica podem causar grandes mudanças climáticas (logo, também extinções). A rotação da Terra, combinada com o efeito de coriolise, faz com que as águas dos oceanos girem em imensos redemoinhos, um no sentido horário no hemisfério norte e outro no sentido anti-horário no hemisfério sul (figura 8.4). Nas zonas tropicais as águas superficiais são aquecidas e, pela evaporação, tornam-se mais salgadas (logo, mais densas) à medida em que migram para zonas mais frias. Esta água mais densa então esfria e afunda, retornando aos trópicos pelo fundo, onde irá recomençar o ciclo. Os locais de subida das águas frias do fundo para a superfície são denominados zonas de ressurgência e são fundamentais para o equilíbrio da cadeia alimentar, pois as águas sobem carregadas de nutrientes. Além disso, as correntes interferem no clima. Se não existisse a atual circulação oceânica, o

norte da Europa seria totalmente árido e gelado. Há pouco mais de 800 anos, os vikings que habitaram a Groenlândia assim a batizaram (*grün* = *verde* + *land* = *terra*) justamente por ser um oásis verdejante em meio ao gelo e ao frio da região, o que sugere que, naquela época, o percurso da corrente quente deveria passar mais a Oeste do que nos dias de hoje. No hemisfério sul, o exemplo mais conhecido da ação das correntes sobre o clima é o chamado “El Niño”, que ocorre quando há um excessivo aquecimento das águas do Pacífico em alto mar e não se forma a corrente de ressurgência na costa do Chile. Isto gera uma drástica redução na população planctônica e, conseqüentemente, em toda a cadeia alimentar, além dos efeitos climáticos conhecidos por todos.

2. Períodos de Anoxia/Estagnação nos Oceanos

Um dos mecanismos mais eficientes de tirar a vida de um animal é privá-lo do oxigênio. A maioria dos organismos vivos é totalmente adaptada ao nível “normal” de oxigênio da atmosfera, e qualquer diminuição significativa do mesmo é geralmente fatal. Um dos principais responsáveis por esta variação é justamente a quantidade de CO_2 na atmosfera, e as análises das rochas nos mostram que a quantidade deste composto se alterou muitas vezes ao longo da história do planeta, com conseqüências sobre o clima e a biosfera, mesmo sem a interferência do Homem.

As quantidades de CO_2 e de O_2 na atmosfera estão intimamente ligadas e relacionadas à interação entre animais e vegetais (na respiração e fotossíntese). Uma boa parte do carbono disponível na superfície da Terra está retido na estrutura dos organismos vivos. Quando estes morrem e se decompõem, parte do carbono é liberado para a atmosfera, mas isto é equilibrado pelo carbono que é absorvido pelos novos organismos que estão surgindo o tempo todo. Às vezes, parte da matéria orgânica dos organismos mortos não se decompõe e pode se acumular nos sedimentos (dando origem ao carvão, petróleo e gás). Se estas rochas ricas em carbono, por algum motivo (por exemplo, num período de regressão), forem expostas na superfície, haverá a oxidação da matéria orgânica, e o carbono ali contido irá se juntar ao oxigênio do ar, formando CO_2 . O aumento da quantidade de CO_2 leva a um aumento do efeito-estufa (é por isso que a queima de petróleo e carvão nos dias de hoje está sendo tão discutida), enquanto a diminuição do O_2 na atmosfera e no mar pode atingir níveis fatais para os animais.

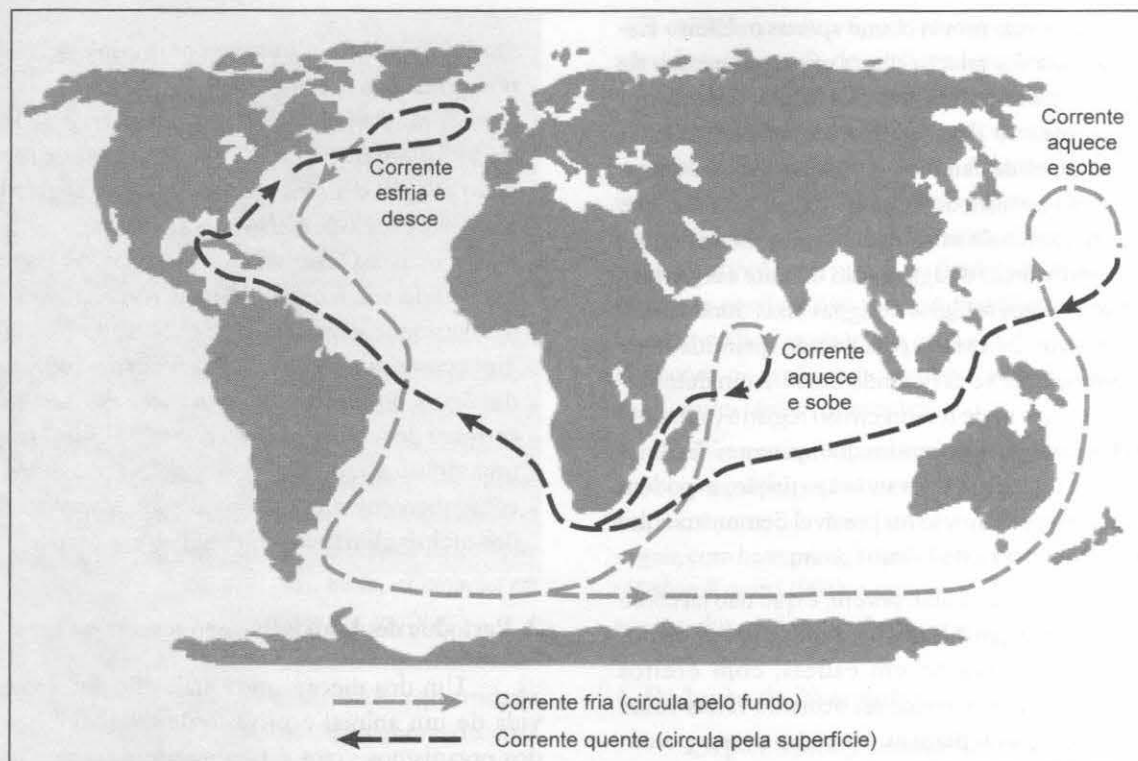


Figura 8.4 Rota das principais correntes oceânicas que circulam ao redor da Terra.

Outra fonte de aumento do CO_2 atmosférico, com as mesmas consequências, é o vulcanismo, que também coloca grandes quantidades de poeira em suspensão na atmosfera, restringindo a passagem dos raios solares e interferindo no efeito-estufa.

A busca por evidências de um mega-evento de anoxia no final do Permiano, que pudesse explicar a maior de todas as extinções, tem sido intensa (Isozaki, 1996; 1997). O maior obstáculo a este modelo, no entanto, reside na constatação de que a proporção de carbono existente entre os carbonatos marinhos (carbono inorgânico) e a matéria orgânica não mudou através do limite Permiano-Triássico, o que restringe a possibilidade de um aumento de CO_2 .

Outros modelos (Hallam, 1989, 1991; Wignall & Hallam, 1992) propõem que as extinções decorrentes de períodos de anoxia não ocorrem durante períodos regressivos mas sim após rápidos episódios **transgressivos**. Para isso, seria necessário que, em algumas porções mais profundas dos oceanos, houvesse pouca circulação da água (logo, não chegaria ali o O_2 livre vindo da atmosfera). Isto faria com que uma grande quantidade de matéria orgânica (proveniente de organismos mortos), pudesse ali se acu-

mular, formando folhelhos negros. A decomposição desta matéria orgânica geraria compostos de enxofre e nitrogênio, que tornariam as águas em torno ainda mais impróprias para a vida. Num evento transgressivo rápido, estas águas anóxicas e tóxicas “transbordariam” sobre as regiões antes oxigenadas e cheias de vida, causando a morte dos organismos ali existentes. Este modelo não prevê alterações na atmosfera, apenas no meio marinho, embora com efeitos rápidos e fulminantes.

Um exemplo, em escala local, deste tipo de fenômeno, está registrado nas camadas permianas da Formação Irati da Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul. No meio de uma seqüência de folhelhos betuminosos, ocorre um nível de tempestito. Imediatamente acima deste, na base da seqüência de folhelhos que se seguiu, uma camada com cerca de 60 cm de espessura apresenta uma concentração maciça de restos articulados de répteis mesossauros e também de carapaças de crustáceos. Segundo a interpretação de Lavina *et alii* (1991), um evento de tempestade teria revolvido o fundo do corpo d'água e colocado em suspensão os compostos tóxicos de enxofre e nitrogênio acumulados no fundo anóxico, causando uma mortandade entre os organismos nectônicos e

planctônicos que viviam nas regiões mais superficiais, oxigenadas.

No caso da extinção permo-triássica, o principal argumento contrário a esta hipótese é a ausência de camadas significativas de folhelhos negros, que seriam justamente os indicadores das condições anóxicas. Além disso, todas as evidências indicam que a biota marinha foi dizimada antes da ocorrência da transgressão.

Um terceiro modelo (Gruszczynski *et alii*, 1992) propõe que grandes extinções podem ser causadas pela mudança súbita no padrão de circulação em oceanos nos quais antes existisse, por um bom tempo, uma "estratificação" das águas, gerando camadas mais oxigenadas nos níveis superiores e outras anóxicas no fundo. A mistura repentina faria com que a matéria orgânica acumulada fosse rapidamente oxidada, diminuindo bruscamente a concentração de O_2 da água e da atmosfera. Além disso, fósforo e nitrogênio (os principais nutrientes do fitoplâncton) seriam, também, retirados do sistema e depositados na forma de compostos inorgânicos, levando à extinção dos organismos por falta de nutrientes. Em terra, a redução do O_2 livre poderia chegar a níveis catastróficos para os animais, principalmente os maiores.

3. Vulcanismo

A erupção do vulcão Pinatubo, nas Filipinas, em junho de 1991, lançou enormes quantidades de cinzas na atmosfera, formando uma gigantesca nuvem de poeira que encobriu parcialmente o sol, numa área de milhares de quilômetros, por vários meses. Grande parte destas cinzas caiu sobre o mar do sul da China. Seis anos após, pesquisadores da Universidade de Hamburgo constataram que, das 60 espécies que originalmente habitavam o fundo marinho da região, apenas 6 estavam presentes.

Erupções vulcânicas isoladas como esta, mesmo que sejam pontuais numa escala terrestre, sempre nos transmitem a idéia de algo catastrófico (*vide* Pompéia e Herculano, destruídas pelo Vesúvio nos tempos romanos). Nesse sentido, o que aconteceria se tivéssemos a ocorrência simultânea de vários episódios vulcânicos? O registro geológico mostra que isto já aconteceu - e várias vezes - ao longo da história do planeta. Mas quais foram as consequências destes episódios sobre a vida no planeta? Que efeitos podem ter causado imensos derrames como os que estão registrados hoje no sul do Brasil e na África, resultantes da abertura do Atlântico Sul?

O primeiro efeito potencial do vulcanismo sobre os organismos, como já vimos, é a criação de uma nuvem

de poeira que irá bloquear a passagem do sol. Num primeiro momento, isto causaria um rápido resfriamento da atmosfera e afetaria a fotossíntese dos vegetais, podendo causar uma extinção destes e, por "efeito-dominó", dos animais que deles se alimentam. Num segundo momento, o acúmulo de CO_2 na atmosfera aumentaria o efeito-estufa. Além disso, teríamos a ocorrência de chuvas ácidas, devido à presença de enxofre (na forma de SO_2 e H_2S), que envenenariam tanto o ar quanto a água dos oceanos e corpos de água doce. Mais acima, a camada de ozônio seria reduzida, pela reação do oxigênio com os gases jogados na atmosfera, diminuindo a proteção que fornece contra os nocivos raios ultravioleta. O excesso de radiação poderia ser fatal para muitos seres vivos e causar mutações deletérias em outros tantos.

Entretanto, o efeito de uma erupção vulcânica depende do **volume** e da **composição** das lavas e também do **tipo** de erupção. Para colocar grandes quantidades de poeira na estratosfera, onde permaneceriam por tempo suficiente para gerar efeitos nocivos (bloqueio dos raios solares), são necessárias erupções explosivas (piroclásticas) como as do Pinatubo, do Krakatoa, em 1883, ou ainda a do Santa Helena, em 1980. No entanto, estas erupções, mesmo as maiores delas, são sempre pontuais e dificilmente afetariam a Terra como um todo (e mesmo se o fizessem, seria por um curto período de tempo). Assim sendo, poderiam ser responsáveis apenas por extinções regionais. Por outro lado, as erupções não explosivas (efusivas) que são as que correspondem aos maiores volumes de magma, não conseguem jogar partículas de poeira na estratosfera, de modo que pouco afetariam a passagem da radiação solar. Por outro lado, este tipo de erupção poderia injetar enormes quantidades de sulfatos na atmosfera (e mesmo na estratosfera, afetando a camada de ozônio) com as consequências já descritas anteriormente.

Em resumo, as relações entre vulcanismo e alterações climáticas são complexas e ainda controversas, especialmente pela dificuldade de se estabelecer modelos que representem episódios de tão grande magnitude.

4. Paleogeografia

As margens continentais das diversas placas possuem diferentes províncias faunísticas, cujos limites são controlados por fatores climáticos e pela distância entre as mesmas (Erwin, 1993). Quanto maior a separação entre estas, maior o grau de endemismo e, conseqüentemente, de variabilidade de fauna e flora. Ao contrário, a aproximação das placas levaria a uma competição entre biotas originalmente isoladas umas das outras e a uma queda na

diversidade (Valentine, 1973). Além disso, a formação de grandes continentes interferiria na circulação atmosférica e levaria a um aumento na sazonalidade ao longo das plataformas continentais, gerando uma instabilidade na produção de nutrientes (semelhante ao que ocorre durante o "El Niño/La Niña"), a qual afetaria as cadeias tróficas, com efeitos em larga escala.

No caso da extinção do Permo-Triássico, que representaria, através da formação da Pangea, justamente um exemplo extremo desta hipótese, as opiniões se dividem. Inicialmente, discute-se o tempo envolvido na aproximação e choque entre as várias placas, que iniciou no final do Carbonífero e prolongou-se até o Triássico, o que faria com que o padrão das extinções fosse gradual e não concentrado num único episódio. Além disso, os próprios dados paleontológicos quanto à redução (ou não) no número de províncias faunísticas são também alvo de discussão (Schopf, 1979; Bambach, 1990). Da mesma forma, segundo Erwin (1993), hoje se admite que as relações entre a diversidade de espécies e a estabilidade do ambiente são muito mais complexas do que se pensava na década de 1970, quando foram propostas estas hipóteses.

5. Causas Extraterrestres: Impactos

A idéia de que a Terra pudesse ter sido atingida no passado por grandes corpos extraterrestres (figura 8.5) era, até o início da década de 1980, considerada pela maioria dos estudiosos como uma "especulação impossível de ser testada" (Erwin, 1993). Entretanto, a descoberta da famosa anomalia de irídio no limite Cretáceo-Terciário

(publicada por Alvarez *et alii*, 1980) e sua associação com um impacto extraterrestre, e ainda a relação deste impacto com uma das mais espetaculares extinções em massa da história, causaram profundas mudanças no pensamento geológico. As quantidades de irídio e de minerais do grupo da platina encontradas inicialmente numa fina camada (cerca de 5 cm) na região de Gubbio, na Itália, e posteriormente em várias outras partes do mundo, eram muito maiores do que qualquer evento vulcânico terrestre poderia gerar (embora com algumas opiniões em contrário, como Officer & Drake, 1983). Paulatinamente, a hipótese da "queda do meteorito" foi ganhando força (embora em meio a grande controvérsia quanto aos seus efeitos) sendo que até mesmo o ponto do impacto (Golfo do México) e o tamanho do meteoro (entre 10 e 30 km) já foram determinados.

A aceitação, pela maior parte da comunidade geológica, de que um impacto de tal magnitude havia ocorrido no limite Cretáceo-Terciário e contribuído para uma extinção em massa naquele momento, impulsionou consideravelmente as pesquisas, tanto no sentido de tentar entender como teriam se desencadeado os eventos pós-impacto, quanto na busca de evidências de outros impactos semelhantes associados aos demais episódios de extinções em massa já conhecidos ao longo do Fanerozóico.

Nesse sentido, uniram-se os estudos de Geologia com os de Astronomia, no sentido de descobrir se tais impactos seriam totalmente aleatórios ou obedeceriam a algum padrão que pudesse ser estimado e rastreado no registro. Shoemaker *et alii* (1988), com base em dados



Figura 8.5 Meteor Crater, ou Cratera Barringer [Daniel Moreau Barringer (1860-1929)] no Arizona, EUA. O diâmetro da cratera é de 1,2 km (fonte: <http://astro.if.ufrgs.br/comast/meteoro.htm>).

astronômicos, estimaram uma taxa na qual um corpo extraterrestre com cerca de 10 km de diâmetro poderia colidir com a Terra a cada 100 milhões de anos, enquanto corpos ao redor de 1 km de diâmetro teriam probabilidade de se chocar com o nosso planeta em intervalos entre 200 mil e 1 milhão de anos. Estes dados levariam à possibilidade de que houvessem ocorrido, durante o Fanerozóico, cerca de 12 colisões com corpos ao redor de 10 km de diâmetro (semelhantes, portanto, à do limite Cretáceo-Terciário) e cerca de 3.600 com corpos ao redor de 1 km de diâmetro. A tarefa seguinte passou a ser, então, rastrear as evidências desses possíveis impactos, especialmente nos níveis que marcavam as grandes extinções.

Assim, pelo menos cinco outros casos de anomalias de irídio já foram encontrados e descritos para este período (Raup, 1987): no limite Eoceno-Oligoceno, na passagem do Jurássico Médio para o Superior, no limite Permo-Triássico, no Devoniano (entre o Frasniano e o Famenniano) e na base do Cambriano. Segundo Raup (1987), porém, algumas destas evidências não se ajustam aos dados paleontológicos, uma vez que a base do Cambriano não é um evento de extinção, e os casos do Eoceno e do Jurássico não registram extinções em massa (embora tenham ocorrido ali significativas mudanças faunísticas). Além disso, as anomalias de irídio do Jurássico e do Devoniano foram obtidas a partir de estromatólitos, não excluindo a possibilidade de que se trate de um enriquecimento desse mineral por processos orgânicos. A anomalia do Permo-Triássico, por sua vez, é controversa, pois as amostras provenientes da China, onde teria sido constatado o pico de irídio, não revelaram o mesmo resultado quando analisadas por outros pesquisadores (Raup, 1987).

Seguindo uma linha diferente de raciocínio, outros pesquisadores, especialmente Raup & Sepkoski Jr. (1984, 1986) e Sepkoski Jr. & Raup (1986), começaram a analisar os episódios de extinção do ponto de vista do tempo decorrido entre eles, na busca de algum padrão que pudesse estar por trás dos mesmos. Estes autores, com base em análises estatísticas sobre as variações nas faunas marinhas ao longo do Fanerozóico, concluíram que oito grandes extinções haviam ocorrido, quase todas separadas entre si por períodos ao redor de 26 milhões de anos (figura 8.6). Curiosamente, dois intervalos tinham cerca de 52 milhões de anos, como se duas grandes extinções houvessem “falhado” nesta periodicidade. Mais curiosamente ainda, um desses eventos de falha na sequência correspondia justamente ao limite Frasniano-Famenniano (Devoniano), onde havia sido constatada uma das anomalias de irídio citadas acima!

Com base nestes dados e tomando como princípio que uma periodicidade desta magnitude não poderia ser atribuída a nenhum dos ciclos conhecidos para o planeta Terra, os autores passaram a propor que a mesma seria causada por fatores extraterrestres, provavelmente impacto de meteoros. Estranhamente, segundo Raup (1987) a reação mais surpreendente a esta proposta veio de alguns astrônomos, que consideraram tal periodicidade “muito perfeita para ser explicada pelas causas propostas”. Por outro lado, muitos paleontólogos e bioestratígrafos alegaram que os dados paleontológicos utilizados não davam suporte seguro para chegar àquelas conclusões.

A discussão em torno da periodicidade ou não dos impactos de corpos extraterrestres contra a Terra (e sua relação com extinções em massa) continua até hoje, acrescida de novos ingredientes. Vários autores (Negi & Tiwari, 1983; Raup, 1985; Strothers, 1986) associam impactos de meteoros com episódios de reversões magnéticas, numa relação de causa e efeito, sendo que ambos contribuiriam também para causar grandes extinções.

Mas, afinal, o que aconteceria com a vida na Terra após um impacto como o que é atribuído ao limite Cretáceo-Terciário? Estima-se que o choque propriamente dito liberaria uma quantidade de energia equivalente à de 5 bilhões de bombas atômicas iguais às que foram lançadas sobre Hiroshima. A destruição seria total e instantânea num raio de milhares de quilômetros ao redor do ponto de impacto, sendo que, em terra firme, a área afetada seria ainda mais ampliada, devido aos incêndios gerados logo a seguir. Além disso, como o impacto se deu, ao que tudo indica, numa região de mar raso, teriam sido produzidas ondas imensas que revolveriam violentamente o fundo das plataformas marinhas e varreriam as costas dos continentes, penetrando centenas de quilômetros para o interior dos mesmos. A seguir, a nuvem de poeira originada pelo impacto cobriria o planeta inteiro durante vários meses, impedindo a passagem dos raios solares e consequentemente, a fotossíntese dos vegetais. Até a limpeza total da atmosfera, as chuvas seriam ácidas devido à presença dos gases resultantes da explosão e contaminariam tanto as terras emersas quanto as águas dos rios, lagos e mares.

Nesse cenário catastrófico, é fácil imaginar uma reação em cadeia de extinções iniciando com os vegetais e se estendendo depois pelos consumidores primários e secundários, tanto em terra quanto no mar, afetando a todos, mas especialmente aos animais maiores (e aí se enquadrava boa parte dos dinossauros), que são mais vulneráveis à escassez de alimentos.

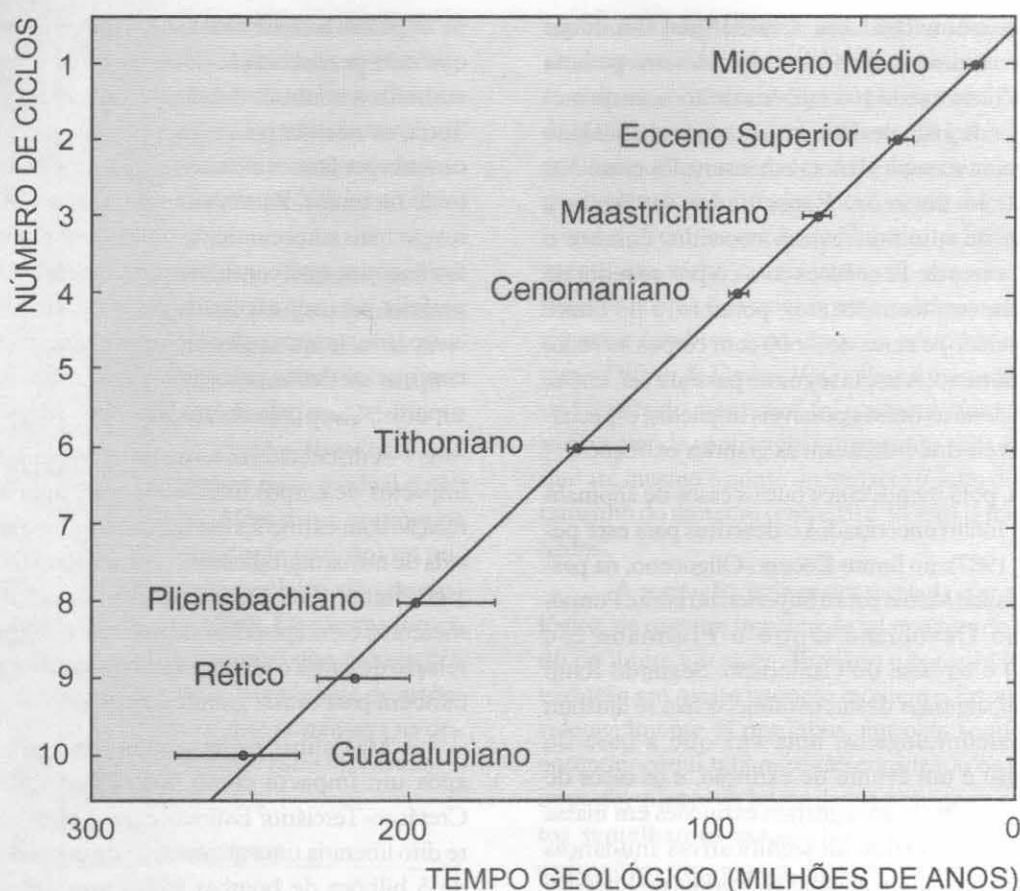


Figura 8.6 Idades dos oito principais eventos de extinção no intervalo Permiano-Recente inseridas num modelo ideal de extinções periódicas a cada 26 milhões de anos (com a falta de dois eventos). Os pontos sobre a linha diagonal demarcam os intervalos ideais de 26 Ma. As barras horizontais representam os erros máximos para cada evento, decorrentes das incertezas nas datações estratigráficas e radiométricas (modificado de Raup, 1987).

Em resumo, existem várias evidências de que a Terra já foi atingida, ao longo dos últimos 600 milhões de anos, por vários impactos de corpos extraterrestres, que podem ter causado (ou contribuído para) grandes extinções e ainda gerado reversões no campo magnético terrestre. Para alguns autores, inclusive, existiria uma periodicidade nestes eventos, que seria ao redor de 26 milhões de anos. Entretanto, os registros conhecidos de impactos (à exceção do limite Cretáceo-Terciário) não coincidem satisfatoriamente com grandes episódios de extinção, e a periodicidade destes eventos, obtida com base no registro fóssilífero, é ainda alvo de controvérsia.

6. Causas Extraterrestres: Radiações Cósmicas

As hipóteses envolvendo causas extraterrestres para as extinções em massa não se restringem, no entanto, aos impactos de meteoros e sua eventual periodicidade.

Hatfield & Camp (1970) apontaram para uma aparente coincidência entre episódios de extinção em massa e a posição do sistema solar relativa ao plano da galáxia. Eles sugeriram que a passagem pelo plano submeteria o sistema solar à ação de fortes campos magnéticos (e a uma maior radiação). Esse aumento de radiação poderia eliminar a maioria dos organismos vivos e aumentar as taxas de mutação, fazendo com que novos *taxa* surgissem rapidamente para substituir os extintos.

Contrariamente à esta hipótese, Erwin (1993), argumenta que o período em que a Terra fica exposta a este aumento de radiação é muito mais longo do que aquele envolvido nos episódios de extinção. Além disso, a periodicidade dos ciclos de passagem do sistema solar pelo plano da galáxia situa-se entre 80 e 90 milhões de anos, o que não confere com os cálculos de periodicidades das extinções (figura 8.6).

TAXONOMIA E SISTEMÁTICA

Aristóteles de Moraes Rios-Netto

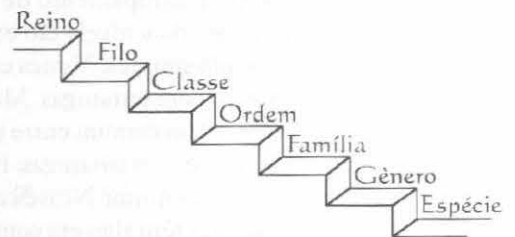
Desde os primórdios de sua existência, o Homem busca agrupar os seres vivos com características semelhantes, para conseguir entender a diversidade dos organismos sobre a Terra. No Gênesis, o primeiro livro da Bíblia, há uma ordem divina a Adão para que esse dê nomes a todos os seres vivos. É interessante que, juntamente com esta missão, Deus dá ao Homem outra ordem: a de dominar o mundo. O Homem tenta agrupar para entender, e entender para dominar.

O presente capítulo trata justamente das técnicas de agrupamento e das regras para nomear organismos. Mas, se agrupar e dar nomes é, em princípio, tão simples que até o primeiro homem poderia fazê-lo, por que precisamos de regras e técnicas? Justamente nós, paleontólogos, geólogos e biólogos, que temos muito mais afinidade com as Ciências Naturais do que com códigos de Direito ou manuais técnicos!... Talvez seja justamente porque não somos mais aqueles primeiros homens, vivendo em um mundo aparentemente tão menor e tão pouco conhecido. O enorme conhecimento acumulado pelo Homem ao longo da história tornou as Ciências Naturais mais complexas. Ao mesmo tempo, nesse mundo aparentemente maior, a troca de informações é muito mais necessária. Hoje, para entender o mundo é preciso dividir o que se deseja conhecer em pequenos agrupamentos, compreender em detalhe o funcionamento destes blocos e interagir com outros pes-

quisadores que também conhecem muito bem os agrupamentos que estudam. Só assim esse mundo enorme de hoje pode ser compreendido. Para que isso seja possível é preciso que cada pesquisador, no Brasil, na Alemanha, na China ou em qualquer outra localidade sigam as mesmas regras e métodos. Dessa forma, poderá haver troca de informações, com confiabilidade. Em relação aos seres vivos, essa é a função da Taxonomia. Ela visa agrupar e dar nomes aos organismos de um modo "cientificamente correto", para ajudar o Homem a dominar a Natureza.

Tentaremos tornar o estudo da Taxonomia menos árido do que poderia ser a simples exposição de conceitos e regras. Enfocaremos os princípios gerais que embasam essa área da Paleontologia e estudaremos as regras e os conceitos mais básicos. Importa que os estudantes e pesquisadores aprendam onde e como buscar informações mais aprofundadas, quando se defrontarem com necessidades específicas.

Um guia bastante prático para quem deseja iniciar-se em trabalhos de Taxonomia Zoológica, ou para aqueles que, não querendo se dedicar a eles, necessitam de um socorro nessas questões, é o manual organizado por Papavero (1994). Quanto à Taxonomia Botânica, os iniciantes podem encontrar grande auxílio em Sivaraian (1991).



Taxonomia, Sistemática, Classificação Taxonômica, Taxometria e Identificação Taxonômica

É fácil constatar que a unidade básica de agrupamento dos seres vivos, aquela mais diretamente acessível ao senso comum, é a espécie, mesmo que a maioria dos homens não saiba o que esse conceito significa. Ainda assim, quando nomeamos certos organismos como "homem", "cachorro" ou "boi", é à espécie que estamos nos referindo. Outro nível de agrupamento facilmente assimilado pelo senso comum é o nível dos reinos. Há muito tempo o homem comum separa os seres em inanimados e vivos, e estes últimos em vegetais e animais.

Mas será suficiente o agrupamento de todos os organismos somente nesses dois níveis tão extremos? Vamos analisar um exemplo simples. Nunca confundiríamos bois com cavalos ou com tartarugas. Mas é claro que bois e cavalos têm mais em comum entre si (ambos mamam, por exemplo) do que com tartarugas. E se compararmos os três com um mosquito? Nesse caso, teremos que admitir que aqueles têm algo em comum, que falta aos mosquitos: os ossos. Bem, já notamos aí que vamos precisar de níveis intermediários de ordenamento. Precisaremos também de hierarquizar os níveis de agrupamento. Nesse processo, cada grupo formado, será chamado de *taxon*. *Taxon*, então, será um grupo de organismos com afinidades morfológicas e/ou filogenéticas (evolutivas), independentemente do nível que esse grupo ocupa em qualquer ordenamento e hierarquização. Por exemplo: uma espécie é um *taxon*, mas um reino também é um *taxon*.

O que estivemos tentando fazer acima chama-se classificação taxonômica. Com base em Simpson (1961), pode-se dizer que **classificação taxonômica** ou **classificação sistemática** é o agrupamento dos organismos com base em suas inter-relações, ou seja, nas associações por contigüidade, similaridade ou ambas, visando, prioritariamente, o ordenamento dos organismos e a hierarquização dos grupos.

Taxometria é o simples agrupamento de organismos, baseado somente na observação da extensão da variabilidade morfológica de uma assembléia ou população, sem questionamentos, sem ordenamento e hierarquização, e sem cuidar intencionalmente de afinidades filogenéticas (Blow, 1979).

Identificação taxonômica é o ato de assinalar um indivíduo a um grupo taxonômico predefinido, com base em similaridade morfológica.

O estudo dos agrupamentos e da diversidade dos organismos e de todas e quaisquer relações entre eles, incluindo sua classificação e aspectos evolutivos é chamado **Sistemática**.

Taxonomia é o conjunto de princípios, procedimentos e regras que embasam a Classificação e a Sistemática (Blow, 1979). Em certo sentido, portanto, a Taxonomia inclui a Classificação, a Sistemática e também a Nomenclatura. Podemos distinguir Taxonomia e Sistemática comparando os campos de atuação de juristas, que estudam o embasamento teórico das leis, e de advogados, que aplicam essas leis a casos específicos.

É importante ressaltar que a literatura científica está longe de apresentar uma unanimidade quanto aos conceitos discutidos nesse item. Muitas vezes os leitores encontrarão definições diametralmente opostas às adotadas aqui, com a Taxonomia sendo considerada uma parte da Sistemática. Outras vezes os dois termos são utilizados com o mesmo significado amplo atribuído acima à Taxonomia (p. ex., Sivarajan, 1991).

Sistemática Evolutiva Clássica e Sistemática Filogenética

É normal nas Ciências que o passo seguinte à delimitação de uma nova área de conhecimento seja que os especialistas comecem a divergir quanto aos métodos mais adequados a seu estudo. É aí que surgem as escolas de pensamento. Cada escola estabelece princípios e desenvolve conceitos que irão nortear seus estudos. A Taxonomia não escapou a essa regra. Duas escolas taxonômicas principais se estabeleceram a partir da década de 1950: a Sistemática Evolutiva Clássica e a Sistemática Filogenética (ou Cladismo).

A **Sistemática Evolutiva Clássica** está baseada nos conceitos de Charles Darwin acerca da classificação dos organismos. Para os adeptos dessa escola, uma classificação deve ser coerente com a filogenia (linha-gem evolutiva presumida – figura 9.1A), mas não é preciso que se atenha rigidamente a ela. Os principais fatores considerados na classificação sistemática deveriam ser as semelhanças e diferenças entre os seres vivos, as quais são interpretadas como reflexo das relações de parentesco entre os organismos. Desse modo, se um grupo de organismos semelhantes entre si é suficientemente distinto de outros seres, considera-se que deve haver uma maior afinidade evolutiva entre os membros

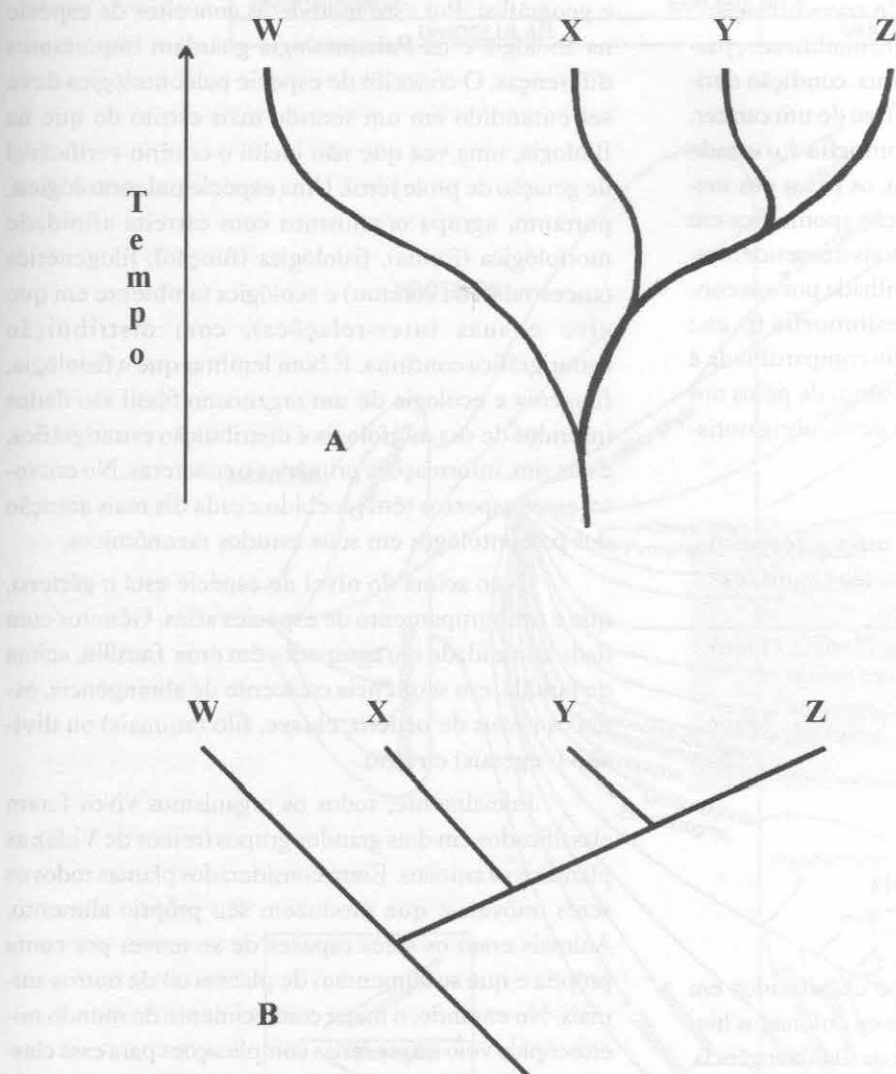


Figura 9.1 (A) Diagrama filogenético hipotético, utilizado na Sistemática Evolutiva Clássica: o táxon W deu origem ao táxon Z, que, por sua vez, originou X e Y, nessa sequência. Cada táxon está representado por uma linha e a dimensão TEMPO está representada no eixo vertical. (B) Cladograma hipotético: no exemplo acima, [Y + Z] formam um clado, uma vez que esses são todos os descendentes de um único ancestral comum (relação evidenciada pela junção das retas Y e Z); [X + [Y + Z]] formam um outro clado. Um cladograma não mostra a dimensão TEMPO: W, X, Y e Z são representados pela extremidade de cada fragmento de reta, e não pelas linhas

daquele grupo do que entre cada um deles e os de quaisquer outros *taxa*. Porém, as relações filogenéticas não são determinantes em uma classificação sistemática clássica.

A **Sistemática Filogenética** é assim denominada por atribuir uma importância máxima às relações filogenéticas entre os *taxa*. Essa escola, fundada pelo pesquisador alemão Willi Hennig (1966), preconiza um sistema classificatório que reflita de maneira direta, clara e precisa as relações de parentesco dos grupos formados. Para isso, a Sistemática Filogenética enfatiza a necessidade de se buscar, na classificação dos organismos, *taxa monofiléticos*, ou seja, grupos que incluem todos os descendentes de um único ancestral. **Clado** é a denominação que recebem esses grupos; daí o nome **Cladismo**, também aplicado a essa escola. Em

contraposição, *taxa parafiléticos* são definidos como grupos que possuem um único ancestral comum, mas que não incluem todos os descendentes desse ancestral. **Cladograma** é um diagrama que representa as relações filogenéticas entre clados (figura 9.1B). Outro conceito bastante utilizado na Sistemática Filogenética é o de **grupo-irmão**, que corresponde ao grupo monofilético mais próximo de um determinado *taxon*, considerando-se o aspecto filogenético. Para se chegar a uma classificação sistemática cladística, o maior número possível de caracteres morfológicos dos organismos estudados é tabulado, transposto para uma matriz matemática e, sobre essa matriz, aplicam-se métodos de análise de agrupamentos, obtendo-se, afinal, uma classificação. É importante, também, observar as modificações por que passa um determinado caráter ao longo

de uma filogenia. Em uma “série de transformação”, um caráter vai sendo progressivamente modificado, passando de uma condição primitiva a uma condição derivada. **Plesiomorfia** é o estado primitivo de um caráter, em uma série de transformação; **apomorfia** é o estado derivado desse caráter. Por exemplo, os pêlos dos mamíferos são considerados uma condição apomórfica em relação às escamas dos répteis dos quais descendemos. Quando uma plesiomorfia é compartilhada por um conjunto de espécies temos uma **simplesiomorfia** (p. ex.: presença de escamas); uma apomorfia compartilhada é chamada **sinapomorfia** (p. ex. a presença de pêlos nos mamíferos). Um *taxon* monofilético deve, obrigatoriamente, possuir uma sinapomorfia.

Se você deseja conhecer mais a respeito dessas escolas de Sistemática, estes são alguns textos básicos que você deve procurar:

- ✓ Sistemática Filogenética: Hennig (1966) e Amorim (1997);
- ✓ Sistemática Evolutiva Clássica: Mayr (1969).

Principais categorias ou níveis taxonômicos

Atualmente, os seres vivos são classificados em sete categorias ou níveis taxonômicos ordenados hierarquicamente. Em ordem decrescente de sua abrangência, essas categorias são as seguintes: **reino, filo ou divisão, classe, ordem, família, gênero e espécie**. A unidade taxonômica fundamental, conforme vimos anteriormente, é a espécie.

Idealmente, cada agrupamento taxonômico deveria refletir uma realidade biológica. **Espécie biológica**, por exemplo, pode ser definida como um grupo de indivíduos capazes de interfertilização, isolados reprodutivamente de outras espécies (Grant, 1957). Mais do que relações fenéticas (morfologia), espécies biológicas são definidas com base no parentesco genético (Sivarajan, 1991). Este conceito, no entanto, é difícil de ser aplicado na Paleontologia. Quando estudamos restos fossilizados de organismos, não é possível, obviamente, analisar sua capacidade de intercruzamento produzindo descendentes férteis. As únicas informações concretas que podemos obter dizem respeito à morfologia (muitas vezes de material preservado de modo incompleto) e à distribuição estratigráfica

e geográfica. Por este motivo, os conceitos de espécie na Biologia e na Paleontologia guardam importantes diferenças. O conceito de espécie paleontológica deve ser entendido em um sentido mais estrito do que na Biologia, uma vez que não inclui o critério verificável de geração de prole fértil. Uma **espécie paleontológica**, portanto, agrupa organismos com estreita afinidade morfológica (forma), fisiológica (função), filogenética (ancestralidade comum) e ecológica (ambiente em que vive e suas inter-relações), com distribuição estratigráfica contínua. É bom lembrar que a fisiologia, filogenia e ecologia de um organismo fóssil são dados inferidos de sua morfologia e distribuição estratigráfica, estas sim, informações primárias e concretas. No entanto, esses aspectos têm recebido a cada dia mais atenção dos paleontólogos em seus estudos taxonômicos.

Logo acima do nível de espécie está o **gênero**, que é um agrupamento de espécies afins. Gêneros com dada afinidade são agrupados em uma **família**; acima de família, em seqüência crescente de abrangência, estão os níveis de **ordem, classe, filo** (animais) ou **divisão** (vegetais) e **reino**.

Inicialmente, todos os organismos vivos foram classificados em dois grandes grupos (reinos de Vida): as plantas e os animais. Eram considerados plantas todos os seres imóveis e que produzem seu próprio alimento. Animais eram os seres capazes de se mover por conta própria e que se alimentam de plantas ou de outros animais. No entanto, o maior conhecimento do mundo microscópico veio trazer sérias complicações para essa classificação simplificada. Em que reino classificar, por exemplo, os dinoflagelados, organismos unicelulares, com capacidade de locomoção e, ao mesmo tempo, de produzir seu alimento por fotossíntese? Na realidade, a complexidade da vida é muito maior do que a necessidade humana de – conforme foi dito no início do capítulo – “agrupar para entender, e entender para dominar”. Em 1959, Whittaker apresentou um sistema de classificação dos seres vivos em cinco reinos, o qual foi melhor explicitado em 1969, pelo mesmo autor. Adotamos aqui a classificação de Whittaker (1969), por compreender que ela responde – pelo menos, parcialmente – essas questões, e atende bastante bem às necessidades da Paleontologia (figura 9.2).

a) Reino Monera

Agrupa os seres vivos menos complexos e mais antigos sobre a Terra. Trata-se dos organismos unicelulares, desprovidos de membrana celular (procarion-

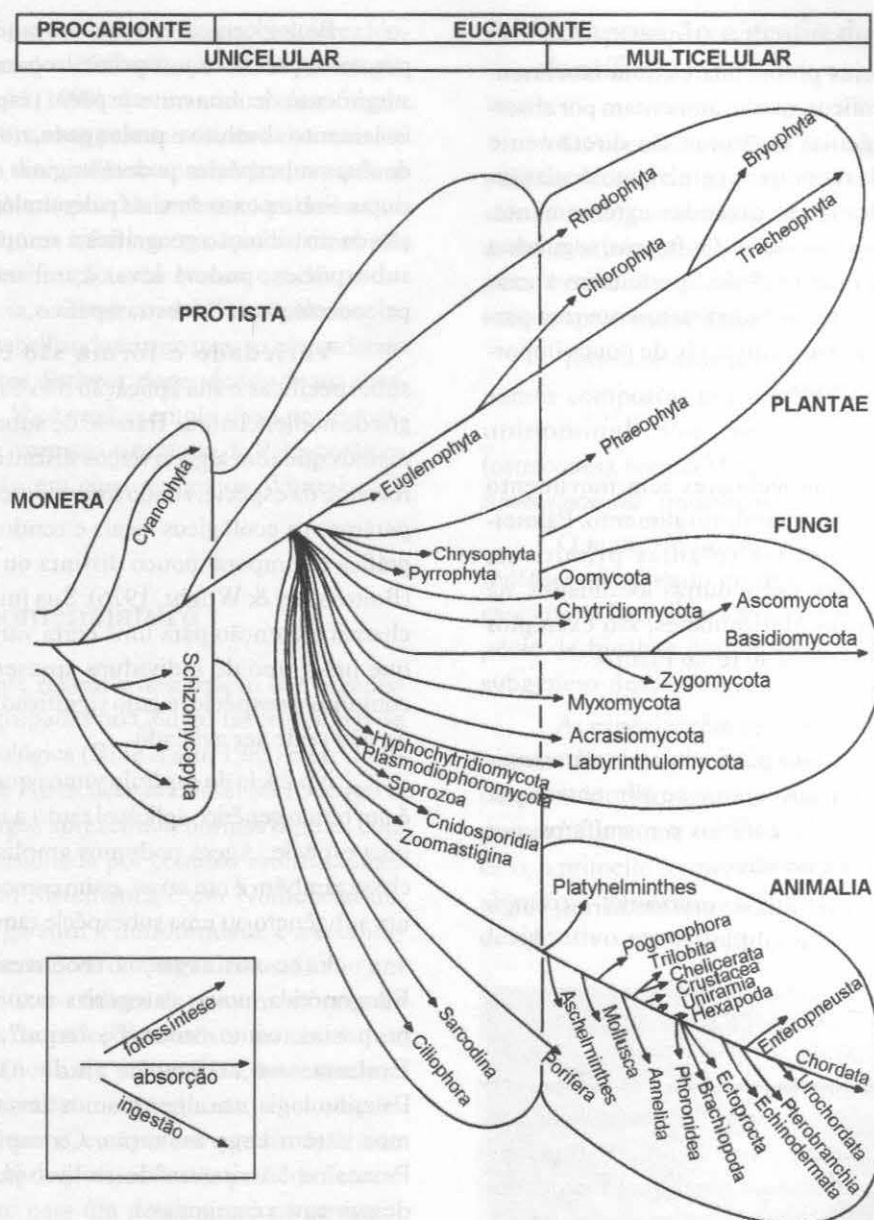


Figura 9.2 Os principais filos e divisões dos cinco reinos em que estão distribuídos os seres vivos (Brasier, 1980).

tes), vacúolos ou organelas citoplasmáticas. Eles produzem seu alimento (autotrofia) por fotossíntese ou quimiossíntese ou dependem de alimento gerado por outros organismos (heterotrofia). A esse reino pertencem as divisões Cyanophyta (cianofíceas) e Schizomycophyta (bactérias). As bactérias, pelo fato de raramente deixarem vestígios fósseis, são de pouca importância para a Paleontologia. As cianofíceas dão origem aos estromatólitos, que serão estudados em capítulo próprio.

b) Reino Protista

Organismos unicelulares, com núcleo individualizado, separado do citoplasma por uma membrana nuclear (eucariontes). Podem ser autotróficos ou heterotróficos. Foraminíferos, cocolitoforídeos, dinoflagelados e diatomáceas, entre outros, pertencem a esse reino. Os organismos incluídos nesse reino constituem a maior parte do escopo da Micropaleontologia, e são de grande importância na indústria de petróleo e na Paleontologia aplicada ao monitoramento ambiental.

c) Reino Fungi

Engloba os seres pluricelulares, sem movimento próprio e heterotróficos, que se alimentam por absorção (pequenas moléculas orgânicas são diretamente absorvidas através da membrana celular; moléculas orgânicas mais complexas são digeridas externamente, por enzimas e, então, absorvidas). Os fungos, segundo a classificação de Whittaker (1969), pertencem a esse reino. Os membros do reino Fungi raramente têm partes preservadas e, por esse motivo, são de pouca importância para a Paleontologia.

d) Reino Plantae

Todos os seres pluricelulares sem movimento próprio e que produzem seu próprio alimento. Palmeiras, samambaias, riniófitas (plantas primitivas, fossilizadas, encontradas, entre outras localidades, na Bacia do Paraná) e algas pluricelulares, são exemplos de organismos pertencentes ao reino Plantae.

e) Reino Animalia

Reúne os organismos pluricelulares, com movimento próprio, heterotróficos, que se alimentam por ingestão. Moluscos, corais, anfíbios e mamíferos, por exemplo, pertencem a esse reino.

Existem ainda subníveis intermediários, como subespécie, superfamília e subfilo.

Biologicamente, uma subespécie é importante por corresponder a um primeiro passo no processo de surgimento de uma nova espécie (especiação), já que o isolamento absoluto e prolongado, no tempo geológico, de duas subespécies poderá originar duas espécies distintas. Sob o ponto de vista paleontológico, a caracterização da distribuição geográfica e temporal de diferentes subespécies, poderá levar a um maior refinamento paleoecológico e bioestratigráfico.

Variedade e forma são categorias infra-subespecíficas e sua aplicação não é regulada por códigos de nomenclatura. Trata-se de subconjuntos de organismos que têm alguns traços distintivos em relação ao restante da espécie, sendo fortemente influenciados por parâmetros ecológicos locais e tendo distribuição geográfica e temporal pouco distinta ou pouco conhecida (Boltovskoy & Wright, 1976). Sua importância está em chamar a atenção para uma certa variação morfológica que um grupo de indivíduos apresenta em relação ao conjunto da espécie, e cujo significado taxonômico ainda não pode ser avaliado.

No início do capítulo vimos que a palavra "*taxon*" é um termo genérico aplicável tanto a um reino quanto a uma espécie. Agora podemos ampliar essa idéia: uma classe também é um *taxon*, assim como uma superfamília, um subgênero ou uma subespécie também o são.

Face aos avanços recentes da Sistemática Filogenética, novas categorias taxonômicas têm sido propostas, como "coorte", "tribo", "subtribo", etc. Embora sua utilização ainda não atinja toda a Paleontologia, em alguns ramos dessa ciência esses termos já têm larga aceitação. Os capítulos "Agnatos e Peixes" e "Acrítarcas" desse livro já aplicam algumas dessas novas categorias.

Nos últimos anos, algumas alternativas ao sistema classificatório de Whittaker (1969) têm sido propostas. Uma das mais bem aceitas no meio das Biociências é a de Margulis & Schwartz (1982), que adota o sistema dos cinco reinos de Whittaker (1969), porém modifica ligeiramente as definições de cada um desses reinos. O resultado é uma classificação (talvez) mais fiel à realidade biológica, porém bastante mais complexa e instável. Por exemplo, o reino Protocista, de Margulis & Schwartz (1982), que corresponderia ao reino Protista, de Whittaker (1969), passaria a abrigar não somente seres unicelulares eucariontes, mas também alguns organismos pluricelulares. Margulis & Schwartz (1982) reconhecem que muitos anos de discussão científica ainda serão necessários para se chegar a uma "taxonomia ótima" desse gru-

[REINO
[FILO OU DIVISÃO
[Subfilo ou Subdivisão
[Superclasse
[CLASSE
[Subclasse
[Superordem
[ORDEM
[Subordem
[Superfamília
[FAMÍLIA
[Subfamília
[Tribo
[GÊNERO
[Subgênero
[ESPÉCIE
[Subespécie
[Variedade
[Forma

po. São discussões que se pautam mais por caracteres biológicos, muitas vezes de difícil aplicação na Paleontologia. Autores como Gould (1990) têm mantido a classificação de Whittaker (1969) e esse parece-nos caminho mais seguro, até que essas discussões se aprofundem um pouco mais no meio paleontológico. No entanto, lembre-se que a Taxonomia não é uma ciência exata; muitas vezes não se trata de uma classificação estar correta e todas as demais, em decorrência, estarem erradas. Frequentemente, diferentes autores trabalhando em um mesmo tema adotam sistemas taxonômicos distintos, dependendo de sua abordagem do assunto. Você verá exemplo disso nesse mesmo livro, onde, por exemplo, o capítulo de Paleobotânica adota a classificação em cinco reinos de Whittaker & Margulis (1978).

Regras de Nomenclatura

As regras que regem a designação dos organismos vivos estão agrupadas no Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Ride *et alii*, 1985) e no Código Internacional de Nomenclatura Botânica (Greuter *et alii*, 1988). Os códigos apresentam normas rígidas, cuja aplicação é supervisionada por comitês internacionais de especialistas em Sistemática e em Nomenclatura. Este cuidado visa garantir a uniformidade e a estabilidade dos nomes científicos dos organismos. Como em um código de Direito, os códigos de nomenclatura apresentam uma série de procedimentos e formalidades, através de artigos (normas), recomendações e anexos. Os códigos de nomenclatura determinam as condições de validade de um nome, como e em que situação este nome pode ser alterado e vários outros procedimentos. Um nome proposto para um determinado organismo, mas que não obedece às normas dos códigos de nomenclatura, é rejeitado como **nomen nudum** (*nom.nud.*), ou seja, sem validade. As regras contidas no Código Internacional de Nomenclatura Zoológica regulam somente a nomenclatura do **grupo da família** (superfamília, família, subfamília), do **grupo do gênero** (gênero e subgênero) e do **grupo da espécie** (espécie e subespécie, somente). As categorias superiores e inferiores a estes níveis estão fora do seu escopo. Já o Código Internacional de Nomenclatura Botânica contém regras que abrangem *taxa* superiores ao nível do grupo da família.

Neste item vamos abordar os aspectos mais importantes e rotineiros relativos às regras de Nomenclatura.

A. Composição e grafia dos nomes científicos

Os nomes científicos dos organismos devem ser palavras latinas ou latinizadas. Os códigos de nomenclatura zoológica e botânica trazem regras de como proceder a latinização de palavras oriundas de outras línguas, bem como listas de sufixos e prefixos gregos e latinos apropriados à nomenclatura científica.

Todos os *taxa* acima do nível de espécie têm nomes compostos por um só termo (**nomenclatura uninominal**). Por exemplo: ordem Myodocopida (ostracodes), família Megatheriidae (mamíferos), gênero *Anomalocardia* (moluscos).

O nome de um subgênero é indicado entre parênteses, e colocado entre o designativo genérico e o específico. Ex.: *Pthycopteria* (*Actinopteria*) *eschwegei*, espécie de bivalvío pertencente ao gênero *Pthycopteria*, subgênero *Actinopteria*.

As espécies têm seus nomes compostos por dois termos. Por isso nos referimos aos nomes das espécies como sendo **binominais**. Por exemplo, *Pinacosaurus grangeri* é o nome de uma espécie de répteis. Nesse caso, o primeiro termo, *Pinacosaurus*, é denominado **designativo genérico**, enquanto o segundo termo é o **designativo específico**.

ATENÇÃO!

Para o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, o nome da espécie é *Pinacosaurus grangeri*, um binômio, enquanto o termo *grangeri*, sozinho, é o designativo específico (lembre-se que se trata de nomenclatura binominal, como foi dito acima). A mesma observação é válida para o Código Internacional de Nomenclatura Botânica.

O nome de uma subespécie, é trinominal, ou seja, é formado por três termos. Por exemplo: *Globigerinoides trilobus immaturus* (subespécie de foraminíferos). Aqui, o segundo termo (*trilobus*) é o designativo específico, enquanto o terceiro (*immaturus*), é chamado de **designativo subespecífico**.

Observe nos exemplos acima que os nomes de gênero, espécie e subespécie foram grafados em *itálico*. Essa grafia satisfaz a outra exigência do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Segundo esse Código, os nomes científicos dos *taxa* do grupo de gê-

nero e do grupo de espécie devem ser escritos em um tipo de letras diferente do restante do texto. Embora não seja uma exigência, esse mesmo item do Código observa que é usual a utilização do *itálico* na grafia desses nomes. Os nomes supragenéricos não devem ser grafados em tipo de letras diferente do restante do texto. Por exemplo: família Saurocephalidae (répteis), gênero *Saurocephalus*, espécie *Saurocephalus lanciformis*. O uso de nomes triviais de variedade e forma não são regulamentados pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Boltovskoy & Wright (1976) recomendam que eles sejam separados por vírgula do nome da espécie e não sejam grafados em tipo distinto do restante do texto, uma vez que não podem ser considerados como nomenclatura oficial. Por exemplo: *Zeauvigerina waiparensis*, forma palmula (foraminíferos). O Código Internacional de Nomenclatura Botânica, no entanto, inclui os níveis infra-específicos em suas regras, e grafam os nomes triviais de variedade e de forma em *itálico*, sem separá-los por vírgula do designativo específico. Por exemplo: *Trifolium stellatum* forma *nanum*.

O uso de sublinhado nos nomes de gêneros e espécies, recurso bastante comum em publicações brasileiras, não satisfaz à recomendação do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Esse costume tem origem na dificuldade de grafar em *itálico* em originais manuscritos ou redigidos em máquinas de escrever. Para grafar em *itálico* nessas máquinas era preciso trocar a esfera ou disco com o tipo de letra. Um longo texto biológico ou paleontológico, com dezenas de nomes científicos, exigiria a troca da esfera ou disco inúmeras vezes. Para facilitar o trabalho dos autores, os nomes científicos eram simplesmente sublinhados, indicando ao gráfico, no momento da impressão, que todas as palavras sublinhadas deveriam ser impressas em *itálico*. Com o tempo, a prática se degenerou em textos científicos com nomes de gêneros e espécies grafados em tipos iguais ao restante do texto, diferenciados somente por sublinhas. Contra o Código, infelizmente!

O nome de gêneros, subgêneros e demais níveis supragenéricos devem ser escritos com letras iniciais maiúsculas. Os designativos específicos e infra-específicos são grafados inteiramente em letras minúsculas. Essa é outra regra frequentemente desrespeitada.

O nome do autor do *taxon* deve ser grafado em tipos normais, logo após o nome do *taxon*, não sendo

separado desse por vírgula. Caso seja citado o ano da publicação original, uma vírgula separará o nome do autor e o ano. Sua citação é opcional para o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, embora este código recomende que o autor e o ano de publicação devam ser citados pelo menos uma vez em cada publicação; o Código Internacional de Nomenclatura Botânica, no entanto, considera que a indicação completa e acurada do nome de um táxon, deve incluir a citação do autor, de modo a facilitar a verificação da data de publicação e tornar mais precisa a informação.

Loricosaurus scutatus Huene, 1929 (espécie de répteis)

[]	[]	[]	[]
gênero	designativo	autor	ano
específico			
[]			
espécie			

Se o nome do autor aparece entre parêntesis após o nome da espécie ou subespécie, isto significa que o autor original havia assinalado essa espécie ou subespécie a outro gênero. Embora não seja um procedimento comum, o nome do autor que efetuou essa transferência para outro gênero pode ser citado logo após os parêntesis contendo o autor original, não sendo separado por vírgula.

Eremotherium Spillman, 1948 ⇒ gênero de mamíferos descrito por Spillman, em 1948.

Sanguinolites karsteni (Clarke, 1899) ⇒ espécie de bivalvío originalmente descrita por Clarke, em 1899, como pertencente a outro gênero e transferido, posteriormente, para o gênero *Sanguinolites*.

Dentoglobigerina venezuelana (Hedberg, 1937) Blow, 1979 ⇒ espécie de foraminíferos originalmente descrita por Hedberg, em 1937, como pertencente a outro gênero e transferido para o gênero *Dentoglobigerina* por Blow, em 1979.

B. Terminações

O nome das categorias supragenéricas são formadas pelo radical do nome do gênero-tipo, acrescido de terminações próprias para cada um dos níveis taxonômicos. Algumas dessas terminações são exigências normativas do Código Internacional de Nomen-

clatura Zoológica (CINZ) ou do Código Internacional de Nomenclatura Botânica (CINB). Outras são simplesmente recomendadas por um desses códigos. Outras não estão nos códigos de nomenclatura, mas são de amplo uso na literatura paleontológica. O quadro abaixo reúne as terminações mais frequentemente usadas.

		CINZ / CINB (exigência)	CINZ / CINB (recomendação)	Outros autores
"Animais"	ORDEM			oidea, ida
	SUBORDEM			dina, ina
	SUPERFAMÍLIA		oidea	acea, icea
	FAMÍLIA	idae		
	SUBFAMÍLIA	inae		
"Plantas"	DIVISÃO	phyta, mycota		
	SUBDIVISÃO		phytrina, mycotina	
	CLASSE		phyceae, opsida, mycetes	
	SUBCLASSE		phycidae, idae, mycetidae	
	ORDEM	ales		
	SUBORDEM	ineae		
	FAMÍLIA	aceae		
	SUBFAMÍLIA	oideae		
	TRIBO	eae		
	SUBTRIBO	inae		

Eis alguns exemplos do uso destas terminações: ordem Therapsida (répteis), família Pectinidae (moluscos), subfamília Octodontobradynae (mamíferos), classe Sphenopsida (esfenófita), ordem Glossopteridales (progimnosperma), família Sphagnaceae (briófita).

C. A publicação de um nome

O Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Ride *et alii*, 1985) e o Código Internacional de Nomenclatura Botânica (ICNB, 1994) estabelecem que, para que o nome de um *taxon* seja considerado válido, ele deve ser publicado em papel impresso, em publicação científica de distribuição pública (gratuita ou por compra). Mimeógrafos e similares (como fotocópias, por exemplo) são desaconselhados. Não são considerados meios de divulgação válidos os microfilmes e similares, as provas tipográficas, os textos de distribuição restrita (como relatórios internos de uma empresa), nem a simples apresentação em reuniões científicas. A popularização de CD's e disquetes é posterior a esses códigos de nomenclatura, mas sua proibição como meio válido de publica-

ção está implícita nas exigências acima. No entanto, o avanço da tecnologia tem tornado urgente que as comissões de nomenclatura discutam esses meios.

Os códigos de nomenclatura zoológica e botânica estabelecem ou recomendam ainda que devem constar da publicação original de um *taxon* a **descrição** morfológica ou a **diagnose** (breve listagem dos caracteres distintivos do *taxon*) e uma **ilustração** (desenho ou fotografia do espécimen escolhido como padrão de referência do *taxon*). É desejável também que o autor inclua comparações do *taxon* descrito com outros *taxa* relacionados, com o intuito de facilitar sua identificação.

É bastante comum em trabalhos científicos onde várias espécies são descritas, a falta de cuidado em uniformizar as descrições. Desse modo, são descritos aspectos ou caracteres diferentes dos diversos *taxa*. Tanto quanto possível, um autor deveria descrever, para todos os *taxa* estudados, os mesmos aspectos ou caracteres, em uma mesma sequência, facilitando as comparações entre eles. As limitações a esse enfoque são óbvias, tendo em conta as diferenças entre os *taxa*. No entanto, deveria sempre prevalecer a tendência de uniformizar as descrições.

ATENÇÃO!

Sempre que um novo *taxon* é descrito pela primeira vez, isso é indicado logo após o nome proposto, através de expressões apropriadas, como "espécie nova" (sp.n. ou sp.nov.), "gênero novo" (gen.n. ou gen.nov.), etc. Por exemplo:

- *Octodontobradys* Santos, Rancy & Ferigolo, 1993, gen. n. (mamíferos)
- *Barberenasuchus brasiliensis* Mattar, 1987, sp.n. (répteis)

D. O princípio da prioridade

Muitas vezes, por desconhecimento da bibliografia prévia, acontece de um pesquisador dar outro nome a um *taxon* que já foi descrito e nomeado anteriormente. Quando isso acontece chamamos de sinônimos a estes diferentes nomes dados a um mesmo *taxon*. O nome mais antigo é denominado **sinônimo-sênior** e tem prioridade sobre os demais, desde que sua publicação esteja em acordo com as regras dos códigos internacionais de nomenclatura. Os nomes mais novos são chamados **sinônimos-juniores**. Essa é a **Lei da Prioridade**.

Sinonímia é quando nomes diferentes são dados a um mesmo *taxon*. Esse termo também se aplica a uma lista de sinônimos de um *taxon*, proposta por um determinado autor. Numa lista de sinonímia o sinônimo-sênior vem em primeiro lugar e em seguida os sinônimos-juniores, em ordem cronológica.

A Lei da Prioridade baseia-se no **Princípio da Prioridade**, que visa garantir o direito de um autor que publicou primeiro uma informação. Já o **Princípio da Estabilidade** diz respeito à garantia da estabilidade da nomenclatura científica, a qual seria afetada caso um nome longamente utilizado e aceito na literatura científica fosse substituído por outro publicado antes, porém pouco conhecido, por estrita atenção a uma regra de direito. Os Códigos buscam sempre um equilíbrio entre esses dois princípios. O Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, por exemplo, determina que caso, mesmo sendo o mais antigo, um nome permaneça sem ser comumente usado como sinônimo-sênior pela comunidade científica por mais de 50 anos, ele é considerado como **nome esquecido** (*nomen oblitum*) e colocado em um Índice Oficial de Nomes Rejeitados.

Homonímia é quando um mesmo nome é dado a *taxa* diferentes dentro do grupo da espécie, ou dentro do grupo do gênero ou ainda dentro do grupo da família. O Princípio da Prioridade também se aplica aos casos de homonímia. Pela **Lei da Homonímia**, o homônimo mais antigo é denominado **homônimo-sênior**, e tem prioridade sobre os posteriores, que são denominados **homônimos-juniores**.

ATENÇÃO!

Como quase todos assuntos em Sistemática, uma sinonímia não é uma lista definitiva a ser decorada, mas a opinião de um determinado autor, em um dado momento. Esse autor pode até mesmo propor uma sinonímia distinta no seu próximo trabalho, caso evolua em seus conceitos. A importância da sinonímia está em possibilitar uma visão mais completa da interpretação que um autor faz de um *taxon* e, assim, permitir ao leitor um julgamento da opinião do autor.

E. O que é o tipo de uma espécie?

Segundo o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica e o Código Internacional de Nomen-

clatura Botânica, o **tipo** é o padrão de referência de um *taxon*. Por exemplo: o tipo de uma espécie é um exemplar ou, eventualmente, os exemplares escolhidos para representá-la; um gênero, por seu lado, tem uma espécie como padrão de referência (**espécie-tipo**); para uma família, escolhemos um **gênero-tipo**.

Devido à importância do tipo para a Taxonomia, os exemplares escolhidos devem ser depositados em um museu, ou em uma instituição de pesquisa ou de ensino, que possa garantir sua preservação e o livre acesso para consulta. Essa é uma exigência dos códigos internacionais de nomenclatura para que uma espécie tenha seu nome validado.

Existem várias categorias de tipos para o grupo da espécie:

Série-tipo

É o conjunto de todos os exemplares no qual o autor baseou sua diagnose da espécie.

Holótipo

É o exemplar escolhido pelo autor, dentre aquelas da série-tipo, para representar uma espécie.

Parátipos

São os demais exemplares da série-tipo, afora o holótipo. A importância dos parátipos está em prover aos pesquisadores uma idéia mais completa da variabilidade intra-específica. Na maior parte das vezes essa variabilidade não é totalmente representada por um único exemplar, por mais completo que seja o holótipo.

Síntipos

Caso o autor original não designe um holótipo, todos os exemplares da série-tipo serão reconhecidos como síntipos e terão o mesmo valor como referência da espécie.

Lectótipo

Exemplar escolhido posteriormente, dentre os síntipos, como referência-padrão da espécie, por qualquer pesquisador.

Paralectótipos

Uma vez designado um lectótipo, os demais exemplares da série-tipo recebem, então, o nome de

paralectótipos. Estes exercem uma função equivalente a dos parátipos, caso houvessem sido designados.

Neótipo

É um novo exemplar designado como tipo de uma espécie, em circunstâncias especiais, relacionadas no Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, em caso de extravio ou destruição do holótipo, lectótipo ou síntipo.

Topótipo

Termo que se refere a um exemplar coletado na localidade-tipo de uma dada espécie; trata-se de uma categoria informal, não reconhecida pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, porém de ampla difusão na literatura científica.

Metatipo

Exemplar designado por um pesquisador para representar o conjunto dos organismos que ele reconheceu como pertencentes a um determinado *taxon*, em uma determinada área de estudo, no decorrer de um trabalho (Blow, 1979). Note-se que esse não é o trabalho original em que o *taxon* foi descrito. O metatipo, portanto, não serve como padrão de referência da espécie, mas como padrão de referência do conceito de um pesquisador qualquer sobre uma dada espécie. Essa é, igualmente, uma categoria informal, não reconhecida pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, mas de grande utilidade.

F. Nomenclatura aberta

Sabemos que o procedimento correto em um trabalho científico é sempre prover o leitor de todos os elementos que permitam-no julgar o grau de confiabilidade das informações que recebe. Por esse motivo existe a **nomenclatura aberta**, que consiste em termos e expressões que indicam que não foi possível a identificação segura de um *taxa*, bem como o grau de incerteza nessa identificação. Os termos usados em nomenclatura aberta ainda não são regulamentados pelos códigos de nomenclatura botânica e zoológica, e, portanto, há grande divergência entre os diversos autores a respeito de sua abrangência. Boltovskoy & Wright (1976) e Bengtson (1988) são excelentes pontos de partida para quem necessite aprofundar-se na questão. Abaixo veremos alguns termos que podem ser usados para indicar uma identificação incerta:

Incertae sedis

Indica que a classificação de um *taxon* é inteiramente desconhecida. Por exemplo, dizer que Chitinozoa é **incertae sedis** significa que não se conhece a posição sistemática deste *taxon*, ou seja, não sabemos como classificá-lo com relação a outros *taxa*.

aff.

Abreviatura do latim *affinis*, que significa "afim a". É usado para indicar que um exemplar é comparável a determinada espécie, que apresenta grande similaridade com a mesma, embora provavelmente não pertença à espécie. Por exemplo: *Saurocephalus* aff. *S. lanciformis* (répteis).

cf.

Abreviatura do latim *confer*, que significa "similar", "comparável a". Usado quando um exemplar é considerado muito próximo a uma espécie, com grande probabilidade de pertencer a ela, mas mesmo assim persiste alguma dúvida. Por exemplo: *Gyrodus* cf. *G. cretaceus* (répteis).

"..."

Se o nome de um *taxon* é colocado entre aspas, isto indica que o nome necessita revisão, ou o próprio *taxon* está obsoleto. Por exemplo: "*Hastigerina*" *bolivariana* (foraminíferos).

ex. gr.

Abreviatura do latim *ex gregae*, significando "pertencente ao grupo de...". Por exemplo: *Bulimina* ex. gr. *B. striata* indica espécimens com estreita relação com esse *taxon* de foraminíferos, mas não necessariamente pertencentes a ele.

? (Ponto de interrogação)

- Um nome de gênero, somente, seguido de ponto de interrogação: indica que há dúvida sobre a identificação do gênero e que não se conhece a espécie. Ex.: *Thrinaxodon* ? => exemplar assinalado duvidosamente ao gênero de répteis *Thrinaxodon*, de espécie desconhecida;
- entre o designativo genérico e o designativo específico: indica que há certeza quanto à identificação da espécie, mas permanece a dúvida em relação ao gênero. Por exemplo: *Eremotherium* ? *laurillardii* (mamíferos);
- antes do nome da espécie: indica que há dúvida sobre a totalidade da identificação. Ex.: ? *Hybodus*

florencei => exemplar duvidosamente atribuído a essa espécie de peixes.

sp./ssp.

Abreviatura para "espécie" e "subespécie". Ex.: *Scaphonyx* sp. indica um réptil de espécie indefinida, seguramente pertencente ao gênero *Scaphonyx*.

spp.

Abreviatura para "espécies". Ex.: *Darwinula* spp. indica a presença de mais de uma espécie não definidas de ostracodes, seguramente pertencentes ao gênero *Darwinula*.

Aplicações

Na introdução desse capítulo já ressaltamos o aspecto mais importante da existência de regras rígidas de nomenclatura zoológica e botânica: possibilitar a comunicação entre pesquisadores vivendo nas mais diversas culturas, em várias épocas da história e falando línguas distintas. Talvez possamos comparar os códigos internacionais de nomenclatura aos atuais "protocolos de comunicação" da Informática, que permitem a interação de equipamentos conceitualmente variados em uma imensa rede de comunicação transnacional. Na realidade, os códigos internacionais de nomenclatura, em seu papel de uniformização da linguagem científica, constituem bases sobre as quais toda a Zoologia, a Botânica e suas congêneres no estudo do passado geológico, a Paleozoologia e a Paleobotânica, estão construídas. O conhecimento das regras de nomenclatura, é, portanto, pelo menos em seus aspectos básicos, essencial a qualquer estudante de Paleontologia.

A Taxonomia e a Sistemática são de importância fundamental nos estudos geológicos e paleobiológicos. A Bioestratigrafia, a Paleoecologia, a Paleoceanografia e a Paleobiogeografia estão estabelecidas sobre o pressuposto da correta identificação taxonômica. Quanto mais precisa for a identificação, maior confiabilidade alcançarão esses estudos. E não se faz uma identificação taxonômica precisa sem que se tenha um firme embasamento dos princípios e conceitos de Taxonomia. Aspectos filogenéticos por exemplo, que dizem respeito a definir relações de parentesco evolutivo, têm recebido cada vez mais atenção dos paleontólogos na Sistemática, com reflexos extremamente positivos na Bioestratigrafia. Está na hora, portanto, de nossos estudantes de Paleontologia vencerem sua resistência e

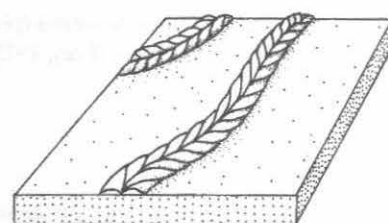
dedicar algo de seu tempo a essas ciências básicas, cuja aplicação não conseguem ver ao primeiro encontro, mas sem a qual sua compreensão da própria história geológica da Terra, a que se dedicam, será indubitavelmente prejudicada.

Referências

- AMORIM, D. S. 1997. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. 2ª ed. rev. e ampl. Holos Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia, Ribeirão Preto, Brasil. 276 p.
- BENGTSON, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology*, 31 (parte 1): 223-227.
- BLOW, W.H. 1979. *The Cainozoic Globigerinida*. E.J.Brill. 3 v., 1413 p., 264 est.
- BOLTOVSKOY, E.; WRIGHT, R. 1976. *Recent Foraminifera*. W. Junk Buschverlag. The Hague, Netherlands. 515 p.
- BRASIER, M. D. 1980. *Microfossils*. Georg Allen & Unwin Ltd. London, UK. 182 p.
- GOULD, S.J. 1990. *Wonderful Life – The Burgess Shale and the Nature of the History*. Hutchinson Radius, London. U.K. 347 p.
- GRANT, V. 1957. The plant species in theory and practice. *Am. Assoc. Adv. Sci.*, Publ., 50:39-80.
- GREUTER, W.; BURDET, H. M.; CHALONER, W. G.; DEMOULIN, V.; GROLLE, R.; HAWKS-WORTH, D. L.; NICOLSON, D. H.; SILVA, P. C.; SIAFLEU, F. A. & VOSS, E. G. (eds.). 1988. *International Code of Botanical Nomenclature*. XIV Koeltz Scientific Books. Königstein, Germany. 93 p.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematic*. Urbana 111: University of Illinois Press. Illinois, USA.
- ICNB – 1994. *International Code of Botanical Nomenclature (Tokio Code)*. Koel Scientific Books, Germany. 389 p.
- MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K. V. 1988. *Five kingdoms – An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth*. W. H. Freeman and Company, New York, U.S.A. 376 p.
- MENDES, J. C. M. 1988. *Paleontologia Básica*. T.A. Queiroz, Editor/EDUSP. São Paulo, Brasil, 347p. (Biblioteca de Ciências Naturais, v. 13).
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill Book Co. New York, USA. 418 p.
- PAPAVERO, N. (org.). 1994. *Fundamentos Práticos de Taxonomia Zoológica: Coleções, Bibliografia, Nomen-*

ICNOFÓSSEIS

Ismar de Souza Carvalho
Antonio Carlos Sequeira Fernandes



Um icnofóssil é o resultado da atividade de um organismo, que pode vir a ser preservado em um sedimento, rocha ou corpo fóssil. Seu estudo enquadra-se no âmbito da Icnologia. A **Paleoicnologia** é a parte integrante da icnologia que estuda o resultado das atividades de organismos que viveram em épocas passadas, ou seja, os **icnofósseis**. São importantes pois:

- possibilitam o registro da presença de animais de corpo mole que normalmente não se preservam;
- mostram a diversidade de comportamento das assembleias fossilíferas;
- demonstram o grau de retrabalhamento dos sedimentos pelos organismos;
- auxiliam nas interpretações paleoambientais e paleoecológicas;
- indicam topo e base de camada.

Os icnofósseis revelam algumas vantagens sobre os fósseis corporais. Primeiro, por serem representantes diretos de uma biocenose, já que ocorrem *in situ*, enquanto que os fósseis corporais compõem mais freqüentemente as tanatocenoses. Em segundo lugar, por serem registrados com mais freqüência em determinados tipos de rochas (como siltitos e arenitos), em que os fósseis corporais são menos comuns e muitas vezes mal preservados. E, em terceiro lugar, pela ten-

dência da diagênese em aumentar a visibilidade dos icnofósseis, enquanto os fósseis corporais têm suas estruturas de detalhe destruídas.

Os icnofósseis abrangem diferentes tipos de estruturas que são classificadas como bioturbações, bioerosões, coprólitos, ovos e nidificações.

Bioturbações

Diversos organismos, tanto marinhos como continentais, produzem uma ampla variedade de pistas, escavações e túneis nos sedimentos, que podem ser interpretados como atividade de alimentação, reptação, habitação e/ou descanso e que resultam, muitas vezes, na destruição das estruturas sedimentares previamente existentes.

Invertebrados

Entre os invertebrados, praticamente todos os filos possuem indivíduos potencialmente produtores de icnitos ou icnofósseis (Fernandes, 1993). Anelídeos, moluscos e artrópodes são os grupos que possuem maior número de espécies responsáveis pela produção de pistas e escavações em sedimentos inconsolidados (figura 10.1). Fernandes *et alii* (2002) apresentam um guia de identificação dos principais icnogêneros encontrados no Brasil.

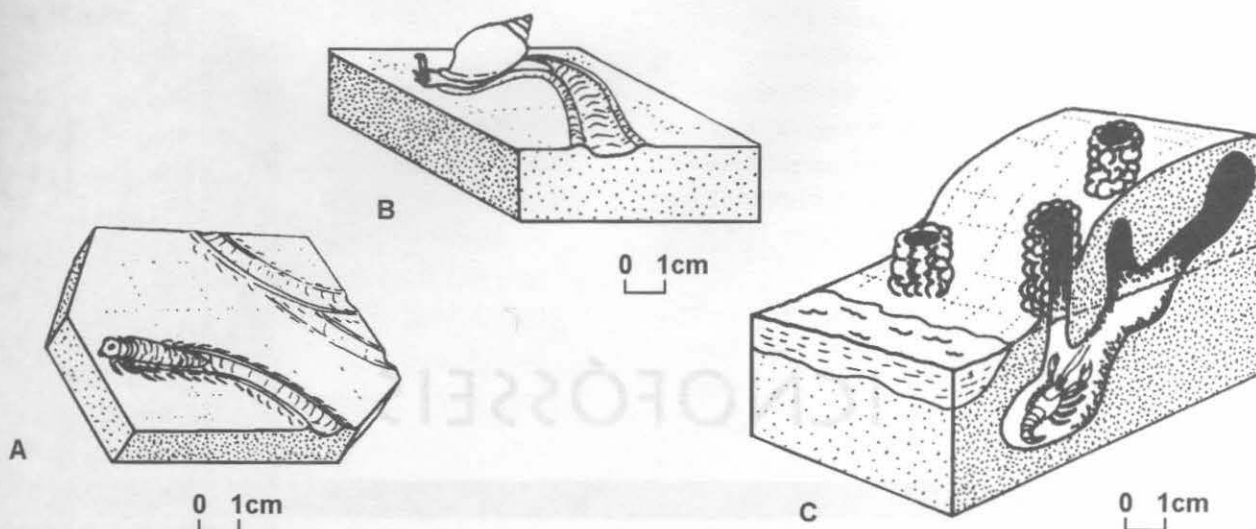


Figura 10.1 Tipos de icnitos (pistas, sulcos, escavações e túneis) produzidos por invertebrados: (A) larvas de artrópodes, (B) gastrópodes e (C) crustáceos (Frey, 1975).

Vertebrados

Apesar das pegadas e pistas serem os icnitos mais comuns entre os vertebrados, existem outros tipos de estruturas produzidas por eles. Algumas espécies de peixes dipnóicos, por exemplo, são formas que escavam ativamente; suas escavações tubulares são reconhecidas com certa frequência no registro fóssilífero (Fernandes & Carvalho, 2002). Além disso, as fezes de vertebrados (coprólitos) são também comuns no registro sedimentar (figuras 10.2 e 10.3).

Vegetais

Os icnitos produzidos por vegetais são principalmente **moldes de raízes** (pedotúbulos) e **rizoconcreções** (concentração de sais ao redor das raízes).

Bioerosões

As estruturas de bioerosão são definidas como aquelas resultantes da escavação mecânica ou bioquímica por um organismo em um substrato rígido, como os orifícios ou tubos originários da ação de organismos raspadores, perfuradores ou roedores. Entre estas estruturas, destacam-se as perfurações em conchas, ossos ou em outras partes duras de invertebrados ou vertebrados, além de perfurações em rochas (sedimentares ou não) ou em madeira. Em alguns casos, torna-se difícil determinar o organismo gerador da perfuração e, inclusive, se o mesmo seria um animal ou vegetal. Em geral, as perfurações são estruturas de habitação (Fernandes

& Carvalho, 2001), embora também possam resultar de uma ação predatória como as perfurações feitas por gastrópodes naticídeos e muricídeos em conchas de bivalvíos.

As perfurações produzidas por ouriços do mar em rochas de regiões litorâneas como as presentes em Aracruz, no Espírito Santo, permitem avaliar antigos níveis do mar. A ação perfuradora dos ouriços ocorre essencialmente na região de intermarés. Aquelas perfurações situadas acima ou abaixo do nível atual de flutuação das marés indicam as variações do nível do mar durante o Holoceno (Cunha *et alii*, 1982).

Coprólitos

Os coprólitos são definidos como excrementos fossilizados de animais, incluindo-se também sob esta designação pequenas pelotas fecais (microcoprólitos) (figura 10.4A).

Os coprólitos podem apresentar formas e tamanhos diferentes, dependendo basicamente do tipo de organismo gerador e, até certo ponto, da deposição, diagênese e de seu estado de preservação. O fosfato de cálcio, na maioria dos casos, é o seu componente principal, mas diversos outros compostos inorgânicos, como carbonato e sílica, podem ser encontrados. Os coprólitos auxiliam na interpretação do hábito alimentar de ani-

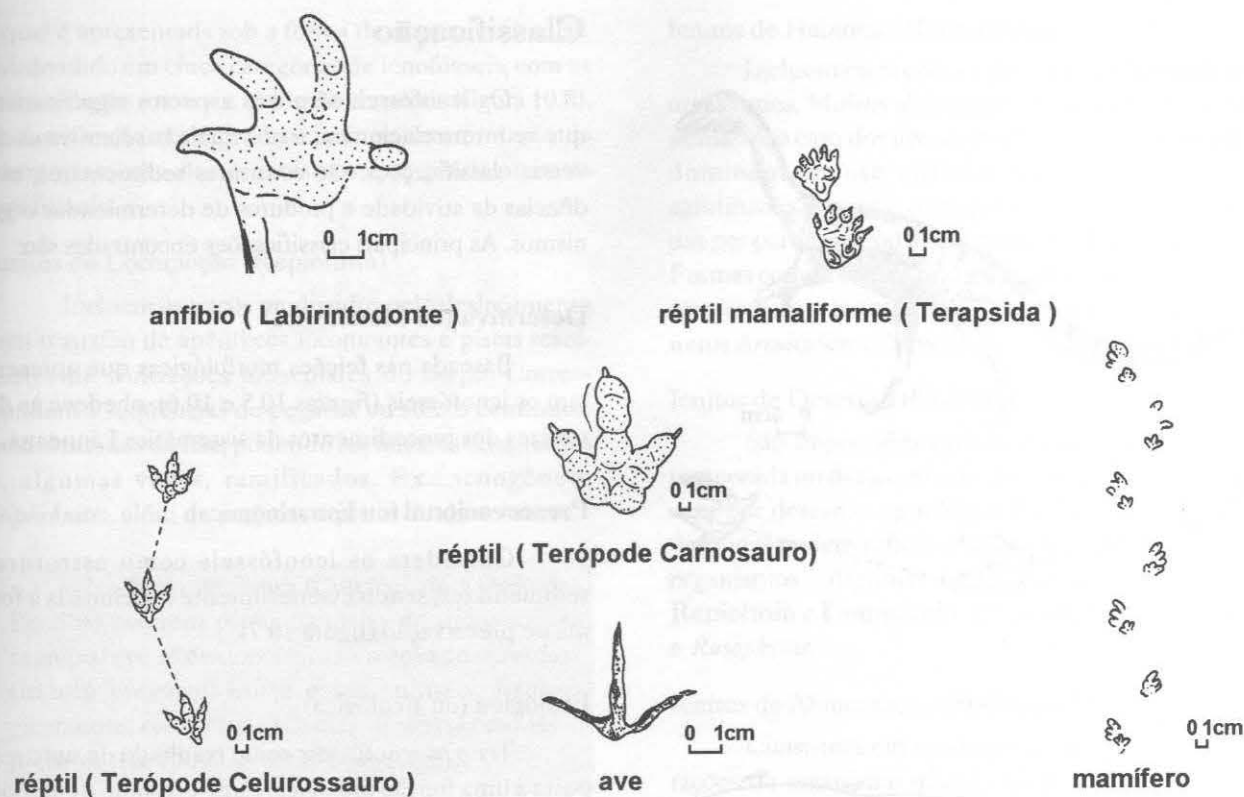


Figura 10.2 Representação esquemática das pegadas e pistas originadas por anfíbios, répteis, aves e mamíferos (Currie, 1981; Leonardi, 1980, 1983, 1987).

mais extintos e suas relações ecológicas (Häntzschell, El-Baz & Amstutz, 1968; Souto, 2002; Souto *et alii*, 2001).

Como exemplos da importância de seu estudo, destacam-se:

1. A identificação de ovos de parasitas em coprólitos humanos permitiu que fossem inferidas as rotas de migração do homem primitivo e sua chegada na América do Sul (Ferreira *et alii*, 1988).
2. Em coprólitos mais antigos encontrados na Formação Tremembé (Mioceno, Bacia de Taubaté), as diferentes proporções de elementos químicos viabilizaram a identificação de coprólitos de répteis, aves e anelídeos (Castro *et alii*, 1988; Fernandes, Polivanov & Carvalho, 1987).

Outros Tipos de Icnofósseis

Além dos coprólitos, os ninhos e os ovos de invertebrados ou vertebrados contribuem para o estudo do desenvolvimento e registro de diversos organismos, extintos ou não (figura 10.4B-D).

No Brasil, existem ovos de dinossauros (Price, 1951; Magalhães Ribeiro, 2001; 2002) e quelônios (Azevedo *et alii*, 2000) no Grupo Bauru (Cretáceo do Estado de Minas Gerais). O estudo de seu interior através do uso da tomografia computadorizada pode revelar a existência de embriões fósseis. Alguns microfósseis do Aptiano da Bacia do Ceará, observados em preparações palinológicas, seriam possíveis ovos de insetos (Regali & Sarjeant, 1986).

Mais raros são os ninhos fossilizados de alguns invertebrados como a ocorrência de um ninho fossilizado de uma gruta calcária de Minas Gerais. Trata-se de um ninho característico de vespas sociais cuja excelente preservação revelou a presença de ovos e larvas recém-eclodidas (Rodrigues *et alii*, 1987).

Pseudoicnofósseis

Diversos processos físicos e químicos durante e após a sedimentação podem originar estruturas que as-

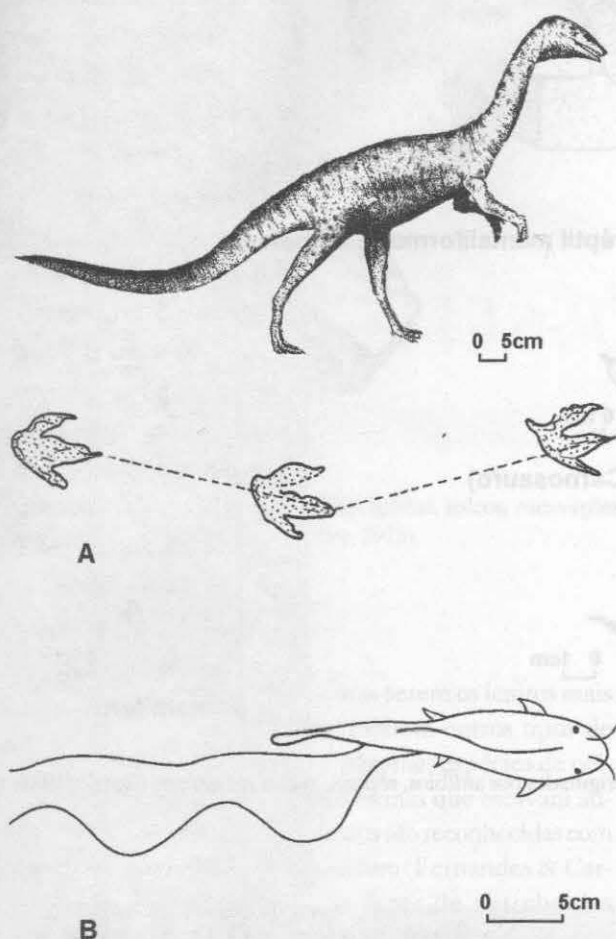


Figura 10.3 Dois tipos diferentes de icnitos de vertebrados: (A) as pegadas de um dinossauro terópode, e (B) as pistas sinuadas produzidas pelas nadadeiras de um peixe actinoptério (Carvalho, 1989).

semelham-se às produzidas pelas atividades de animais e vegetais. As marcas de onda, gretas de contração, marcas de objetos, escape de gases e moldes de sais podem produzir formas semelhantes a pistas, tubos, escavações e perfurações de origem animal ou vegetal (Häntzschell, 1975).

Em granitos de Itu (São Paulo), a erosão e o intemperismo bioquímico provocado por fungos e líquens originam cavidades semelhantes a impressões de pés humanos e de pegadas de dinossauros.

Classificação

Os icnofósseis têm três aspectos significativos que se inter-relacionam, e nos quais baseiam-se as diversas classificações: são estruturas sedimentares, evidências da atividade e produtos de determinados organismos. As principais classificações encontradas são:

Descritiva (ou Morfológica)

Baseada nas feições morfológicas que apresentam os icnofósseis (figuras 10.5 e 10.6), obedece às diretrizes dos procedimentos da sistemática Linneana.

Preservacional (ou Estratinômica)

Considera os icnofósseis como estruturas sedimentares, sendo essencialmente relacionada à forma de preservação (figura 10.7).

Etológica (ou Ecológica)

Trata os icnofósseis como resultado de uma resposta a uma função biológica, caracterizando o comportamento do organismo (figura 10.8).

Filogenética

Baseada na identidade do organismo que produziu o icnito, segue a classificação natural da sistemática biológica.

As informações fornecidas pelas classificações descritiva e preservacional são limitadas, não informando sobre as características da sedimentação e quando e onde a fossilização teve lugar. A classificação etológica é geralmente a mais apropriada pela possibilidade de indicar, através do comportamento dos organismos, dados referentes ao substrato e a outros parâmetros paleoecológicos. A classificação filogenética é de aplicabilidade mais limitada, pois as identificações referentes à taxonomia são possíveis apenas em alguns poucos casos.

A seguir, será dada ênfase à classificação etológica, a qual é de uso mais freqüente na literatura icnológica.

A. Classificação Etológica

O comportamento dos organismos é agrupado em cinco categorias básicas na classificação etológica,

a qual é apresentada sob a forma de diagrama circular, subdividido em cinco categorias de iconofósseis, com as inter-relações entre si e os fósseis corporais (figura 10.8). A classificação etológica baseia-se na interpretação do comportamento dos organismos que produziram os iconofósseis.

Iconitos de Locomoção (**Repichnia**)

Incluem os traços produzidos pelo deslocamento com o auxílio de apêndices locomotores e pistas resultantes de contrações musculares do corpo. Correspondem a seqüências de pegadas ou sulcos contínuos, ornamentados ou não, podendo ser lineares ou sinuosos e, algumas vezes, ramificados. Ex.: icnogênero *Diplichnites*, além de pegadas e pistas de dinossauros.

Na Bacia de Sousa (Cretáceo do Estado da Paraíba) ocorrem pistas paralelas de dinossauros saurópodes que evidenciam a formação de manadas (hábito gregário) entre esses animais. Etologicamente, essas pistas são classificadas como **Repichnia** (Carvalho, 1989; 2000a; 2000b).

Iconitos de Habitação (**Domichnia**)

Incluem escavações e perfurações habitadas por organismos. Muitos alimentam-se de material em suspensão (no caso dos invertebrados). São estruturas predominantemente cilíndricas, tendo as paredes aglutinadas por secreções quitinofosfáticas ou reforçadas por partículas detríticas selecionadas e cimentadas. Formas comuns deste tipo incluem escavações em "U" sem estrutura meniscóide e perfurações. Ex.: icnogêneros *Arenicolites* e *Skolithos*.

Iconitos de Descanso (**Cubichnia**)

São impressões causadas por uma interrupção temporária no deslocamento do animal durante sua procura por descanso ou refúgio. Feições em relevo bem definidas podem refletir a morfologia lateroventral dos organismos. Algumas formas são transicionais para **Repichnia** e **Domichnia**. Ex.: icnogêneros *Asteriacites* e *Rusophycus*.

Iconitos de Alimentação (**Fodinichnia**)

Consistem em escavações, tubos, pistas e perfurações do organismo quando da procura de alimento,

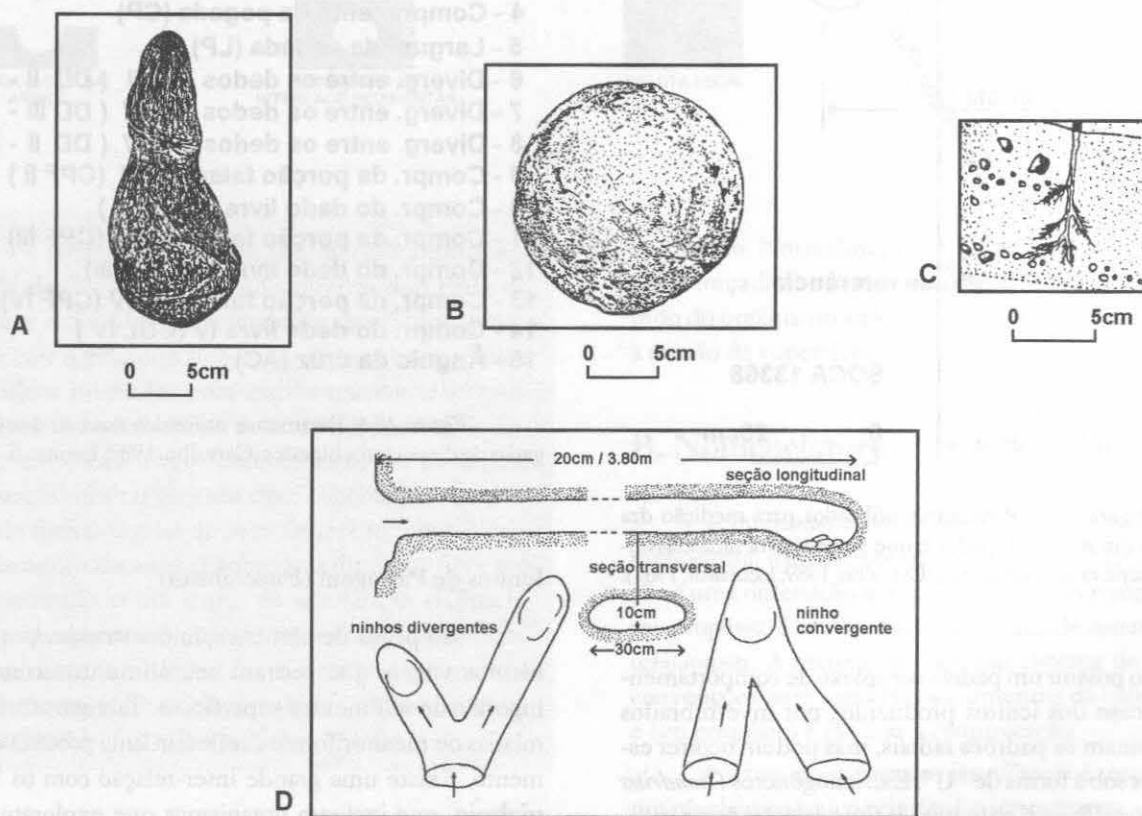


Figura 10.4 Exemplos de evidências de atividades dos organismos: (A) Coprólito de crocodilo. (B) Ovo de dinossauro. (C) Pedotúbulo. (D) Ninhos de papagaios (Frey, 1975; Leonardi & Oporto, 1983; Price, 1951; Sawyer, 1981).

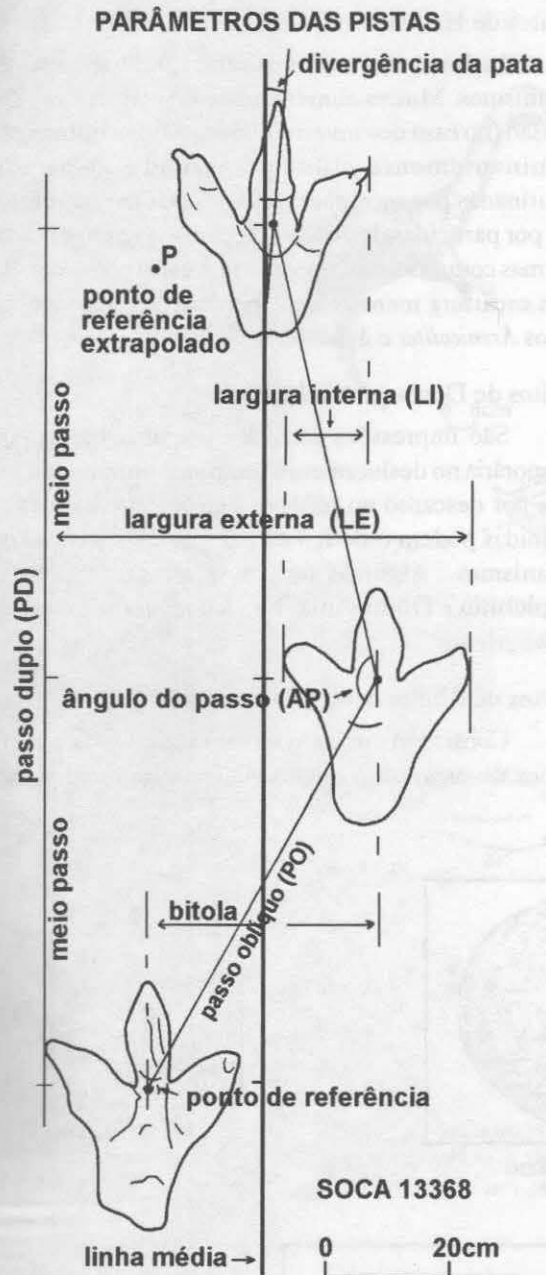
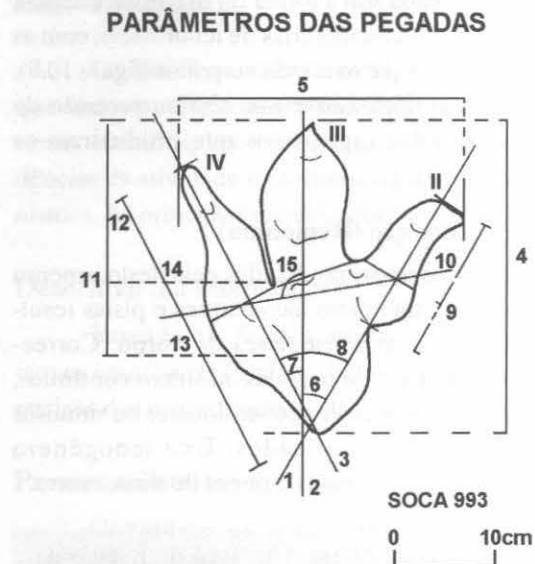


Figura 10.5 Parâmetros utilizados para medição das pistas de dinossauros bípedes e que servem para uma classificação descritiva ou morfológica (Carvalho, 1989; Leonardi, 1987).

podendo possuir um padrão complexo de comportamento. No caso dos icnitos produzidos por invertebrados predominam os padrões radiais, mas podem ocorrer escavações sob a forma de "U". Ex.: icnogêneros *Chondrites* e *Rhizocorallium*. Existe uma íntima relação desta categoria com os *Pascichnia* e os *Domichnia*. As perfurações feitas através das conchas por predadores também pertencem a esta categoria.



LEGENDA

- 1 - Eixo do dedo II
- 2 - Eixo do dedo III
- 3 - Eixo do dedo IV
- 4 - Comprimento da pegada (CP)
- 5 - Largura da pegada (LP)
- 6 - Diverg. entre os dedos II e III (DD II - III)
- 7 - Diverg. entre os dedos III e IV (DD III - IV)
- 8 - Diverg. entre os dedos II e IV (DD II - IV)
- 9 - Compr. da porção falangeal II (CPF II)
- 10 - Compr. do dedo livre II (CDL II)
- 11 - Compr. da porção falangeal III (CPF III)
- 12 - Compr. do dedo livre III (CDL III)
- 13 - Compr. da porção falangeal IV (CPF IV)
- 14 - Compr. do dedo livre IV (CDL IV)
- 15 - Ângulo da cruz (AC)

Figura 10.6 Parâmetros utilizados nos estudos de pegadas de dinossauros bípedes (Carvalho, 1989; Leonardi, 1987).

ICNITOS DE PASTAGEM (*Pascichnia*)

São pistas de alimentação construídas por organismos vágéis que retiram seu alimento através da ingestão de sedimentos superficiais. Tais estruturas, enroladas ou meandriformes, refletem uma procura de alimento. Existe uma grande inter-relação com os *Fodichnia*, que incluem organismos que exploram sedimentos abaixo da superfície de sedimentação, e com os *Repichnia*, pois muitos icnitos de "pastagem" são também icnitos de locomoção. Ex.: icnogênero *Cruziana*.

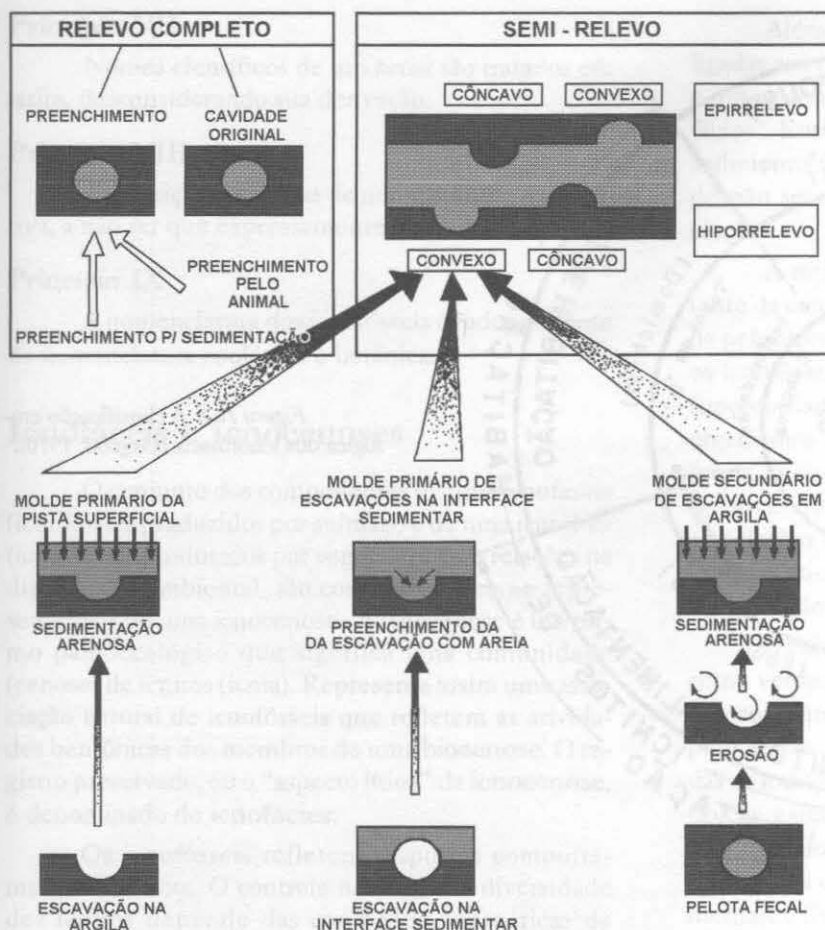


Figura 10.7 A classificação estratinômica e as formas de preservação dos icnofósseis (Osgood, 1970).

Nos ritmitos de Itu (Permocarbonífero, Estado de São Paulo) são encontrados dois tipos de pistas atribuídas à atividade de crustáceos notostáceos: o primeiro tipo, *Isopodichnus*, corresponde a sulcos bilobados com estrias transversais resultantes do rastejamento do animal à procura do alimento, classificados como icnitos de pastagem (*Pascichnia*); o segundo tipo, *Diplichnites*, compreende fileiras duplas de pegadas que refletem o deslocamento do animal sobre o sedimento fino, e é classificado como icnito de locomoção (*Repichnia*). Este exemplo demonstra como um mesmo organismo, em decorrência de comportamentos diferentes, pode originar mais de um tipo de icnito (Fernandes, Carvalho & Netto, 1987).

Icnitos de Escape (*Fugichnia*)

São feitos principalmente por moluscos bivalvíos e outros organismos que se alimentam de material em

suspensão. Normalmente não têm a parede da escavação reforçada. A estrutura ocorre pelo deslocamento rápido do organismo após o aporte de sedimento, devido à erosão da superfície.

B. Nomenclatura

É interessante saber distinguir classificação e nomenclatura, usualmente muito confundidas. Classificação é uma ordenação sistemática de coisas e conceitos, e seu propósito é facilitar o entendimento de como se inter-relacionam. A nomenclatura é um sistema de regras e convenções para registrar os elementos da classificação e seu propósito é facilitar a comunicação.

Na nomenclatura dos icnofósseis é reconhecido um nível taxonômico principal: o **icnogênero**, que comporta uma ou mais **icnoespécies**. Se for necessário diferenciar entre categorias subordinadas a icnoespécies, o termo variedade pode ser utilizado. Nenhuma outra

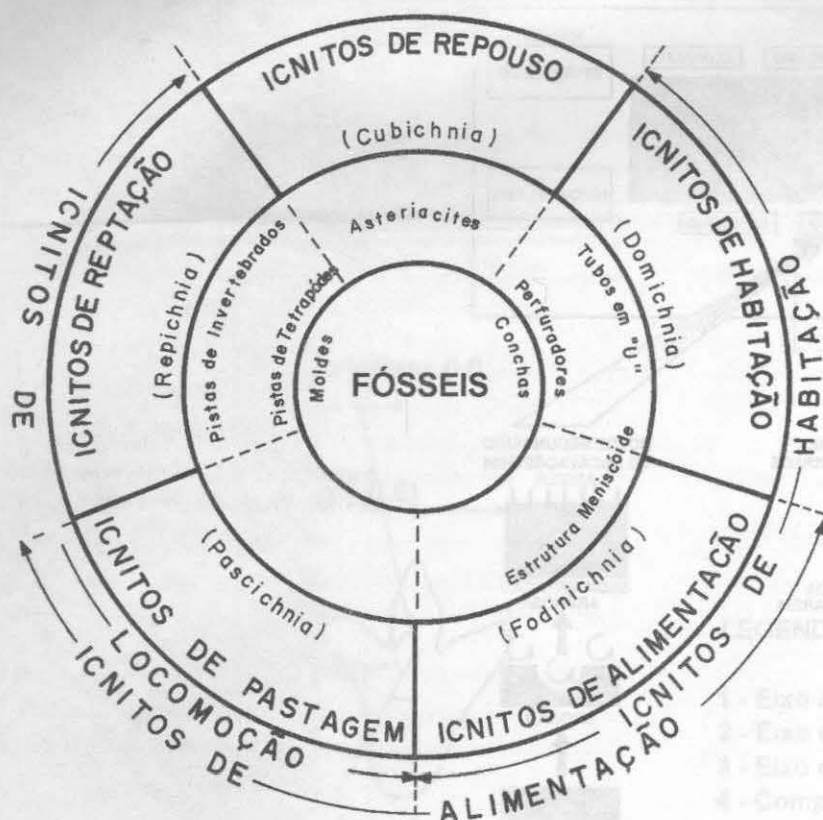


Figura 10.8 A classificação etológica dos icnofósseis (Osgood, 1970).

categoria acima de icnogênero é reconhecida, apesar de poder ser aplicada informalmente (figura 10.9).

Caso seja possível estabelecer a que organismo pertence certo icnito, o nome deste não deve ser igual ao do organismo. O mesmo se aplica caso o icnito for descrito primeiro e posteriormente ser descoberto o organismo a ele associado.

Os princípios fundamentais da nomenclatura icnológica, de acordo com o Código para Nomenclatura de Icnofósseis são os seguintes:

Princípio I

Icnofóssil é definido como a indicação de atividade de um vegetal ou animal preservado em rocha, sedimento ou fóssil corporal.

Princípio II

A nomenclatura dos icnofósseis é baseada totalmente nas características da estrutura deixada pela atividade do organismo. É reconhecido que membros de categorias taxonômicas distintas podem produzir estruturas biogênicas similares, e uma mesma espécie ou

indivíduo pode dar origem a estruturas diferentes. Portanto a aplicação de um nome específico não implica necessariamente que este tenha sido formado por um certo organismo.

Princípio III

Apesar da nomenclatura dos icnofósseis ser independente da nomenclatura zoológica ou botânica, é aconselhável (para evitar confusão) que os nomes escolhidos não correspondam a nomes existentes em *taxa* animais ou vegetais.

Princípio IV

A aplicação dos nomes dos *taxa* é determinada através de tipos nomenclaturais.

Princípio V

A nomenclatura do *taxon* é baseada na prioridade de publicação.

Princípio VI

Cada *taxon*, com um certo nível e caracterização morfológica, tem somente um nome correto (normalmente o nome publicado primeiro, de acordo com as regras).

Princípio VII

Nomes científicos de um *taxon* são tratados em *latim*, desconsiderando sua derivação.

Princípio VIII

A aplicação das regras de nomenclatura é retroativa, a não ser que expressamente limitada.

Princípio IX

A nomenclatura dos icnofósseis é independente da nomenclatura zoológica e botânica.

Icnofáceis e Icnocenoses

O conjunto dos componentes de uma icnofauna (icnofósseis produzidos por animais) e de uma icnoflora (icnofósseis produzidos por vegetais) e suas relações na distribuição ambiental, são considerados como representativos de uma icnocenose. A icnocenose é um termo paleoecológico que significa uma comunidade (cenose) de icnitos (icnia). Representa assim uma associação natural de icnofósseis que refletem as atividades bentônicas dos membros de uma **biocenose**. O registro preservado, ou o "aspecto lítico" da **icnocenose**, é denominado de **icnofácies**.

Os icnofósseis refletem respostas comportamentais da biota. O controle na origem e diversidade dos icnitos depende das condições energéticas da interface deposicional, tipo de substrato, viabilidade alimentar, profundidade da água, nível de energia e granulometria do sedimento. Face à sensibilidade dos organismos às condições físico-químicas do meio, as escavações, pistas e perfurações por eles produzidas são extremamente importantes como indicadores ambientais. As variações nos conjuntos de icnofósseis (ou icnocenoses) podem ser utilizadas então para inferir mudanças no regime de sedimentação, tornando-se interessantes para as reconstruções paleogeográficas e paleoecológicas.

Baseando-se na avaliação cuidadosa da distribuição estratigráfica e etológica das associações dos diversos icnofósseis em rochas de várias idades, e de distintas implicações ambientais, já foram definidas 11 icnofácies principais:

- | | |
|---------------------------|------------------------|
| a - <i>Scoyenia</i> | g - <i>Skolithos</i> |
| b - <i>Termitichnus</i> | h - <i>Cruziana</i> |
| c - <i>Mermia</i> | i - <i>Zoophycos</i> |
| d - <i>Psilonichnus</i> | j - <i>Nereites</i> |
| e - <i>Trypanites</i> | k - <i>Teredolites</i> |
| f - <i>Glossifungites</i> | |

Além dessas, existem indicações de icnofácies ligadas aos vertebrados (por exemplo, *Brontopodichnus*) e outras com base em excrementos fósseis, as "coprofácies". Entretanto, essas icnofácies não têm conotação sedimentológica, motivo pelo qual existem propostas de não serem utilizadas como icnocenoses ou associações.

A repetição temporal dessas icnofácies é resultante da convergência do comportamento, condicionada pelos modos de vida e requisitos ambientais. Como os icnofósseis são o registro do comportamento e das funções fisiológicas, refletem o condicionamento dos organismos a situações ecológicas específicas. Desta forma, as associações de icnofósseis tendem a ser características de determinados regimes ambientais. Estas associações de icnofósseis são recorrentes através do tempo e do espaço, sempre que ocorra um determinado conjunto de condições ambientais.

As associações de icnofósseis devem ser vistas como verdadeiros modelos de icnofácies. Determinados conjuntos de parâmetros ecológicos e geológicos podem não se repetir com perfeita fidelidade. Apesar das associações serem denominadas por icnogêneros típicos, estes não precisam necessariamente existir em todas as ocorrências das icnofácies. As características mais gerais da icnocenose, somadas às estruturas sedimentares físicas e à litologia, são consideravelmente mais importantes para a reconstrução ambiental do que um único icnofóssil isolado.

A. Icnofácies Continentais

As diversas associações icnofossilíferas que representariam ambientes deposicionais continentais são ainda pouco conhecidas. A maioria dos icnogêneros propostos na icnologia (*Ancorichnus*, *Cochlichnus*, *Cylindrichnus*, *Mecanopsis*, *Palaeophycus*, *Planolites*, *Sabellarifex*, *Scolicia*, *Skolithos* e *Sinusites*) eram considerados como característicos ou exclusivos de rochas de origem marinha. Porém sabe-se atualmente que também ocorrem nos ambientes continentais. A partir da observação em depósitos holocênicos, têm sido apresentadas algumas propostas para o estabelecimento de um zoneamento biogeográfico dos diversos organismos potencialmente produtores de icnitos. Tais estudos são desenvolvidos fundamentalmente em regiões próximas a rios ou lagos, locais onde há uma maior possibilidade de preservação das estruturas biogênicas.

Podemos estabelecer quatro ambientes continentais com registros consideráveis de atividade biogênica:

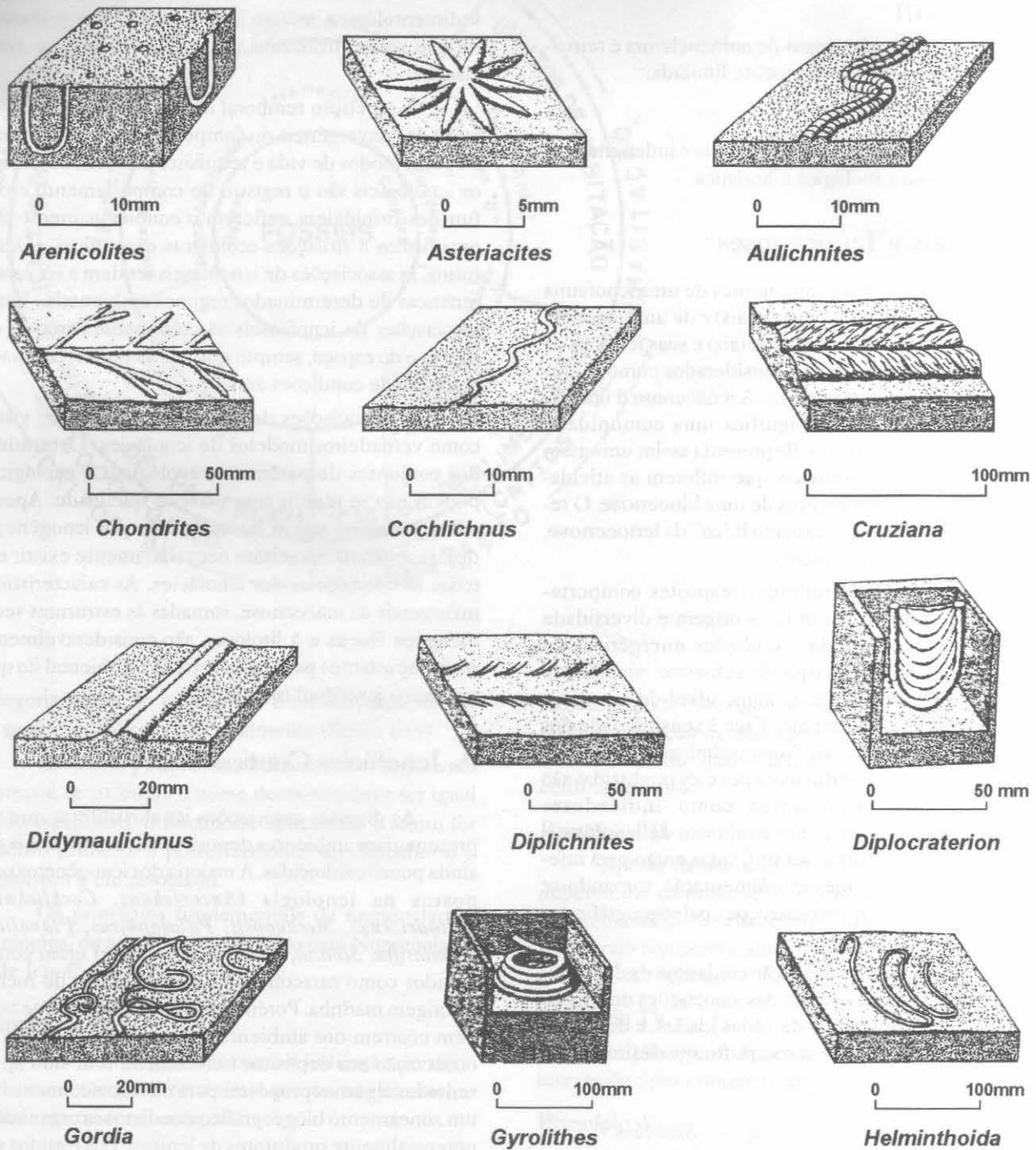
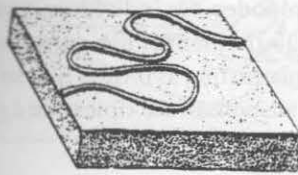
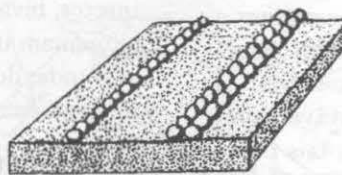


Figura 10.9 Representação esquemática dos icnofósseis de invertebrados mais comuns (Crimes, 1987).



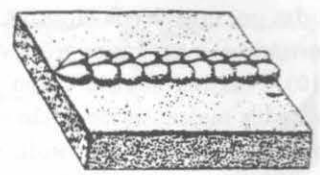
0 50 mm

Helminthopsis



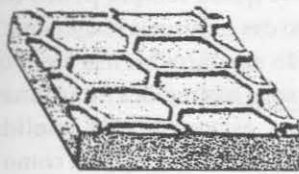
0 20mm

Neonereites



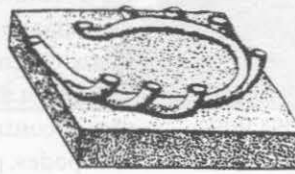
0 10mm

Nereites



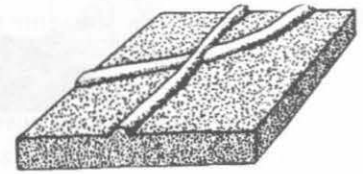
0 50 mm

Paleodictyon



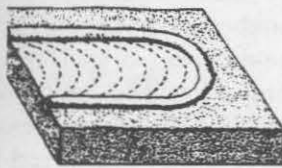
0 50mm

Phycodes



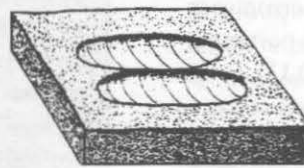
0 30mm

Planolites



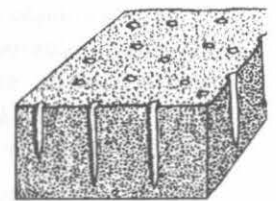
0 50mm

Rhizocorallium



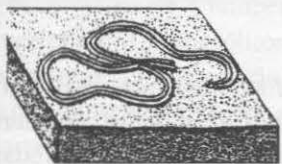
0 50mm

Rusophycus



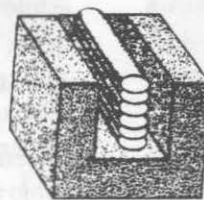
0 20mm

Skolithos



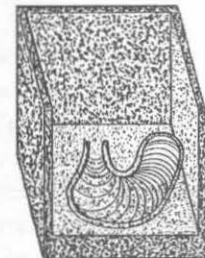
0 100mm

Taphrhelminthopsis



0 50mm

Teichichnus



0 20mm

Zoophycos

Lagos efêmeros

A existência de lagos temporários em climas quentes ou frios permitirá uma associação icnofossilífera, na qual encontrar-se-ão pistas e marcas de repouso produzidas por crustáceos (anostráceos, conchostráceos e notostráceos) e por vários grupos de vertebrados (figura 10.10). Nas regiões de clima temperado a frio, os artrópodes malacostráceos são os mais prováveis produtores de pistas, originando icnofósseis tais como *Isopodichnus* e *Diplichnites*.

Planícies de inundação e margens de canal

Nos sedimentos de planície de inundação as estruturas biogênicas são localmente muito abundantes e diversas, originadas principalmente por aracnídeos e insetos. De menor importância são as de crustáceos, anelídeos, nematódeos e moluscos. Pelo menos oito ordens e 31 famílias de insetos possuem espécies que escavam nos sedimentos de planície de inundação, ainda que nenhum dos traços produzidos seja exclusivo deste tipo de ambiente. Ao longo das margens de rios e lagos é freqüente uma associação de pistas produzidas por insetos coleópteros, que incluem tubos larvais, escavações para alimentação e para habitação. Também pistas de insetos ortópteros, escavações de crustáceos decápodes e pegadas de vertebrados podem pertencer a esta associação icnológica (figuras 10.11 a 10.13). Dentre os icnofósseis de invertebrados destaca-se o icnogênero *Skolithos*.

Além da diversidade de pistas originadas por invertebrados, é comum ocorrerem estruturas biogênicas produzidas pela atividade de vertebrados como pistas de peixes, pegadas de anfíbios, répteis (Lockley, 1991; Thulborn, 1990), aves e mamíferos. Algumas ranhuras em um substrato argiloso também já foram interpretadas como resultantes do atrito das unhas de répteis em natação, informando sobre a espessura da lâmina d'água. A ocorrência de escavações de peixes dipnóicos e a abundância de pegadas de tetrápodes favorecem a interpretação de ambientes de planície de inundação e lacustres. São também comuns as estruturas de habitação, repouso e alimentação de vertebrados que, associadas às informações provenientes da análise das estruturas sedimentares primárias e dos icnofósseis produzidos por invertebrados, poderão conduzir a um refinamento na interpretação paleoambiental e a um melhor conhecimento da variedade de grupos zoológicos existentes em determinado tempo geológico (Carvalho, 1989).

Lagos permanentes

Nos ambientes lacustres há uma ampla variedade de organismos que bioturbam os sedimentos: anelídeos, platelmintes, isópodes, ostracodes, ninfas de insetos, bivalvíos e gastrópodes. Os indivíduos que se alimentam de detritos são freqüentes nas partes mais profundas dos lagos, enquanto que as formas que se alimentam de material em suspensão são típicas de águas rasas.

Dunas eólicas e áreas interdunas

Nas regiões áridas, semi-áridas e litorâneas, encontramos a maior parte da ação eólica. Nestes ambientes o sedimento mostra-se quase sempre pouco coeso, dificultando a preservação das estruturas biogênicas; portanto, os icnofósseis serão encontrados nas áreas onde haja maior umidade, ou seja, nas regiões interdunas. Aí são encontradas pistas e escavações de anelídeos, artrópodes, peixes, répteis e mamíferos, bem como evidências de raízes.

A Formação Botucatu (Bacia do Paraná, Estado de São Paulo), cujos depósitos são a evidência de um grande deserto do Jurássico-Cretáceo, possui muitas pistas de invertebrados, dinossauros carnívoros e de mamíferos primitivos, as quais ocorrem nas áreas de barlavento e sotavento das dunas fósseis. A explicação para tal fato é a alta coesão dos sedimentos arenosos devido à umidade resultante de um elevado nível do lençol freático pretérito (Leonardi & Oliveira, 1990). Também no Grupo Areado (Bacia Sanfranciscana, Cretáceo Inferior do Estado de Minas Gerais) ocorrem pegadas fósseis de dinossauros, porém num contexto de interdunas (Carvalho & Kattah, 1998).

Icnofácies *Scoyenia*

É a associação icnofossilífera encontrada em sedimentos continentais, sendo geralmente considerada como a associação de icnofósseis que abrange todas as icnoespécies existentes em ambientes não marinhos. Porém em regiões continentais a variedade de condições ecológicas e deposicionais conduzem a uma diversidade tão grande de icnofácies quanto as já definidas para as regiões marinhas (figura 10.13B).

Esta icnofácies foi redefinida por Buatois & Mangano (1996) como a transição do ambiente subaéreo para o subaquático com pegadas de vertebrados, além dos icnogêneros *Scoyenia*, *Beaconites*, *Umfolozia* e *Taenidium*.

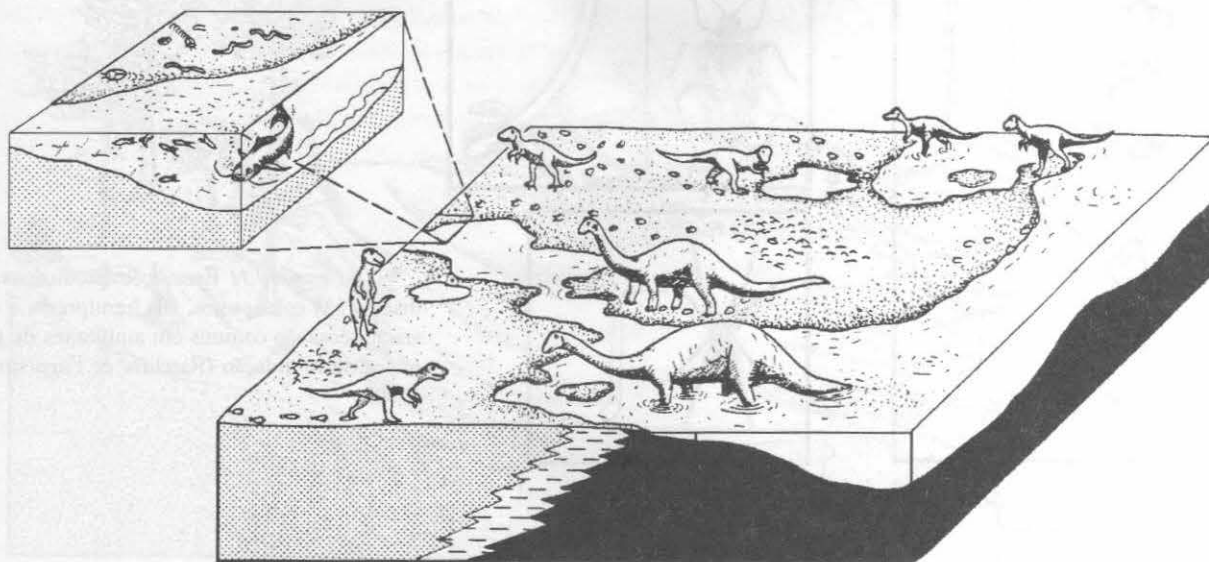


Figura 10.10 Reconstituição hipotética da icnocoenose de Sousa (PB) e os organismos produtores dos icnitos (Carvalho, 1989).

Iconofácies *Termitichnus*

Compreende os depósitos tipicamente terrestres, com os icnogêneros *Termitichnus* e *Celliforma*, entre outros.

Iconofácies *Mermia*

Esta iconofácies representa os substratos lacustres e subaquáticos, com os icnogêneros *Mermia*, *Helminthopsis*, *Cochlichnus*, *Planolites*, *Lockeia* e *Gordia*.

Iconofácies *Psilonichnus*

Caracteriza-se por escavações predominantemente verticais, algumas com células basais bulbosas ou estruturas de habitação de invertebrados com formas em "U", "J" ou "Y", também podendo ocorrer pistas de vertebrados e coprólitos. Ocorre em areias bem selecionadas com laminação plano-paralela a cruzada, ou em sedimentos arenosos ou areno-argilosos mal selecionados bioturbados por escavações ou raízes. Frequente em ambientes costeiros, tipicamente representados por sedimentos pós-praia, dunas, *washover fans* e superfícies supramaré. A iconofácies *Psilonichnus* representa uma mistura de condições marinhas e não marinhas.

B. Iconofácies Marinhas

Ao contrário das associações icnofossilíferas continentais, as icnocoenoses marinhas são bem mais co-

nhecidas. Isto deve-se ao grande número de estudos sobre os ambientes marinhos, procurando-se associar muitos dos parâmetros controladores da abundância e distribuição dos organismos produtores de icnitos (como temperatura, suprimento de nutrientes e o aporte de sedimentos), às mudanças progressivas que ocorrem com o aumento da profundidade (Frey & Pemberton, 1985).

Isto resultou no estabelecimento de iconofácies bem definidas onde o tipo de substrato e as condições de energia do meio estão intimamente relacionados com a profundidade. Entretanto, o modelo batimétrico não deve ser aplicado indiscriminadamente, mas, sim, em um contexto mais amplo, utilizando-se as demais evidências paleontológicas e estratigráficas em que estão os iconofósseis.

Diversas iconofácies marinhas já foram definidas (figura 10.14):

Iconofácies *Teredolites*

Iconofácies definida para perfurações produzidas por bivalvíos marinhos do gênero *Teredo* em substratos lenhosos (madeiras) que apresentam morfologia "clavada" orientada perpendicularmente em relação ao substrato, com abertura circular em seção transversal. A forma da perfuração pode ser em função da interferência ou proximidade de outras perfurações. O diâmetro em geral aumenta gradualmente até um máximo junto à terminação distal hemisférica ou cilíndrica. As superfícies dos moldes das perfurações são fortemente orna-

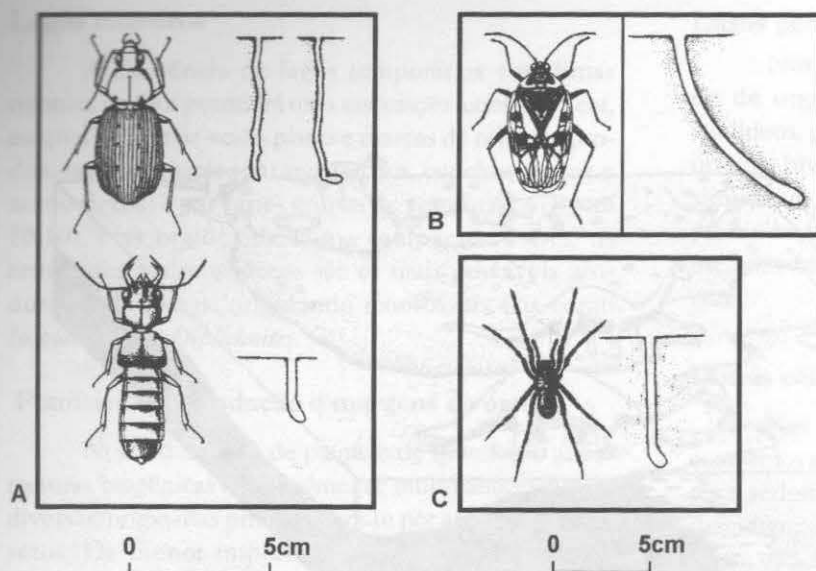


Figura 10.11 Escavações produzidas por insetos (A) coleópteros, (B) hemípteros e (C) aracnídeos são comuns em ambientes de planícies de inundação (Ratcliffe & Fagerstrom, 1980).

mentadas por uma série de cristas e sulcos subparalelos cuja origem pode ser resultante da microestrutura do substrato.

Icnofácies *Trypanites*

Estruturas de habitação endolíticas, com formas cilíndricas, globulares, em “U”, ou irregulares, orientadas perpendicularmente à superfície do substrato. Também inclui sistemas de perfuração ramificados, estrias e ranhuras (produzidas por organismos que alimentam-se de algas). São escavações produzidas principalmente por organismos suspensívoros e carnívoros. Mostra uma baixa diversidade, apesar das perfurações ou ranhuras poderem ser abundantes. É uma icnofácies típica de substratos duros em zona litoral a sublitoral: superfícies costeiras, recifes ou outros substratos orgânicos como conchas e ossos (Figura 10.15A). É intergradacional para a icnofácies *Glossifungites*.

Icnofácies *Glossifungites*

Esta icnofácies caracteriza zonas litorâneas de baixa ou alta energia onde o substrato é coeso e estável. Predominam escavações pouco ramificadas, verticais ou em forma de “U”. Os organismos que constroem essas escavações são formas bentônicas, sésseis ou vágeis (figura 10.15B).

Em ambientes marinhos litorâneos também podem ser encontradas associações icnofossilíferas

relacionadas aos tetrápodes. Na Bacia do Paraná (Formação Corumbataí, Permiano superior-Triássico Inferior) e na Bacia de São Luís (Formação Alcântara, Cretáceo Superior) são encontradas pegadas e pistas de répteis originadas em ambientes de extensas planícies de maré (Andreis & Carvalho, 2001; Carvalho, 2001).

Icnofácies *Skolithos*

Apesar de ocorrer frequentemente em zonas litorâneas rasas de alta energia, pode também caracterizar depósitos continentais. Esta icnofácies denota condições variáveis de sedimentação, com erosão ou sedimentação abrupta. Caracterizam-na escavações cilíndricas, verticais ou em forma de “U”, com ou sem meniscos (*spreiten*). Em geral, essa icnofácies mostra baixa diversidade de escavações, ainda que algumas formas sejam abundantes (figura 10.16A).

Icnofácies *Cruziana*

Caracteriza uma região abaixo do nível de ação das ondas. As condições ambientais são tranquilas, com energia moderada a baixa. Os icnitos de reptação epi- e intra-estratais são comuns, além de ocorrerem escavações horizontais e inclinadas, irregularmente distribuídas no substrato. Os organismos que produzem estes icnofósseis podem ser sedimentófagos ou carnívoros. Apresenta diversidade e abundância elevadas (figura 10.16B).

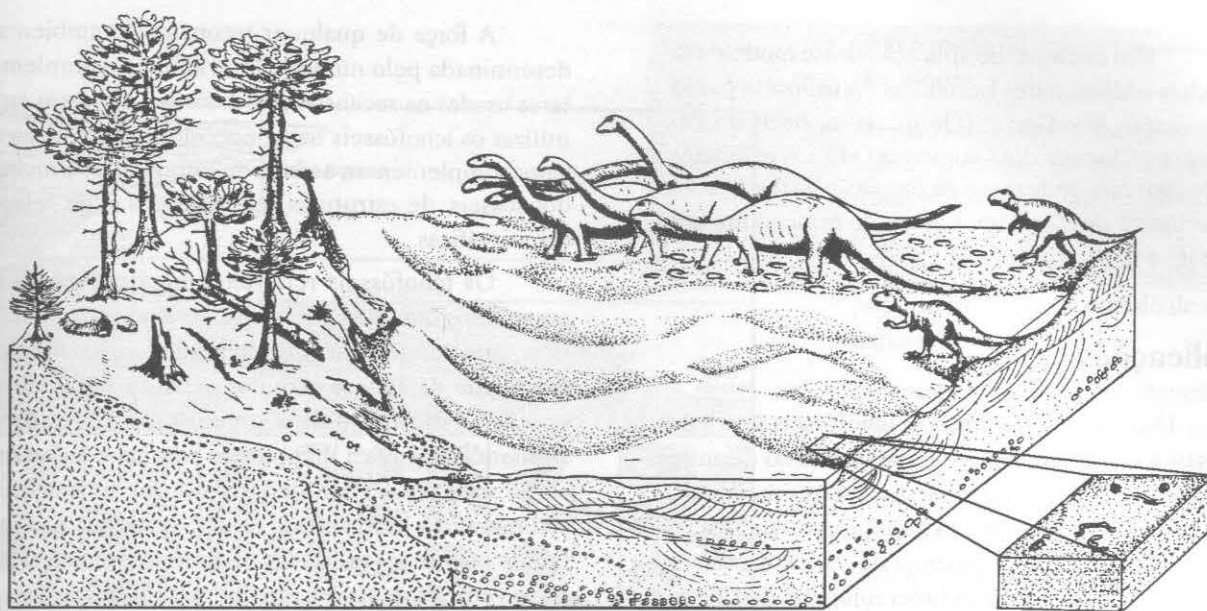


Figura 10.12 Ao se deslocarem junto às margens dos rios, dinossauros saurópodes e terópodes deixavam suas pistas, como as de Sousa, Paraíba (Carvalho, 1989).

Iconofácies *Zoophycos*

A icnocenose desta iconofácies está presente em zonas com baixa taxa de sedimentação, em águas calmas. Os iconofósseis podem ser formas simples ou complexas, distribuídas horizontalmente sobre os planos de acamamento. São produzidos essencialmente por animais sedimentófagos (figura 10.17A).

Iconofácies *Nereites*

Ocorre tipicamente em águas muito calmas, podendo indicar a região batial ou abissal. Os iconofósseis são complexas estruturas de escavação superficial do sedimento, sinuosas ou meandranes. Os organismos que as produzem são sedimentófagos. A diversidade e abundância local são baixas, mas maiores do que na iconofácies *Zoophycos* (figura 10.17B).

Quantificação e Utilização nas Iconofácies

Recentemente tem havido uma grande preocupação com a quantificação da bioturbação dos sedimentos nas seqüências estratigráficas. Este fato levou ao conceito de **icnofábrica** ou **icnotrama**, a qual representa a totalidade das estruturas de bioturbação em uma rocha sedimentar. Diferentes tipos de bioturbações podem levar a diferentes icnotramas em decorrência dos elementos horizontais e verticais das estruturas de bioturbação.

Entre os métodos propostos para a avaliação da bioturbação nos sedimentos, destacam-se os diagramas que estabelecem seis índices de icnotramas. Estes baseiam-se no grau pelo qual as estruturas sedimentares foram afetadas pelo retrabalhamento biogênico, desde a ausência de bioturbação (ii1) até o retrabalhamento total (ii6). Os índices de icnotramas (ii) são então definidos do seguinte modo:

- ii1 – sem registro de bioturbação, com todas as estruturas sedimentares originais preservadas;
- ii2 – com poucos iconofósseis isolados, e até 10% de perturbação da estrutura original;
- ii3 – com aproximadamente de 10 a 40% de perturbação da estrutura original; os iconofósseis encontram-se geralmente separados, mas podendo ocorrer superposição entre eles;
- ii4 – com aproximadamente 40 a 60% de retrabalhamento da camada, ainda podem ser observados vestígios da estrutura original; as escavações sobrepõem-se e nem sempre encontram-se bem definidas;
- ii5 – a estratificação encontra-se totalmente retrabalhada, mas as escavações ainda podem ser identificadas em alguns locais;
- ii6 – sem representação nos diagramas. Neste caso, o sedimento encontra-se totalmente homogêneo.

Um exemplo de aplicação desse modelo em rochas sedimentares brasileiras foi utilizado para a Formação Alto Garças (Ordoviciano, Bacia do Paraná) na Chapada dos Guimarães (MT). A icnofácies *Skolithos* caracteriza a citada formação na região com um índice de icnotramas variando principalmente de ii4 a ii5 (Borghi *et alii*, 1997).

Aplicações

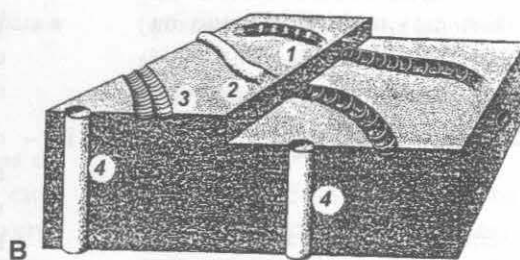
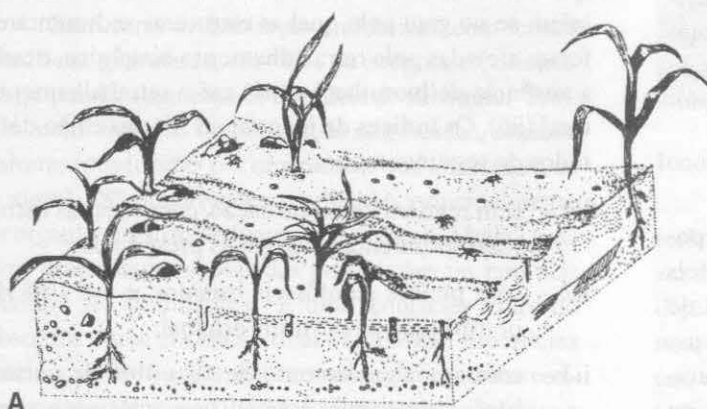
Durante muito tempo os icnofósseis foram considerados como simples evidências indiretas de antigas formas de vida ou estruturas sedimentares secundárias. Atualmente demonstram extrema importância na interpretação do comportamento de vários organismos fósseis e das condições sedimentológicas de diversos ambientes (Bromley, 1996).

Os icnofósseis devem ser estudados dentro de seu contexto geológico, não sendo possível analisá-los sem enquadrá-los convenientemente junto a outras feições biológicas, físicas e químicas contidas no mesmo substrato, para a interpretação paleoecológica.

A força de qualquer reconstrução ambiental é determinada pelo número de evidências complementares usadas na reconstrução. A maior vantagem em se utilizar os icnofósseis na paleoecologia deve-se ao seu valor complementar, ao lado de informações providas dos fósseis, de estruturas sedimentares e das relações estratigráficas.

Os icnofósseis refletem comportamentos dos organismos que são controlados por condições energéticas, tipo de substrato, disponibilidade alimentar, profundidade da água e granulometria do sedimento. A sensibilidade de muitos organismos às condições ambientais significa que podem ser mais importantes como indicadores ambientais do que as estruturas sedimentares inorgânicas. Assim, variações nas icnofaunas podem ser utilizadas para inferir mudanças laterais e verticais de fácies, tornando-as interessantes para reconstruções paleogeográficas.

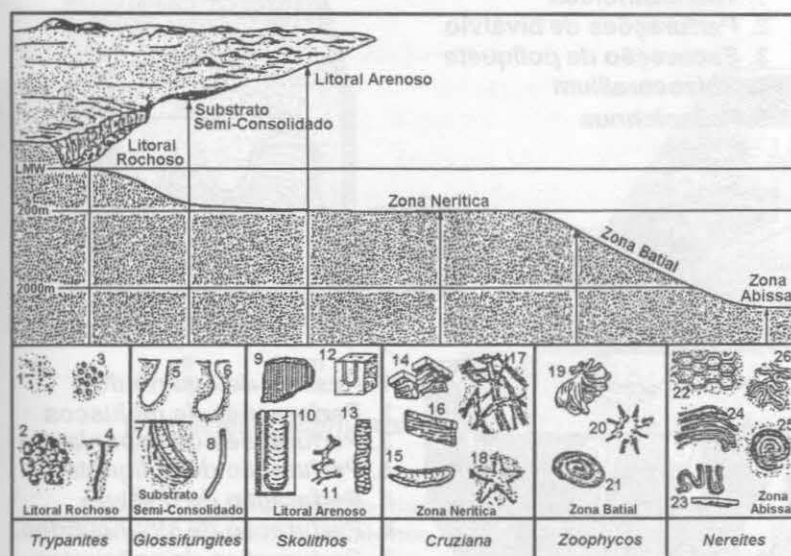
Sendo os icnofósseis amplamente distribuídos no espaço e no tempo, ocorrendo *in situ* e refletindo o comportamento animal em resposta aos fatores do ambiente, tornam-se excelentes indicadores de condições ambientais. Podem fornecer indicações sobre:



1. *Scoyenia*
2. *Ancorichnus*
3. *Cruziana*
4. *Skolithos*

Icnofácies *Scoyenia*

Figura 10.13 (A) Reconstituição hipotética de uma planície de inundação com escavações de insetos e crescimento de vegetais, cuja ação das raízes originam os pedotúbulos (Carvalho, 1989). (B) Representação esquemática da icnofácies *Scoyenia* e os icnitos de invertebrados mais característicos (Pemberton, 1991).



- 1 - Perfurações de *Polydora*
- 2 - *Entobia*
- 3 - Perfurações de equinóides
- 4 - *Trypanites*
- 5,6 - Escavações de foladídeos
- 7 - *Diplocraterion*
- 8 - Escavações de crustáceos
- 9 - *Skolithos*
- 10 - *Diplocraterion*
- 11 - *Thalassinoides*
- 12 - *Arenicolites*
- 13 - *Ophiomorpha*
- 14 - *Phycodes*
- 15 - *Rhizocorallium*
- 16 - *Teichichnus*
- 17 - *Crossopodia*
- 18 - *Asteriacites*
- 19 - *Zoophycos*
- 20 - *Lorenzinia*
- 21 - *Zoophycos*
- 22 - *Paleodictyon*
- 23 - *Taphrhelminthopsis*
- 24 - *Helminthoida*
- 25 - *Spirorhaphe*
- 26 - *Cosmorhaphe*

Figura 10.14 Diagrama ilustrando as icnofácies marinhas e a relação dos icnogêneros com a profundidade (Frey & Pemberton, 1985).

- Diversidade de uma antiga associação biótica.
- Densidade relativa da flora e da fauna; neste caso, é necessário ter-se o cuidado ao avaliar a abundância dos organismos através dos icnitos, pois uma camada altamente bioturbada pode apenas ser o resultado de uma baixa taxa de deposição.
- Diversidade trófica: a distribuição de organismos herbívoros, carnívoros, suspensívoros e sedimentívoros pode informar sobre recursos alimentares, taxas de sedimentação, turbidez da água e estabilidade do substrato.

Os iconofósseis mostram-se potencialmente importantes em diversas áreas da Geologia, tais como:

▪ Paleontologia

- no registro fossilífero de animais de corpo mole;
- como evidência da atividade fisiológica de organismos pretéritos;
- na diversidade de assembléias fossilizadas;
- na evolução dos metazoários e do seu comportamento.

▪ Sedimentologia e Estratigrafia

- na produção de sedimentos por organismos perfuradores;
- na alteração dos grãos por animais que ingerem sedimentos;
- no retrabalhamento dos sedimentos, por destruição e criação de texturas e estruturas sedimentares;
- na consolidação dos sedimentos;
- nas interpretações paleoambientais e paleoecológicas;
- na determinação das idades.

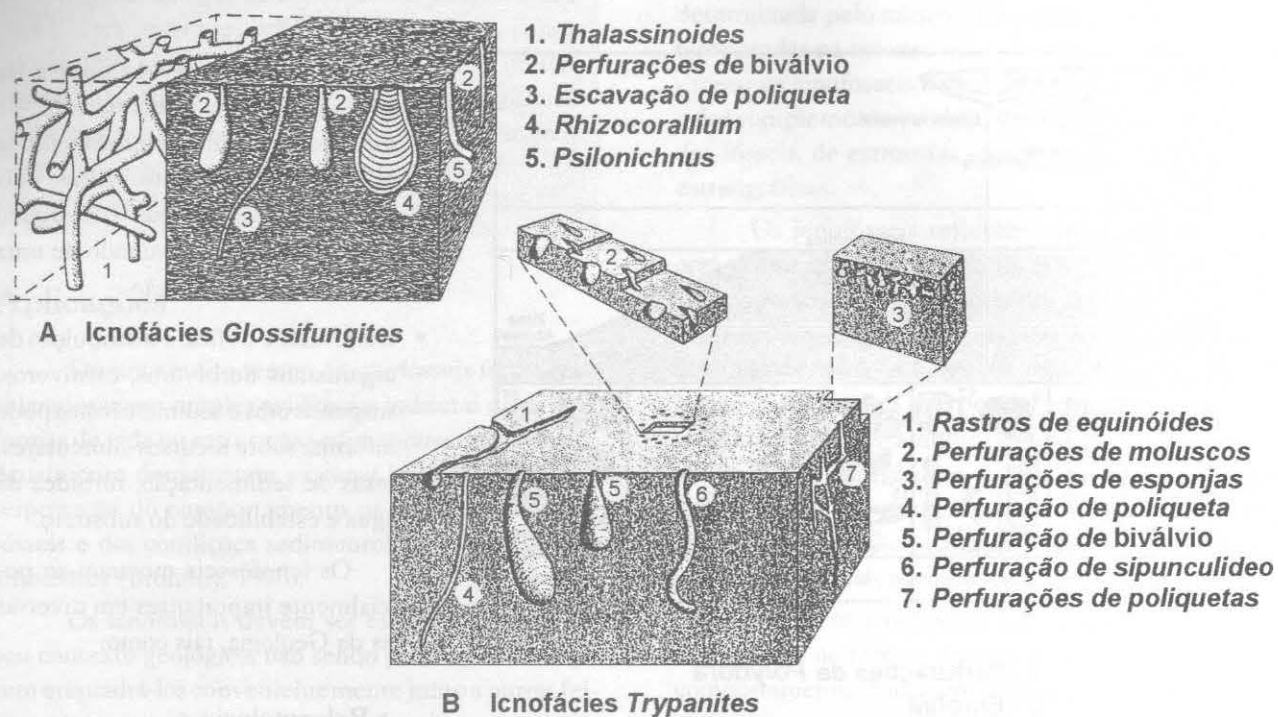


Figura 10.15 (A) Representação esquemática da icnofácies *Trypanites* e seus icnofósseis mais característicos. (B) Representação esquemática da icnofácies *Glossifungites* e seus icnofósseis mais característicos (Pemberton, 1991).

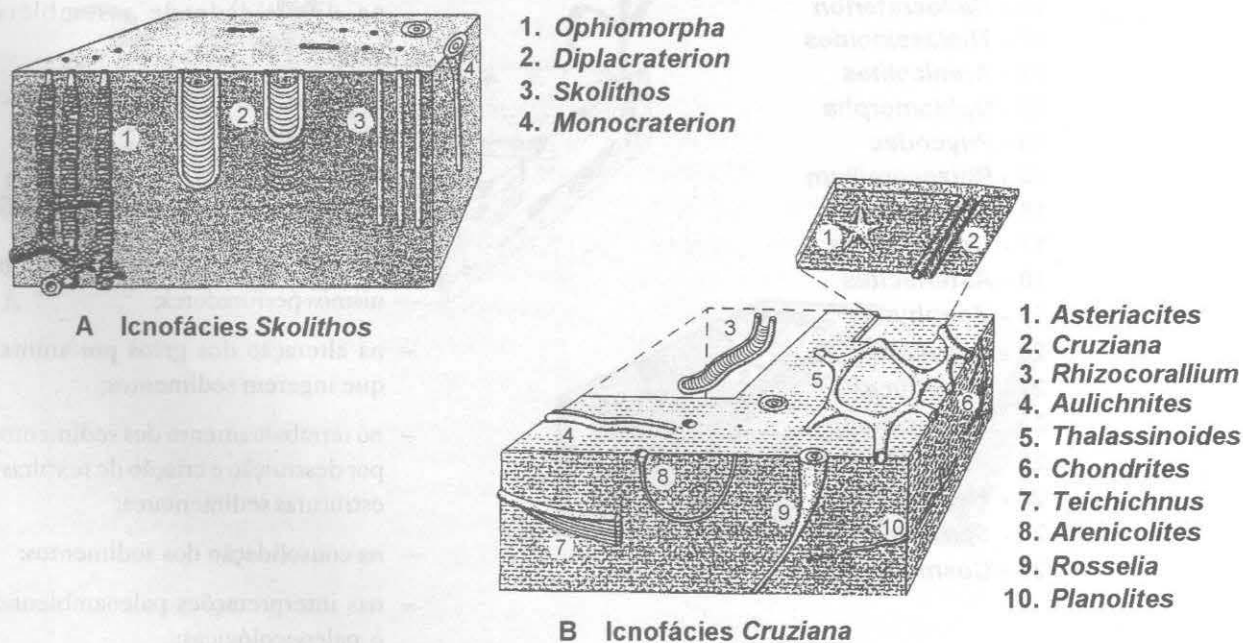


Figura 10.16 (A) Representação esquemática da icnofácies *Skolithos* e seus icnofósseis mais característicos. (B) Representação esquemática da icnofácies *Cruziana* e seus icnofósseis mais característicos (Pemberton, 1991).

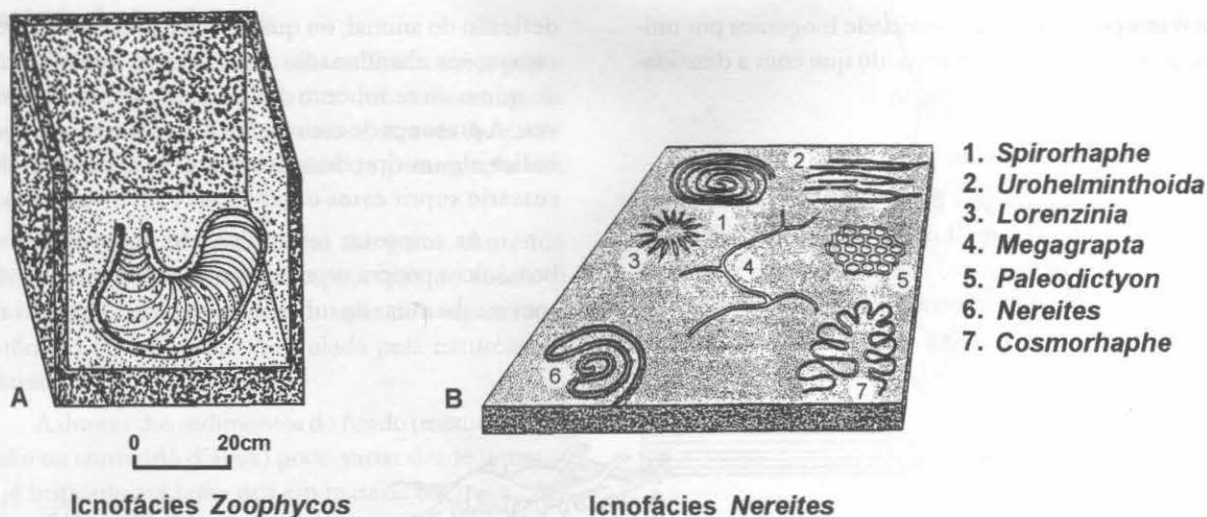


Figura 10.17 (A) *Zoophycos* é o principal iconofóssil desta icnofácies. (B) Representação esquemática da icnofácies *Nereites* e seus iconofósseis mais característicos (Pemberton, 1991).

Numa sucessão de rochas consideradas como do Silurodevoniano na Bacia do Araripe (Formação Cariri) foram identificadas pegadas de dinossauros. Tal registro icnológico possibilitou a atribuição de uma nova idade para a formação, sendo então referida ao Cretáceo (Carvalho *et alii*, 1995).

fornecendo detalhes sobre a morfologia deste grupo (Crimes, 1987; Frey, 1975).

Mas é bem provável que a maior contribuição dos iconofósseis à paleontologia seja fornecer uma evidência direta a respeito do comportamento de formas extintas.

A. Paleontologia

Os iconofósseis podem acrescentar muito ao conhecimento do registro paleontológico pois, além de serem uma evidência da morfologia dos organismos, podem demonstrar padrões de comportamento, como modos de alimentação, locomoção, proteção (figura 10.18) além das relações evolutivas (principalmente nos metazoários durante o Pré-Cambriano Superior).

No estudo de animais de corpo mole (sem partes resistentes passíveis de fossilização) os iconofósseis provêm uma potencial documentação no registro fossilífero de muitos grupos. Existem exemplos de como o estudo dos iconofósseis enriqueceu o conhecimento da diversidade faunística não representada por fósseis corporais, como no caso das faunas pré-cambrianas, onde aparecem icnitos ovóides ou sinuosos de estrutura seriada e com padrões meandantes. Outro exemplo interessante são as impressões dos "dedos" (extremidades dos apêndices locomotores) de trilobitas, que não se fossilizam,

B. Sedimentologia e Estratigrafia

Os processos gerais de deposição, erosão, características de correntes e consistência de substrato são dados que podem ser inferidos a partir dos iconofósseis. As informações assim obtidas mostram-se de extrema importância para a reconstrução dos ambientes deposicionais.

A bioturbação

A partir do momento em que o sedimento é depositado, na maioria dos casos está sujeito a um retrabalhamento biogênico. Dependendo do contexto geológico, o registro irá consistir principalmente em estruturas sedimentares físicas e/ou biogênicas de acordo com a energia física, taxa de sedimentação, densidade, adaptações e variedade dos organismos.

Condições deposicionais

Numa deposição contínua com baixa taxa de sedimentação há um completo retrabalhamento dos sedimentos, com a destruição da textura e de estruturas primárias. O grau de bioturbação relaciona-se bem mais

com o tempo viável para a atividade biogênica por unidade acumulada de sedimento, do que com a densidade de organismos (figura 10.19).

Indicadores de corrente

Alguns icnofósseis podem ser utilizados como indicadores relativos da direção e força de correntes. Esta relação é demonstrada pela evidência direta de icnitos em forma de crescente e/ou por evidências indiretas onde pistas e traços mostram interrupção ou

deflexão do animal, ou quando há o preenchimento de escavações abandonadas por grãos de tamanho maior do que o do sedimento onde a escavação se desenvolveu. A presença de escavações de organismos filtrantes indica algum tipo de movimento da água, pois é necessário suprir estes organismos com nutrientes.

As respostas reotrópicas de certos organismos bentônicos podem produzir um alinhamento de escavações ou aberturas de tubos, sífones e traços superficiais.

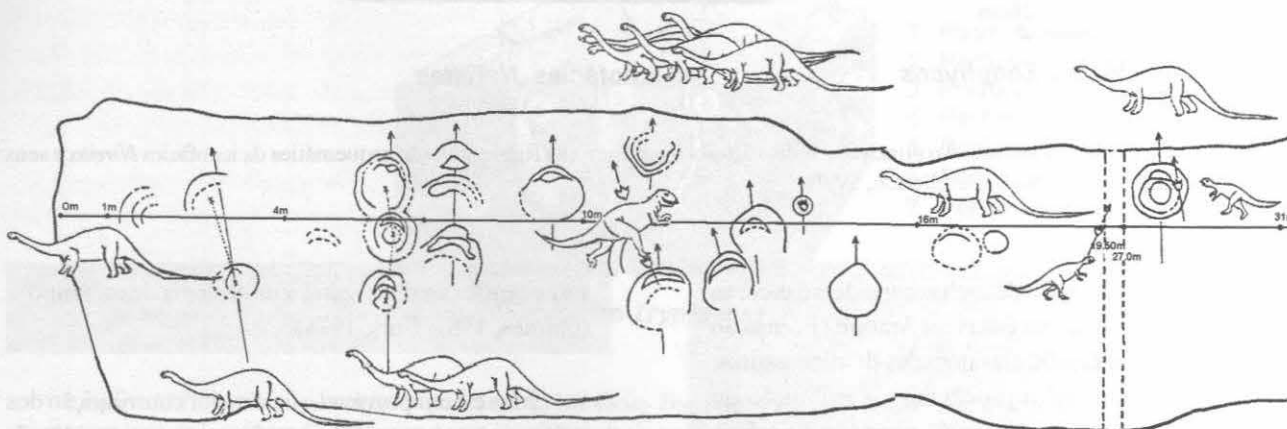


Figura 10.18 O conhecimento da diversidade da fauna dinossauriana de Sousa (PB) somente foi possível com o estudo de sua icnocenose, demonstrando que os saurópodes deslocavam-se em manadas (Carvalho, 1989).

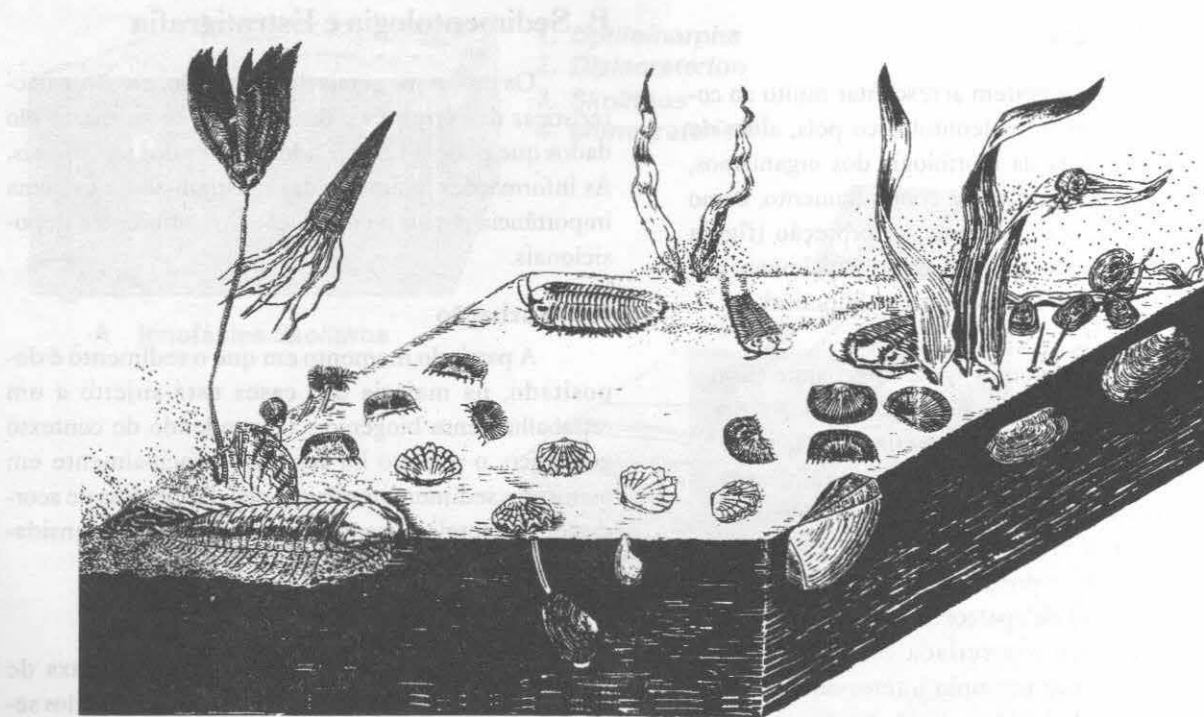


Figura 10.19 A ação bioturbadora dos organismos pode conduzir à destruição das estruturas sedimentares primárias (Melo, 1985).

Consistência do substrato

No estudo das seqüências sedimentares, pode-se estimar a consistência relativa dos sedimentos no tempo em que os organismos viviam, através da observação da diversidade e condições de preservação dos iconofósseis.

Como função do tamanho dos grãos, conteúdo orgânico dos sedimentos, compactação do fundo e taxa de sedimentação, a distribuição dos organismos bentônicos é fortemente controlada pela natureza do substrato.

A dureza dos sedimentos do fundo (medida como coesão ou conteúdo d'água) pode variar desde o material já litificado até lama rica em matéria orgânica. Argilas não compactadas são facilmente suspensas por correntes aquosas, sendo estes fundos instáveis ocupados por infauna sedimentófaga. Pode-se inferir que as escavações foram feitas em argilas compactadas, quando ocorre a preservação de estruturas delicadas, pois é necessária certa consistência do substrato.

O estado inicial de saturação em água dos sedimentos também pode ser apreciado por estruturas de deformação associadas (figura 10.20). Organismos movendo-se através de um sedimento não compactado, com alta quantidade d'água (> 50%) produz primariamente uma estrutura de deformação grande ao redor das escavações (figura 10.21). Em contraposição, um organismo escavando num fundo firme, com baixo conteúdo d'água (< 50%), deforma plasticamente o fundo, deixando cada escavação circundada por uma pequena zona de deformação. Em sedimentos muito duros ou litificados, ocorre a perfuração, que pode se processar quimicamente ou mecanicamente.

Na foz do rio Amazonas, onde a taxa de sedimentação é muito elevada, ocorrem sedimentos argilosos fluidos e plásticos. Naqueles com um alto conteúdo de água as atividades dos organismos não são preservadas e, nos plásticos, onde há maior coesão do sedimento, preservam-se tubos de poliquetas, escavações de bivalvíos, crustáceos e alevinos de peixes. O enterramento desses organismos no substrato é uma forma de proteção às fortes correntes e às variações de salinidade do meio (Carvalho & Fernandes, 1991).

Seleção do sedimento

A atividade de escavação dos organismos pode ser responsável por uma seleção dos grãos. Animais que

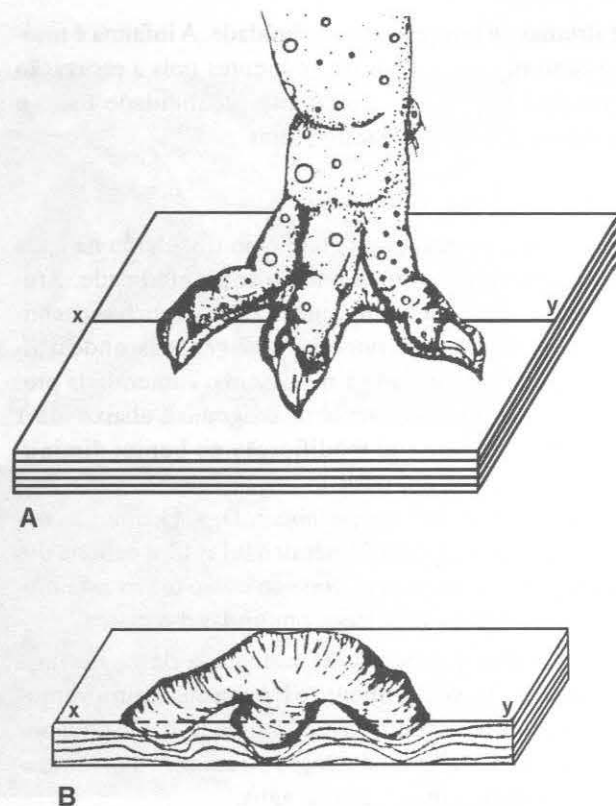


Figura 10.20 O estado de preservação das pegadas fósseis depende da consistência inicial do substrato onde o animal caminhava, deformando o sedimento. (A) Autopódio de um terópode. (B) Pegada produzida e a deformação do substrato (Carvalho, 1989).

ingerem sedimentos para retirada da matéria orgânica, ao passá-los por seu sistema digestivo, transportam e redepositam grande quantidade de material. Apesar desses organismos não selecionarem o material que ingerem, há uma limitação em relação ao tamanho dos grãos, sendo forçados a rejeitarem as partículas muito grandes. Ocorre então uma gradação no acamamento, em geral localmente.

Outra forma na qual os organismos podem ser responsáveis por concentrações de um tamanho particular de sedimento ou composição, é quando constroem suas escavações com partículas selecionadas e/ou incorporam detritos exóticos ao sedimento. O registro resultante deste hábito alimentar podem ser concentrações locais de diferentes tipos de partículas.

Salinidade e temperatura

As respostas comportamentais dos organismos escavadores são similares para os gradientes de salinidade e temperatura. Em zonas intermarés, lagoas rasas, estuários e plataformas deltaicas, ocorrem variações

extremas de temperatura e salinidade. A infauna é muito comum nestes tipos de ambientes pois a escavação constitui um refúgio para a alta variabilidade física e química da superfície sedimentar.

Concentração de oxigênio

A concentração de oxigênio dissolvido na água tende a diminuir com o aumento de profundidade. Atualmente os invertebrados que possuem conchas encontram-se em águas costeiras bem oxigenadas, onde o nível de oxigênio excede 1 ml/l. Com o aumento da profundidade, quando o nível de oxigênio é abaixo de 1 ml/l, há uma sensível modificação no bento: diminuem os invertebrados possuidores de conchas e há o predomínio de endofauna sedimentófaga. Quando a concentração de oxigênio é inferior à 0,1 ml/l, a maioria dos metazoários desaparece. Pode-se então tomar este modelo para regiões costeiras e profundas dos mares.

Existe também uma tendência de haver uma diminuição no comprimento e largura dos icnitos vermiformes com o aumento da profundidade, o que pode ser interpretado como uma relação direta com a quantidade de oxigênio dissolvido na água.

Batimetria

Um pequeno número de associações de icnofósseis, características de determinadas profundi-

dades, recorrem através do Fanerozóico. Estas comunidades são nomeadas por um icnofóssil característico em ordem crescente do aumento de profundidade: *Glossifungites* e *Skolithos* (zona litoral), *Cruziana* (zona litoral a zona nerítica), *Zoophycos* (zona nerítica a zona de deposição turbidítica) e *Nereites* (zona turbidítica). Assim, a ocorrência de membros característicos da comunidade pode ser utilizada para inferir o nível paleobatimétrico. As causas deste zoneamento batimétrico estariam associadas aos recursos alimentares disponíveis, à estabilidade física do substrato e à concentração de oxigênio.

Estratigrafia de seqüências

Os icnofósseis também podem ser utilizados como bons elementos no reconhecimento de superfícies estratigráficas, as quais são fundamentais para o estabelecimento de limites de seqüências, em especial as do tipo 1 e tipo 2, e de paraseqüências. Os limites de seqüência geralmente refletem a exposição subaérea durante o trato de mar baixo, retrabalhadas posteriormente por superfícies erosivas durante a transgressão e então bioturbadas. Já nos limites de paraseqüências, a assinatura icnológica está condicionada à energia do meio, como é o caso de eventos de tempestade que conduzem a uma posterior ocupação oportunista das espécies que escapam do soterramento (Netto, 2001).

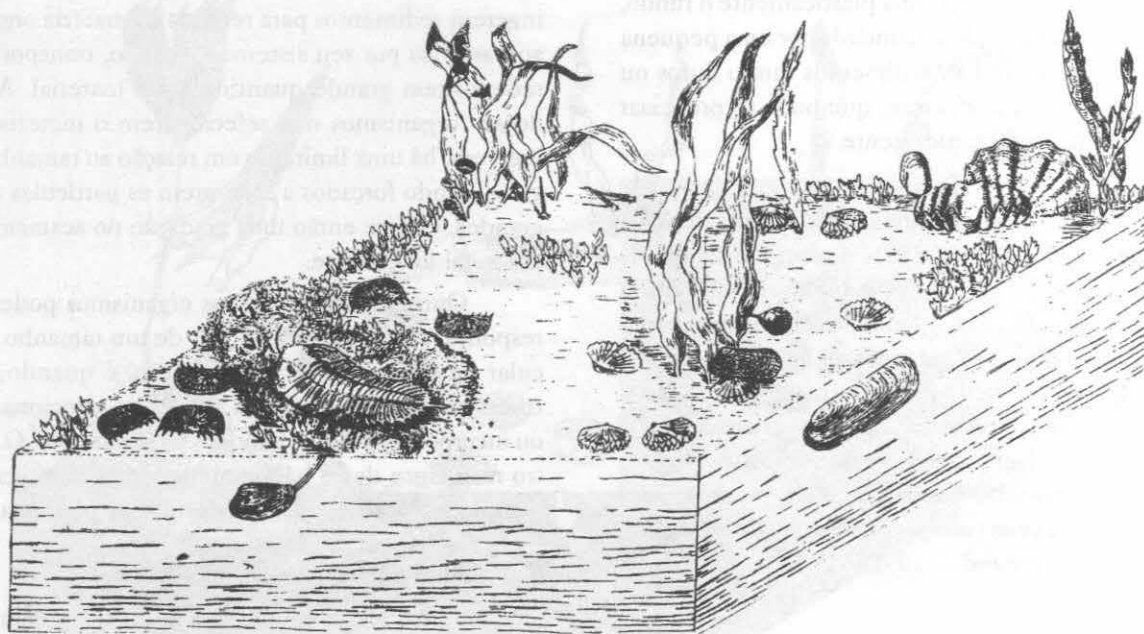


Figura 10.21 Substrato pouco coeso sendo bioturbado por um trilobita, gerando revolvimento de uma ampla área de sedimento ao seu redor (Melo, 1985).

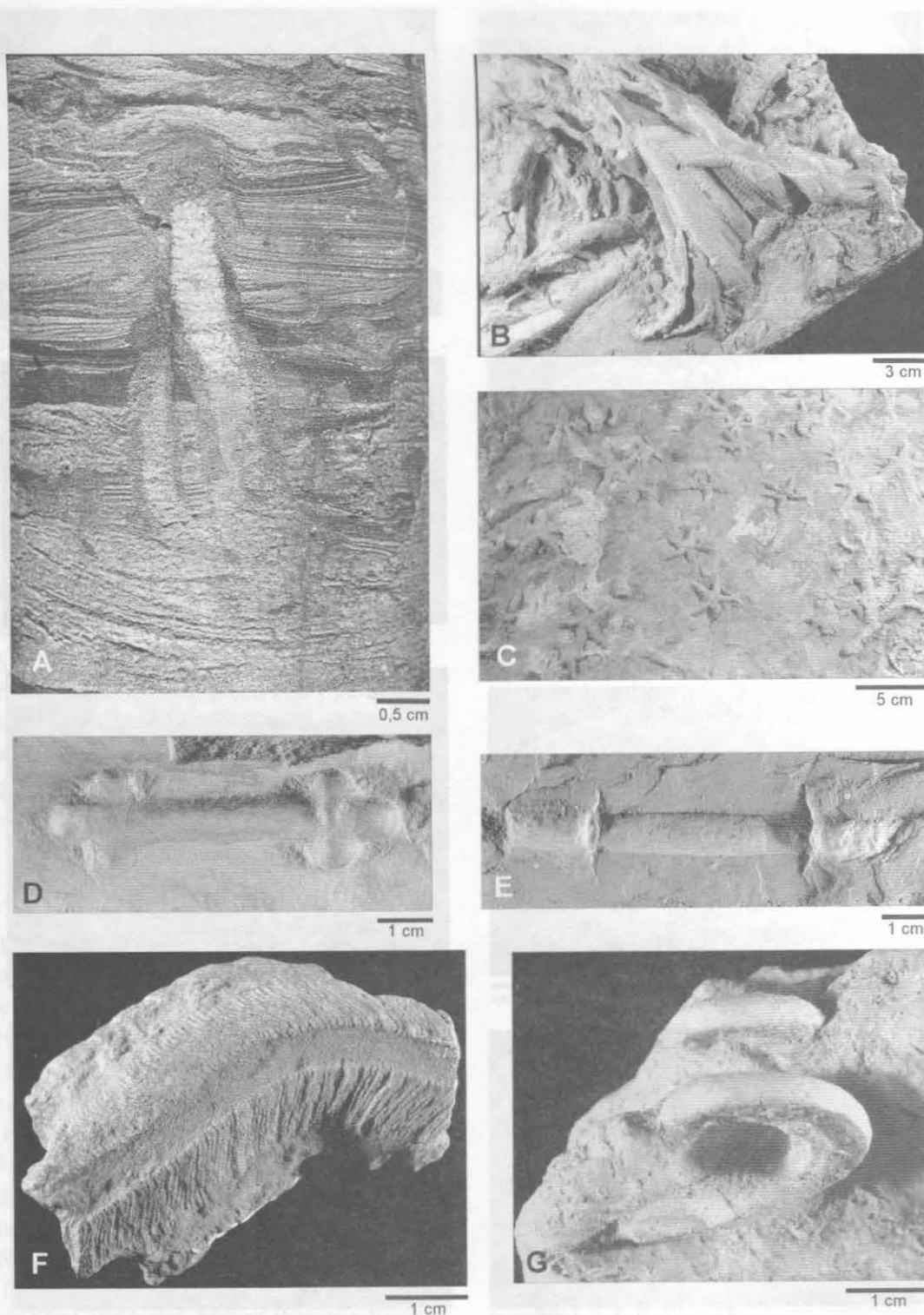


Figura 10.22 Iconofósseis. (A) *Arenicolites* isp., formações Rio Bonito/Palermo, MES-047. (B) *Arthropycus alleghaniensis*, Grupo Trombetas, MN 7366-I. (C) *Asteriacites* isp., Formação Inajá, DG-CTG-UFPE 2692. (D) *Bifungites cruciformis*, Formação Longá, DG-CTG-UFPE 2662 (holótipo). (E) *Bifungites paranaensis*, Formação Ponta Grossa, MN 5520-I (holótipo). (F) *Cruziana* isp., Formação Pimenteira, DGM 6199-I. (G) *Gyrolithes* isp., Formação Pirabas, MN 5443-I. (DGM – Museu de Ciências da Terra/DNPM; DG-CTG-UFPE – Departamento de Geologia/UFPE; MES – Museu de Estruturas Sedimentares/UNISINOS; MN – Museu Nacional/UFRJ).

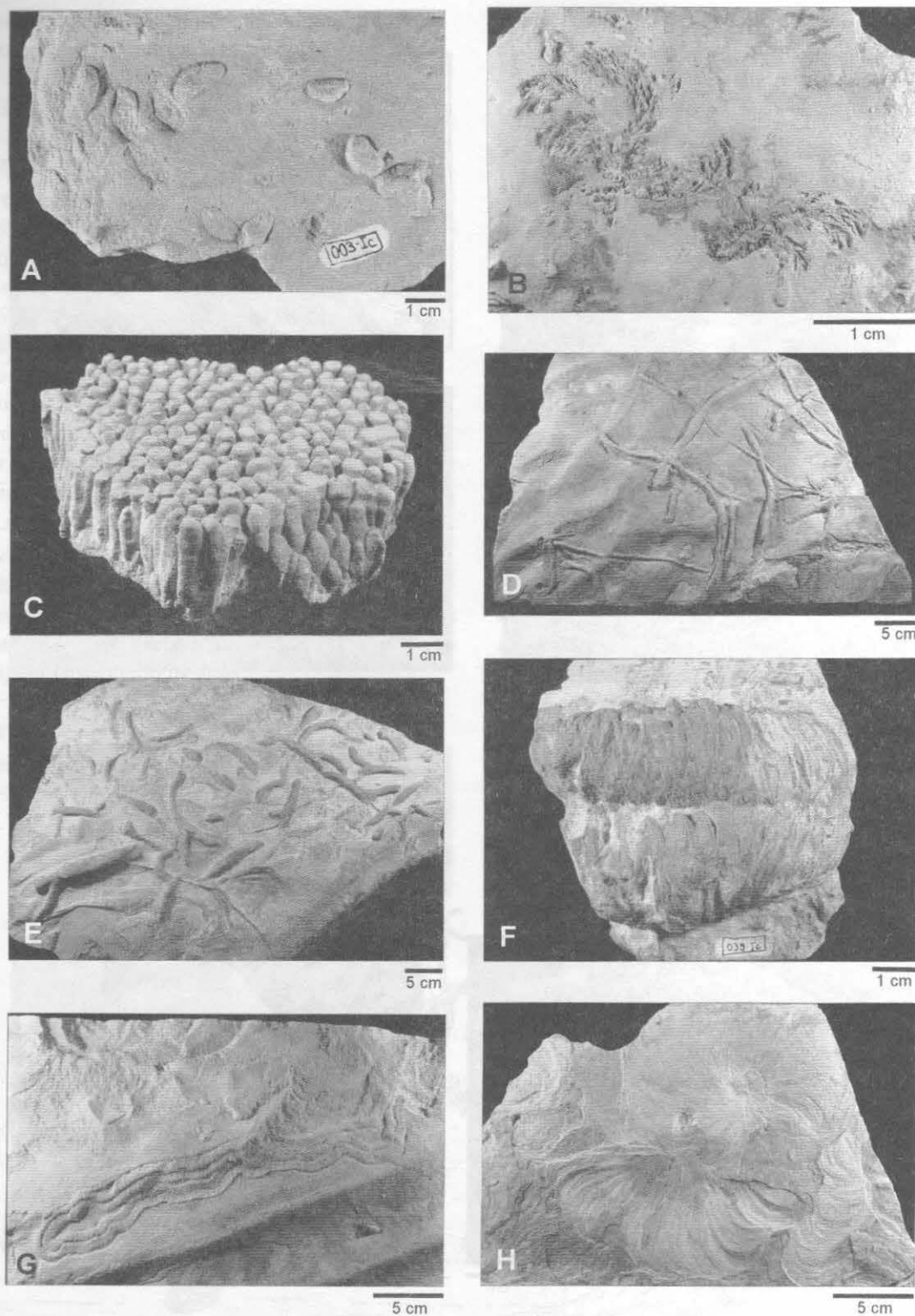


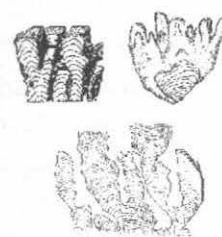
Figura 10.23 Icnofósseis. (A) *Lockeia* isp., Formação Ponta Grossa, UFRJ-DG 003-Ic. (B) *Lophoctenium* isp., Formação Inajá, DG-CTG-UFPE 2551. (C) *Neoskolithos picosensis*, Formação Pimenteira, DGM 4923-I (holótipo). (D) *Palaeophycus tubularis*, Formação Pimenteira, DG-CTG-UFPE 5667. (E) *Planolites beverleyensis*, Formação Pimenteira, DG-CTG-UFPE 5662. (F) *Rusophycus* isp., Formação Ponta Grossa, UFRJ-DG 039-Ic. (G) *Scolicia* isp., Formação Pimenteira, DG-CTG-UFPE 5661. (H) *Spirophyton* isp., Grupo Trombetas, MN 221-Pb. (DG-CTG-UFPE – Departamento de Geologia/UFPE; DGM – Museu de Ciências da Terra/DNPM; MN – Museu Nacional/UFRJ; UFRJ-DG – Departamento de Geologia/UFRJ).

ESTROMATÓLITOS

Narendra Kumar Srivastava

Os estromatólitos são estruturas biossedimentares formadas através de atividades microbianas (cianobactérias, algas, fungos) nos ambientes aquáticos. Eles são considerados como as mais antigas evidências macroscópicas da vida na Terra, e são encontrados em todos os continentes, principalmente em rochas pré-cambrianas. Aliás, o Pré-Cambriano (3,8 Ga a 550 Ma) é considerado a "Era dos Estromatólitos" ou "idade das Cianobactérias" (Hoek *et alii*, 1998) como foi o Mesozóico (245 a 65 Ma) a "Era dos Dinossauros". Vale a pena salientar que esses "fósseis" tão antigos ainda podem ser vistos em crescimento e ao olho nú na Austrália, no Estado do Rio de Janeiro, no Golfo do México e na Flórida. Na maioria das vezes, esses "fósseis" são de ambiente marinho, mas podem ser encontrados também em outros ambientes aquáticos.

A definição exata de estromatólito ainda é um assunto controverso, pois eles não são animais ou vegetais, tais como a estrela-do-mar, as algas, os foraminíferos e as plantas, mas são produtos de atividades biológicas de microorganismos, podendo ser comparados com as estruturas tipo formigueiros, cupinzeiros, casas de maribondo ou semelhantes. Portanto, os estromatólitos são mais próximos aos icnofósseis do que aos fósseis verdadeiros. Diante deste fato, atualmente existem duas tendências distintas para definir os



estromatólitos, embora as diferenças entre elas sejam mínimas. Segundo Walter (1976) e Awramik (1979), os estromatólitos são estruturas biossedimentares produzidas pelo trapeamento ou pela captação e precipitação de sedimentos. Resultam do crescimento e atividades metabólicas de microorganismos, principalmente de cianófitas. Por outro lado, Semikhatov *et alii* (1979), consideram que os estromatólitos são estruturas litificadas, crescentes, laminadas e fixas, mas afastando-se de um ponto ou de uma superfície inicial, embora caracteristicamente de origem microbiana e de composição carbonática. Assim, algumas estruturas biossedimentares consideradas como sendo estromatólitos, tais como oncólitos e trombólitos são excluídas do grupo de estromatólitos, pois essas estruturas não contêm todas as características supracitadas. Por exemplo, os oncólitos, embora de origem microbiana e contendo laminação interna, não crescem fixados no fundo do ambiente aquático mas flutuando ou arrastando-se no substrato. Por outro lado, os trombólitos têm todas as características, exceto a laminação interna, bem definida.

Burne & Moore (1987) sugerem o termo Microbiolito para indicar todos os depósitos carbonáticos produzidos por associações microbianas bentônicas.

De qualquer maneira, os principais atributos enumerados a seguir são considerados fundamentais para a definição dos estromatólitos:

1. Presença de biohermas ou bioestromas contendo estruturas compostas de natureza laminada, tipo nódulos, colunares-laminados, colunares ou uma combinação dessas formas;
2. Presença de espécimens individuais, tanto colunares como "domais" (tipo couve-flor ou repolho) ou outras estruturas indistintas;
3. A presença das laminações internas individuais;
4. A microestrutura, tanto no nível de laminação como na sublaminação, tais como a relação entre os cristais ou grãos de minerais, espessura da lâmina, amplitude de lâminas e a distribuição de microorganismos;
5. A presença de microorganismos nas lâminas.

As características (1) e (4) em várias combinações formam a base da moderna sistemática e classificação de estromatólitos.

Os estromatólitos só ocorrem se houver condições favoráveis ao seu desenvolvimento, das quais podem ser citadas:

- presença de um substrato sobre o qual os estromatólitos possam se desenvolver;
- sistema aberto contendo água;
- presença de componentes químicos que satisfaçam o metabolismo de uma microbiota;
- fonte de energia (luz, temperatura) para possibilitar a atividade metabólica;
- população de microbianos bentônicos ou outros organismos;
- matéria mineral de pequeno tamanho, que possa ser aprisionada e/ou precipitada;
- episódios rítmicos, resultando no desenvolvimento de estrutura laminada (descontinuidade no processo de acreção); este ritmo pode ser astronômico, geológico, biológico ou climático;
- processos de litificação e diagênese, para que os estromatólitos recém-formados fiquem preservados.

De acordo com pesquisas recentes, a formação de estromatólitos ocorre de duas maneiras principais. No primeiro caso, cada célula microbiana produz e forma um filme mucoso gelatinoso que aprisiona os sedimentos. Estes são posteriormente interligados com o material mucoso, havendo o crescimento dos microbianos sobre os

sedimentos, em direção ao sol. Em seguida, o carbonato de cálcio se precipita da água e cimenta os grãos sobre a estrutura. Seriam característicos de ambientes marinhos. A segunda maneira de formação de estromatólitos acontece através da precipitação de carbonato de cálcio com pouco aprisionamento de sedimento em sua estrutura, e teriam origem em ambientes não-marinhos (MacNamara & Awramik, 1992).

Estas estruturas ocorrem predominantemente em ambientes deposicionais de carbonatos, sendo que o maior número de ocorrências é em dolomitos e calcários. São menos comumente edificadas em sedimentos clásticos terrígenos, rochas silicosas, fosfatos, gipsita e em lugares associados com depósitos de ferro e manganês. A maior parte dos estromatólitos carbonáticos são formados em águas marginais rasas de bacias marinhas e lagos salinos, além de mananciais termais. Ocorrem também em águas profundas, sendo, no entanto, volumetricamente sem grande importância.

A referência mais antiga sobre estromatólitos data de 1825, quando J. H. Steel descreveu estruturas laminadas nos sedimentos do Cambriano Superior, em Nova York (EUA). Estas estruturas foram reconhecidas como fósseis por Hall (1883) nomeando-as *Cryptozoon proliferum*. O termo **Estromatólito** só foi introduzido na literatura por Kalkowsky (1908) para descrever as estruturas finamente laminadas encontradas nos carbonatos mesozóicos da Alemanha. Em 1914, C. D. Walcott sugeriu a moderna origem "algálica" de estromatólitos. Na década de trinta do século XX, Black (1933) estudou as esteiras algálicas (*algal-mat*) recentes nas Bahamas. Maslov (1953) começou as investigações sobre relações filogenéticas e evolutivas de estromatólitos. A partir deste período foi comprovada a origem algálica dos estromatólitos, e eles passaram a ser considerados "estruturas" e não mais "fósseis" no sentido restrito. No início da década de sessenta, a soviética Korolyuk (1963) estudando os estromatólitos da Plataforma Siberiana de idade pré-cambriana elaborou uma base moderna de metodologia e classificação dos estromatólitos de diversas partes do mundo, contribuindo assim para sua utilização nos problemas bioestratigráficos do Pré-Cambriano.

Atualmente os esforços estão sendo direcionados para compreender melhor o controle de microorganismos, do ambiente e de processos geoquímicos sobre a morfologia e as estruturas internas de estromatólitos.

Características Principais de Estromatólitos

Os estromatólitos ocorrem em forma de colunas, nódulos ou planares (estratiformes). Todos esses tipos contêm atributos específicos que podem ser estudados e registrados. Eles ocorrem em escalas maiores (colunas, domos, nódulos), ou menores (lâminas formadas pelos cristais de minerais, texturas, etc.).

A. Feições Morfológicas

Forma de coluna individual. Três tipos principais de colunas podem ser observadas (figuras 11.1 e 11.2):

- Cilíndricas (subcilíndricas): a base do cilindro é arredondada, elipsoidal ou irregular.
- Forma de xícara: estreita na base e o diâmetro aumentando gradativamente para o topo; existem inúmeras variações.
- Pseudocilíndricas: forma cilíndrica, mas estreita na base e alargada no topo. Inclui a ramificação tipo “escova”.
- Estratiformes: mostram laminações irregulares ou com pequenos “domos”, dando uma aparência de “domos e bacias” interligadas (figura 11.3).



Figura 11.1 Feições morfológicas de diversos estromatólitos colunares, destacando-se as formas de colunas, a natureza das ramificações e o tamanho das estruturas biossedimentares.



Figura 11.2 Principais tipos morfológicos de estromatólitos colunares.

B. Ramificações

Uma grande maioria dos estromatólitos tem ramificações. Uma única coluna pode produzir várias colunas secundárias, dando aparência de uma “escova” ou “árvore” com ramificações paralelas ou não (figuras 11.4, 11.5 e 11.6).

O modo de ramificação em estromatólitos é constante. Alguns estromatólitos têm ramificação “pas-

siva”, isto quer dizer que a estrutura não alarga-se no topo, e os eixos de colunas ficam paralelos (forma *Kussiella*). Os outros estromatólitos têm ramificação “ativa”, que é caracterizada por um alargamento generalizado da estrutura. Os eixos de ramificações da 2ª ordem divergem-se da base, e ficam inclinados a respeito de outros (forma *Tungussia*) ou correm paralelas no início, e crescem verticalmente de novo (formas *Gymnosolen*, *Inzeria*).

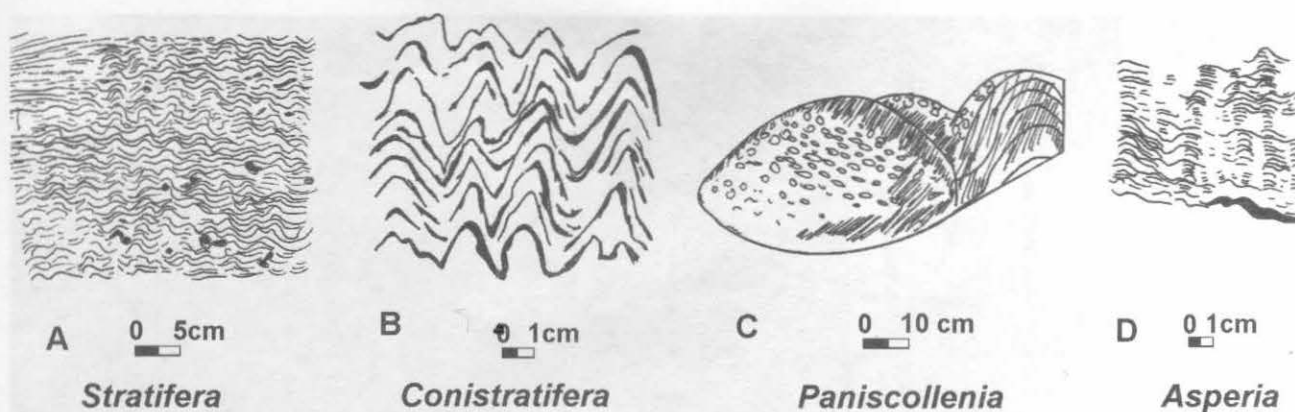


Figura 11.3 As feições morfológicas e laminações internas de alguns estromatólitos estratiformes.

De modo geral, a forma das colunas e o modo de ramificação são intimamente relacionados um ao outro. Por exemplo, os estromatólitos com colunas cilíndricas têm ramificação “passiva” ou não têm ramificação. Por outro lado, as colunas de estromatólitos não-ramificados são cilíndricas, e seções transversais são circulares ou ovais. Por último, os estromatólitos com colunas subcilíndricas e do tipo “xícara” têm ramificação “ativa” (colunas subcilíndricas – ramificação tipo “escova”, com ramificação não-paralela; colunas tipo “xícara” – ramificação subparalela).

C. Laminações

Uma das características mais importantes dos estromatólitos é a natureza das lâminas (na estrutura biossedimentar). A laminação primária nos estromatólitos reflete a natureza de crescimento da cenose de microbianos e do hábito de precipitação ou trapeamento de carbonato de cálcio dentro do corpo filamentosos, arredondado, estrelado ou de outra forma geométrica. Muitas vezes, a laminação em estromatólitos pretéritos reflete a influência de processos diagenéticos. De qualquer maneira, os diferentes aspectos de laminação são utilizados na taxonomia de estromatólitos. Segundo as observações de Komar (1966), Semikhatov & Komar (1965), Serebryakov (1976) uma mesma espécie de estromatólito pode apresentar microestruturas diversas, dependendo da composição da rocha hospedeira. Adicionalmente, eles constataram que microestruturas muito semelhantes podem ser reconhecidas em estromatólitos num mesmo nível estratigráfico em regiões distintamente separadas. Foi observado, também, que diversas microestruturas rifeanas (rochas do Pré-Cambriano) não são encontradas nos estromatólitos pré-rifeanos. Além

disso, microestruturas de laminações escuras, mais ricas em matéria orgânica de estromatólitos rifeanos e pré-rifeanos refletem a composição biológica dos “construtores” dos estromatólitos (figura 11.7). Portanto, uma correlação entre a morfologia e a microestrutura pode contribuir para decifrar o relacionamento entre as feições morfológicas dos estromatólitos e dos microbianos responsáveis pela formação das estruturas biossedimentares.

As diferentes formas de laminação (microestrata) são consideradas importantes parâmetros para a taxonomia dos estromatólitos, portanto sua natureza exige um estudo detalhado e de alta precisão. Os microestratos de estromatólitos colunares são geralmente finos e de natureza côncavo-convexa. A forma de arco varia muito, mas somente a forma cônica é típica de *Conophyton*. Neste caso, uma zona pouco espessa, formando uma zona distinta, é presente na parte central de cada estrato de *Conophyton*. Não existe uma zona central em outros estromatólitos, mas pode aparecer acidentalmente em alguns estratos. A maioria dos estromatólitos colunares tem microestratos domais afinando para a margem da coluna. Um afinamento brusco do microestrato gera uma distinta curva na parte marginal formando um tipo de parede que é característico das formas *Boxonia* e *Gymnosolen*. Nestes casos, as margens dos microestratos descem ao longo da coluna para encontrar as margens dos microestratos vizinhos. Em conjunto, elas envolvem a parte periférica da coluna, formando uma parede e desenvolvem uma superfície lisa.

Se não alterada pela recristalização, as microestruturas poderão ser observadas em muitos estromatólitos. Essas texturas, tipo membrana globular, lenticular, filamentosas são reconhecidas como formas microcristalinas, de cores escuras, que se encontram em alternância com camadas claras.

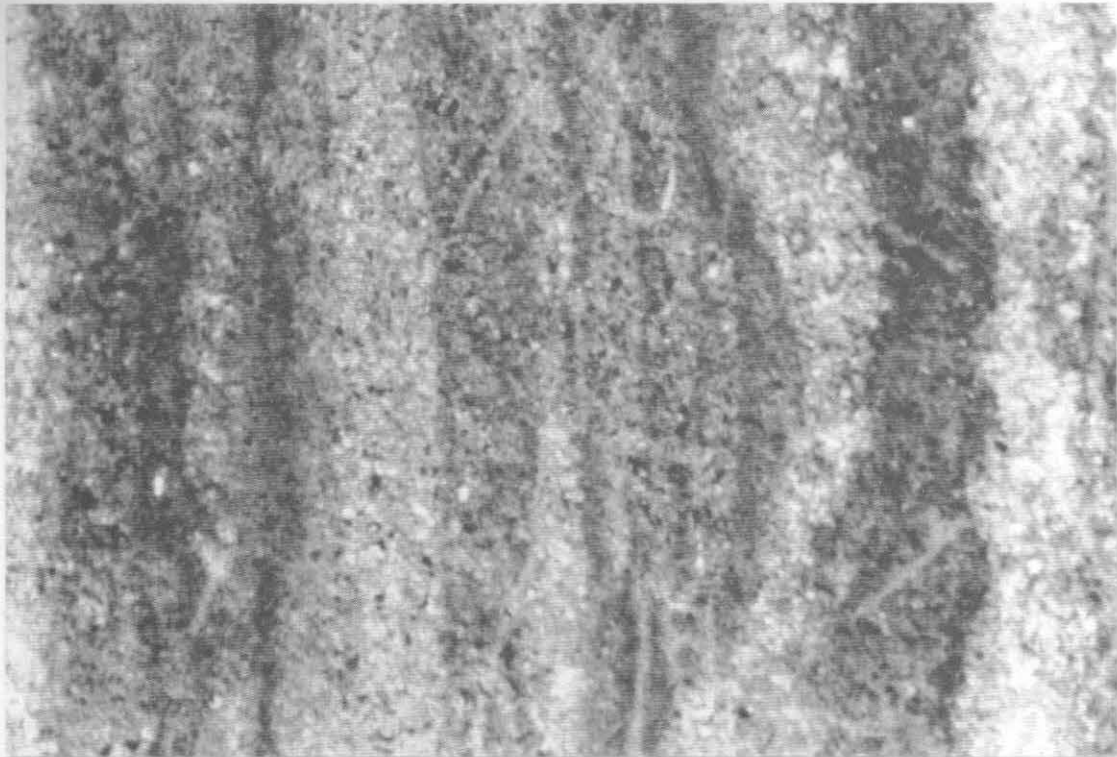


Figura 11.7 Microfotografia de estromatólito colunar mostrando ordenação de laminações escuras (ricas em matéria orgânica) e claras (pobres em matéria orgânica) da Formação Caboclo (Mesoproterozóico), Chapada Diamantina Oriental (Bahia).

D. Microestruturas

Muitos estromatólitos são caracterizados pelas microestruturas que ocorrem em formas simples ou complexas (figura 11.8).

D.1 Microestruturas Simples

Essas microestruturas são inerentes de cada gênero de estromatólito, e provavelmente controladas pela sua natureza biogênica:

- **Película:** as feições essenciais deste tipo são películas micríticas, contínuas, escuras e finas (até 0,003 mm de espessura) e em associação com lâminas claras e espáticas – formam a laminação de 1ª ordem;
- **Tussock:** laminação irregular com superposição de “tussocks” de variável tamanho (0,01 a 1 mm). Alguns desses “tussocks” têm uma feição concêntrica de crescimento;
- **Vermiforme:** as espessas camadas que são contínuas têm textura micrítica e esparítica e contêm áreas claras mais sinuosas encobertas pela micrita. As altera-

ções diagenéticas podem desfigurar as manchas sinuosas, dando um aspecto aglutinado.

D.2 Microestruturas Complexas

São provavelmente controladas por uma ou várias cenoses:

- **Tapetes Micríticos:** basicamente as lâminas são espessas, escuras e compostas de micrito, cujas superfícies podem ser retas, crenuladas ou irregulares. Podem ocorrer, também, pelotilhas, gretas tipo *sheetcracks*;
- **Tapetes com Catágrafos:** esses tapetes espessos aparecem periodicamente numa sucessão de tapetes micríticos. Eles contêm catágrafos em matriz microesparítica. Os catágrafos são esferóides regulares com uma cobertura escura na superfície e um preenchimento calcítico.

E. Mineralogia dos Estromatólitos

Os estromatólitos são predominantemente carbonáticos, embora haja algumas ocorrências em

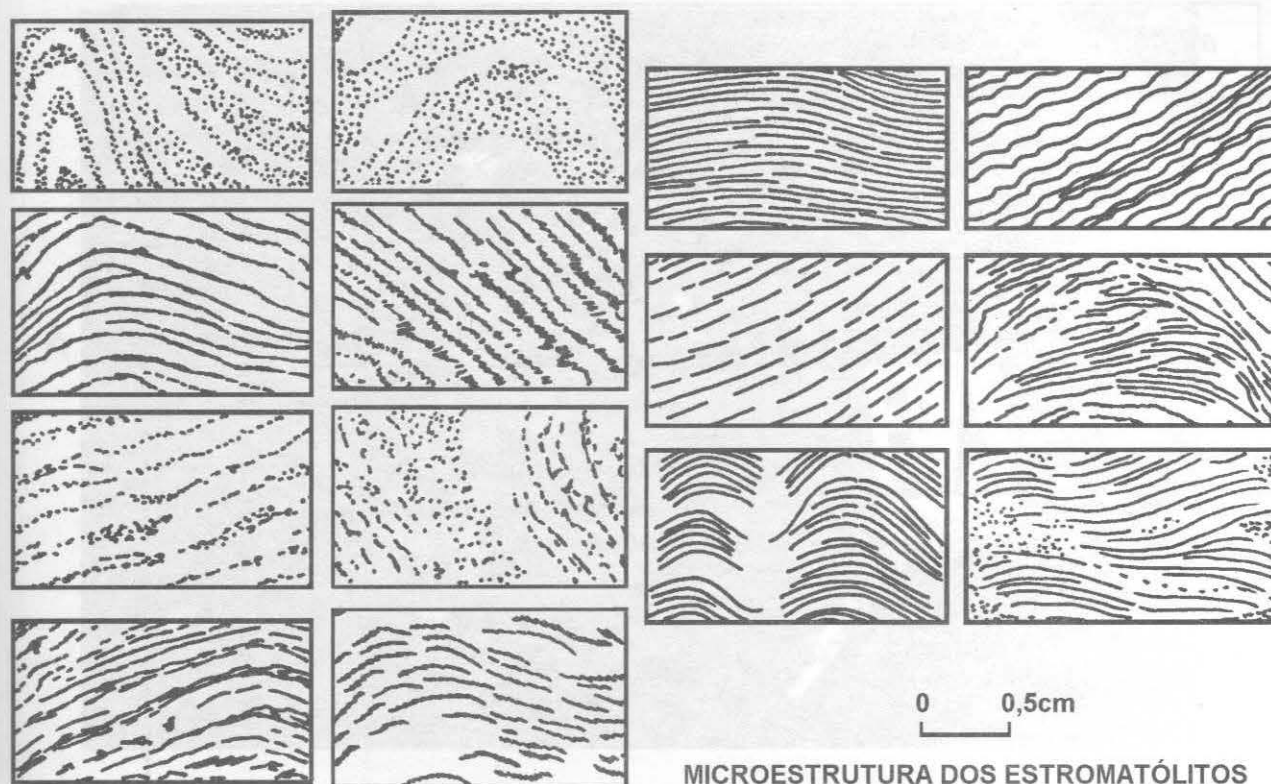


Figura 11.8 Microestrutura de alguns estromatólitos demonstrando variações em empilhamento e na espessura de lâminas internas.

magnesita, rochas silicosas, em gipsita (figura 11.9) e depósitos de ferro e manganês. Estromatólitos fosfáticos também são conhecidos da Índia, Brasil, Casaquistão e de outros países. Recentemente, Braithwaite & Zedef (1994) descreveram estromatólitos holocênicos de um lago alcalino ($\text{pH} > 9$) na Turquia, compostos de hidromagnesita.

F. Tamanho dos Estromatólitos

Os diâmetros das colunas são geralmente variáveis. A variação é maior em alguns estromatólitos do que em outros. Os diâmetros do gênero *Conophyton* variam de 0,1 a 2 metros, entretanto os diâmetros de outros gêneros (*Gymnosolen* ou *Inseria*) raramente são maiores que 5 a 10 centímetros. As maiores formas são conhecidas como "mounds" de centenas de metros em extensão e dezenas de metros de altura. Tamanhos maiores que 15 metros foram observados no Cambriano, perto do Lago Baical (Rússia). Alguns *Conophyton* com relevo maior que 4 a 5 metros foram ilustrados do Pré-Cambriano da Índia. Os menores estromatólitos (com

diâmetros até 50 micras) foram descritos por Hoffman (1969) da Formação Gunflint de idade Afebian (1,6 Ga). Bertrand-Sarfati (1972) descreveu estromatólitos cambrianos com diâmetro de 1-2 mm do Sahara algeriano. Dill *et alii* (1986) e Kempke *et alii* (1991) descreveram estromatólitos holocênicos gigantes da região das Bahamas e do Lago Van (Turquia).

G. Distribuição Geográfica dos Estromatólitos

Os estromatólitos fossilizados são conhecidos de todos os continentes, inclusive Antártida. Os holocênicos são observados principalmente na Austrália, Golfo do México, Bahamas, Golfo Pérsico, Índia e Brasil.

H. Ambiente Depositional

A grande maioria dos estromatólitos carbonáticos é considerada de ambiente marinho raso (supramaré a submaré), mas estromatólitos de águas con-

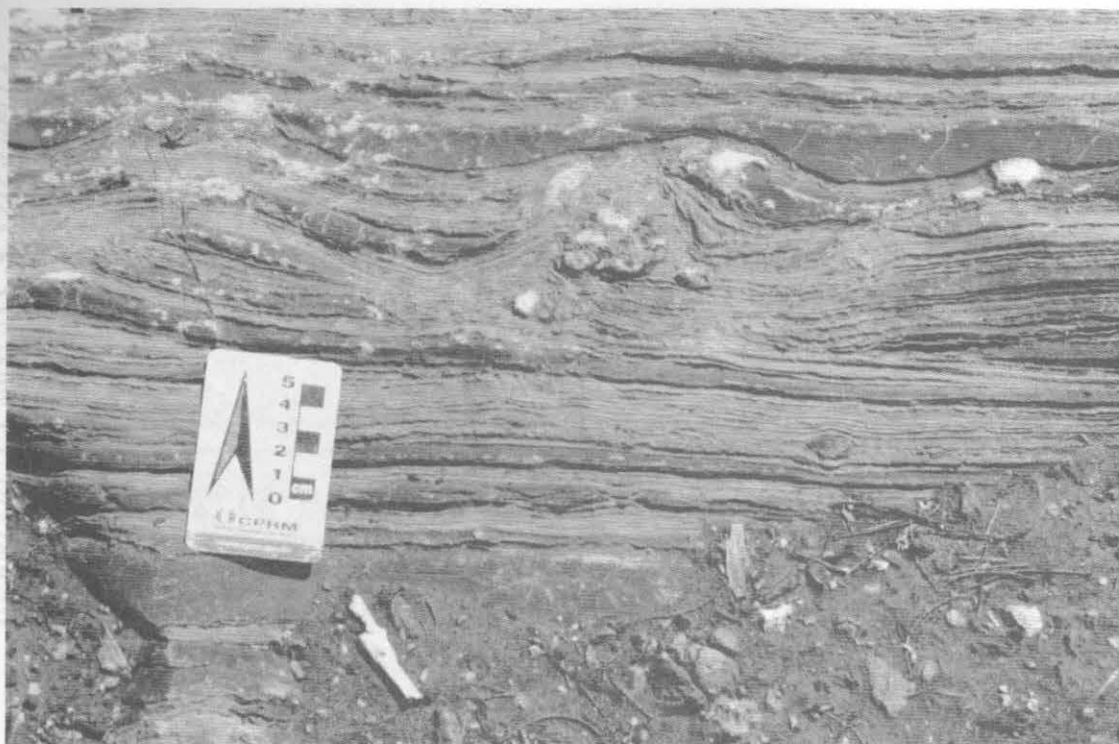


Figura 11.9 Estromatólito estratiforme com concreções evaporíticas da Formação Salitre (Neoproterozóico), Chapada Diamantina Oriental (Bahia).

tinenciais, não marinhos (lacustres e transicionais), também são encontrados em rochas antigas e em sedimentos holocênicos (figura 11.10). Walter (1976) descreveu “estromatólitos abiogênicos” freqüentemente encontrados nas cavernas, grutas, em caliche e em sedimentos fluviais. Estromatólitos pedogênicos e das fontes termais, também são descritos de diversas idades e regiões do mundo (Jones; Renaut & Rosen, 2000; Renaut & Jones, 2000; Gorbushina & Krumbein, 2000).

Classificação

Um dos problemas mais críticos e controversos referente aos estromatólitos é a classificação e a descrição taxonômica. De modo geral, existem dois principais objetivos, entre sedimentólogos e paleontólogos, para classificar os estromatólitos: o bioestratigráfico e a reconstrução paleogeográfica. Todavia, a morfologia e a microestrutura formam as bases da descrição taxonômica de estromatólitos. Atualmente existem as seguintes tendências para classificar os estromatólitos:

- Korde (1950) e Vologdin (1962) não reconhecem uma correlação entre a morfologia e os microorganismos

construtores das estruturas biossedimentares e dão ênfase ao ambiente deposicional. Portanto sugerem não classificar os estromatólitos. Deverão ser classificadas somente as microestruturas, pois serão considerados os resquícios de gêneros e espécies de algas;

- A classificação deverá pressupor que as características morfológicas são “respostas” da comunidade microbiana aos fatores ambientais. Neste caso, os estromatólitos não poderão ser tratados da mesma maneira como “fósseis individuais” e portanto não deverão ser classificados de acordo com a nomenclatura biológica. Eles devem ser categorizados através de termos descritivos. Neste contexto poderão ser utilizados:
 - códigos, por exemplo numéricos ou alfabéticos (Korolyuk, 1956, 1958);
 - fórmulas descritivas (Logan *et alii*, 1964);
 - descrição cumulativa usando a combinação de terminologias semelhantes à descrição petrológica;
 - descrição baseada nas características morfológicas (por exemplo colunar com nicho);

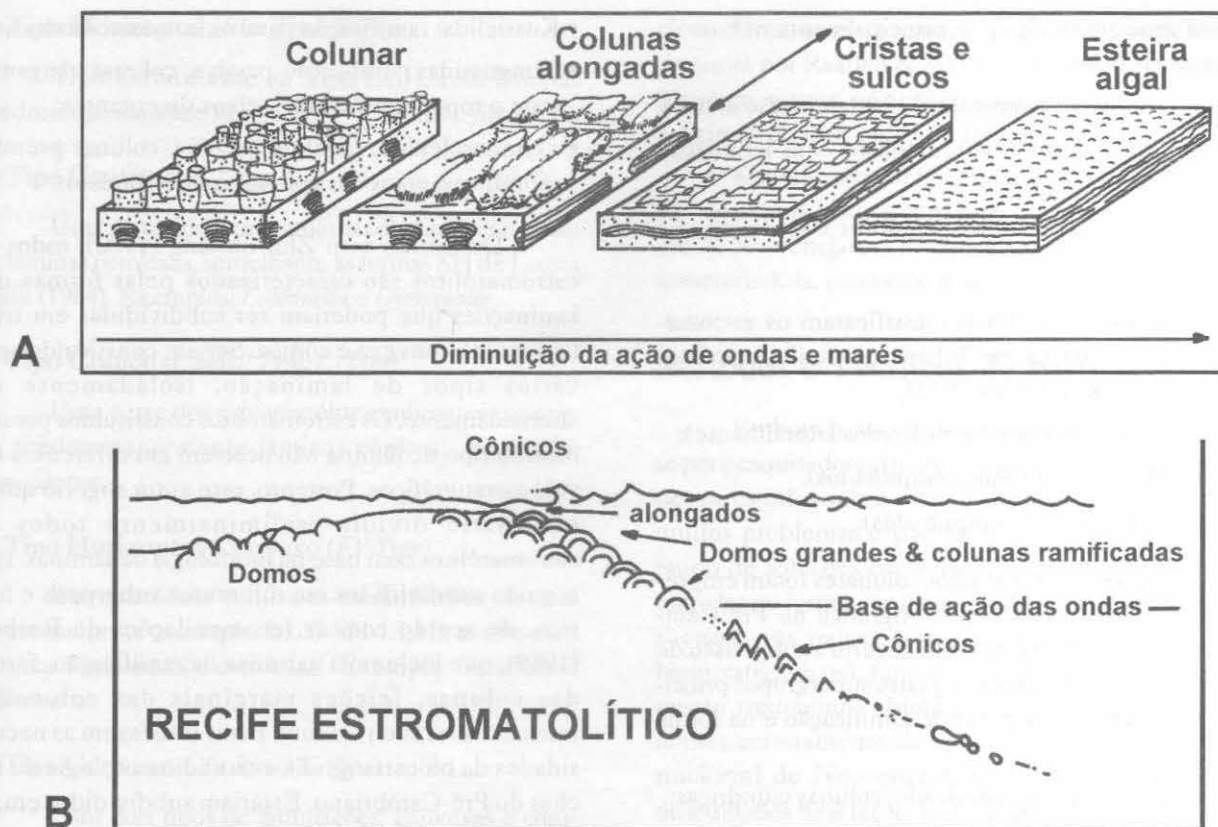


Figura 11.10 Modelos deposicionais de estromatólitos. (A) Variação em forma estromatolítica relacionada com ações de ondas e marés (Hoffmann, 1976). (B) Distribuição ambiental de estromatólitos proterozóicos (Knoll, 1985).

- utilização de terminologia “pseudolineana” onde os nomes são empregados sem conotação biológica, e não necessariamente binominal, e com letras em itálico (Cloud, 1942; Hofmann, 1969; Maslov, 1960a,b; Donaldson, 1976);
- aplicação da nomenclatura lineana conforme Códigos Biológicos (Krylov, 1976).

De modo geral, aqueles que estudam estromatólitos holocênicos tendem a utilizar a classificação baseada nas fórmulas e códigos. Por outro lado, os sedimentólogos preferem empregar códigos, fórmulas, descrições morfológicas e a terminologia “pseudolineana” sem significado biológico para descrever e classificar seus estromatólitos. Entretanto, os paleontólogos e bioestratígrafos, por serem práticos, utilizam a nomenclatura lineana.

O Projeto Internacional de Correlação Geológica 261 intitulado “Stromatolite” que reuniu cerca de 200 especialistas do mundo inteiro, inclusive do Brasil, criou um Grupo Especial de Pesquisadores para resolver esse

problema crucial para investigações de estromatólitos. Não foi possível chegar a um consenso.

Uma das classificações mais antigas aplicáveis aos estromatólitos, independentemente da natureza da estrutura interna, foi elaborada por Pia (1927), que se baseava na investigação de uma seção vertical, tanto em lâmina como no afloramento ou em fotografia. De acordo com essa classificação existem dois grupos: Grupo *Gymnosolen* (todos os estromatólitos com ramificações) e Grupo *Cryptozoon* (estromatólitos com alargamento de colunas para o topo). Além disso, Pia (1927) empregou o nome da família Spongiostromata como uma divisão maior da classe Schizoficeae (Cianofita) e dividiu a família em duas partes: “Stromatolithi” (incluindo os gêneros *Collenia*, *Cryptozoon* e *Spongiostroma*) e “Oncolithi” (incluindo estruturas biossedimentares “não-fixas”, como os gêneros *Osagia*, *Pycnostroma* e *Ottonosia*).

Maslov (1937, 1960a,b) classificou todos os estromatólitos independentemente da sua forma colunar ou

estratiforme em três grupos, principalmente na base da sua laminação interna:

- Grupo *Collenia* (estromatólitos com laminação domal);
- Grupo *Conophyton* (estromatólitos com laminação cônica);
- Grupo *Conocollenia* (estromatólitos com laminação intermediária).

Logan *et alii* (1964) classificaram os estromatólitos recentes da baía de Tubarão (Austrália) com base em sua geometria (figura 11.11):

- forma LLH (Hemisferóides ligados lateralmente);
- forma SH (Hemisferóides empilhados);
- forma SS (Esferóides empilhados).

Como os estromatólitos colunares foram empregados para correlação bioestratigráfica no Pré-Cambriano superior, Raaben (1969) sugeriu a subdivisão de estromatólitos colunares em quatro supergrupos principais, baseando-se no modo de ramificação e na forma de colunas:

- Conophytinida: não ramificado, colunas cilíndricas;

- Kussielida: ramificação passiva, colunas cilíndricas;
- Tungussida: ramificação passiva, colunas alargando para o topo, tipo "xícara", eixos divergentes;
- Gymnosolenida: ramificação ativa, colunas pseudo-cilíndricas, eixos das colunas quase paralelos.

De acordo com Zhu Shixing (1982), todos os estromatólitos são caracterizados pelas formas das laminações que poderiam ser subdivididas em três: horizontal, convexa e cônica. Seriam constituídos por vários tipos de laminação, isoladamente ou alternadamente. Os estromatólitos constituídos por um mesmo tipo de lâmina não ocorrem em diferentes níveis estratigráficos. Portanto, este autor sugeriu que é necessário dividir preliminarmente todos os estromatólitos com base na morfologia de lâminas. Em seguida subdividi-los em diferentes subgrupos e formas, de acordo com as recomendações de Raaben (1969), que incluem a natureza da ramificação, forma das colunas, feições marginais das colunas e microestruturas ou textura. Estas satisfazem as necessidades da bioestratigrafia e da sedimentologia de rochas do Pré-Cambriano. Estariam subdivididos em:

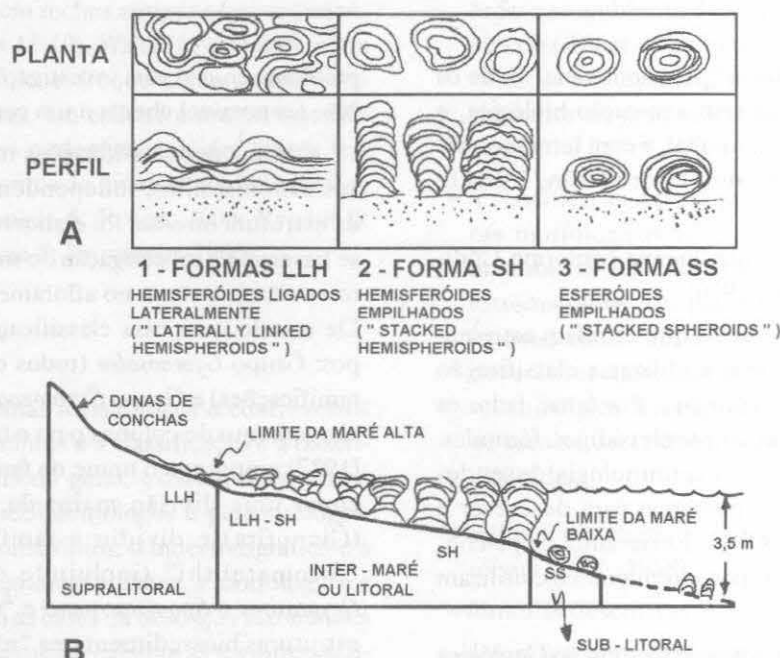


Figura 11.11 Classificação de estromatólitos holocênicos (A) e sua distribuição na baía de Tubarão, Austrália (B) (segundo Logan *et alii*, 1964).

a) Tipo Horizontal (*Flat Type: F-Type*)

Tipo Estratiforme ou Tipo LLH, com lâminas predominantemente horizontais. Exemplo: *Stratifera*.

b) Tipo Convexo (*V-Type*)

Uma parte dos estromatólitos colunares, composta de lâminas convexas, semelhante às formas SH de Logan *et alii* (1964). Exemplos: *Colonnella* e *Gymnosolen*.

c) Tipo Cônico (*Conical Type: C-Type*)

Uma parte dos estromatólitos colunares contendo predominantemente lâminas cônicas. Exemplo: *Conophyton*.

d) Tipo Horizontal-Convexo (*FV-Type*)

Estromatólitos colunares-estratiformes ou uma forma composta (exemplo: LLH-SH-LLH), ambos com lâminas horizontais e convexas. Exemplo: *Omachtenia* e *Gruneria*.

e) Tipo Convexo-Cônico (*VC-Type*)

Com dois tipos de laminações: convexas e cônicas. Exemplo: *Jacutophyton*.

f) Tipo Horizontal-Cônico (*FC-Type*)

Com dois tipos de lâminas: horizontais e cônicas. Exemplo: *Straticonophyton*.

Uma nova classificação de estromatólitos foi proposta por Raaben & Sinha (1989) onde eles estabeleceram novos gêneros. Também foram criados subtipos, classes, ordens e famílias (tabela 11.1).

Kononova *et alii* (1993) lançaram uma classificação de estromatólitos com base no Código Internacional de Nomenclatura Botânica, que inclui as seguintes características, conforme o quadro abaixo.

Métodos e Técnicas de Estudo

Embora bastante desenvolvidos, principalmente por pesquisadores russos, australianos, franceses e chineses, estudos sobre estromatólitos apresentam ainda muitos problemas e pontos de discordância, necessitando de soluções consensuais. Apesar do uso da nomenclatura formal (grupo e forma) ter sido adotada com sucesso nos países acima citados (com propósitos bioestratigráficos), uma maioria de pesquisadores não possui treinamento biológico necessário para aplicar nomes corretamente de acordo com o **Código Internacional de Nomenclatura Biológica**. Há, assim, dificuldades na adoção desta nomenclatura binominal, resultando diagnósticos inadequados. Torna-se então necessária a adoção de métodos descritivos padronizados, independentemente desta nomenclatura formal, mas ao mesmo tempo suficientemente flexível com o objetivo de facilitar comparações.

Divisão	Lithophyta (construções de cianófitas)
Subdivisão	Stromatoliphytina
Subdivisão	Onkolitophytina
Classe	Stromatophyceae (Estromatólitos)
Classe	Ministromatophyceae (Minmistromatólitos)
Classe	Trombophyceae (Não-Laminado)
Classe	Stromatophyceae
Ordem	Stratiferales
Ordem	Colleniales
Ordem	Columnae
Ordem	Platellales
Subordem	Gymnosolenae
Subordem	Colonnellae
Família	Kussiellaceae
Família	Colonnellaceae
Família	Gymnosolenaceae
Subfamília	Jacutoideae
Subfamília	Gymnosolenoidae
Subfamília	Tungussoideae

Tabela 11.1 Classificação de estromatólitos de acordo com Raaben & Sinha (1989)

Subtipo	Classe	Ordem	Família	Gêneros-Tipos
Columnithi (colunares)	Ramificantha	Acrescentida (ramificação ativa)	Gymnosolenidae Tungussidae Alterniidae	<i>Gymnosolen</i> <i>Tungussia</i> <i>Alternella</i>
		Intricatida (ramificação irregular)	Prokussielidae Discorsiidae Kanpuridae Ilicidae	<i>Kussoidella</i> <i>Discorsia</i> <i>Kanpuria</i> <i>Ilicia</i>
		Kusselilida (ramificação passiva)	Kussiellidae Omachtenidae	<i>Kussiella</i> <i>Omachtenia</i>
	Não-ramificados	Conophytonida	Euconophytos Ephyalitiidae	<i>Conophyton</i> <i>Ephyalles</i>
	Estruturas mistas	—	—	<i>Jacutophyton</i>
Compocithi (não-colunares)	Tabulitithi (estratiforme)	Anaglyphonida Decumbentida	Tyssagaetaceae Stratiferidae Malginellidae	<i>Tyssagaetes</i> <i>Stratifera</i> <i>Malginella</i>
	Picnostromithi	Cryptiida (convolutas)	Cryptophytonidae Bulboidae	<i>Cryptophyton</i> <i>Alcheringa</i>
		Cupoliida	Cupolinae Tinnidae Confluentae	<i>Paniscollenia</i> <i>Tinnia</i>
Microstromatithi	Columellitha	Minicolumellida	Minicolumelae Pseudogymnosolenaceae	<i>Minicolumella</i> <i>Pseudogymnosolea</i>
	Ministromida	—	—	<i>Calevia</i>

A descrição de estruturas estromatolíticas deve ser baseada na combinação de observações de campo e em laboratório, através do estudo de feições básicas que devem ser tão compreensivas quanto possível, refletindo detalhes e observações sistemáticas:

a) Procedimentos de Campo

Observações em campo devem ser meticolosas, visando um diagnóstico detalhado das principais feições observadas. Análises macroscópicas e mesoscópicas seguem três pontos básicos:

- ♦ Descrição Sistemática: natureza dos afloramentos; localização, extensão lateral e vertical; qualidade do afloramento; estimativa de espessura da camada

hospedeira; litologia; modos de ocorrência do edifício estromatolítico (bioherma ou bioestroma); estruturas individuais (não colunares e colunares, estratiformes e domais ou outras formas mistas); estruturas individuais, colunares ramificadas ou não; ramificação ativa ou passiva; colunas (forma das seções transversais e longitudinais; espessuras, diâmetro, alturas, natureza das superfícies envolventes ou paredes; atitude de colunas, ornamentação, forma, variabilidade; lâminas, tipos e formas).

- ♦ Os registros fotográficos constituem um importante passo na complementação dos dados de campo, necessários na descrição de algumas das feições acima citadas e particularmente solucionando problemas

que envolvem a descrição de grandes colunas ou edifícios estromatolíticos.

- ♦ A amostragem adequada constitui o aspecto mais importante no estudo dos estromatólitos, devendo-se proceder cuidadosamente, de modo a coletar amostras tão representativas quanto possível. Deve-se amostrar as porções marginais e centrais dos afloramentos, com o objetivo de caracterizar variações de feições existentes. Uma amostra ideal deve incluir várias colunas para que se possa analisar a relação

entre os estilos de ramificação. Para facilitar os procedimentos de campo poderão ser utilizados os dados contidos na tabela 11.2.

b) Procedimentos de Laboratório

Tais procedimentos são requeridos no sentido de complementar os dados de campo, envolvendo principalmente corte e análise de amostras em seções delgadas e seriadas, necessários à obtenção de dados detalhados à escala microscópica, imperceptíveis em

Tabela 11.2 Ficha para a descrição de estromatólitos (baseada em trabalhos de Preiss, 1976; Walter, 1972; Grey, 1989)

FICHA DE DESCRIÇÃO DE ESTROMATÓLITOS

Localidade				Nº de amostra	
Amostra de mão	Parte polida	Fatias	Lâmina delgada	Coletor	Nº de arquivo
Espessura da camada		Comprimento da camada		Unidade unitária	Unidade cíclica
Modo de ocorrência Bioerma: Domal, Tabular, Interdigitada Subestérica: Tabular, Domal Biostroma: Domal				Forma de colunas em planta Esférica, Circular, Oblonga Elíptica, Oval, Labada, Poligonal	
Colunares	Não colunares	Planares, Ondulatórios, Pseudocolunares, Colunares-laminados, Cumulativos, Oncólito			
	Não ramificadas	Terretiformis, Cilíndricos, Turbinatos, Bulbosos, Nodulares, Hemisféricos, Conicais			
	Ramificadas	Natureza de ramificação		Altura de colunas	
		Multifurcado, Bifurcado, Lateral, Dendroídicos, Coalescente, Anastomosado		Diâmetro de colunas	
Colunares	Ramificadas	Paralela, Moderadamente divergente, Extraparamente divergente		Paredes	
		Alfa, Beta, Gama			
	Atitude		Variabilidade		Forma
Ereto, Recumbete, Sinuoso, Inclinado, Decumbete		Uniforme, Serrada, Constrita		Crustosa, Magra, Achatada	
Ornamentação externa		Forma laminar		Tipos de lâminas	
Lisa, Bulbo, Tuberculo		Planar, Pouco convexo, Moderadamente convexo, Muito convexo		Lisa, Ondulada, Crenulada	
Lobada		Microestruturas			
Projeções, Costelada, Cornices, Pontes, Picos		Microfósseis			
		Orientação de colunas			
		Relevo sinóptico			
		Sedimento intercolunar			
		Estruturas sedimentares			
		Minerais Diagenéticos			

afloramentos e amostras de mão. A obtenção de seções polidas é importante na observação de feições, tais como os detalhes de laminação e estruturas marginais, assim como para a realização de medições estatísticas. As seções delgadas são requeridas na observação de microestruturas e possivelmente microorganismos, e devem amostrar porções representativas dos estromatólitos. A confecção de seções paralelas regularmente espaçadas, longitudinal ou transversal às colunas é uma técnica estabelecida por Krylov (1963) e Raaben (1969) que permite uma reconstrução dos estromatólitos em modelos tridimensionais, sendo o número de seções e suas espessuras determinados pelo número de colunas. Estabeleceram como ideal, que cada coluna seja representada por quatro faces sucessivas (figura 11.12).

Finalmente, recomenda-se o registro fotográfico de cada método acima citado.

Distribuição Estratigráfica

Os estromatólitos são conhecidos desde o Arqueano até o Holoceno, mas sua maior distribuição e

diversificação ocorreu no Proterozóico. No final do Proterozóico houve um declínio generalizado de abundância e diversificação dos estromatólitos, dando maior espaço para os trombólitos (estromatólitos sem ou com difusas laminações internas) e metazoários da fauna de Ediacara. Embora os estromatólitos continuem sendo representados no Fanerozóico, seu significado bioestratigráfico atingiu um nível insignificante (figura 11.13). Decorrente deste fato, toda a nomenclatura e a classificação que conhecemos são baseadas nos estromatólitos pré-cambrianos. De fato, os estromatólitos pré-fanerozóicos receberam maior atenção por parte dos pesquisadores, conseqüentemente, temos maiores informações sobre sua distribuição e importância estratigráfica. Salientamos que a maioria das informações sobre o aspecto bioestratigráfico dos estromatólitos surgiu nos últimos trinta anos, graças aos trabalhos de pesquisadores principalmente na Rússia, Canadá, Austrália, África, China e Índia.

Os estromatólitos mais antigos conhecidos até o presente momento são os dos grupos Warawoona (3,5 Ga), na Austrália e Fig Tree (3,4 Ga), na África do Sul. Outros seis ou sete terrenos arqueanos (3,9-2,5 Ga) na

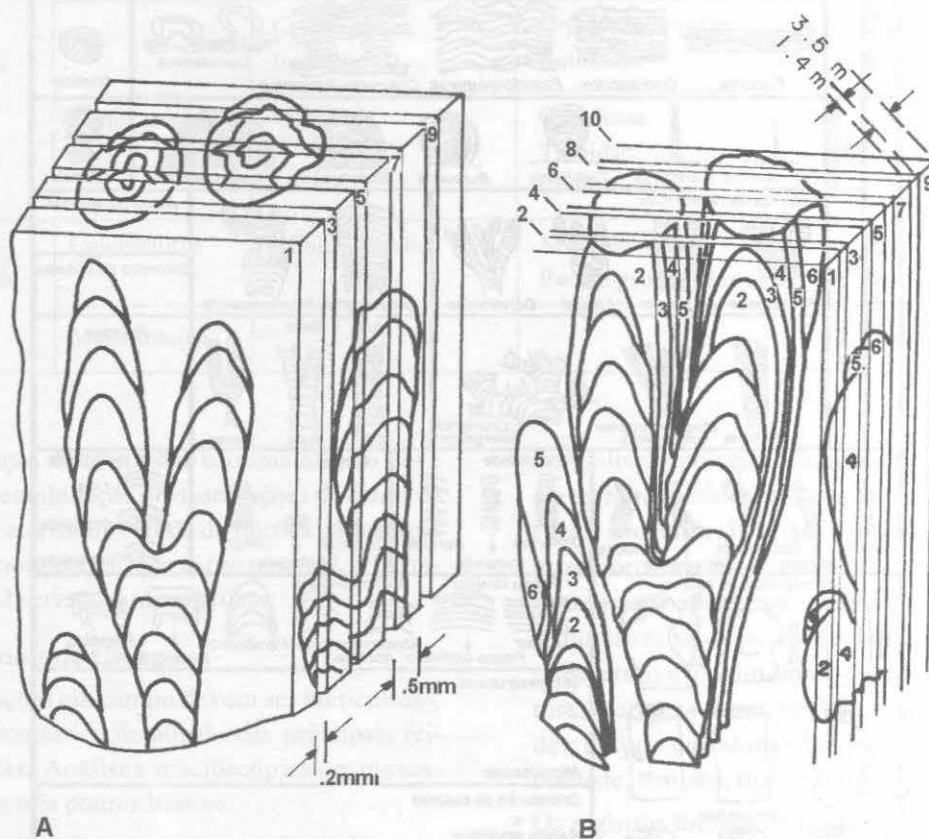


Figura 11.12 Técnica de reconstituição tridimensional de estromatólitos colunares. (A) Seções verticais de colunas com espessura predeterminada. (B) Reconstrução volumétrica e tridimensional de colunas e da natureza da ramificação (segundo Preiss, 1976; Krylov, 1976).

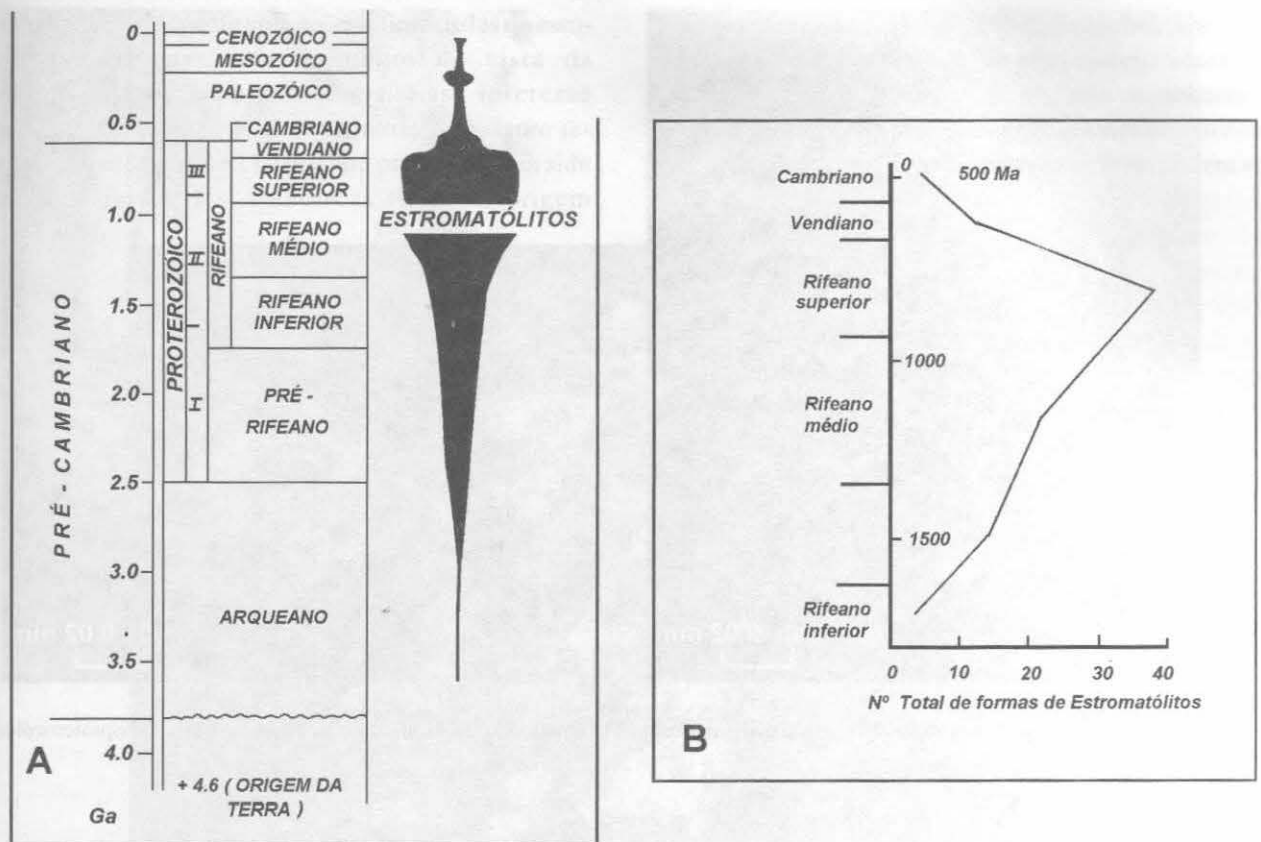


Figura 11.13 Distribuição estratigráfica de estromatólitos durante a história geológica da Terra (A) e a abundância relativa destes durante o Pré-Cambriano (B) (segundo Awramik, 1984).

Austrália, no Canadá (figura 11.14) e no Zimbábwe também são conhecidos como portadores de estromatólitos. Esta pobreza em estromatólitos não significa que a atividade microbiana não era propícia para o crescimento de estromatólitos, pois os procariontes e outras cianobactérias eram abundantes e diversificados.

O Proterozóico (2,5-0,57 Ga) é muito rico em estromatólitos, tanto em feições morfológicas como em abundância. Eles formaram grandes e significativas ocorrências em carbonatos marinhos e não-marinhos rasos. Os estromatólitos colunares atingiram sua máxima diversificação e abundância no Mesoproterozóico (1,6-1,0 Ga), havendo depois um declínio acentuado na sua diversidade próximo ao Cambriano. Depois deste período, os estromatólitos tiveram um pequeno ressurgimento em sua abundância e diversificação no Mesozóico, e atualmente são conhecidos de algumas poucas ocorrências holocênicas.

No Proterozóico estão representadas todas as feições morfológicas (domais, nodulares, colunares, ramificados ou não, cônicos, oncólitos, estratiformes ou

planares), embora os estromatólitos colunares sejam os mais utilizados na bioestratigrafia e correlação de seqüências proterozóicas.

Vale salientar que o estromatólito individualmente não tem nenhum significado estratigráfico. Somente as associações, grupos ou "super-grupos" de estromatólitos têm importância bioestratigráfica ou potencial correlativo. Um dos primeiros trabalhos mostrando a importância de associações de estromatólitos colunares foi o de Raaben (1969), onde o Rifeano (1,65-0,675 Ga), na Rússia, foi subdividido em três assembléias de estromatólitos.

1. Rifeano inferior (1,65 - 1,35 Ga): *Kussiella*, *Conophyton* e *Omachtenia*;

2. Rifeano médio (1,35 - 0,85 Ga): *Baicalia*, *Tungussia*, *Colonnella* e *Anabaria*;

3. Rifeano superior (0,95 - 0,67 Ga): *Gymnosolen*, *Inseria*, *Jurusania*, *Parmites* e *Conophyton*;

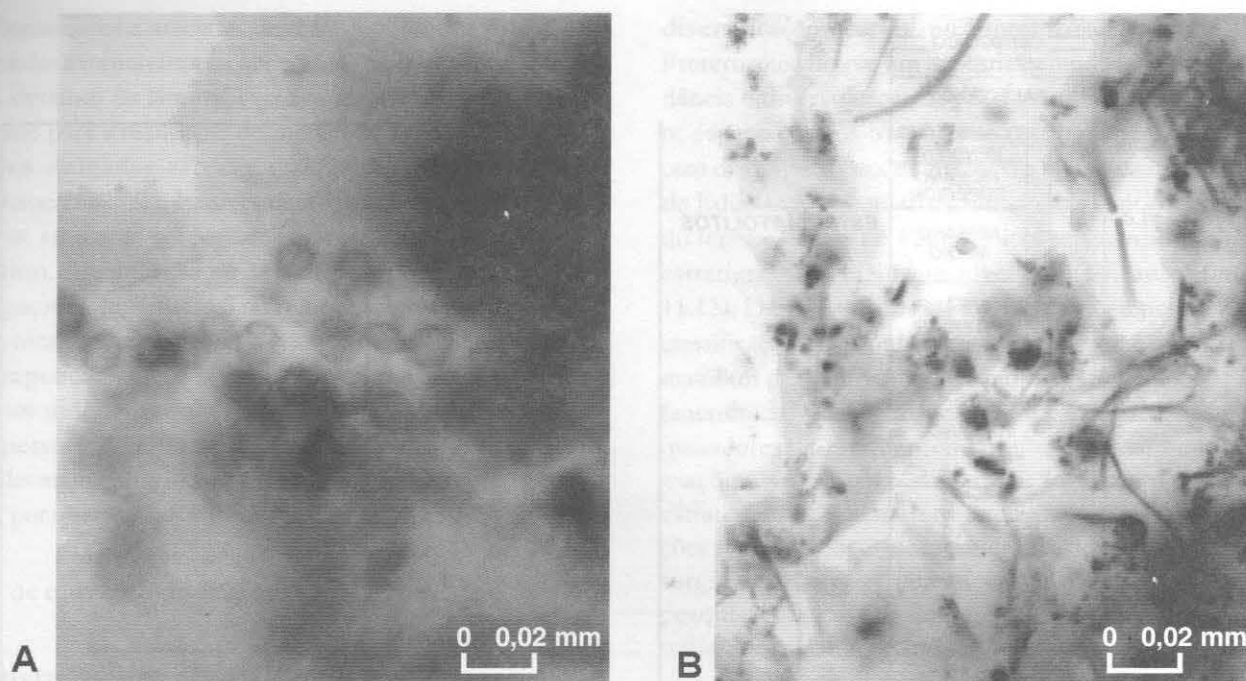


Figura 11.14 Microfósseis arredondados (A) e filamentosos (B) formadores de estromatólitos. Sílax Gunflint (Paleoproterozóico) do Canadá.

4. Vendiano (0,67 - 0,57 Ga): *Linella*, *Patamia* e *Boxonia*;

5. Cambriano (0,57 - 0,51 Ga): *Vetella* e *Ilicta*.

Salientamos que o “gênero” *Conophyton* é encontrado abundantemente no Pré-Cambriano, e também no Holoceno.

Os dados recentes sugerem que certos “gêneros” podem ser usados para datar seqüências pré-rifeanas: *Pilbaria perplexa* (2,3 - 1,8 Ga); *Stratifera* (1,9 - 1,3 Ga); *Lenia* (2,0 - 1,8 Ga; algumas “espécies” também no Rifeano!); *Yelma* (1,7 Ga); *Kaaternia* (2,3 - 2,0 Ga) e *Asperia* (2,0 - 1,9 Ga).

Preiss (1976) subdividiu os estromatólitos do Pré-Cambriano (1,7 a 0,57 Ga) em quatro assembléias:

- Assembléia I (1,7 - 1,43 Ga): contém principalmente *Kussiella*, *Omachtenia* e *Conophyton cylindricum*.
- Assembléia II (1,35 - 0,90 Ga): constituída principalmente por representantes de *Baicalia*, *Anabaria* e *Svetliella*.
- Assembléia III (1,0 a 0,7 Ga): composta de representantes de *Gymnosolen*, *Minjaria*, *Boxonia*, *Inseria* e *Jurusania*.
- Assembléia IV (0,75 - 0,57 Ga): representada por *Linella*, *Boxonia*, *Patomia* e *Aldania*.

A distribuição de estromatólidos arqueanos, proterozóicos e do Cambriano Inferior, na Índia, foi agrupada por Tewari (1993) de seguinte maneira:

- Arqueano: *Externia*, *Stratifera* e *Kussoidella*;
- Proterozóico inferior: *Sundosia*, *Pilbaria*?, *Gruneria*?, *Patomia*, *Butinella* e *Kanpuria*;
- Rifeano: *Colonnella*, *Kussiella*, *Conophyton*, *Jacutophyton*, *Baicalia*, *Tungussia*, *Jurusania*, *Inseria*, *Acaciella*, *Minjaria*, *Parmites*, *Linella*, *Malginella* e *Platella*;
- Vendiano: *Paniscollenia*, *Aldania*, *Tungussia*, *Linella*, *Colleniella*, *Stratifera*, *Irregularia*, *Nucleella* e *Linocollenia*;
- Cambriano Inferior: *Collumnaefacta*, *Boxonia*, *Compactocollenia* e *Ilicta*.

Os trabalhos realizados posteriormente por pesquisadores chineses endossaram esta distribuição estratigráfica de estromatólitos no Pré-Cambriano.

Aplicações

O estudo dos estromatólitos desenvolve-se em diversas áreas do conhecimento geológico, biológico e astronômico. Em seu trabalho clássico, Hoffmann (1976)

enumerou uma série de aplicações e finalidades de estudos de estromatólitos do ponto de vista da sedimentologia e paleontologia. Esse interesse interdisciplinar de utilizar os estromatólitos, tanto recentes (figuras 11.15 e 11.16) como pretéritos, tem sido evocado devido à sua natureza singular (origem

biossedimentar) e sua distribuição global. Desde o Arqueano inferior eles ocupam um lugar destacado em carbonatos marinhos rasos e têm sido reconhecidos como excelentes portadores de bens minerais. No estado atual do conhecimento, os estromatólitos podem ser destacados por:



Figura 11.15 Biohermas de estromatólitos recentes da Lagoa Salgada, Estado do Rio de Janeiro.



Figura 11.16 Esteiras microbianas recentes com gretas de dissecação, Lagoa Salgada, Estado do Rio de Janeiro.

- identificação de localidades geográficas em que houve atividades biológicas no passado. Têm importância acentuada, principalmente em terrenos Arqueanos, onde as evidências da existência da vida são feitas exclusivamente através da presença de estromatólitos, de microfósseis ou da determinação de isótopos de enxofre. Salientamos que, recentemente, alguns pesquisadores sugeriram a “procura” de estromatólitos em Marte visando comprovar a existência da vida pretérita naquele planeta;
- localização de microfósseis (cianobactérias, eucariontes, bactérias, algas) e suas variações em diferentes tempos na composição de comunidades microbianas bentônicas, principalmente em estromatólitos pré-cambrianos. Visando avaliar sua importância na formação e desenvolvimento destas estruturas biossedimentares;
- correlação de mudanças na natureza dos estromatólitos dependendo da evolução e desenvolvimento dos ambientes na superfície da Terra;
- determinação de dados astronômicos e geofísicos na época de formação dos estromatólitos, através de estudos de inclinação das colunas dos estromatólitos causadas pela radiação não vertical de raios solares. Estas investigações fornecem informações acerca do cálculo do número dos dias por ano e a longevidade do dia, no passado. Vanyo & Awramik (1985) consideraram que os estromatólitos pretéritos podem fornecer as seguintes informações fundamentais sobre a dinâmica dos tempos primordiais da Terra e do sistema Terra, Lua e Sol: número de dias por ano; taxa da rotação da Terra; inclinação do eixo da Terra; número de dias por mês no período da rotação lunar; paleolatitudes das camadas hospedeiras de estromatólitos; periodicidade de mares; frequências sazonais de tempestades e possíveis feições gerais sobre o clima. Evidentemente, nem todas essas informações são imediatamente aplicáveis a todas as ocorrências de estromatólitos e portanto não têm uma repercussão prática, geológica e paleontológica. Entretanto, algumas dessas informações são fundamentais para compreender melhor a evolução da biosfera, hidrosfera e atmosfera ao longo do tempo geológico;
- datações e correlações bioestratigráficas em escala regional, interregional e global através dos estromatólitos e suas associações, considerando as variações regionais, ambientais e temporais. De fato, esta é atualmente uma das mais significantes aplicações dos estromatólitos e estruturas semelhantes nos terrenos pré-cambrianos. Importantes contribuições estão sendo realizadas mundialmente. Com o refinamento das regras para a taxonomia vêm sendo criados modelos para a distribuição dos *taxa* em escala global;
- ampliação em análise de fácies e processos deposicionais considerando as variações em macro e microestruturas dos estromatólitos;
- interpretação de ambientes deposicionais e paleosalinidades. Embora a maioria dos estromatólitos seja considerada de ambiente marinho raso, algumas formas, principalmente do tipo *Conophyton*, são consideradas de águas marinhas relativamente profundas. Além disso, alguns estromatólitos indicam ambientes não-marinhos (lacustres, fluviais, pedogênicos, fontes termais);
- determinação do sentido de paleocorrente utilizando-se a orientação de biohermas e de estromatólitos colunares;
- avaliação da taxa de sedimentação através de medições de espessuras de lâminas claras e escuras de estromatólitos, além de medir o relevo sinóptico;
- determinação de “topo” e “base” de camadas nos terrenos tectonicamente dobrados. Os estromatólitos comumente crescem antigraavitacionalmente, portanto têm lâminas arqueadas ou convexas. Esta característica fornece subsídios para determinar efeitos de dobras, como foi demonstrado no Pré-Cambriano da região do Himalaia (Índia);
- mapeamento de antigas zonas litorâneas através da distribuição dos diferentes “gêneros” de estromatólitos nos ambientes marinhos. Os estromatólitos estratiformes associados a fácies evaporítica e apresentando certas estruturas caracterizam a faixa de supramaré, portanto a zona transicional entre o continente e o mar (figura 11.17);
- medição da amplitude de marés através do relevo sinóptico de estromatólitos colunares e domais;
- evolução diagnética de microestruturas de estromatólitos pré-cambrianos e a investigação de isótopos;
- prospecção de bens minerais através de estudos detalhados da natureza dos estromatólitos e sua distribuição em bacias sedimentares. Existe uma vasta literatura demonstrando a associação de jazidas minerais com os diversos estromatólitos. Esta seletiva concentração de minérios é explicada devido às atividades microbianas responsáveis pelo desenvolvimento de estromatólitos associados a ambientes deposicionais específicos. As mineralizações de chumbo, zinco, co-

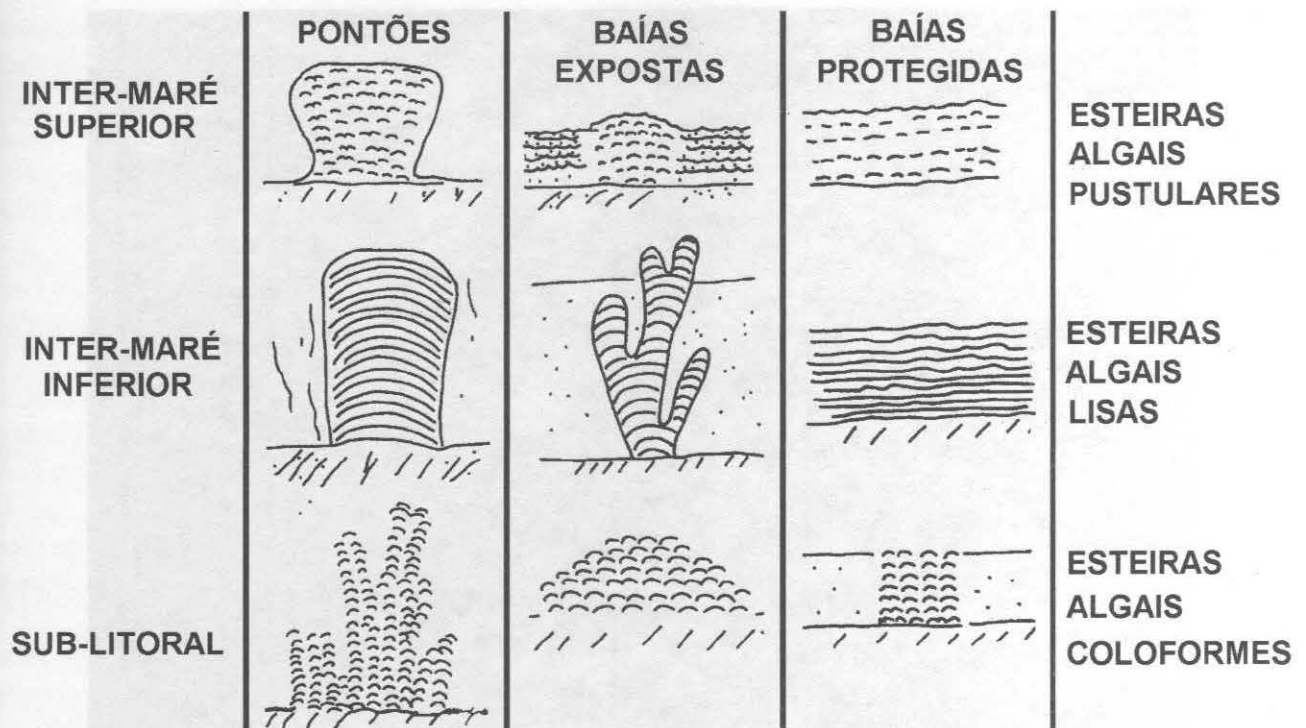


Figura 11.17 Diferenças morfológicas das estruturas estromatolíticas em função de sua posição em relação à linha de costa.

bre, ferro, manganês, fosfato, urânio, ouro e prata são amplamente conhecidas e exploradas. Algumas dessas mineralizações, como as de fosfato, galena e esfalerita servem como modelos para prospecção nos terrenos pré-cambrianos;

No Brasil, os estromatólitos colunares do Proterozóico superior (Formação Salitre do Grupo Una = Grupo Bambuí), na Chapada Diamantina Oriental (Bahia) são altamente fosfatizados (figuras 11.18 e 11.19). Alguns estromatólitos estratiformes também são portadores de mineralizações de galena e esfalerita. Além de estromatólitos são frequentes, nesta região, a ocorrência de oncólitos (figuras 11.20 e 11.21).

- alguns estromatólitos colunares são utilizados como indicadores de flutuações eustáticas no Proterozóico;
- muitas ocorrências de estromatólitos servem para atrair turistas visando demonstrar sua importância na evolução da vida e explicar sua beleza no contexto de fantásticas feições de natureza, tendo interesse para o ecoturismo.

Referências

- AWRAMIK, S. M. 1979. Stromatolite Morphogenesis – Progress and Problems. *Can. J. Earth Sci.*, 16: 992-1015.
- AWRAMIK, S. M. 1984. Ancient stromatolites and microbial mats. In: COHEN, Y.; CASTENHOLZ, R. W. & HALVERSON, H. O. (eds.). *Microbial Mats: Stromatolites*. A.R. Liss Inc., New York, p. 1-22.
- BERTRAND-SARFATI, J. 1972. Stromatolites columnaires du Précambrien Supérieur, Sahara nord-occidental. *Centre National de la Recherche Scientifique, ser. Géol.*, 14: 1-245.
- BLACK, M. 1933. The algal sediments of Andros Island, Bahamas. *Phil. Trans. Royal Society, Ser. B*, 222:165-192.
- BRAITHWAITE, C. R. J. & ZEDEF, V. 1994. Living hydromagnesite stromatolites from Turkey. *Sedimentary Geology*, 92: 1-5.
- BURNE, R.V. & MOORE, L.S. 1987. Benthic Microbial Communities. *Palaos*, 2: 241-254.
- CLOUD, P. E. 1942. Notes on Stromatolites. *American Journal of Science*, 240: 363-379.

ÂMBAR

Ismar de Souza Carvalho
Maria Aparecida de Carvalho

Diferentes grupos de vegetais, dentre as gimnospermas e angiospermas, podem produzir substâncias resinosas, as quais, quando em contato com o ar sofrem polimerização e endurecem. Os vegetais produzem resinas como uma forma de proteção à ação de fungos, bactérias, insetos e outros organismos que possam causar danos em seus tecidos. Além da função de proteção, as resinas relacionam-se a aspectos fisiológicos das plantas, tais como um crescimento diferenciado dos tecidos vegetais, e mesmo a atração de insetos através dos terpenos voláteis. O produto da "fossilização" das resinas vegetais é o que denominamos de âmbar.

O âmbar é o resultado da transformação das resinas produzidas pelos vegetais que sofreram soterramento e efeitos de diagênese e catagênese, praticamente sem a alteração dos compostos químicos originais. O processo de modificação da resina em âmbar demanda conseqüentemente tempo, e o estágio intermediário desta modificação é conhecido como copal ou resina subfóssil. A dureza, coloração e densidade do copal diferem nitidamente do âmbar, e possuem idade de apenas alguns milhares de anos, enquanto o âmbar remonta a milhões. As modificações químicas que conduzem à polimerização das resinas, com a posterior formação do âmbar são designadas de **ambarização** (Pike, 1993).



Em função da diversidade dos vegetais que secretam resinas, sua constituição química é bastante variada. Porém possuem, em todos os casos, **terpenos** em sua composição, que são os responsáveis pelos diferentes aromas exalados pelas resinas e âmbares (Grimaldi, 1996a). Alguns terpenos são muito voláteis e se dissipam rapidamente no ar durante o processo de polimerização da resina; outros mantêm-se como parte integrante da resina endurecida, mesmo no estágio de âmbar. A fração volátil consiste normalmente em monoterpenos, sesquiterpenos e alguns diterpenos; a não-volátil é composta primariamente por ácidos diterpeno-carboxílicos insaturados e às vezes por ácidos triterpenóides. Outros constituintes podem ser álcoois, aldeídos, ésteres e substâncias amorfas neutras não-saponificáveis (resenos). Também podem ocorrer pequenas quantidades de substâncias não-terpenóides (Langenheim, 1969).

A produção de substâncias resinosas pelos vegetais remonta ao Paleozóico, tendo sido detectada em gimnospermas do Carbonífero (Coniferales). Entretanto, é a partir do Triássico que encontramos maior abundância de âmbar no registro geológico.

Há, contudo, uma ocorrência de âmbar mais antiga. Viana *et alii* (2001) relataram a presença de

âmbar (amostra com aproximadamente 2 cm de diâmetro) nos arenitos da Formação Cabeças (Bacia do Parnaíba, Devoniano). Apesar de durante o Devoniano serem desconhecidos vegetais capazes de secretar volumes tão expressivos de resina, Stubblefield *et alii* (1985) observaram em traqueídeos de progimnospermófitas, atacados por fungos, do Devoniano Superior, a presença de inclusões micrométricas (1,8-50,0 μm) de âmbar.

As coníferas são normalmente consideradas como os únicos vegetais que originaram os âmbares encontrados nas rochas sedimentares. Entretanto, as plantas que secretam quantidades significativas de resinas atualmente, são na maioria tropical. Todos os gêneros de coníferas, primariamente de clima temperado, sintetizam resinas, mas somente as Pinaceae e Araucariaceae produzem quantidades apreciáveis. Nas áreas tropicais as angiospermas Leguminosae e Dipterocarpaceae são grandes produtoras. Outras que também sintetizam significativamente são Anacardiaceae, Burseraceae, Guttiferae, Styracaceae, Hamamelidaceae, Rubiaceae, Umbelliferae, Zygophyllaceae, Palmae, Liliaceae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae e Compositae (Langenheim, 1969; Hueber & Langenheim, 1986).

Através da análise química de âmbares cretácicos das bacias do Parnaíba e Recôncavo foi caracterizado que os vegetais, que os originaram, eram coníferas da família Araucariaceae. Os principais compostos químicos da fração solúvel são alquilbenzenos, alquil (hidro) naftalenos, sesquiterpenos e diterpenos (Carvalho, 1998; Carvalho *et alii*, 2000; Carvalho & Carvalho, 2001).

Muitas amostras de âmbar podem apresentar inclusões. Essas têm origem inorgânica ou orgânica, e são incorporadas às resinas durante a cicatrização de superfícies "machucadas" do vegetal; são, assim, contemporâneas ao processo de endurecimento da substância viscosa recém-exudada. As inclusões de origem inorgânica abrangem solo, poeira vulcânica, grânulos minerais, gotículas de água (produtos de condensação da umidade ou de chuvas então existentes) e gases, que são encontrados sob a forma de pequenas bolhas. As substâncias gasosas poderiam inclusive indicar a composição de antigas atmosferas terrestres (Roedder, 1984). Já aquelas de origem orgânica compreendem bactérias, polens, esporos, fragmentos vegetais, flores, insetos, aracnídeos e mesmo pequenos vertebrados, que foram

aprisionados pelas condições viscosas da superfície e posteriormente envolvidos por sucessivas camadas de resina (figura 12.1).

Poinar Jr. (1992) observou que insetos, tais como abelhas contidas em âmbar da República Dominicana (Oligomioceno), se utilizariam das resinas para a construção das colméias, como fazem algumas espécies atuais. A abundância de abelhas como inclusões no âmbar poderia, assim, resultar desse "comportamento de risco", o qual facilitaria seu aprisionamento na superfície pegajosa do material em exudação.

Características Físicas e Químicas dos Âmbares

A composição química da resina, sua resistência à degradação oxidativa e ataque microbiano, a quantidade sintetizada, secretada e acumulada, bem como o contexto deposicional, determinam a probabilidade da resina ser preservada como âmbar (Langenheim, 1969).

O âmbar, apesar de ser designado como resina "fóssil", demonstra poucas alterações químicas em relação à resina vegetal original, tendo uma composição totalmente orgânica (Grimaldi, 1996a). Trata-se de material orgânico amorfo, de aparência transparente à opaca, índice de refração 1,5 e brilho resinoso a vítreo. Não possui nem birrefringência, nem pleocroísmo, sendo que alguns tipos de âmbar podem apresentar forte fluorescência quando submetidos à luz ultravioleta. A fratura é do tipo conchoidal e o peso específico em torno de 1,08. A coloração é tipicamente amarela, mas pode haver grande variação em função dos diferentes tipos de inclusões (matéria orgânica, líquidos e gases), gerando cores em tons de azul, verde, laranja, vermelho e marrom (Gemological Institute of America, 1995). Também ocorrem âmbares branco e preto. A coloração branca deve-se às bolhas de ar em seu interior, e a preta, às inclusões de partículas de solo e material de origem vegetal (Dahlström & Brost, 1996).

A forma do âmbar tem relação com o modo como a resina sofreu endurecimento: se internamente ou externamente ao tronco da árvore (Dahlström & Brost, 1996). As formas são arredondadas, cilíndricas, gotas ou discoidais. Aquelas que têm aspecto cilíndrico (mostam-se geralmente transparentes) resultam da exudação e escorrimento pelo tronco. As formas em disco originam-se em espaços (fraturas) no interior da árvore, ou

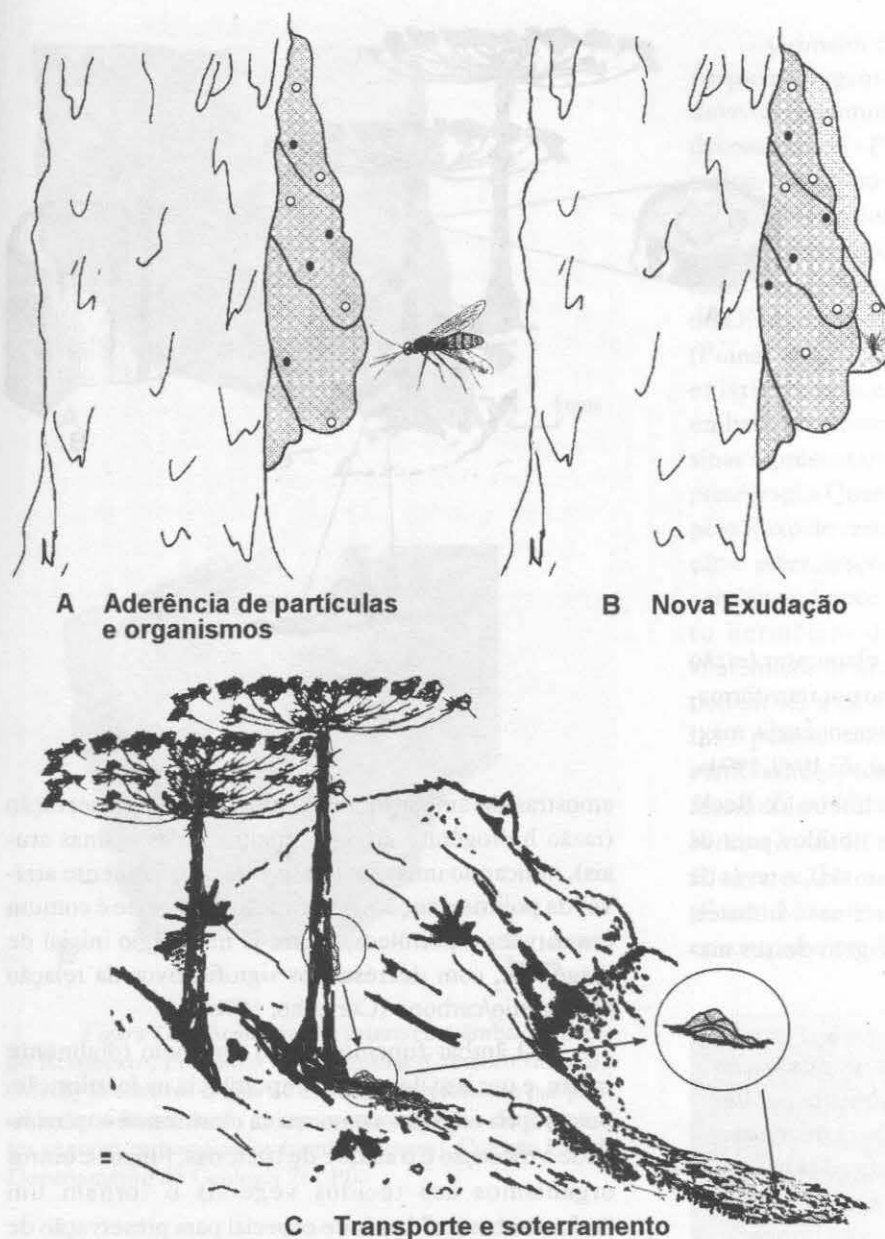


Figura 12.1 Formação de inclusões orgânicas e inorgânicas em resinas. (A) Exudação da substância resinosa gerando uma superfície viscosa e aderência de organismos ou substâncias líquidas. (B) Nova exudação com o envolvimento total de organismos, gotículas d'água e/ou oxigênio atmosférico. (C) Posteriormente, com a morte da planta ou desagregação de sua superfície, o material resinoso será transportado e depositado. Seu soterramento e "diagênese" (ambarização) o transformarão em âmbar.

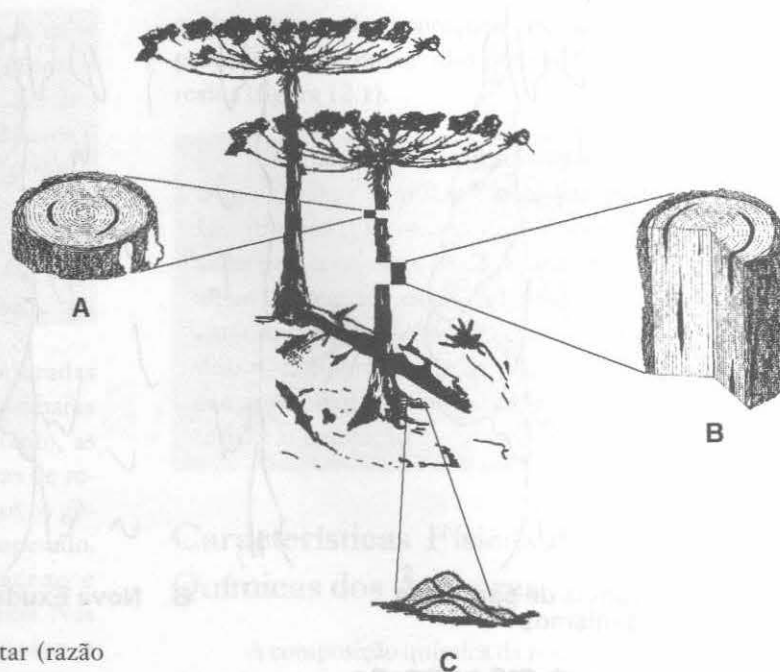
quando a resina sofre achatamento ao cair como gotas sobre o solo (figura 12.2). Podem também apresentar um acamamento interno resultado de sucessivos fluxos de exudação intercalados por períodos de endurecimento da resina (figura 12.3).

A designação mineralógica original do âmbar é *succinita*, que o relaciona à espécie de conífera *Pinus succinifera*, a qual é tida como grande produtora de resinas. Existem, porém, diferentes termos mineralógicos para o âmbar, dependendo essencialmente de sua proveniência. Dessa forma, temos a burmita (âmbar oriundo de Burma), rumanita (proveniente da Romênia), gedanita (de Gdansk, Polônia). A coloração de cada um

desses âmbar é distinta, o que reforçou as diferentes denominações.

A composição química dos âmbar e resinas é bastante diversificada (Gough & Mills, 1972) e, dependendo do tipo de vegetal, muitos serão os compostos orgânicos existentes. Terpenos como fenchona, cânfora, álcool fenchílico, endoborneol, transcariofileno e cativato de metila compõem a estrutura molecular desses materiais e podem, inclusive, servir como indicadores do grupo vegetal que secretou a resina original (Carvalho, 1998). O reconhecimento desses compostos pode ser feito por cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas, e complementados por ou-

Figura 12.2 Produção de resinas após danos causados aos tecidos vegetais. A morfologia da resina endurecida será distinta se produzida externa ou internamente ao vegetal.



tras técnicas analíticas como análise elementar (razão H/C), espectrometria no infravermelho por transformada de Fourier e espectrometria de ressonância magnética nuclear de carbono 13 (Grimaldi *et alii*, 1989, 1994a, 1994b; Lambert *et alii*, 1988; Langenheim & Beck, 1968; Silva *et alii*, 2002). Os valores obtidos para os percentuais de carbono (C) e hidrogênio (H), através da análise elementar, pouco variaram em resinas e âmbares, independentemente da idade e da origem desses materiais.

Os âmbares encontrados em nossas bacias sedimentares distribuem-se principalmente por áreas cretácicas, apesar de uma ocorrência devoniana (Viana *et alii*, 2001). Já foram identificados nas bacias do Amazonas (Formação Alter do Chão), Parnaíba (Formação Itapecuru), Araripe (Formação Santana) e Recôncavo (Formação Maracangalha), tendo sua afinidade botânica relacionada às coníferas (Carvalho *et alii*, 1999; Castro *et alii*, 1970; Cardoso *et alii*, 1999; Cardoso, Costa & Andrade, 2001; Dino *et alii*, 1999; Fróes de Abreu, 1937). Ocorrem também em rochas terciárias (Langenheim & Beck, 1968), tais como as da Formação Pirabas, Mioceno do Estado do Pará (tabela 12.1).

Preservação de Organismos no Âmbar

As análises químicas realizadas por Grimalt *et alii* (1988) demonstraram que a matéria orgânica de

amostras de âmbar denotam alto grau de preservação (razão hidrogênio/carbono próxima a das resinas atuais), indicando uma diagênese preferencialmente através da **polimerização**. A **aromatização**, que é comum em carvões e petróleo, ocorre já no estágio inicial de diagênese, com decréscimos significativos da relação hidrogênio/carbono (Carvalho, 1998).

O âmbar funciona como um meio totalmente inerte, e por isso de grande importância na fossilização. Sua própria origem – como resina cicatrizante – que impede a oxidação e o ataque de bactérias, fungos e outros organismos aos tecidos vegetais o tornam um “microambiente” bastante especial para preservação de animais e vegetais que viveram há milhões de anos. Nesse microambiente temos a matéria orgânica original, sem que tenham ocorrido substituições ou mesmo modificações maiores no quimismo dos organismos que foram englobados pela resina. Tal situação poderia ser explicada pela observação de Grimalt *et alii* (1988) de que a similaridade entre as proporções de hidrogênio e carbono em resinas recentes e fósseis estaria relacionada ao processo de polimerização, indiferente do grau de diagênese a que as amostras estivessem submetidas. Nos demais ambientes geológicos, uma das características do processo de fossilização é a alteração dessa relação H/C (decréscimo), o que se daria por processos de aromatização, à semelhança do que ocorre com os carvões, óleos e outros materiais orgânicos.

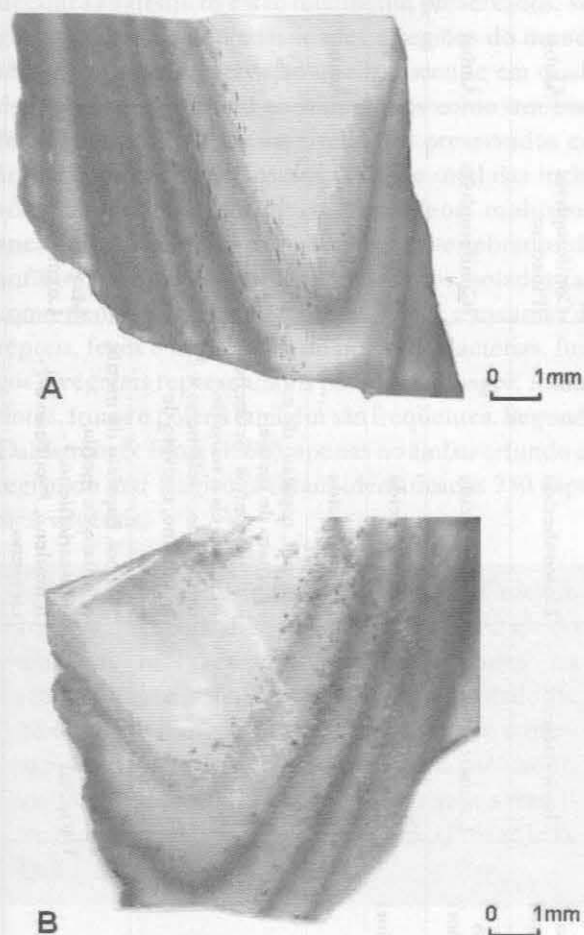


Figura 12.3 Acamamento interno em âmbar da Bacia do Recôncavo, Formação Maracangalha (Cretáceo Inferior). (A), (B) Sucessivos fluxos de exudação intercalados por períodos de endurecimento da resina com inclusões de fragmentos vegetais carbonificados (pontos escuros). Coleção UFRJ-Departamento de Geologia 762 Pb.

O potencial de preservação do âmbar é tão grande que até mesmo fragmentos de DNA têm sido recuperados de organismos que nele estão inclusos, fato relevante para os estudos sobre evolução dos vegetais e animais (De Salle *et alii*, 1992; Pääbo, 1993; Poinar *et alii*, 1993). O mais antigo DNA isolado é proveniente de um coleóptero cretácico (120 - 135 Ma) do Líbano. Em função da antiguidade de tal registro, Cano *et alii* (1993), concluíram que a grande maioria de restos animais preservados em âmbar poderiam ter seu DNA extraído. Nasce assim na concepção de Dalström & Brost (1996) uma nova área de pesquisa – a paleontologia molecular.

Grimaldi (1996a) ressalta que a preservação de pequenos organismos, pelo fluido resinífero original, deve ter sido muito rápida, devido à virtual ausência de decomposição. Propôs que um fluido muito volátil na resina, talvez um terpeno, penetraria rapidamente pelas paredes do corpo e dentro dos tecidos desses organismos, fixando-os. A água deve ter sido extraída durante esse processo, já que há até mesmo a preservação do DNA, o que só pode ocorrer através da desidratação (Poinar *et alii*, 1996a). Além da desidratação, teriam existido processos de fixação similares ao embalsamamento. As propriedades antibióticas das resinas representariam também outro fator importante na preservação. Quando os organismos fossem encapsulados pelo fluxo de resina, os processos de fixação, desidratação e esterilização começariam imediatamente. Como a resina endurece rapidamente, ocorreria um fechamento hermético das inclusões. Assim, os detalhes anatômicos de alguns organismos, em especial insetos, podem ser analisados. Incluem-se até mesmo músculos, pêlos, membranas e organelas celulares, viabilizando o conhecimento integral dos espécimens fossilizados. Tal fato possibilita estudos como os de Wilson *et alii* (1967) em que são analisadas as relações filogenéticas entre insetos não-sociais e sociais (Formicidae – formigas), a partir dos excelentes fósseis encontrados em âmbar cretácico.

Poinar Jr. & Hess (1982) analisaram a ultra-estrutura celular do tecido de um díptero fóssil preservado em âmbar proveniente da região do mar Báltico, identificando fibras musculares e organelas celulares (núcleo, ribossoma, gotas de lipídios, retículo endoplasmático e mitocôndria) através do uso de microscópio eletrônico de transmissão. A evidência de organelas celulares é um caso extremo de mumificação, já que se trata de material com cerca de 40 Ma. A preservação é atribuída à desidratação conjugada com a presença de compostos da resina original, que funcionaram como fixadores naturais. Outros estudos sobre aspectos de tecidos mumificados em animais e vegetais preservados em âmbar através do uso do microscópio eletrônico de varredura (M.E.V.) e microscópio eletrônico de transmissão (M.E.T.) podem ser encontrados em Grimaldi *et alii* (1994b) e Poinar *et alii* (1996b).

Encontramos como inclusões de origem orgânica no âmbar inúmeros espécimens, cuja morfologia e

Tabela 12.1
Resinas Fósseis do Brasil

Bacia	Proveniência	Unidade Estratigráfica	Idade	Contexto Paleambiental	Composição Química	Afinidade Paleoflorística	Tipo de Resina
Parnaíba	Oiti, Município de Pimenteiras, Piauí	Formação Cabeças	Givetiano-Frasniano (Devoniano Médio-Superior)	Flúvio-estuarino	-	-	Âmbar
Parnaíba	Jundiaí, margem direita do rio Itapecuru, Município de Itapecuru-Mirim, Maranhão	Formação Itapecuru	Albiano (Cretáceo Inferior)	Flúvio-lacustre	Diterpeno 18-nor-13-metil - podocarpatrieno, alquilbenzeno, alquil(hidro) naftalenos, sesquiterpenos, monoterpénos (fenchona, cânfora, endoborneol e álcool fenchílico)	Coniferophyta Araucariaceae	Âmbar
Recôncavo	Ponta de Toque-Toque, S. Tomé de Paripe, Bahia	Formação Maracangalha	Aratu (Cretáceo Inferior)	Flúvio-lacustre	$C_{28} H_{44} O_3 S$	-	Âmbar
Recôncavo	Ponta da Sapoca, Município de Salvador, Bahia	Formação Maracangalha	Aratu (Cretáceo Inferior)	Lacustre profundo	Diterpeno 18-nor-13-metil - podocarpatrieno, alquilbenzeno, alquil(hidro) naftalenos, sesquiterpenos	Coniferophyta Araucariaceae	Âmbar
Araripe	Riacho do Jacú, 3 km da cidade de Nova Olinda, Ceará	Formação Santana (Membro Crato)	Aptiano (Cretáceo Inferior)	Lacustre	Hidrocarbonetos alifáticos saturados e insaturados, ácidos e anéis terpênicos	-	Âmbar
Araripe	Riacho do Boi, Fazenda Barriguda, Município de Porteirás, Ceará	Formação Santana	Aptiano-Albiano (Cretáceo Inferior)	Flúvio-lacustre	Desconhecida	Coniferophyta ?Pinaceae	Âmbar
Araripe	Sítio do Oiti, 2 km de Santana do Cariri, Ceará	Formação Santana (Membro Crato)	Aptiano-Albiano (Cretáceo Inferior)	Lacustre	Desconhecida	?Coniferophyta	Âmbar
Amazonas	Poço 9-Fz-28-AM Fazendinha, Amazonas	Formação Alter do Chão	Albiano (Cretáceo Inferior)	Fluvial meandrante-lacustre	Desconhecida	?Coniferophyta	Âmbar
Pirabas	Capanema, Pará	Formação Pirabas	Mioceno	Marinho litorâneo	Desconhecida	Magnoliophyta Leguminosae	Âmbar
Bacia Hidrográfica do rio Amapari	Margem do rio Amapari, Amapá	-	Quaternário	Fluvial	Manool, copalato de metila, eperuato de metila, sesquiterpenos ? -cubebeno isômeros cis e trans do cariofileno, ? -elemeno e ? -humuleno, cativato de metila	Magnoliophyta Leguminosae	Copal
Amazonas	Jutaí, Pará	-	Quaternário	Fluvial	Manool, copalato de metila, eperuato de metila, transcariofileno, ? -humuleno, ? -cubeno e ? -elemeno	Magnoliophyta Leguminosae	Copal

detalhes anatômicos estão totalmente preservados. Vegetais e animais de várias idades e regiões do mundo têm assim uma preservação que transcende em qualidade, o que é habitual considerarmos como um bom fóssil (figura 12.4). Os invertebrados preservados em âmbar compreendem insetos (80% do total das inclusões conhecidas), termitas, aracnídeos, moluscos, anelídeos, nemátodes e crustáceos. Os vertebrados são anfíbios, pequenos répteis e elementos isolados tais como penas, pêlos de mamíferos, peles e escamas de répteis, fezes e impressões de pegadas. Bactérias, fungos e vegetais representados por algas, musgos, folhas, flores, frutos e polens também são freqüentes. Segundo Dahlström & Brost (1996), apenas no âmbar oriundo da região do mar Báltico já foram identificadas 750 espécies vegetais.

Os diferentes fósseis em âmbares do Cretáceo Inferior do Líbano demonstram a potencialidade do uso das inclusões de origem orgânica na reconstituição paleoambiental. A diversidade de protozoários, fungos, plantas, invertebrados e mesmo um vertebrado, presentes como inclusões, viabilizaram a reconstituição do ecossistema terrestre tendo como base as resinas fósseis (Poinar Jr. & Milki, 2001).

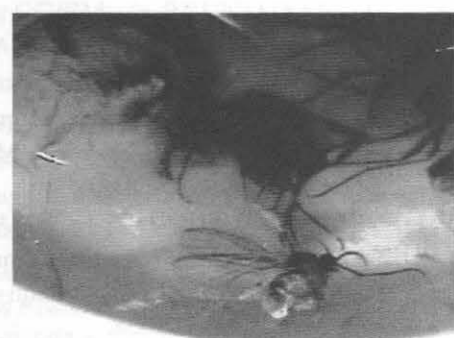
Aplicações

Mais que uma preservação de ótima qualidade, o âmbar reproduz em suas inclusões instantâneos da vida existente no passado geológico. São conhecidos exemplos de amebas em divisão, insetos em cópula, um aracnídeo atacando uma centopéia, formigas transportando um casulo, parasitas abandonando o hospedeiro aprisionado e até mesmo um pequeno lagarto com a coluna vertebral fraturada (Dahlström & Brost, 1996; Grimaldi, 1993; 1996b; Poinar Jr. & Poinar, 1999). Existe assim a possibilidade de análises etológicas e das relações tróficas, incluindo aspectos tais como hábitos alimentares e de reprodução, relações sociais entre insetos e parasitismo. Trata-se mais do que o registro da vida pretérita, mas o registro dos próprios eventos.

Um bom exemplo de aplicação para o estudo das relações tróficas é apresentado por Cano *et alii* (1994) que obtiveram do tecido abdominal de abelhas inclusas em âmbar do Oligo-Mioceno (República Dominicana), fragmentos de DNA identi-

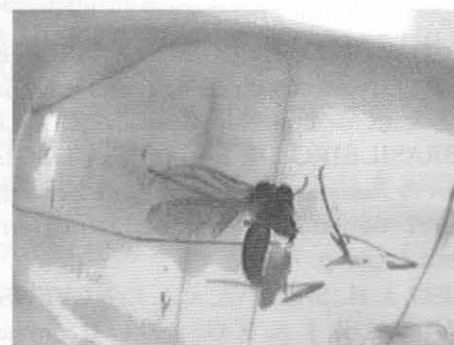
cados como advindos das bactérias *Bacillus* spp. Em abelhas atuais, essas bactérias são parte da microbiota intestinal e atuam em processos de digestão e fermentação de polens, proteção dos alimentos estocados contra a degradação microbiana, produção de antibióticos e prevenção de doenças. O reconhecimento dessas mesmas bactérias em abelhas fósseis pressupõe a existência de uma relação de simbiose semelhante.

No caso da inexistência de inclusões orgânicas, bolhas de gás ou líquido podem fornecer informações sobre aspectos da atmosfera pretérita. Roedder (1984) indicou que a origem das várias inclusões em âmbar estaria relacionada com gotículas de umidade e do ar quando da extrusão da resina. Entretanto, sua composição original poderia ser parcialmente alterada por rea-



A

0 1mm



B

0 1mm

Figura 12.4 Âmbar do Eoceno de Palmniken, região de Kaliningrado (Rússia), com inclusões de insetos (dípteros). (A) Exemplar UFRJ-DG 048 Ins. (B) Espécimen UFRJ-DG 049 Ins.

ções químicas com a resina envolvente, durante os estágios de endurecimento.

A própria análise química do âmbar fornece dados importantes para a interpretação paleoambiental. O conhecimento dos compostos orgânicos que compõem o âmbar indica muitas vezes o grupo vegetal que lhe deu origem. As resinas são sintetizadas por 10% das famílias de plantas, sendo que as que produzem grandes quantidades de resinas terpenóides são tropicais, principalmente angiospermas. As coníferas (Araucariaceae e Pinaceae) também produzem resinas em abundância, porém são mais comuns em climas temperados (Langenheim, 1990) ou em regiões montanhosas (áreas tropicais), onde o clima apresenta-se mais ameno e úmido (Archangelsky, 1970; Odum, 1985; Taylor & Taylor, 1993). Torna-se assim possível inferências sobre a distribuição paleogeográfica dos diferentes grupos de vegetais produtores de resina e das condições paleoclimatológicas.

Referências

- ARCHANGELSKY, S. 1970. *Fundamentos de Paleobotânica*. La Plata, Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. (Serie Técnica y Didáctica 10). 347 p.
- CANO, R. J.; POINAR, H. N.; PIENIAZEK, N. J.; ACRA, A. & POINAR Jr., G. O. 1993. Amplification and sequencing of DNA from a 120-135 – million – year – old – weevil. *Nature*, 363:536-538.
- CANO, R. J.; BORUCKI, M. K.; HIGBY-SCHWEITZER, M.; POINAR, H. N.; POINAR Jr., G. O. & POLLARD, K. J. 1994. *Bacillus* DNA in fossil bees: an ancient symbiosis? *Applied and Environmental Microbiology*, 60(6): 2164-2167.
- CARDOSO, A. H.; COSTA, J. G. M. & ANDRADE, J. A. F. G. 2001. Nova ocorrência de resina fóssil na Formação Crato, Membro Nova Olinda. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17, *Boletim de Resumos*. Rio Branco, 2001 Universidade Federal do Acre, Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 76.
- CARDOSO, A. H.; SARAIVA, A. A. F.; NUENS, P. C. & ANDRADE, J. A. F. G. 1999. Ocorrência de resina fóssil na Formação Santana. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, *Boletim de Resumos*. Crato, 1999, Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 32.
- CARVALHO, I. S.; CARVALHO, M. A.; LOUREIRO, M. R. B. & NÓBREGA, J. C. 1999. Âmbar nas bacias cretácicas brasileiras. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCO DO BRASIL, 5, *Boletim*. Rio Claro, 1999, p. 479-483.
- CARVALHO, M. A. 1998. *Âmbar: Composição Molecular de Amostras Brasileiras*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Química, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 108 p.
- CARVALHO, M. A. & CARVALHO, I. S. 2001. Resinas fósseis do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2: 81-82.
- CARVALHO, M. A.; LOUREIRO, M. R. B.; CARVALHO, I. S.; PHILP, R. P. & CARDOSO, J. N. 2000. Bulk and molecular composition of Brazilian Ambers (Cretaceous). In: LATIN AMERICAN CONGRESS ON ORGANIC GEOCHEMISTRY, 7, *Proceedings*, Foz do Iguaçu, Brasil, 2000, Latin American Association of Organic Geochemistry – ALAGO, p. 76-79.
- CASTRO, C.; MENOR, E. A. & CAMPANHA, V. A. 1970. Descoberta de resinas fósseis na Chapada do Araripe, município de Porteira – Ceará. *Notas Prévia*, Série C, Universidade Federal de Pernambuco, Instituto de Geociências, 1, p. 1-12.
- DAHLSTRÖM, A. & BROST, L. 1996. *The Amber Book*. Geoscience Press, Inc., Tucson. 134 p.
- DE SALLE, R.; GATESY, J.; WHEELER, W. & GRIMALDI, D. 1992. DNA Sequences from a fossil Termite in Oligo-Miocene Amber and their Phylogenetic Implications. *Science*, 257: 1933-1936.
- DINO, R.; SILVA, O. B. & ABRAHÃO, D. 1999. Caracterização palinológica e estratigráfica de estratos cretáceos da Formação Alter do Chão, Bacia do Amazonas. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 5, *Boletim*. Rio Claro, 1999, p. 557-565.
- FRÓES DE ABREU, S. 1937. Sobre a ocorrência de âmbar nos arenitos da Série da Baía. *Boletim de Informações do Instituto Nacional de Tecnologia*, 2(4): 3-8.
- GEMOLOGICAL INSTITUTE OF AMERICA. 1995. *GEM Reference Guide*. 270 p.
- GOUGH, L. J. & MILLS, J. S. 1972. The composition of succinite (Baltic Amber). *Nature*, 239:527-528.
- GRIMALDI, D. A. 1993. The Living Museum. Forever in Amber. *Natural History*, 102(6): 59-61.
- GRIMALDI, D. A. 1996a. *Amber: Window to the Past*. New York. American Museum of Natural History. 216 p.
- GRIMALDI, D. A. 1996b. Captured in Amber. *Scientific American*, April 1996, p. 70-77.

FÓSSEIS QUÍMICOS

René Rodrigues

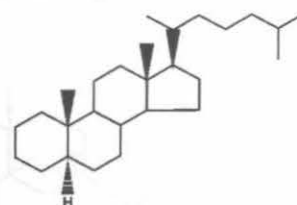
O termo **fósseis químicos** foi utilizado pela primeira vez por Eglington & Calvin (1967) para designar compostos orgânicos da geosfera, cuja estrutura básica sugere uma ligação com conhecidos produtos naturais da biosfera (figura 13.1). Com o tempo, outros termos como marcadores biológicos, biomarcadores e fósseis moleculares, passaram a ser empregados como alternativa ao termo original. Atualmente, observa-se uma maior tendência de utilização do termo biomarcadores.

O número de biomarcadores que têm sido identificados nas últimas décadas cresceu exponencialmente, principalmente em decorrência do desenvolvimento de novas técnicas analíticas para detecção e identificação de compostos orgânicos, que foram disponibilizadas à comunidade científica.

De uma maneira geral, os biomarcadores que têm sido mais extensivamente estudados são os hidrocarbonetos e, entre eles, os alcanos, hidrocarbonetos aromáticos e os seus produtos não saturados. Outras classes de compostos como esteróis, álcoois, ácidos graxos e porfirinas também são usados como biomarcadores, embora pelo efeito da diagênese e evolução térmica a maioria seja transformada em hidrocarbonetos, através de uma complexa série de mudanças químicas e bioquímicas (Mackenzie, 1984). No entanto, o esqueleto da estrutura original mantém-se semelhante ao correspondente produto natural (figura 13.1).

A composição química do petróleo depende basicamente da composição química da matéria orgânica que lhe deu origem. Por sua vez, a composição química da matéria orgânica depende de diversos fatores, entre os quais estão as condições químicas e físicas do meio onde se desenvolveram e foram preservados os organismos. Por exemplo, em ambientes sedimentares com acentuadas diferenças de salinidade irão proliferar diferentes organismos ou grupo de organismos adaptados a cada uma destas situações e, conseqüentemente, mostrarão marcantes diferenças em sua composição química. Como a matéria orgânica de diferente composição química necessariamente produzirá petróleos de composição química diferentes, será possível a diferenciação e a correlação de óleos e entre óleos e suas respectivas rochas geradoras. Uma vez estabelecida a marca característica de cada óleo que transita no país, ou seja, o seu "DNA", também será possível identificar, facilmente, a origem da poluição causada pelos derrames de petróleo. Neste contexto, o estudo dos biomarcadores constitui uma ferramenta imprescindível.

Neste capítulo, não se pretende abordar todos os aspectos dos biomarcadores, mas apenas apresentar alguns grupos e suas aplicações, como: identificação de seus possíveis precursores, condições ambientais em que se desenvolveram e o seu significado quanto à idade dos depósitos sedimentares em que foram preservados.



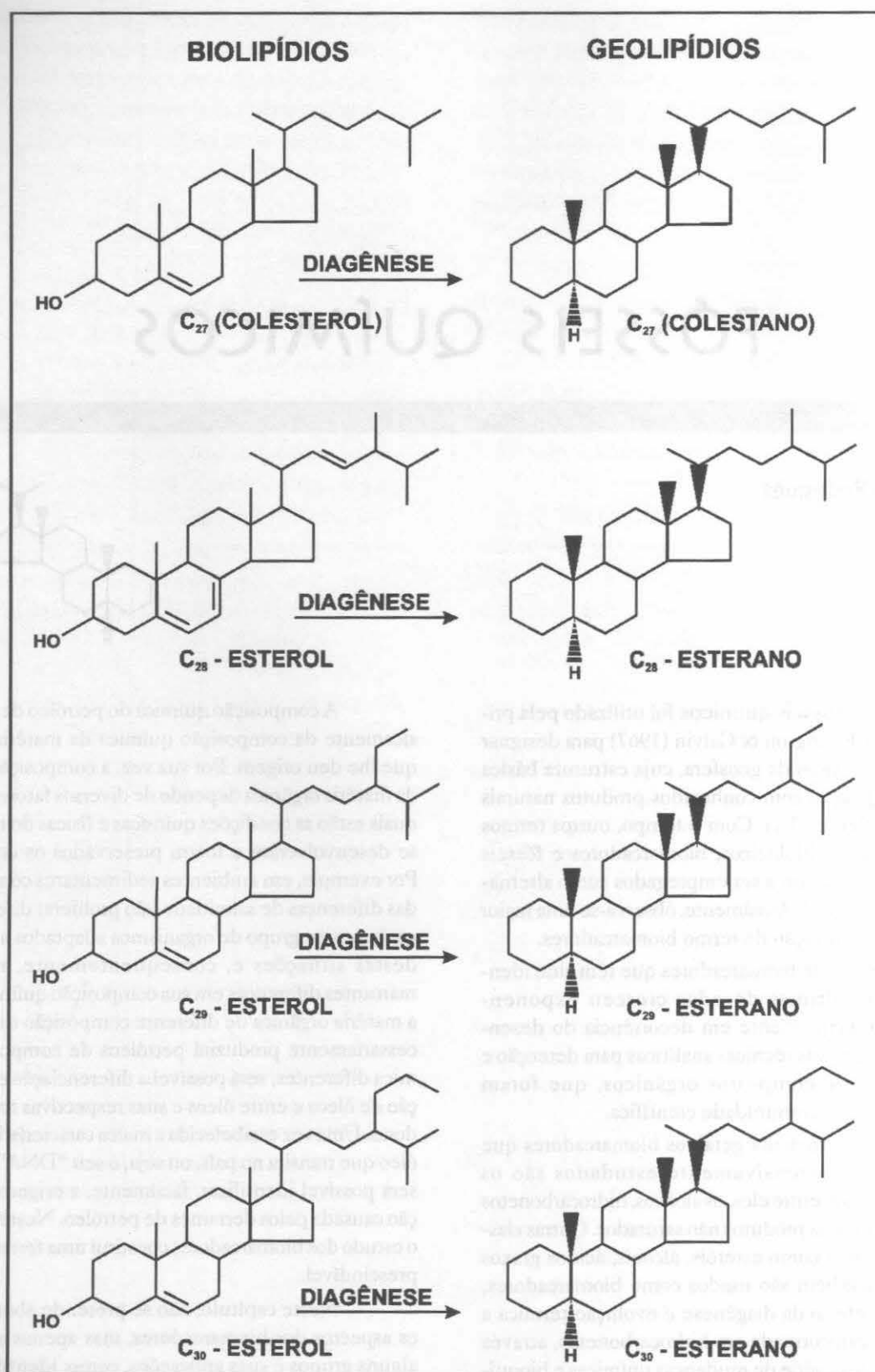


Figura 13.1 Estruturas de C₂₇, C₂₈, C₂₉ e C₃₀ esteranos (geolipídios) e seus esteróis precursores (biolipídios).

Alcanos

Os alcanos constituem uma série de compostos contendo apenas C e H, obedecendo a fórmula $C_n H_{2n+2}$, e que variando os valores de n , dá origem a uma série homóloga. Os compostos que apresentam um arranjo linear dos átomos de carbono são chamados de alcanos normais (*n*-alcanos), enquanto aqueles que mostram ramificações ou ciclos são denominados de *iso* ou *ciclo* alcanos, respectivamente.

Compostos com a mesma fórmula molecular, mas com diferentes arranjos de seus grupos estruturais, são chamados de isômeros.

Os *n*-alcanos e alguns *iso*-alcanos podem ser identificados e estudados por cromatografia em fase gasosa (CG), uma vez que cada uma das séries homólogas apresenta uma ordem de eluição seletiva por peso atômico. Já os *ciclo*-alcanos, considerando o caso específico dos esteranos e terpanos, requerem aparelhos um pouco mais sofisticados, como cromatógrafo com detector de massas (CG-EM), ou ainda mais elaborados como o acoplamento cromatógrafo-espectrômetro de massas-espectrômetro de massas (CG-EM-EM).

Esteranos

Os esteranos são *ciclo*-alcanos derivados de esteróis que são encontrados principalmente em algas e vegetais superiores (organismos eucarióticos), mas são raros ou ausentes em bactérias (organismos procarióticos). Nas membranas de organismos eucarióticos alguns lipídios de cadeias lineares são substituídos por esteróis, cuja estrutura tetracíclica aparentemente serve para aumentar a rigidez da membrana (Ourisson *et alii*, 1984).

Quatro principais esteróis precursores, contendo 27, 28, 29 e 30 átomos de carbono, foram identificados em numerosos organismos fotossintéticos. Estes esteróis deram origem, durante a diagênese, a uma série homóloga de quatro esteranos regulares com 27, 28, 29 e 30 átomos de carbono na estrutura (o termo regular indica que o esqueleto da estrutura é idêntico ao dos precursores biológicos e série homóloga porque eles diferem apenas pela adição de unidades $-CH_2-$ num determinado local da estrutura).

Os esteranos regulares são caracterizados por apresentarem uma fragmentação preferencial no mesmo ponto da estrutura, liberando íons moleculares com massa de 217 daltons (m/z 217), o que possibilita o estudo seletivo destes compostos com cromatógrafo com

detector de massas ou equipamentos mais sofisticados (figura 13.2).

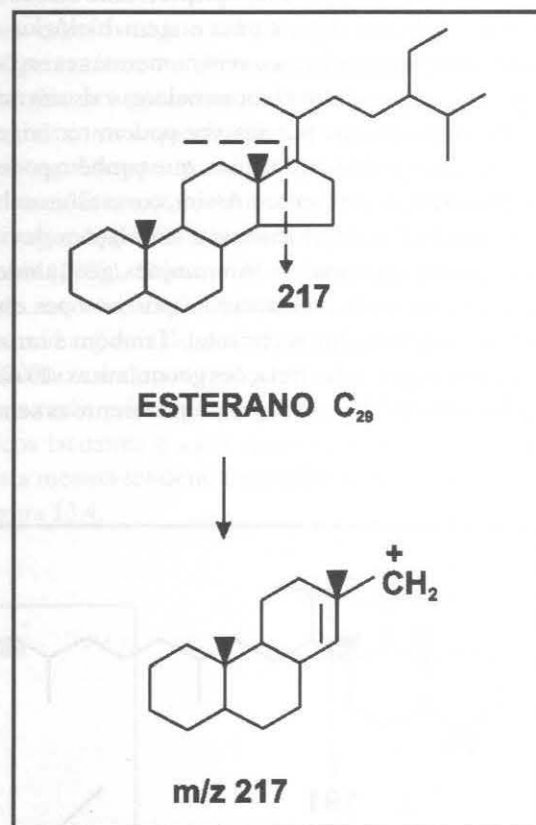


Figura 13.2 Íon m/z 217 característico da série dos esteranos.

Terpanos

Ao contrário dos esteranos, os lipídios das membranas das bactérias (organismos procarióticos) são considerados os principais precursores dos terpanos. Segundo o número de anéis, os terpanos podem ser divididos em três grupos: terpanos tricíclicos, tetracíclicos e pentacíclicos. Todos eles apresentam uma fragmentação preferencial no anel C, liberando um íon molecular m/z 191, permitindo, também, o seu estudo seletivo (figura 13.3).

Aplicações: Indicadores de Fonte e Ambiente Depositional

Neste item são apresentados, resumidamente, alguns dos parâmetros mais úteis, derivados dos biomarcadores, para interpretação da origem e do ambi-

ente de sedimentação da matéria orgânica, evitando-se tecer considerações com respeito às modificações produzidas nestes compostos pelo efeito da evolução térmica. Deve-se ter em mente que, embora estes parâmetros possam sugerir uma origem biológica ou paleoambiental particular, ocorrem numerosas exceções. Normalmente, para muitos biomarcadores existem múltiplos precursores, que por sua vez podem ter origem em diferentes tipos de organismos, que também podem viver em distintos ambientes. Assim, conclusões sobre origem, ambientes deposicionais e correlações devem estar baseados em todas as informações geoquímicas disponíveis, sejam de biomarcadores, de isótopos estáveis ou de análises sobre rocha total. Também é importante salientar que nas correlações geoquímicas são consideradas mais as diferenças que propriamente as semelhanças.

Alcanos lineares

Em petróleos ou extratos orgânicos termicamente não muito evoluídos, a predominância de alcanos lineares de baixo peso molecular (nC_{15} , nC_{17} e nC_{19}) nos cromatogramas sugere precursores de origem algal, seja em ambientes marinho ou lacustre (Gelpi *et alii*, 1970). Frequentemente, esta predominância não ocorre em ambientes lacustres de água doce, mas principalmente em ambientes de sedimentação com salinidade, seja marinho ou lacustre (figura 13.4). Óleos e extratos orgânicos marinhos do Ordoviciano, derivados especificamente da alga *Gloeocapsamorphia prisca*, mostram uma configuração particular. Apresentam predominância e imparidade específica nos alcanos de baixo peso molecular (nC_{15} , nC_{17} e nC_{19}) e muito baixa proporção de n -alcanos com mais de 19 átomos de carbono na es-

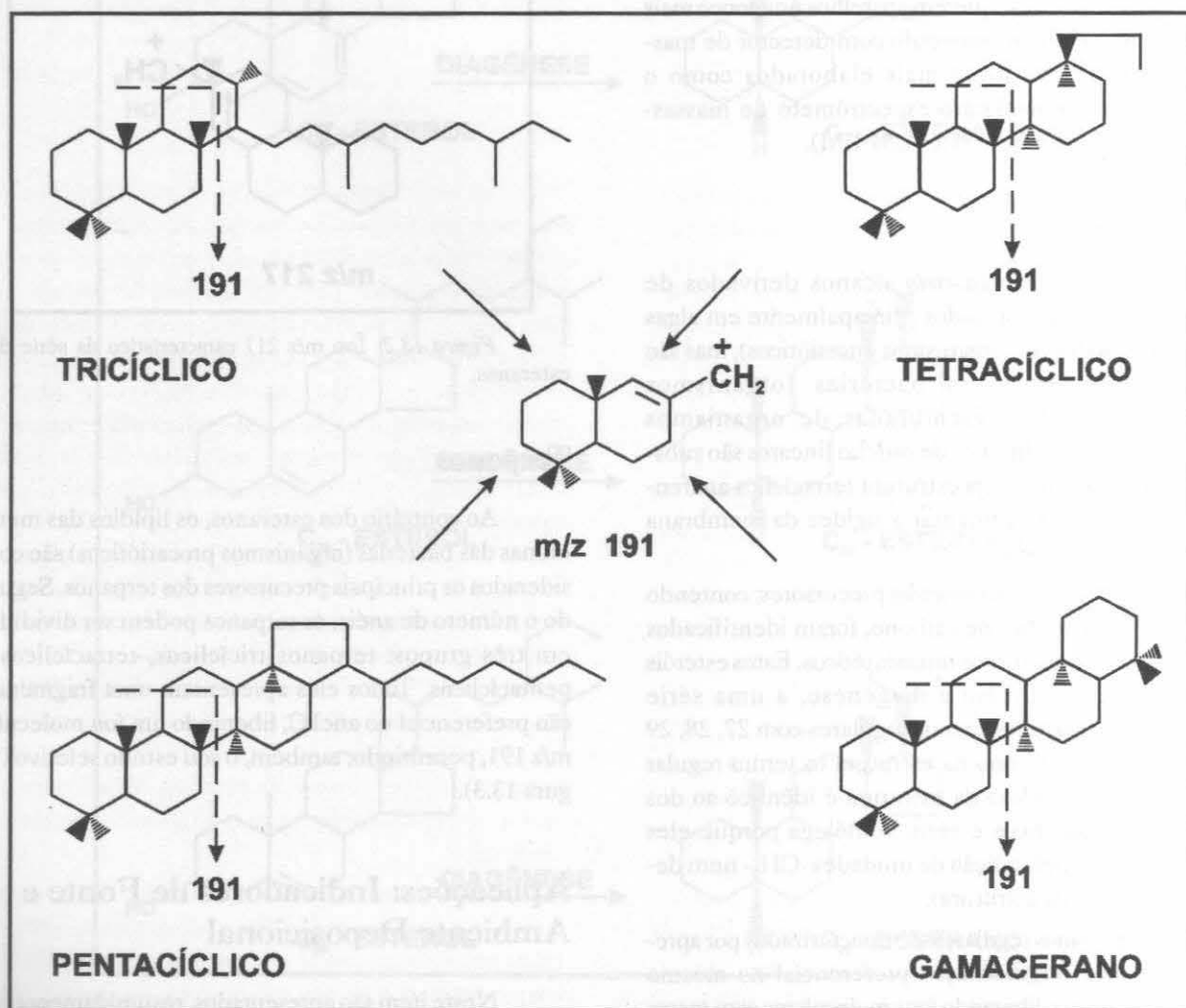


Figura 13.3 Íon m/z 191 característico da série dos terpanos.

trutura, formando um nítido degrau entre estes dois grupos de *n*-alcanos (Reed *et alii*, 1986). Assim, é possível relacionar esta configuração nos cromatogramas não somente a um precursor específico, mas também a sua idade de deposição.

Já os cromatogramas com alta proporção de alcanos lineares de alto peso molecular (nC_{25} , nC_{27} , nC_{29} e nC_{31}) são considerados indicativos de influência de matéria orgânica derivada de vegetais superiores (Tissot & Welte, 1984) ou de algas em ambientes lacustre de água doce (Gelpi *et alii*, 1970). Veja a figura 13.4.

Iso-alcanos

A razão pristano/fitano (P/F) em cromatogramas de óleos e extratos orgânicos (F e P, figura 13.4) tem sido utilizada como indicador do potencial redox de ambientes de sedimentação (Didyk *et alii*, 1978). Segundo

estes autores, valores inferiores a 1,0 seriam indicativos de ambientes anóxicos, principalmente quando acompanhados de aumento significativo de porfirinas e dos teores de enxofre, enquanto valores superiores a 1,0 seriam sugestivos de condições óxicas. Ambos compostos são primariamente derivados da cadeia lateral *phytyl* da clorofila de organismos fototróficos, embora outras fontes, tais como arqueobactérias, não possam ser descartadas (*e.g.* Chappe *et alii*, 1982). A diminuição da razão pristano/fitano com o aumento da salinidade, também foi sugerida por Rodrigues & Takaki (1987), Ten Haven *et alii* (1987), Schwark & Püttmann (1990). Por outro lado, na comparação geoquímica entre os petróleos das áreas marginais do Atlântico Sul, Schiefelbein *et alii* (2000) constataram que os óleos marinhos mostravam uma razão pristano/fitano inferior a 1,5, enquanto nos óleos lacustres o valor desta razão era superior a 1,5. Esta mesma tendência também pode ser observada na figura 13.4.

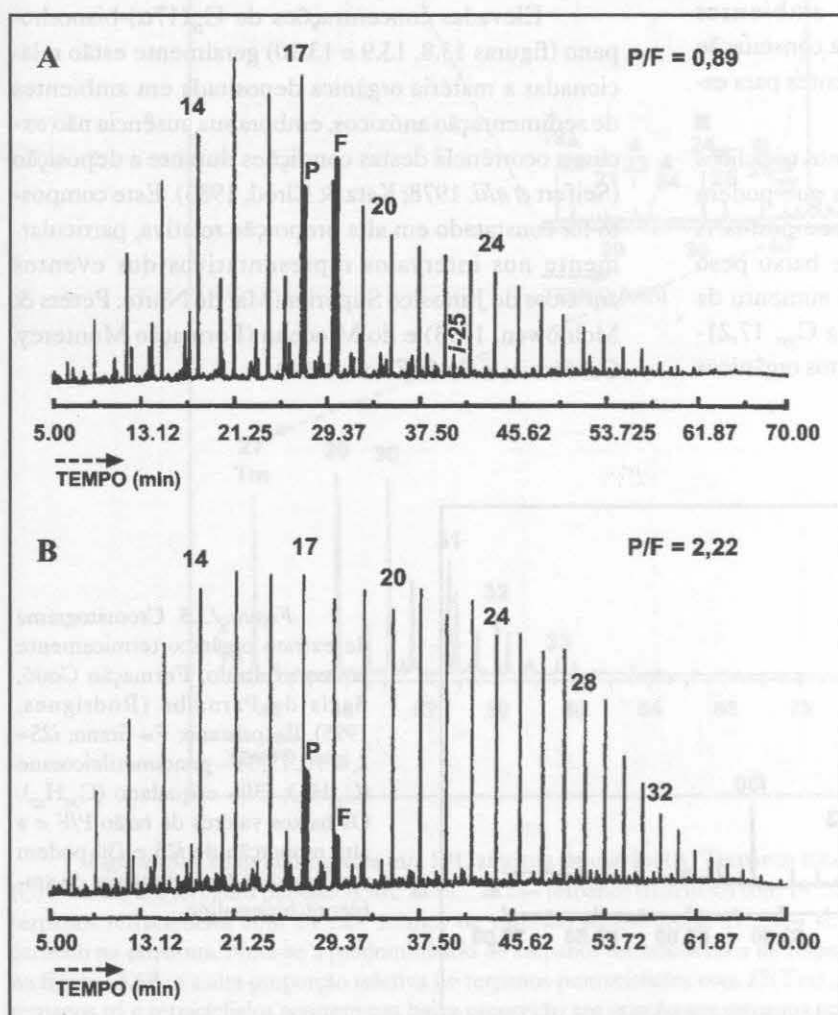


Figura 13.4 Cromatogramas de óleos gerados em ambiente marinho hipersalino (A) e lacustre de água doce (B). P= pristano; F= fitano; 14.....32= alcanos lineares com 14.....32 átomos de carbono na estrutura; i-25= iso-alceno com 25 átomos de carbono na estrutura. Observa-se a predominância de alcanos lineares de mais baixo peso molecular, maior proporção relativa de alcanos ramificados e o valor muito menor da razão pristano/fitano no óleo gerado em ambiente marinho hipersalino.

Em resumo, qualquer interpretação baseada neste parâmetro deve considerar todas as demais informações disponíveis, tanto de biomarcadores como de parâmetros de rocha total.

Os isoprenóides iC_{25} (2, 6, 10, 15, 19-pentametilicosano) e iC_{30} (esqualano) têm sua origem ligada a arqueobactérias, em ambientes hipersalinos (Brassel *et alii*, 1981; Moldowan *et alii*, 1985). A presença destes compostos em alta proporção relativa, associada à baixa razão pristano/fitano, em ambientes não redutores, também constitui boa evidência de uma fonte de arqueobactérias, mais especificamente halofílicas, para o fitano (Rodrigues, 1995). Veja a figura 13.5.

Terpanos

TERPANOS TRICÍCLICOS E TETRACÍCLICOS

Quando comparados aos terpanos pentacíclicos, normalmente as suas proporções relativas são muito baixas em carvões (figura 13.6A) e em ambientes hipersalinos e/ou altamente anóxicos. Esta constatação indica, nestas situações, precursores diferentes para estes grupos de terpanos.

Comparados isoladamente, os terpanos tricíclicos e tetracíclicos mostram algumas variações que podem ser atribuídas as diferentes origens destes compostos. A predominância de terpanos tricíclicos de baixo peso molecular (principalmente C_{19} e C_{20}) e o aumento da proporção de terpanos tetracíclicos (C_{24} a C_{27} ; 17,21-secohopanos) são comuns em óleos e extratos orgânicos

derivados de matéria orgânica de origem terrestre (vegetais superiores), figura 13.6B. Autores como Zumbege (1987) e Sofer (1993), também utilizaram as razões dos terpanos tricíclicos C_{21}/C_{23} e C_{25}/C_{26} para diferenciar os ambientes de sedimentação lacustre e marinho, considerando que os compostos C_{21} e C_{26} seriam mais abundantes em meio lacustre (figura 13.7).

Por outro lado, trabalhos mais recentes (Aquino Neto *et alii*, 1989; Volkman *et alii*, 1989) mostraram que altas proporções relativas de terpanos tricíclicos e seus análogos aromáticos podem ser correlacionados com intervalos ricos em algas do tipo *Tasmanite*.

TERPANOS PENTACÍCLICOS

Altas proporções relativas de C_{27} (17 α)-trisinorhopano (Tm), C_{29} (17 α)-norhopano e C_{31} (17 α)-hopano, normalmente podem caracterizar petróleos e extratos orgânicos derivados de rochas, onde foi grande a contribuição de vegetais superiores (figura 13.6C).

Elevadas concentrações de C_{28} (17 α)-bisnorhopano (figuras 13.8, 13.9 e 13.10) geralmente estão relacionadas a matéria orgânica depositada em ambientes de sedimentação anóxicos, embora sua ausência não exclua a ocorrência destas condições durante a deposição (Seifert *et alii*, 1978; Katz & Elrod, 1983). Este composto foi constatado em alta proporção relativa, particularmente nos intervalos representativos dos eventos anóxicos do Jurássico Superior (Mar do Norte; Peters & Moldowan, 1993) e do Mioceno (Formação Monterey, Califórnia; Katz & Elrod, 1983).

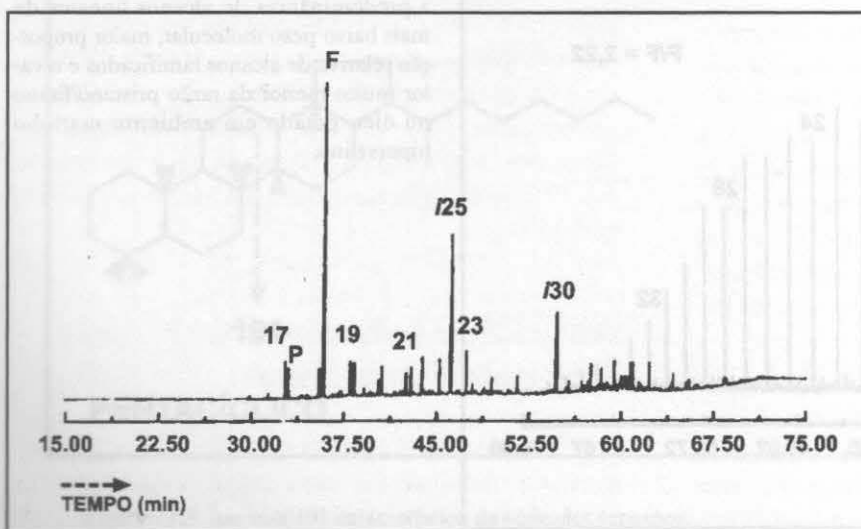


Figura 13.5 Cromatograma de extrato orgânico termicamente pouco evoluído, Formação Codó, Bacia do Parnaíba (Rodrigues, 1995). P= pristano; F= fitano; i25= 2, 6, 10, 15, 19-pentametilicosano ($C_{25}H_{52}$); i30= esqualano ($C_{30}H_{62}$). Os baixos valores da razão P/F e a alta proporção de i25 e i30 podem ser considerados indicativos de ambiente hipersalino.

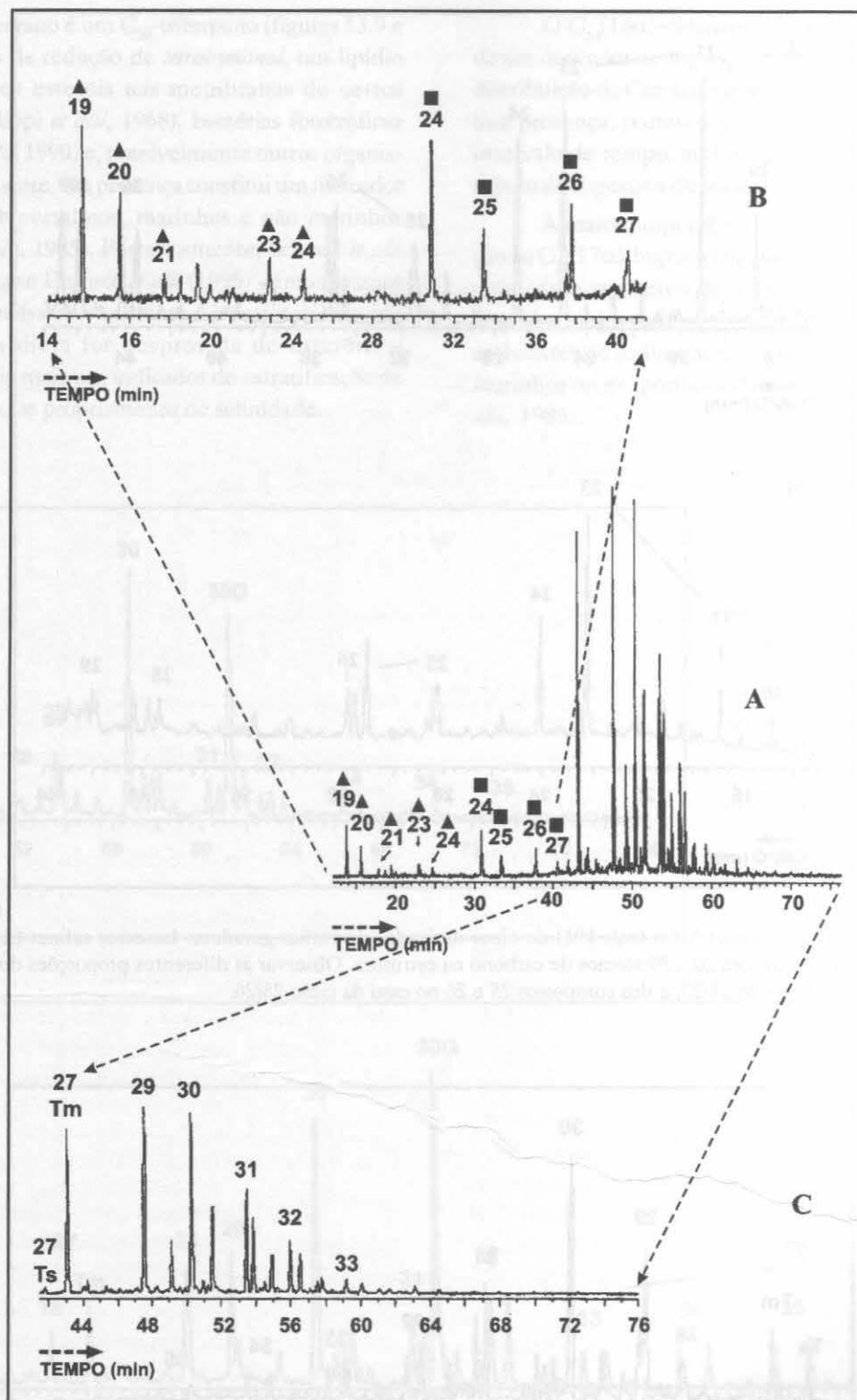


Figura 13.6 Fragmentograma m/z 191, amostra de carvão. (A) Terpanos totais. (B) Detalhe dos terpanos tri e tetracíclicos. (C) Detalhe dos terpanos pentacíclicos; ▲19....▲24= terpanos tricíclicos com 19....24 átomos de carbono na estrutura; ■24....■27= terpanos tetracíclicos com 24....27 átomos de carbono na estrutura; 27....33= terpanos pentacíclicos com 27....33 átomos de carbono na estrutura. Nota-se a predominância de terpanos tetracíclicos e de terpanos tricíclicos com 19 e 20 átomos de carbono na figura 13.6B, e a alta proporção relativa de terpanos pentacíclicos com 27(Tm), 29 e 31 átomos de carbono na figura 13.6C. Os terpanos tri e tetracíclicos ocorrem em baixa proporção em relação aos terpanos pentacíclicos (figura 13.6A).

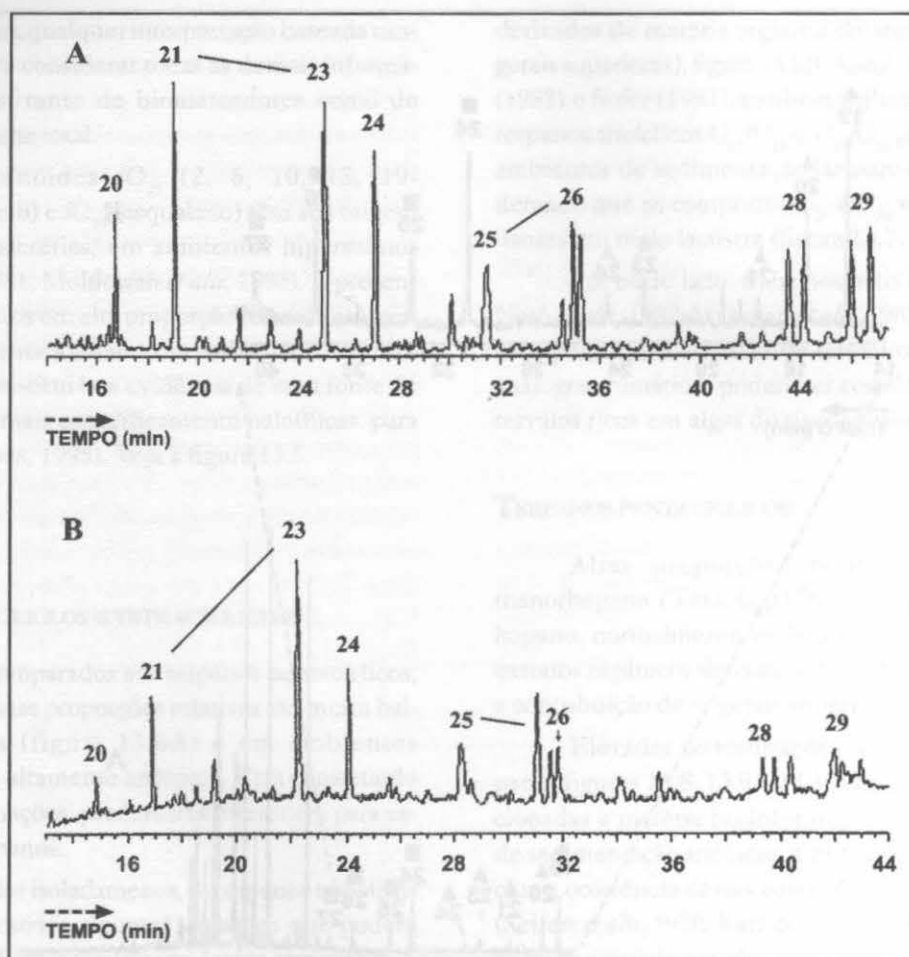


Figura 13.7 Terpanos tricíclicos (m/z 191) de óleos derivados de rochas geradoras lacustres salinas (A) e marinhas (B). 20....29= terpanos tricíclicos com 20....29 átomos de carbono na estrutura. Observar as diferentes proporções dos compostos 21 e 23, quando se considera a razão 21/23, e dos compostos 25 e 26 no caso da razão 25/26.

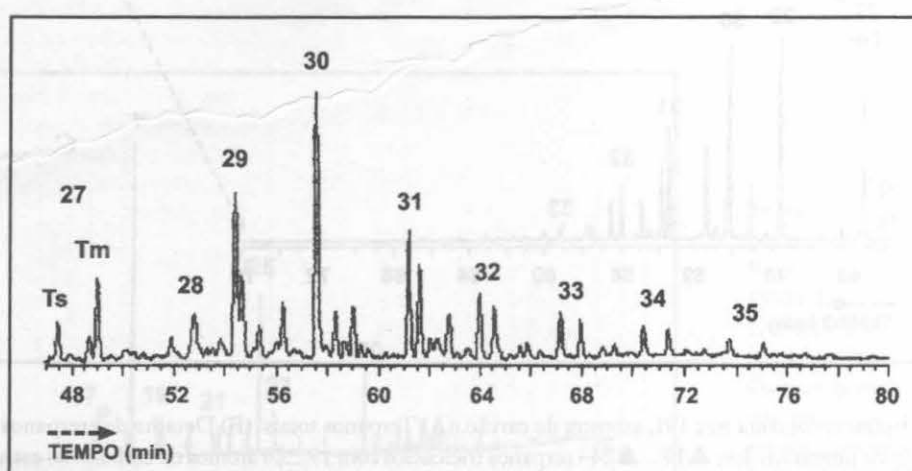


Figura 13.8 Terpanos pentacíclicos (m/z 191), óleo gerado em ambiente marinho, salinidade normal. 27....35= terpanos pentacíclicos com 27....35 átomos de carbono na estrutura. 28= $C_{28}(17\alpha)$ -bisanthopano.

O gamacerano é um C_{30} -triterpano (figuras 13.9 e 13.10) derivado da redução de *tetrahymanol*, um lipídio que substitui os esteróis nas membranas de certos protozoários (Caspi *et alii*, 1968), bactérias fototróficas (Kleemann *et alii*, 1990) e, possivelmente outros organismos. Aparentemente, sua presença constitui um marcador de ambientes hipersalinos, marinhos e não marinhos (Moldowan *et alii*, 1985). Posteriormente, Schoell *et alii* (1994) e Sinninghe Damsté *et alii* (1995) demonstraram que, como o *tetrahymanol* somente é biossintetizado por ciliados se sua dieta for desprovida de esteróis, o gamacerano seria mais um indicador de estratificação da coluna de água que propriamente de salinidade.

O C_{30} (18 α)-oleanano (figura 13.11) é considerado um marcador de angiospermas, plantas superiores com distribuição do Cretáceo ao Recente (Whitehead, 1974). Sua presença, portanto, constitui uma indicação deste intervalo de tempo, embora sua alta proporção relativa seja mais sugestiva de rochas geradoras do Terciário.

A maior proporção de C_{35} (17 α)-hopano em relação ao C_{34} (17 α)-hopano (figura 13.10) pode ser interpretada como sugestivo de ambientes de sedimentação marinho muito redutor (Peters & Moldowan, 1991) ou ambientes de sedimentação associados com carbonatos marinhos ou evaporíticos (Boon *et alii*, 1983; Connan *et alii*, 1986).

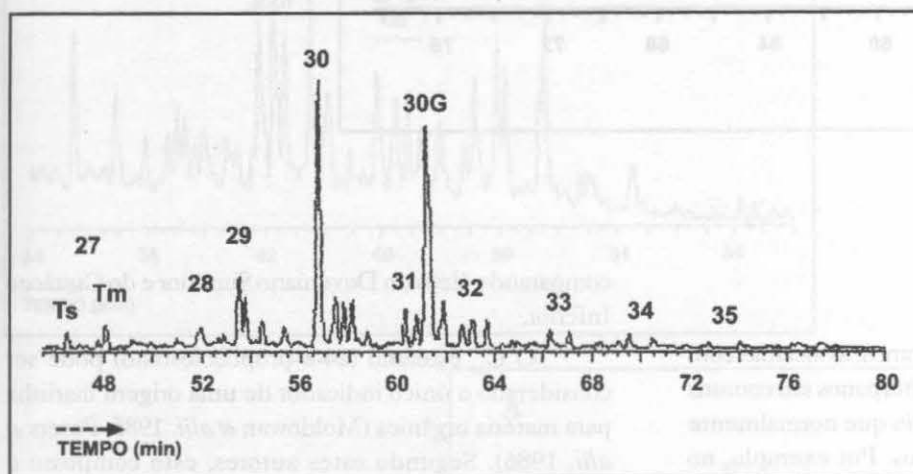


Figura 13.9 Terpanos pentacíclicos (m/z 191), óleo gerado em ambiente marinho hipersalino. 27.....35= terpanos pentacíclicos com 27.....35 átomos de carbono na estrutura; 28= C_{28} (17 α)- bisnorhopano; 30G= gamacerano. Notar a alta proporção relativa de gamacerano.

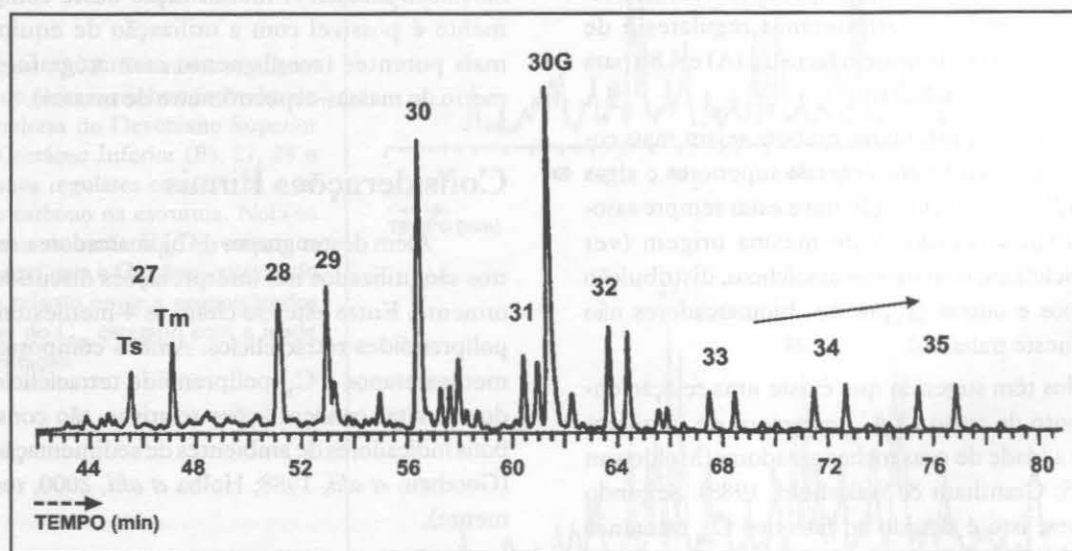


Figura 13.10 Terpanos pentacíclicos (m/z 191) de extrato orgânico, ambiente marinho hipersalino associado a presença de carbonatos. 27.....35= terpanos pentacíclicos com 27.....35 átomos de carbono na estrutura; 28= C_{28} (17 α)- bisnorhopano; 30G= gamacerano. Ressalta a alta proporção relativa de gamacerano e a maior proporção relativa dos terpanos C_{35} em relação aos C_{34} e C_{33} .

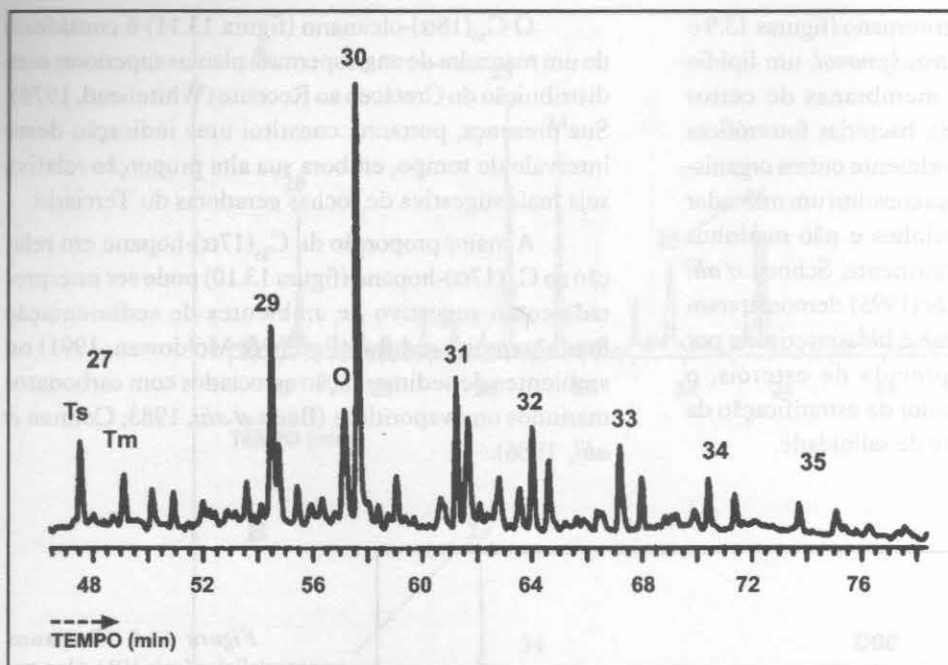


Figura 13.11 Terpanos pentacíclicos (m/z 191) de óleo marinho com influência de matéria orgânica continental. 27....35= terpanos pentacíclicos com 27....35 átomos de carbono na estrutura; O= C_{30} (18 α)-oleanano. A presença de oleanano indica a influência de angiospermas, vegetal superior com distribuição do Cretáceo ao Recente, na composição da matéria orgânica.

Esteranos regulares

Altas concentrações de esteranos, associadas com valores elevados da razão esteranos/terpanos são comuns de ambientes marinhos, ao contrário que normalmente ocorre em ambientes não marinhos. Por exemplo, no caso específico da amostra da figura 13.7, onde apenas são apresentados os dados dos terpanos tricíclicos, a razão terpanos pentacíclicos/esteranos regulares é de 28,13 para o petróleo de origem lacustre (A) e 4,86 para o óleo de origem marinha (B).

O C_{29} e o C_{27} esteranos, embora sejam mais comuns, respectivamente em vegetais superiores e algas (figura 13.12), sua interpretação deve estar sempre associada a outros indicadores de mesma origem (ver terpanos tricíclicos, terpanos pentacíclicos, distribuição dos n -alcanos e outros grupos de biomarcadores não abordados neste trabalho).

Dados têm sugerido que existe uma relação entre o aumento da razão C_{28}/C_{29} esteranos de petróleos marinhos e a idade de suas rochas geradoras (Moldowan *et alii*, 1985; Grantham & Wakefield, 1988). Segundo estes autores, isto é devido ao fato dos C_{28} esteranos poderem estar relacionados ao aumento da diversificação do fitoplankton, especificamente as diatomáceas, cocólitos e dinoflagelados, no Jurássico, Cretáceo e Terciário. A figura 13.13 exemplifica esta tendência,

comparando óleos do Devoniano Superior e do Cretáceo Inferior.

O C_{30} esterano (24- n -propilcolestano) pode ser considerado o único indicador de uma origem marinha para matéria orgânica (Moldowan *et alii*, 1985; Peters *et alii*, 1986). Segundo estes autores, este composto é biossintetizado por algas marinhas, crisófitas da ordem *Sarcinochrysidales*. A identificação deste composto somente é possível com a utilização de equipamentos mais potentes (acoplamento cromatógrafo-espectrômetro de massas-espectrômetro de massas).

Considerações Finais

Além destes grupos de biomarcadores, muitos outros são utilizados nas interpretações discutidas anteriormente. Entre estes se citam os 4-metilesteranos e os poliprenóides tetracíclicos. Ambos compostos (C_{30} 4-metilesteranos e C_{30} -poliprenóide tetracíclico), quando em altas concentrações relativas, são considerados bons indicadores de ambientes de sedimentação lacustre (Goodwin *et alii*, 1988; Holba *et alii*, 2000, respectivamente).

Os C_{30} 4-metilesteranos têm como principal precursor os dinoflagelados. Portanto, em altas proporções seria indicador de idade, em função dos dinoflagelados não ocorrerem no Paleozóico.

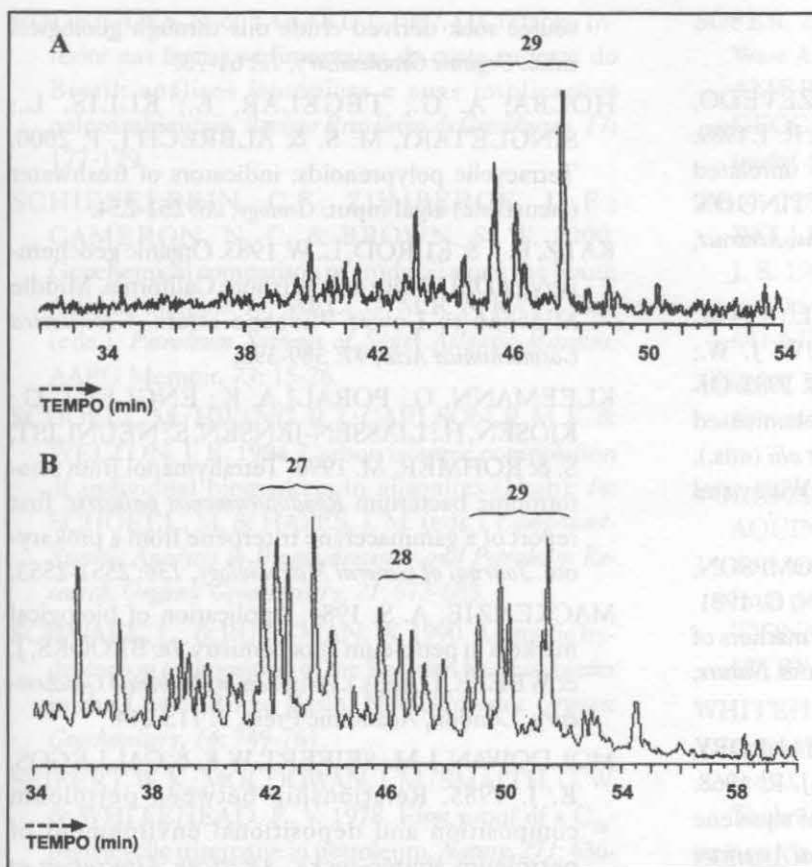
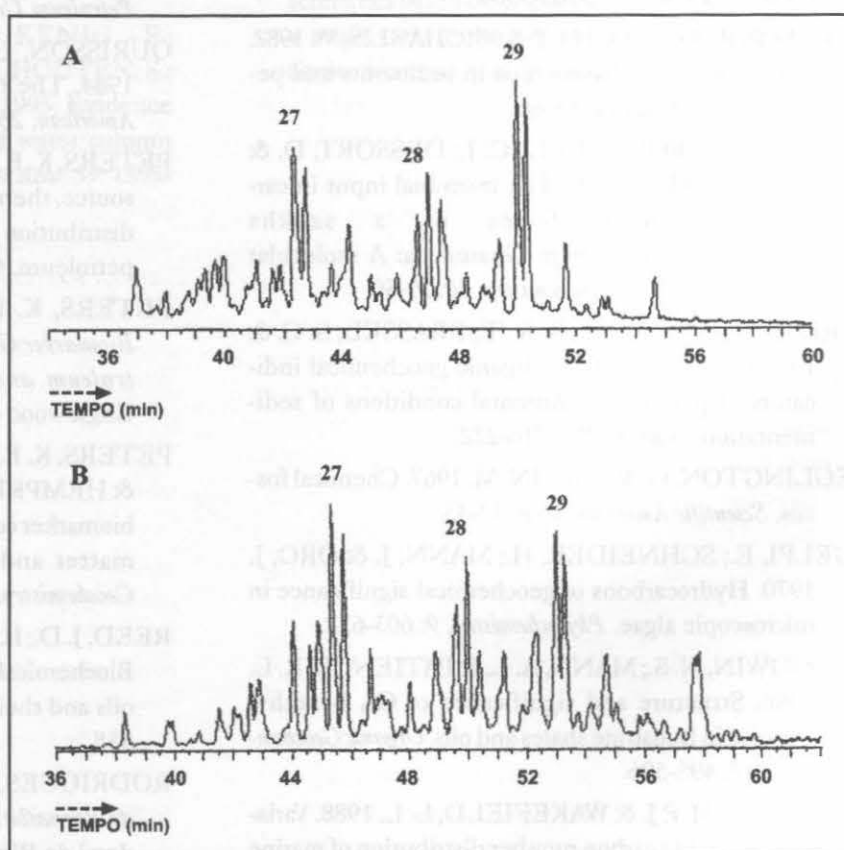


Figura 13.12 Esteranos (m/z 217) de extratos orgânicos de amostras de carvão (A) e de ambiente marinho (B). 27, 28 e 29= esteranos regulares com 27, 28 e 29 átomos de carbono na estrutura. Observa-se a alta proporção relativa de C₂₉ esteranos (29) na amostra de carvão (predominância de vegetais superiores), quando comparada com a amostra de ambiente marinho (predominância de algas).

Figura 13.13 Esteranos regulares (m/z 218) de óleos marinhos derivados de rochas geradoras do Devoniano Superior (A) e do Cretáceo Inferior (B). 27, 28 e 29= esteranos regulares com 27, 28 e 29 átomos de carbono na estrutura. Nota-se um aumento da razão C₂₈/C₂₉ esteranos do Devoniano para o Cretáceo, sugerindo uma certa relação entre a proporção dos precursores do C₂₈ esterano com a idade da sedimentação.



A VIDA PRIMITIVA:

DO CRIPTOZÓICO (PRÉ-CAMBRIANO) AO INÍCIO DO FANEROZÓICO

Thomas R. Fairchild
Paulo Cesar Boggiani



Imagine a história da vida na Terra como um *iceberg*. Da mesma forma que quase todo o *iceberg* fica fora de nossa vista debaixo da superfície dos mares, 85% da história da vida está escondida, quase imperceptível, no vasto registro do tempo geológico mais remoto. Os ícones mais populares da Paleontologia – os trilobitas, dinossauros e tigres dente-de-sabre – representam apenas a ponta do *iceberg* dessa história, uma fase iniciada espetacularmente há meros 544 milhões de anos com a primeira irradiação de invertebrados com conchas e carapaças. Essa fase corresponde a apenas os 15 % mais recentes do tempo geológico, mas foi responsável por quase todo o registro paleontológico de organismos macroscópicos e complexos, os fósseis que saltam à vista do paleontólogo no campo. Por este motivo, dá-se o nome, muito apropriado, de éon Fanerozóico, de *phaneros*, “visível”, e *zoos*, “vida”, a esse intervalo do tempo geológico.

Os quatro bilhões de anos da história da Terra anteriores ao Fanerozóico compreendem o Pré-Cambriano, o tempo antes do primeiro período do Fanerozóico, um termo consagrado pelo uso. Do ponto de vista paleontológico, porém, adotaremos neste capítulo um nome informal mas que realmente exprime melhor o caráter microscópico e simples das formas de vida predominantes desse vasto intervalo de tempo: o Criptozóico, de *cryptos*, “escondido”, e *zoos*, “vida” (figura 14.1).

O Criptozóico é dividido em três éons de longa duração, um essencialmente virtual, quase sem registro físico, o Hadeano (de 4,56 a 4,0 bilhões de anos), e os outros dois palpáveis, reais, o Arqueano (4,0 - 2,5 bilhões de anos) e o Proterozóico (2,5 - 0,544 bilhões de anos) (figura 14.1).

O Hadeano deriva seu nome de *Hades*, o inferno da mitologia grega, um nome muito apropriado para a violenta fase inicial da Terra, quando o planeta foi intensamente bombardeado por meteoritos e a crosta sofreu igualmente vigorosa geração e retrabalhamento (Teixeira *et alii*, 2000). Desse éon, o único registro físico que sobrou foram apenas alguns cristais de zircão de rochas datadas em 4,1 a 4,4 bilhões de anos erodidos e depositados na forma de grãos de areia em rochas conglomeráticas arqueanas.

A história da vida criptozóica, portanto, só é documentada no registro fóssil nos éons Arqueano e Proterozóico.

O registro paleontológico do Criptozóico

Os registros fósseis do Criptozóico e do Fanerozóico exibem diferenças significativas, que refletem a dominância de organismos procarióticos mi-

ÉON	ERA	PERÍODO	
Fanerozóico	Paleozóico	Cambriano	(Andares) Atdabaniano
			Tommotiano
			N-D*
----- 544 Ma -----			
Pré-Cambriano ou Criptozóico	Proterozóico	Neo- proterozóico III	Ediacariano
			Varanger (610-590 Ma)
		----- 650 Ma -----	
		----- 1.000 Ma -----	
		Mesoproterozóico	
	----- 1.600 Ma -----		
	Paleoproterozóico		
	----- 2.500 Ma -----		
	Arqueano		
	----- 4.060 Ma** -----		
Hadeano			

Figura 14.1 Subdivisão do tempo Pré-cambriano ou Criptozóico utilizada neste capítulo. Ma = milhões de anos. * N-D = Andar Nemakit-Daldyniano. ** Idade do limite entre o Arqueano e o Hadeano, por convenção, é tomada como a das mais antigas rochas conhecidas, atualmente, gnaisses com 4.060 Ma do norte do Canadá. Os termos Ediacariano e Varanger foram propostos para subdividir o Neoproterozóico III em períodos menores, geohistoricamente significativos, o Varanger com referência à última glaciação proterozóica (Península Varanger, Noruega) e o Ediacariano com referência às mais antigas evidências de animais macroscópicos (Colinas de Ediacara, Austrália).

croscópicos, no primeiro, e a predominância dos eucarióticos macroscópicos no segundo (tabela 14.1). A representatividade desses registros também difere, uma vez que as rochas criptozóicas, bem mais antigas, estiveram muito mais sujeitas à erosão, ao metamorfismo e ao soterramento do que as fanerozóicas, mais recentes (figura 14.1). Ler o registro paleontológico é, portanto,

como ler um livro no qual a maioria das páginas e ilustrações, menos no último capítulo, já foi arrancada ou danificada.

As páginas preservadas dessa história revelam, entretanto, que a vida surgiu há mais de 3,5 bilhões de anos, representada inicialmente apenas por procariotos (bactérias, cianobactérias e arqueobactérias), evidencian-

Tabela 14.1 Principais características da biosfera e evolução biológica no Criptozóico e Fanerozóico (modificada de Schopf, 1995).

Parâmetro	Criptozóico (Arqueano e Proterozóico)	Fanerozóico
Tempo representado pelo registro fóssil	3.350 Ma (~3.900 - 544 Ma), 85% do registro	544 Ma (544 Ma - hoje), 15% do registro
Organismos dominantes	Procariotos microscópicos, unicelulares e coloniais: cianobactérias, eubactérias e arqueobactérias	Eucariotos macroscópicos, multicelulares: animais, plantas, fungos, macroalgas
Fisiologia	Anaeróbica ou facultativamente aeróbica	Aeróbica
Reprodução	Assexuada	Sexuada
Biotas	Simples, dominados por micróbios generalistas em grandes populações. Esteiras microbianas e estromatólitos como principais ecossistemas bentônicos.	Complexos, dominados por organismos especialistas em pequenas populações. Cadeias alimentícias compridas.
Ritmo evolutivo refletido nas mudanças morfológicas	Muito lento. Longa duração das espécies.	Muito rápido. Curta duração das espécies. Irradiações e extinções.
Modo evolutivo: foco da pressão seletiva	<i>Intracelular</i> : metabolismo, bioquímica.	<i>Inter celular</i> : desenvolvimento morfológico, tecidos e órgãos, biomineralização.
Inovações evolutivas	Origem da vida, fotossíntese, respiração, sexualidade, multicelularidade, tamanho macroscópico, biomineralização	Predação, hábito conchífero, conquista dos continentes e do ar, comunicação e inteligência, controle genético e ambiental

dos por estromatólitos, microfósseis e quimiofósseis na África do Sul e no oeste da Austrália.

Embora quimiofósseis australianos demonstrem a possível presença de eucariotos há 2,6 bilhões de anos, evidências físicas desse grupo só aparecem a partir de 2,1 bilhões de anos, na forma de impressões e compres-

sões espiraladas milimétricas lembrando uma mola achatada (*Grypania*, possivelmente uma alga) e, pouco depois, na forma de microfósseis orgânicos (acritarcas) grandes demais para serem procariotos.

Mas a vida continuava predominantemente microscópica e dominada pelos procariotos por mais de

um bilhão de anos. Então, entre 1,2 e 1,0 bilhão de anos atrás, surgem os primeiros eucariotos sexuados, a julgar pelo aparecimento de microfósseis com paredes espessas, ornamentação e/ou diâmetros relativamente grandes e de microfósseis (no Canadá) virtualmente idênticos às algas vermelhas, todos evidentemente mais complexos do que procariotos conhecidos e os supostos microfósseis eucarióticos mais antigos.

Apesar da presença precoce do macrofóssil *Grypania*, há 2,1 bilhões de anos, o registro paleontológico só começa a se tornar visível em larga escala, isto é, macroscópico, com o aparecimento de moldes, contra-moldes, icnofósseis e raras conchas dos primeiros animais multicelulares milimétricos a decimétricos, discutidos mais adiante, nas poucas dezenas de milhões que antecederam a irradiação cambriana de invertebrados conchíferos.

Assim, a maior parte do registro paleontológico do Criptozóico é caracterizada por estromatólitos, microfósseis e quimiofósseis relacionados a organismos procarióticos, principalmente cianobactérias. Organismos eucarióticos também são representados, antes de 1 bilhão de anos atrás, por raros quimiofósseis, compressões/impressões milimétricas e microfósseis, e, no Neoproterozóico, por fósseis em maior abundância, variedade, complexidade e tamanho (tabela 14.2).

Os fósseis mais antigos e seu significado evolutivo

Há quem argumente que as relações entre isótopos de C em grafita preservada em rochas metassedimentares com pelo menos 3,8 bilhões de anos de idade na ilha Akilia, no sudoeste da Groenlândia, indiquem a presença de organismos fotossintetizadores no início do Arqueano. Existem controvérsias em relação a essa interpretação em função do metamorfismo que esse material carbonoso sofreu. Desta forma, os fósseis mais antigos aceitos atualmente pela comunidade científica são os estromatólitos, quimiofósseis e microfósseis datados em 3,5 bilhões de anos do oeste da Austrália e sul da África, mencionados acima e na tabela 14.2.

O problema dos fósseis mais antigos do mundo merece algumas observações. Primeiro, o registro fóssil do Arqueano é, de fato, muito rarefeito, com a grande maioria das ocorrências datando do final desse éon (entre 3,0 e 2,5 bilhões de anos). Segundo, existem poucas ocorrências mais antigas que 3,0 bilhões de anos, e algu-

mas destas têm sido contestadas. Recentemente, por exemplo, alguns microfósseis com 3,5 bilhões de anos foram reinterpretados como estruturas não biológicas, originadas por processos hidrotermais. Terceiro, mesmo assim, o saldo das evidências mostra que os procariotos já estavam bem estabelecidos e envolvidos em ecossistemas bentônicos fotoautotróficos (e.g., os estromatólitos) há três e meio bilhões de anos.

Isto significa que em termos dos grandes estágios da história da vida, resumidos na tabela 14.3 (Knoll & Bambach, 2000), a vida pode ter se originado e passado rapidamente pelo estágio I, de "protovida" (tabela 14.3), diferenciando-se amplamente no nível procariótico (estágio II). Não deve ter levado mais do que 500 milhões de anos, ou menos, se a grafita de Groenlândia for de origem biológica. Isto porque dificilmente qualquer forma de vida hadeana teria sobrevivido os terríveis impactos de meteoritos, que só acabaram depois de 4,0 bilhões de anos atrás.

A vida se diversifica: aparecem os eucariotos

Os procariotos são organismos microscópicos e morfologicamente muito simples, desprovidos de organelas internas e de núcleo diferenciado. Reproduzem-se assexuadamente, o que explica o extremo conservadorismo morfológico evidenciado por seu registro fóssil (Schopf, 1995). Muitos microfósseis procarióticos de até 2 bilhões de anos atrás são morfologicamente indistinguíveis dos de procariotos modernos. O grupo apresenta metabolismo extremamente diversificado e grande resistência a extremos ambientais de temperatura, salinidade, pH e radiação. Por isso, até hoje são os organismos que predominam em ambientes anóxicos, hipersalinos, hiperácidos e de altas temperaturas, uma capacidade aparentemente herdada da época de sua origem e diversificação sob as severas condições paleoambientais do início do Arqueano.

Por outro lado, os processos metabólicos dos eucariotos, tais como respiração e fotossíntese, são individualizados em organelas intracelulares especializadas. A reprodução sexuada, amplamente desenvolvida nos eucariotos, lhes confere grande variedade genética e, conseqüentemente, morfologia distinta e complexa, bem diferente dos procariotos. Seu sucesso evolutivo, medido pela velocidade de suas adaptações e inovações, tem um preço alto, a extinção, pago por todas as

Tabela 14.2 Categorias de fósseis mais comuns no Criptozóico. * = interpretação não necessariamente consensual.

Categoria	Definição	Mais antigo registro no mundo	Mais antigo registro brasileiro
Quimiofósseis	Compostos orgânicos de origem biológica alterados por processos bioquímicos, físicos e químicos ao longo do tempo geológico. Possuem composição química ou isotópica ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), e/ou estrutura molecular características. Quando sinalizam processos metabólicos específicos (p. ex., fotossíntese oxigênica) são chamados de <i>biomarcadores</i> .	Grafita*, ilha Akilia, SW Groenlândia 3.830 Ma	Supergrupo Minas, Quadrilátero Ferrífero, MG, 2.400 Ma
Estromatólitos	Estruturas biossedimentares calcárias produzidas pelas atividades metabólicas de comunidades bentônicas de micróbios, principalmente, de cianobactérias.	W da Austrália, NE da África do Sul, 3.500 Ma	Supergrupo Minas, Quadrilátero Ferrífero, MG, 2.400 Ma
Microfósseis orgânicos	1) Restos orgânicos de microplâncton (acritarcas, microalgas, cianobactérias) preservados como compressões dispersas em rochas pelíticas; ou 2) Restos de comunidades microbianas bentônicas permineralizados, precocemente, por sílica (ou menos comumente por calcita, fosfato ou pirita), que os preserva em três dimensões.	W da Austrália*, NE da África do Sul, 3.500 Ma	Supergrupo Espinhaço (subsuperfície), Montalvânia, MG, 1.200-1.000 Ma
Impressões e compressões orgânicas	Moldes, às vezes revestidos de película carbonosa (= compressões), tipicamente de algas multicelulares, normalmente sem preservação celular.	<i>Grypania</i> , Michigan, EUA, 2.100 Ma	Vendotaenídeos, Grupo Corumbá, MS, c. 550 Ma
Moldes, contramoldes em rochas siliciclásticas	Impressões da forma externa de organismos multicelulares, principalmente de metazoários primitivos.	"Medusóides", NW do Canadá 600 Ma	<i>Corumbella werneri</i> , Grupo Corumbá, MS, c. 550 Ma
Icnofósseis	Marcas nos sedimentos, praticamente todos horizontais, produzidos por metazoários tipicamente bentônicos vágéis.	Após a glaciação Varanger 590? Ma	*Grupo Alto Paraguai, MT c. 550 Ma
Esqueleto biomineralizado	Conchas, escleritos e espículas de composição inorgânica, principalmente, carbonática, fosfática, ou silicosa, produzidos por deposição biologicamente controlada (biomineralização).	Namíbia c. 560 Ma	<i>Cloudina lucianoi</i> , Grupo Corumbá, MS c. 550 Ma

Tabela 14.3 Os grandes estágios ("megatrajetórias") na história da vida. Estágios I a IV são discutidos no texto (Modificado de Knoll & Bambach, 2000).

Estágio ("megatrajetória")	Gatilho evolutivo	Evidências paleontológicas e cronologia	Tendências evolutivas	Impacto ecológico
I. Protovida	Origem da vida	Não há registro paleontológico desse evento > 3.500 (>3.830?) Ma	Estabelecimento de sistemas vivos e do código genético; aumento na eficiência dos processos vitais	Primeiros heterótrofos
II. Procariotos	Surgimento do ancestral comum a toda a vida atual	Estromatólitos, microfósseis e quimiofósseis > 3.500 Ma	Desenvolvimento metabólico	Adição de produtores (autotróficos), e decompositores
III. Eucariotos unicelulares	Capacidade de uma célula englobar outra; aumento de oxigênio na atmosfera	Quimiofósseis 2.700 Ma Microfósseis: 2.000 – 1.700 Ma	Variedade funcional, aumento de tamanho	Adição de consumidores
IV. Eucariotos multicelulares aquáticos	Integração celular	<i>Grypania</i> (compressão / impressão de alga?): 2.100 Ma Algas vermelhas microscópicas: 1.200 – 1.000 Ma	Tecidos e órgãos, alternância de gerações, aumento de tamanho	Cadeias alimentícias complexas; a vida se torna parte física do meio-ambiente
V. Conquista dos continentes	Adaptação à vida subaérea	Quimiofósseis procarióticos: (2.600 Ma) Microfósseis procarióticos: (1.200 Ma) Eucariotos: Briófitas ~ 450 Ma (Ordoviciano)	Sobrevivência em ambientes constantemente em mudança	Biomassa (vegetação) se torna o componente principal de sistemas ambientais nos continentes
VI. Inteligência	Desenvolvimento do cérebro homínideo	Homem fóssil ≥ 4 Ma (Plioceno)	Poder sobre o meio-ambiente	Controle ambiental através da tecnologia e da transmissão do conhecimento de uma geração para outra.

espécies eucarióticas após poucos milhões ou dezenas de milhões de anos de existência.

Com pouquíssimas exceções, os eucariotos são aeróbicos, dependentes do oxigênio para a respiração. Também dependem da camada de ozônio, que os protege dos efeitos nocivos dos raios ultravioletas. Dessas observações, conclui-se que o aumento de oxigênio na atmosfera foi o fator fundamental na proliferação dos eucariotos ainda durante o Criptozóico.

De onde veio este oxigênio? Da própria vida, através da fotossíntese oxigênica, primeiramente desenvolvida nos procariotos (cianobactérias). Mas quando? Vimos que os procariotos já construíam estromatólitos há 3,5 bilhões de anos, claramente por intermédio de organismos autotróficos e heliotrópicos. Mas os fósseis dessa época não nos permitem dizer se esses micróbios liberavam oxigênio ou não.

As evidências mais antigas de fotossíntese oxigênica são quimiofósseis australianos, de 2,7 bilhões de anos atrás, quase a mesma idade dos primeiros quimiofósseis eucarióticos, já mencionados acima. Que grandes quantidades de oxigênio estavam sendo produzidas nessa época está mais do que evidente pelos bilhões de toneladas de formações ferríferas bandadas, as *banded iron formations*, ou *BIFs*, depositadas em todos os continentes entre 3,0 e 2,0 bilhões de anos atrás.

E aí reside uma segunda coincidência importante: as evidências mais antigas da expansão inicial dos eucariotos, *Grypania* e os microfósseis maiores, aparecem bem no fim desse período ou pouco depois. Evidentemente, tão logo que o ferro que tinha se acumulado nos mares durante a fase anóxica da atmosfera foi depositado como *BIFs*, o oxigênio proveniente da fotossíntese começou a tornar a atmosfera permanentemente oxidante, favorecendo a proliferação dos eucariotos.

Assim, podemos imaginar que entre 2,6 e 2,0 bilhões de anos atrás, a complexa condição eucariótica evoluiu lentamente, começando com o surgimento de um ancestral amebóide dentre as arqueobactérias, capaz de englobar outros seres, e passando por diversos eventos endossimbióticos, resultando na aquisição de diversas organelas (cloroplastos, mitocôndrios, flagelas) (Margulis & Sagan, 2002). Na medida que o oxigênio aumentava na atmosfera, os protoeucariotos melhor adaptados a utilizar o oxigênio na respiração iam sendo favorecidos pela seleção natural, culminando em eucariotos unicelulares plenamente

aeróbicos em torno de 2,0 bilhões de anos atrás (estágio III, tabela 14.3).

O advento da reprodução sexuada só veio bem mais tarde, entre 1,2 e 1,0 bilhões de anos atrás, e introduziu variedade genética e morfológica sem precedentes na biosfera, inicialmente dentre os eucariotos unicelulares. Quase imediatamente desencadeou-se o desenvolvimento dos eucariotos multicelulares aquáticos (estágio IV, tabela 14.3), inclusive os primeiros animais (microscópicos e frágeis), segundo estimativas derivadas da análise do sequenciamento de proteínas e ácidos nucleicos dentre os animais. Mas não há fósseis desse estágio da evolução animal; os primeiros animais só aparecem bem mais tarde, na véspera do Fanerozóico.

Fauna de Ediacara: os primeiros animais macroscópicos

Os primeiros raros fósseis de animais só aparecem em torno de 590 milhões de anos atrás, sob a forma de impressões medusiformes milimétricas, e tornam-se relativamente abundantes somente 20 milhões de anos mais tarde, com a Fauna de Ediacara. Os seres ediacarianos eram desprovidos de carapaças ou de elementos esqueléticos mineralizados. Costuma-se referir a eles como de “corpo mole”, embora, a bem da verdade, fossem suficientemente rígidos para deixar moldes e contramoldes bem preservados em siltitos e arenitos finos.

Descrita originalmente em 1947 por R.C. Sprigg, nas Colinas de Ediacara no sul da Austrália, a fauna de Ediacara conta hoje em dia com milhares de espécimes e mais de 25 gêneros conhecidos (Narbonne, 1998). Elementos desta fauna são encontrados, atualmente, em mais de 30 localidades espalhadas por praticamente todos os continentes.

Junto com esses fósseis, apareceram em abundância, pela primeira vez, marcas nos sedimentos seguramente feitas por animais diferentes dos preservados como elementos da fauna de Ediacara. Quase todos esses icnofósseis são traços horizontais. Pouquíssimos penetram mais do que superficialmente nos sedimentos. Para explicar esta observação existem várias hipóteses:

- 1) Não haviam animais com uma cavidade interna cheia de fluido (celoma) que desse a rigidez necessária para deslocamento vertical nos sedimentos;

2) A poucos milímetros de profundidade, o substrato tornava-se anóxico, inóspito aos animais primitivos;

3) Na ausência de consumidores que raspassem o substrato, proliferavam-se, sobre o fundo, esteiras orgânicas e biofilmes, quase impenetráveis.

Os organismos da fauna de Ediacara tiveram seu pico de irradiação entre 550-544 milhões de anos, mas poucos sobreviveram a transição para o Cambriano.

Eram animais muito diferentes dos moluscos, crustáceos e equinodermos tão familiares nas praias modernas (figura 14.2). Pela relativa raridade de simetria verdadeiramente bilateral e de organização antero-posterior/dorso-ventral dentre os fósseis ediacarianos, é aparente que poucos desses animais rastejavam ou se deslocavam ativamente sobre o fundo do mar. Boa parte dos animais exibiam a simetria radial ou concêntrica típica de organismos passivos de hábitos flutuantes na coluna de água ("medusóides") ou sésseis no fundo. Uma parcela considerável apresenta nítida compartimentalização e organização muito semelhante às colônias frondosas de cnidários penatúlceos (figuras 14.2 e 14.3). Icnofósseis comprovam a presença de escavadores rasos associados à fauna.

Não está muito claro como os seres ediacarianos se alimentavam, pois é controvertido se esses organismos possuíam boca, ânus, trato digestivo ou sistema circulatório. Apenas uma espécie que se alimentava das

esteiras microbianas do assoalho marinho foi identificada até hoje. Portanto, não teriam sido estes organismos os responsáveis pelo declínio dos estromatólitos no fim do Criozóico.

Imagina-se, contudo, que as supostas formas coloniais e algumas das outras de simetria radial eram suspensívoras, alimentando-se de plâncton.

Alguns dos organismos ediacarianos eram surpreendentemente grandes, alcançando dimensões decimétricas, e desprovidos de proteção, não apresentando conchas nem esqueleto externo. Diante destas características, parece que não havia predadores de porte nos mares primitivos dessa época.

Além de grandes, alguns dos organismos mais comuns na fauna, *Dickinsonia*, por exemplo, também eram extremamente finos, com poucos milímetros de espessura, uma morfologia que favoreceria a absorção de oxigênio, alimentos ou até mesmo luz pelos tecidos (figuras 14.2 e 14.3). Aliás, Adolf Seilacher (Yale University) e Mark McMenamin (Holyoke College) já argumentaram que os organismos ediacarianos possuíam simbioses autotróficos que teriam fornecido muitos dos seus nutrientes (e oxigênio) a partir da fotossíntese, como ocorre nos corais hermatípicos modernos.

Martin Glaessner, o australiano que primeiramente percebeu a importância evolutiva dessa fauna, acreditava que praticamente todas as formas pudessem ser classificadas em filos modernos, principalmente dentro

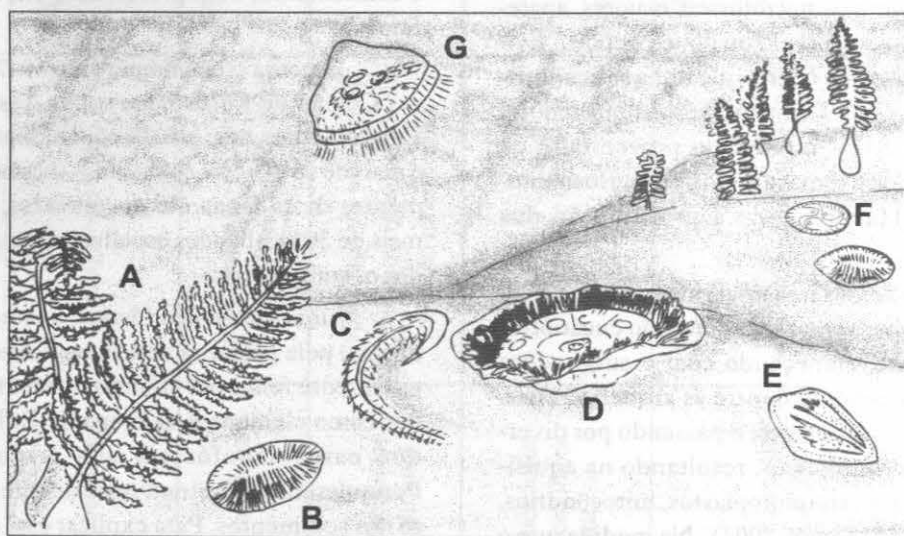


Figura 14.2 Reconstituição de animais representativos da fauna de Ediacara (Neoproterozóico terminal, Austrália). Observar as formas que lembram frondes (A). Os medusóides (*Ediacaria*, D; *Rugoconites*, G). A forma discóide com simetria trirradial (*Tribrachidium*, F). A forma vermiforme segmentada (*Dickinsonia*, B) e as formas com possível desenvolvimento antero-posterior (*Spriggina*, C; *Parvancorina*, E) (Baseada em Margulis, 1982).

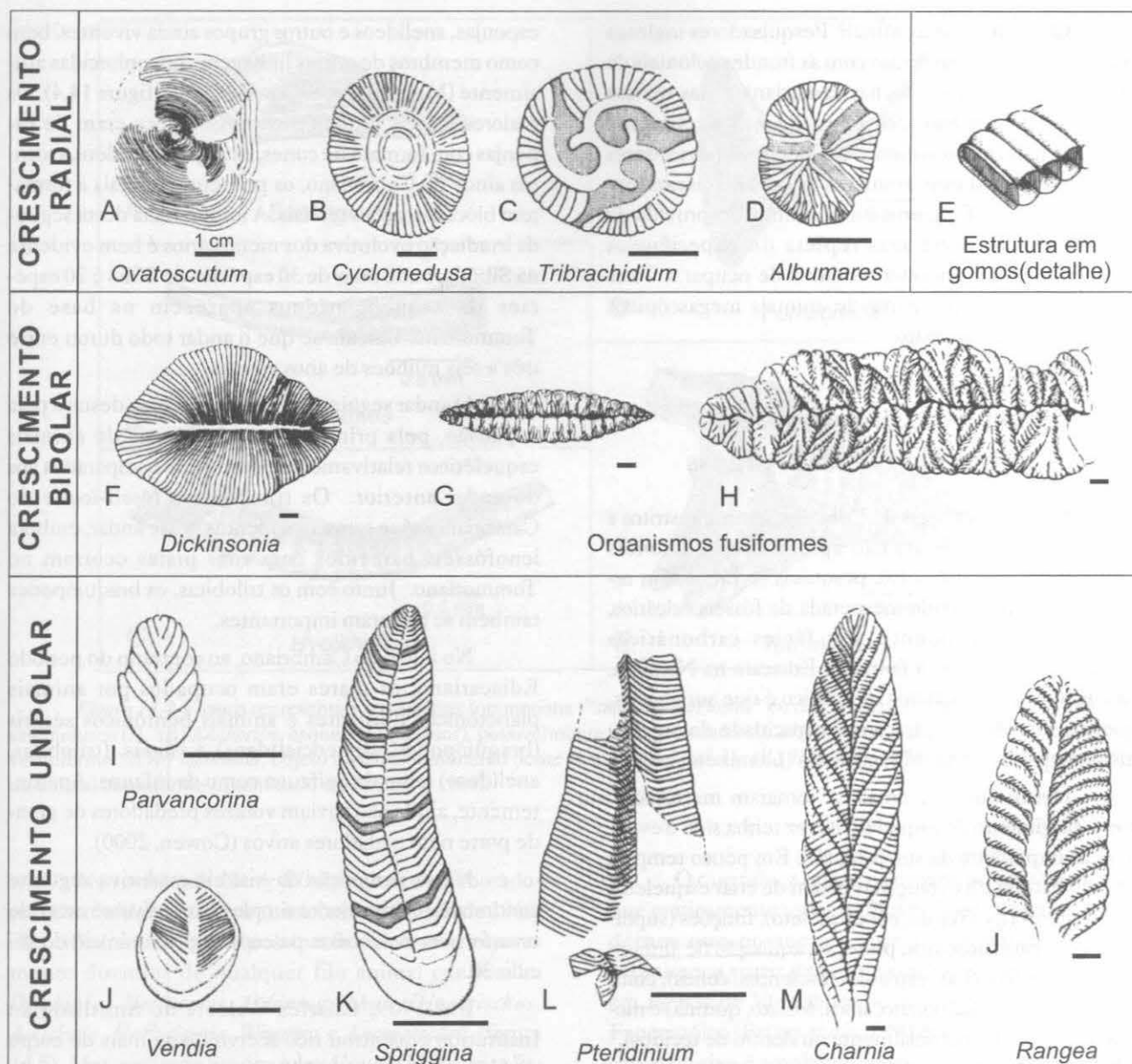


Figura 14.3 Interpretação de Adolf Seilacher (1989) dos animais da fauna de Ediacara como “vendozoários”, ou Vendobionta, uma experiência evolutiva sem relação aos metazoários, caracterizada por uma estrutura em gomos, parecidos com as câmaras de um colchão de ar (detalhe em E). Observar na fileira superior os organismos de organização radial, inclusive formas trirradiais (*Tribrachidium*, *Albumares*) sem equivalência na biota atual; na fileira do meio, os organismos de crescimento bipolar; e na fileira inferior, os organismos de crescimento unipolar, com aspecto de “frondes”. As escalas representam 1 cm.

dos Cnidaria e Annelida. Por outro lado, o russo Mikhail Fedonkin cita diferenças na simetria de muitos dos metazoários antigos, inclusive dentre os primeiros animais com conchas, por exemplo a estranha simetria trirradial de *Tribrachidium* (figuras 14.2 e 14.3), como evidência de que muitos desses organismos representam becos evolutivos que não deixaram descendentes.

Adolf Seilacher vai mais longe e chama atenção à peculiar segmentação e formato de quase todos os elementos da fauna de Ediacara, desde *Dickinsonia* até as colônias em forma de frondes. Esse renomado pesquisador postula que a maioria dos elementos da fauna de Ediacara possivelmente nem eram metazoários mas um reino à parte, a Vendobionta, totalmente extinto (figura 14.3).

Quem tem razão, afinal? Pesquisadores ingleses já acharam fósseis parecidos com as frondes coloniais da fauna de Ediacara em rochas cambrianas, mas muitos dos supostos medusóides e organismos de simetria trirradial parecem realmente ter sido exclusivos dessa fase inicial na evolução animal. A fauna de Ediacara, em última análise, reflete uma biota extinta, desprovida de predadores de porte mas repleta de experiências evolutivas. Foi a primeira tentativa de ocupar a Terra em escala global por parte de animais megascópicos que logrou relativo êxito.

O surgimento do esqueleto: as faunas tomotiana e de Burgess

Embora os fósseis de Ediacara, sempre restritos a litologias siliciclásticas, não apresentem elementos esqueléticos mineralizados, pesquisas recentes têm revelado uma diversidade inesperada de fósseis calcários, pelo menos localmente, em fácies carbonáticas penecontemporâneas à fauna de Ediacara na Namíbia. Assim, apenas ao final do Criptozóico é que surgiu o esqueleto, através da aquisição da capacidade do organismo gerar partes duras mineralizadas (biomineralização).

Desde que os animais se tornaram macroscópicos, o surgimento do esqueleto talvez tenha sido o evento mais importante da sua evolução. Em pouco tempo a seleção natural e a evolução trataram de criar esqueletos de inúmeros tipos (endo, exoesqueleto), funções (suporte, âncora para músculos, proteção, aquisição de alimento), arranjos (conchas, espículas, escleritos, cones), composição química (carbonato, sílica, fosfato, quitina) e modos de origem (superficialmente ou dentro de tecidos).

A expansão em escala global de seres capazes de produzir esqueletos tornou o registro fóssil mais rico e marcou o início de novo éon: o Fanerozóico, embora, formalmente, a base do éon (e da era Paleozóica e do período Cambriano), seja definida pela primeira ocorrência do icnofóssil *Treptichnus pedum*. Mas as evidências dessa expansão passaram despercebidas por muito tempo por causa do tamanho diminuto, geralmente milimétrico e submilimétrico, dos restos dos primeiros seres com esqueleto, conhecidos como, "*small skeletal fossils*" (SSFs), ou seja, "pequenos fósseis esqueléticos".

As subdivisões basais do Eocambriano, em ordem, os andares Nemakit-Daldyniano e Tommotiano (figura 14.1), são caracterizadas em grande parte por minúsculos cones, tubos, conchas, espículas e diversos outros escleritos, representando moluscos, braquiópodes,

esponjas, anelídeos e outros grupos ainda viventes, bem como membros de outras linhagens desconhecidas atualmente (Mendes, 1988; Cowen, 2000) (figura 14.4). Os maiores fósseis esqueléticos nessa época eram de esponjas com formato de cones, os arqueociatídeos, extintos ainda no Cambriano, os primeiros animais a formarem bioconstruções recifais. A importância desta segunda irradiação evolutiva dos metazoários é bem evidente na Sibéria, onde mais de 30 espécies de SSFs e 70 espécies de arqueociatídeos aparecem na base do Tommotiano. Calcula-se que o andar todo durou entre três a seis milhões de anos apenas.

O andar seguinte, o Atdabaniano, se destaca pela expansão, pela primeira vez, de fósseis de animais esqueléticos relativamente grandes, se comparados aos do andar anterior. Os trilobitas, o fóssil-ícone do Cambriano, só se tornam evidentes nesse andar, embora icnofósseis parecidos com suas pistas ocorram no Tommotiano. Junto com os trilobitas, os braquiópodes também se tornaram importantes.

No início do Cambriano, ao contrário do período Ediacariano, os mares eram ocupados por animais planctônicos flutuantes e animais bentônicos sésseis (braquiópodes, arqueociatídeos) e vageis, (trilobitas, anelídeos) tanto da epifauna como da infauna. Aparentemente, ainda não haviam vorazes predadores de grande porte nem nadadores ativos (Cowen, 2000).

Nossa percepção da história evolutiva seguinte continuaria relativamente simples se não tivesse ocorrido uma fortuita descoberta paleontológica no início do século 20.

Em 1909, Charles Walcott do Smithsonian Institution encontrou rico acervo de animais de corpo mole em folhelhos do Mesocambriano (com cerca de 515 milhões de anos de idade) em Burgess Pass nas Montanhas Rochosas Canadenses. Este conjunto de fósseis, conhecido como a fauna Burgess, é composto pelos animais mais estranhos e díspares de que se tem conhecimento (figura 14.5). Estudos recentes dessa fauna colocam em dúvida a concepção evolutiva tradicional em que poucas formas simples de vida evoluem para um número cada vez maior de espécies mais complexas. A enorme variedade exibida pelos fósseis Burgess (125 gêneros entre animais e algas) demonstra que, ao contrário do que se pensava, a fase inicial da evolução animal também se caracterizou por uma abundância de espécies, das quais apenas algumas possuem descendentes atuais por motivos tanto de seleção natural como, muitas vezes, do acaso (Gould, 1990).

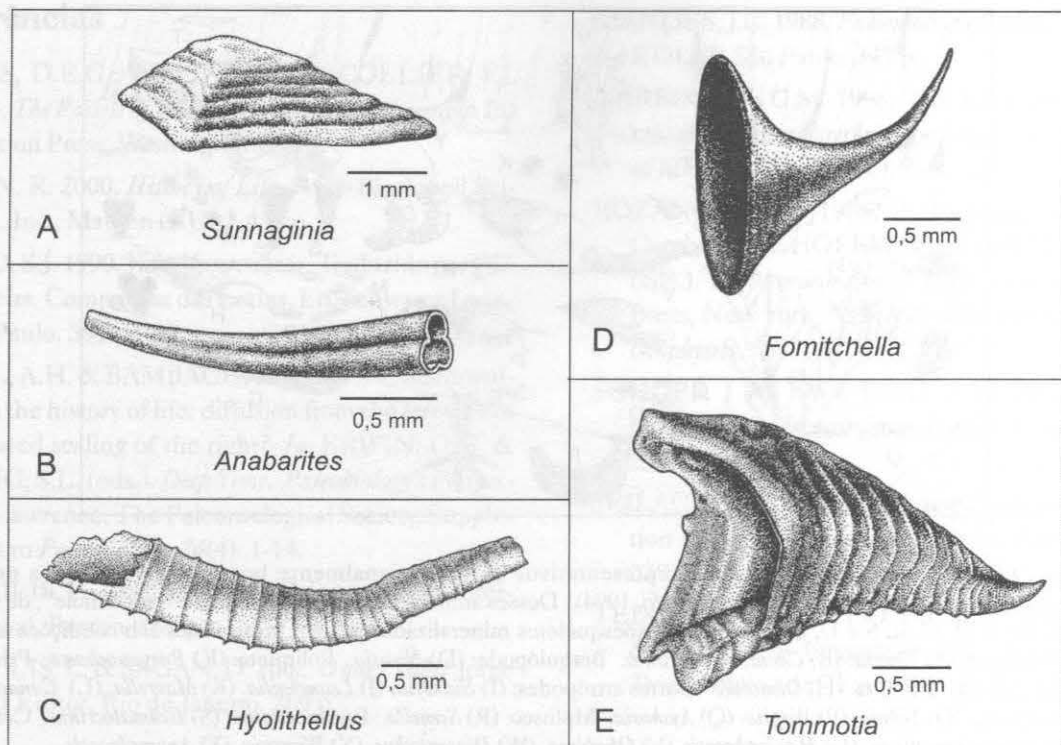


Figura 14.4 Fósseis representativos da fauna tommotiana (“small skeletal fossils” ou SSFs). (A) *Sunnaginia*, placa fosfática de um molusco (?). (B) *Anabarites*, esqueleto (calcário?), possivelmente de celenterado. (C) *Hyolithellus*, tubo fosfático de um animal vermiforme. (D) *Fomitchella*, objeto fosfático lembrando dente (conodontomorfo?). (E) *Tommotia*, esclerito fosfático de molusco ou animal vermiforme (modificado de Rozanov, 1986).

Na revisão de Harry Whittington e colaboradores (Cambridge University), iniciada na década de 1960, identificaram-se oito tipos morfológicos anatomicamente distintos de qualquer filo animal conhecido: *Opabinia*, *Nectocaris*, *Odontogriphus*, *Dinomischus*, *Amiskwia*, *Hallucigenia*, *Wiwaxia* e *Anomalocaris* (figura 14.5). Mas, segundo Stephen Jay Gould (1990), esta lista está longe de ser completa, pois estima-se que, na melhor das hipóteses, apenas a metade das criaturas estranhas dos folhelhos Burgess tinha sido descrita até 1990.

Em resumo, a primeira fauna diversificada de organismos com partes duras, no Tommotiano, incluiu algumas criaturas nas quais é possível identificar traços anatômicos modernos, embora a maioria dos SSFs tommotianos seja de afinidade incerta. Com exceção dos arqueociatídeos, os organismos eram muito pequenos. A fauna Tommotiana proliferou-se numa explosão de sucesso passageiro, da mesma forma que ocorreu, anteriormente, com a fauna de Ediacara, para ser substituída em seguida por animais maiores e mais eficientes na secreção de seus esqueletos.

O que talvez seja mais espantoso nessa história é que praticamente todos os filos e classes de animais modernos que possuem esqueletos biomineralizados evoluíram a partir de seres primitivos que apareceram em menos de 30 milhões de anos a partir do início do Fanerozóico (Briggs *et alii*, 1994)! Por isso, essa irradiação evolutiva é amplamente conhecida como a “explosão cambriana”.

O que se constata, diante destas evidências paleontológicas, é que em vez de uma elevação gradual rumo a uma crescente complexidade taxonômica, conforme foi imaginado inicialmente por Charles Darwin, as poucas dezenas de milhões de anos entre Ediacara e Burgess testemunharam o surgimento de três faunas variadas e radicalmente diferentes - as criaturas de Ediacara, grandes, achatadas e de corpo mole; os pequenos animais esqueléticos tommotianos, cobertos de minúsculas escamas e plaquetas, e a diversificada e estranha fauna Burgess, com muitos parentescos com os animais modernos.

A causa da explosão cambriana teria sido intrínseca (biológica) ou extrínseca (ambiental)? Andrew

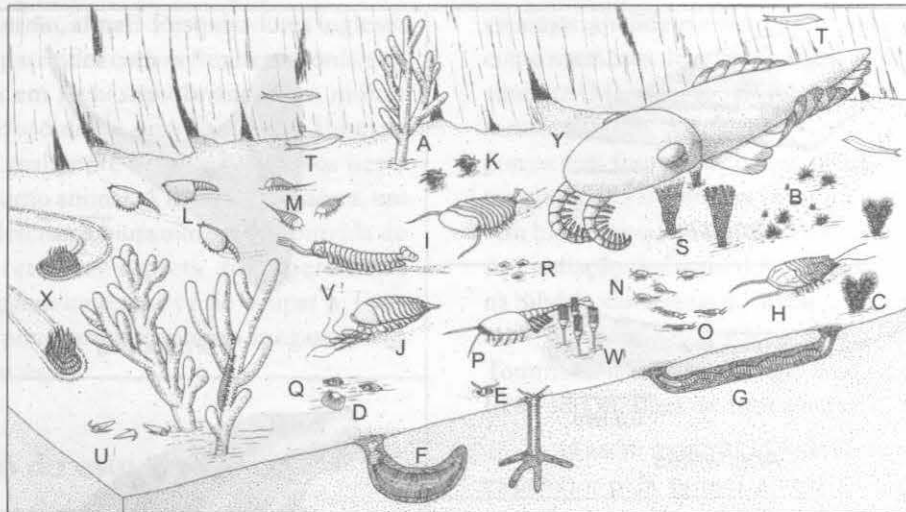


Figura 14.5 Reconstituição de animais representativos da excepcionalmente bem preservada fauna de Burgess (Mesocambriano, Canadá) (Modificado de Briggs *et alii*, 1994). Desses animais, mais de 80% eram de "corpo mole", de modo que somente os de letras D, H, R, S e U, que possuíam exoesqueletos mineralizados, seriam preservados sob condições normais de fossilização. Esponjas: (A) *Vauxia*. (B) *Choia*. (C) *Pirania*. Braquiópode: (D) *Nisusia*. Poliqueta: (E) *Burgessochaeta*. Priapulídeos: (F) *Ottoia*. (G) *Louisella*. Trilobita: (H) *Olenoides*. Outros artrópodes: (I) *Sidneyia*. (J) *Leanochoilia*. (K) *Marrella*. (L) *Canadaspis*. (M) *Molaria*. (N) *Burgessia*. (O) *Yohoia*. (P) *Waptia*. (Q) *Aysheasia*. Molusco: (R) *Scenella*. Equinoderma: (S) *Echinocrinus*. Cordado: (T) *Pikaia*. Outras formas estranhas: (U) *Haplophrentis*. (V) *Opabinia*. (W) *Dinomischus*. (X) *Wiwaxia*. (Y) *Anomalocaris*.

Knoll, de Harvard University, afirma, categoricamente, que a irradiação cambriana foi provocada por perturbações ambientais e subsequentemente amplificada pelas interações ecológicas inerentes à reorganização dos ecossistemas. Ele encontra subsídios para seu argumento nas evidências geológicas da fragmentação de grandes massas continentais e de glaciações globais no decorrer do Neoproterozóico e as consequências desses eventos em relação à atmosfera e aos oceanos (flutuações na temperatura, na concentração de oxigênio e nos parâmetros físico-químicos dos oceanos). De qualquer forma, o debate em torno desse assunto é tão intenso quanto aqueles gerados pelas teorias referentes à extinção dos dinossauros no limite do Cretáceo com o Terciário.

Por causa desta rápida diversificação, os fósseis do Neoproterozóico terminal e Eocambriano, tanto os elementos esqueléticos e icnofósseis como os microfósseis, têm permitido estabelecer um zoneamento bioestratigráfico desta parte crítica do registro geológico. No Neoproterozóico terminal, onde o registro fóssil é mais escasso e menos diversificado, esquemas bioestratigráficos preliminares vêm sendo aliados a estudos quimioestratigráficos das tendências seculares de

isótopos de C e de Sr em rochas carbonáticas, paleomagnetismo, geocronologia fina e estratigrafia de seqüências para determinar a ordem e cronologia de eventos paleobiológicos da transição Criptozóico – Fanerozóico.

Como resume Gould (1990), em seu notável livro sobre a fauna Burgess, se retornarmos aos registros paleontológicos mais antigos, notamos que foram quase 2,5 bilhões de anos de reino absoluto de células procarióticas (de mais de 3,5 bilhões até 1,2 bilhões de anos atrás) - dois terços da história da vida dominados por seres da mais baixa complexidade biológica conhecida. Outros 600 e tantos milhões de anos de convivência de células procarióticas e células eucarióticas, maiores e muito mais intrincadas, mas sem nenhuma evidência fóssil de vida animal macroscópica. E, por fim, num piscar de olhos geológico, de pouco mais de 50 milhões de anos, aparecem três faunas notavelmente diferentes - Ediacara, Tommotiana e Burgess. Depois disso, 500 milhões de anos de irradiações e extinções, triunfos e tragédias mas sem que ocorresse o surgimento de nenhum filo ou formato anatômico básico novo, além dos já existentes na época de Burgess.

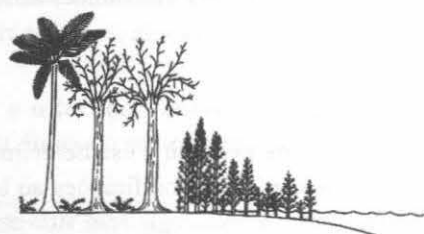
PALEOECOLOGIA

Tânia Lindner Dutra

A Paleoecologia tem como seu principal objetivo refazer as relações entre os **organismos** do passado e seu **meio ambiente**, inferidas a partir do registro fóssil. Contudo, sob este termo proposto por Abel, em 1935, reúne-se hoje um conjunto de estudos cuja importância vem ampliando a cada dia, graças às novas metodologias advindas da Ecologia. A visão da vida como uma grande organização auto-regulável criadora de múltiplas saídas de sobrevivência e, cujo funcionamento é muito mais regido pelo todo (sistemas), que por suas partes isoladas (Capra, 1997), foi fundamental para a mudança do enfoque com que, até então, eram encarados os organismos.

Em Paleontologia, levou os pesquisadores a utilizar múltiplas ferramentas advindas da Tafonomia, da Sedimentologia, da Geoquímica e da Morfologia Funcional. Os fósseis passaram a ser vistos em sua verdadeira natureza, como entidades distintas dos organismos que lhes deram origem e nem sempre comparáveis aos modernos habitantes do globo (Fernández López, 1991).

Tornou-se evidente a necessidade de um sólido conhecimento dos parâmetros climáticos modernos e sua ciclicidade e das leis que regem o funcionamento do Sistema Terra. Aliados aos experimentos realizados com faunas modernas e seu comportamento, estes fatores permitem uma melhor aproximação dos processos



geológicos do passado e de suas modificações ao longo do tempo. Para isto, foi fundamental também, a mudança de postura dos sedimentólogos, enfatizando mais os processos, que apenas a composição litológica dos estratos, levando os paleontólogos a buscar nas rochas a interpretação dos processos envolvidos na deposição dos fósseis.

A visão integrada dos fenômenos e a interdisciplinaridade são hoje, assim, condições indispensáveis para o "fazer" paleoecológico e não podem ser dispensadas por aqueles que aí desejam se especializar.

Refazendo as Relações Pretéritas

Para garantir sua sobrevivência as **espécies** costumam apresentar um amplo espectro de comportamentos. Enquanto algumas mantêm seus caracteres primitivos, outras mais plásticas, modificam-se, assumindo feições típicas e de acordo com as condições do meio (lembram das borboletas escuras das zonas industriais da Inglaterra, exemplo clássico nos livros de evolução?). Quando a adaptação torna-se impossível, movem-se para outros nichos ou extinguem. Mesmo aí, pelas evidências negativas, permitem avaliar as condições ambientais vigentes.

Todas as criaturas da Terra vivem ou viveram em uma biosfera constituída de ar, água e terra, que foi se modificando paralelamente com elas (Lovelock, 1990; Margulis, 1990). Este conjunto de processos resultou no planeta que hoje conhecemos, capaz de abrigar um total estimado de cerca de 100 milhões de espécies (Morell, 1999). Para que este cenário se estabelecesse, possivelmente outros milhões e milhares de organismos existiram, morreram e deixaram seus nichos disponíveis à evolução.

Quando os observamos em seus ambientes modernos, só podemos avaliar os padrões de vida que proliferam no globo à custa de seus últimos eventos geológicos (alguns milhares de anos atrás). Cabe à Paleocologia re-fazer a trajetória da vida e de suas relações, em uma escala muito maior, de milhões ou bilhões de anos.

Aplicações

Além de permitir o estabelecimento dos paleoecossistemas e suas modificações ao longo do tempo geológico, a Paleocologia tem sido importante ferramenta na **Paleontologia Aplicada**, na análise das bacias sedimentares (**Ecoestratigrafia**), no estabelecimento da dinâmica e evolução de bacias oceânicas (**Paleoceanografia**), na **Paleogeografia** e na **Paleoclimatologia** (López Martínez & Truyols Santonja, 1994).

A. O Estudo das Tafocenoses

(Autoecologia)

A Paleocologia se vale das mesmas regras que governam as **relações ecológicas modernas** (Teoria Ecológica), ocupando-se das **populações** de organismos (espécies) e do **meio** em que vivem. A resposta dos seres vivos aos estímulos ambientais ao longo do tempo originou os diferentes **padrões de vida** (*sensu* Bateson, 1988).

O avanço dos estudos tafonômicos (ver capítulo 3) veio demonstrar, contudo, que as assembléias fósseis são também o reflexo das condições existentes no ambiente de deposição, capaz de selecionar, preferencialmente, alguns elementos da comunidade (biocenose) original. Esta constatação introduz um novo elemento e que deve ser analisado antes da simples aplicação das metodologias vigentes na moderna ecologia.

Deste modo, a condição inicial do trabalho paleoecológico é estabelecer até que ponto os processos de transporte e soterramento influenciaram a infor-

mação que nos chega através do registro, realizando uma detalhada e cuidadosa coleta de dados de campo. Levando em conta que a retirada de exemplares de um afloramento é um processo irreversível e que destrói a deposição original (um alerta contra a exploração desordenada dos sítios paleontológicos), as seguintes tarefas iniciais são aconselháveis no trabalho paleoecológico:

- realizar um perfil detalhado da exposição, incluindo informações sobre a textura, granulometria, geometria e estruturas sedimentares dos níveis fossilíferos e camadas associadas;
- registrar a posição em que são encontrados os restos orgânicos, seu estado de preservação e a presença de esqueletos articulados ou não (Holz & Simões, 2002);
- avaliar a natureza do evento ocorrido (catastróficos ou cíclicos) e o tipo de agente gerador do depósito;
- coletar, quando possível, amostras para análises geoquímicas, de espectrometria, de difratometria de raios-X, para a datação e para análise de proveniência;

O estudo realizado com restos de mesossaurídeos do Permiano (Formação Irati, Bacia do Paraná) por Soares & Araújo-Barberena (1997) é um bom exemplo desta abordagem. Utilizaram um variado número de ferramentas (observação de muitos afloramentos e de restos fósseis, abrangendo as várias partes da bacia, realização de perfis estratigráficos detalhados, análises geoquímicas e de lâminas delgadas) que permitiram avaliar os diferentes modos de deposição. A partir daí estabeleceram 3 diferentes classes tafonômicas de preservação (esqueletos ainda articulados, esqueletos parcialmente articulados e ossos isolados), úteis na determinação do ambiente deposicional. A associação com outros fósseis (restos de peixes e conchostráceos) e a presença de níveis calcificados propiciou, além disso, inferir um paleoambiente costeiro sujeito a eventos de tempestade. Os fósseis das camadas da porção norte da bacia (SP-PR) inserem-se na primeira classe e, sua ocorrência em sedimentitos de pequena granulometria (calcilitos e folhelhos), um soterramento logo após a morte em fundos calmos. Os esqueletos parcial ou totalmente desarticulados dominam as amostras provenientes do sul da bacia (RS), demonstrando terem sido dispersos ou novamente expostos durante tempestades.

A partir daí, o trabalho será o de buscar compreender as adaptações dos organismos – **Autoecologia** – de modo a refazer a categoria de integração superior, o **Ecossistema**. A unidade de trabalho é a **espécie** e sua **função**. Todos os dados pertinentes à vida e à constituição do nicho ecológico devem ser buscados: posição na cadeia trófica, situação no ou entre os ecossistemas e fatores condicionantes de sua existência: clima, geografia e quantidade de luz, em tafocenoses continentais; temperatura, salinidade e profundidade das águas, quando se tratarem de faunas marinhas e dulcícolas. Inferências sobre a ontogenia, tamanho, longevidade, capacidade de reprodução, simbioses ou comensalismos são ainda foco do trabalho.

Estes aspectos demonstram a importância para o paleontólogo, a par da familiaridade com a metodologia geológica, de um bom domínio, também, dos conhecimentos biológicos.

A.1 Bioindicadores

As espécies associam-se ao ambiente de acordo com suas necessidades existenciais. As **generalistas** (eurióicas) têm grande tolerância e costumam habitar nichos amplos, enquanto as **especialistas** (estenóicas) toleram pouco as variações, vivendo em locais restritos. Uma mesma espécie pode passar de especialista a generalista, conforme escasseiam os recursos ambientais, um alerta para a cautela que se deve ter com a extrapolação de dados de uma região para outra.

Buscando sobreviver, mesmo organismos geneticamente próximos, são capazes de modificar rapidamente sua morfologia. Outros comportam-se como colonizadores **oportunistas**, aumentando suas taxas de natalidade e mortalidade, sua resistência e a adaptabilidade, diminuindo o tempo de vida e maximizando os processos reprodutivos (estratégia *r*), de modo a permitir a colonização pioneira dos ambientes devastados. Retornando às condições adequadas, elementos com estratégias distintas podem aparecer substituindo os primeiros (Dodd & Stanton Jr., 1981).

Estas mudanças levaram ao estabelecimento dos **biótipos** (Margalef, 1983), **fácies adaptativas** (Van Valen, 1986), *Lebensformen* ou **grupos morfológicos** de organismos, caracterizados por seu aspecto e modo de vida característico. Representam, mais que tudo, uma postura ecológica, independente do grupo taxonômico a que pertençam. Termos como “concha”,

“peixe”, “bosque” ou “savana”, “erva” ou “árvore” expressam uma forma visual e morfológica que pode ser representada por elementos de diferentes clados.

Quando as modificações relacionam-se especificamente com a adaptação ao ambiente, temos os **ecótipos** da espécie, variedades ou ecofenótipos que podem ser úteis à avaliação paleoambiental. Um exemplo disto são as lâminas mais cerradas e orientadas em uma direção preferencial, observadas em recifes de corais *Acropora*, quanto mais fortes são as correntes e as ondas (López Martínez & Truyols Santoja, 1994). Isto não é muito diferente das copas deformadas de árvores que crescem em campos abertos e sujeitos a fortes ventos. Embora esta última situação não seja passível de observação no registro, outros elementos nos vegetais (tamanho e textura das folhas) podem constituir ecótipos, graças a sua sensibilidade ao ambiente.

Também a **interação entre os organismos** pode ser avaliada direta ou indiretamente.

Schwanke (1998), estudando restos de répteis dicinodontes em depósitos do final do Permiano (Zona *Schizoneura gondwanensis*) no Rio Grande do Sul, sugeriu a existência de uma forte vinculação entre os tipos de vertebrados presentes, a vegetação e o paleoambiente (figura 15.1).

Por indicarem as condições do meio em que vivem, os ecótipos podem ser utilizados como **bioindicadores**. Para tanto, os seguintes aspectos dos organismos podem ser utilizados, segundo os clados em que se situam:

a) Composição dos esqueletos

A presença de isótopos e elementos traço englobados durante a elaboração das conchas em moluscos e foraminíferos, permite através da proporção de O_{18}/O_{16} e C_{13}/C_{14} , avaliar as condições de temperatura da água do mar onde viveram (Vicalvi, 1985). Eventuais alterações provocadas pela diagênese que poderiam levar a valores errôneos podem ser inferidas pela presença de minerais metaestáveis como a aragonita ou por uma baixa proporção Sr/Na nas conchas.

A síntese dos biomateriais ainda pode ser utilizada na avaliação da salinidade da água e seu conteúdo em boro e sódio, embora estes dados sejam mais difíceis de avaliar, pelos inúmeros fatores que podem estar envolvidos (Levy, 1989).

b) Estrutura e plano de organização

Em geral passíveis de serem observadas nos *taxa* de grau elevado (ordens, classes, filo e reino). Como exemplo, podemos citar a presença de grupos de animais estenohalinos, como os recifes de corais, braquiópodes, equinodermados e foraminíferos, que fornecem uma boa informação sobre a presença de ambientes com salinidade normal. Os primeiros, por analogia aos grupos modernos, indicam águas claras, quentes e limpas, favoráveis às algas que lhes permitem construir seu edifício calcáreo. Alterações nas testas dos foraminíferos (aglutinantes, porcelanáceas ou hialinas) indicam mudanças nas condições do contexto marinho onde vivem. As plantas, por seu turno, podem informar sobre o pH do solo e modificações no clima.

c) Forma

Refletida a nível familiar ou genérico. A morfologia é uma boa ferramenta na avaliação das diferentes adaptações e, conseqüentemente, às conclusões sobre o paleoambiente. Um dos grupos fósseis que maiores possibilidades oferece na ligação entre forma e ambiente são os icnofósseis, dispensando mesmo sua atribuição taxonômica, em geral difícil. Um mesmo organismo pode realizar diferentes traços, dependendo da firmeza do substrato, do aporte de sedimentos ou de se

tratarem de traços de repouso, moradia ou alimentação (Bromley, 1976; Netto, 1996).

Os microfósseis e alguns grupos de invertebrados, como os moluscos pelecípodes (Raup & Stanley, 1978), por sua rápida resposta às alterações ambientais, são igualmente úteis.

d) Função

Permite avaliar as mudanças ambientais a nível do indivíduo, por mudanças no hábito e atividade vital (crescimento, alimentação, reprodução, defesa e deslocamentos), características que podem se modificar ao longo do tempo de vida. Também aqui, os icnofósseis constituem excelente informação (Bromley, 1976). Os ninhos de ovos de dinossauros encontrados no Cretáceo Superior de várias partes do mundo denunciam a adoção, por alguns grupos, de locais de moradia mais permanentes e, além disto, que o clima se mantinha estável por longos períodos (López Martínez & Truyols Santoja, 1994). A resistência de algumas sementes à seca e aos incêndios tem sido apontada como a razão por que as angiospermas não teriam sido afetadas pelos eventos catastróficos da passagem Cretáceo-Terciário (Behrensmeyer *et alii*, 1992).

Foi ainda, graças às observações do comportamento funcional de répteis e mamíferos modernos que,

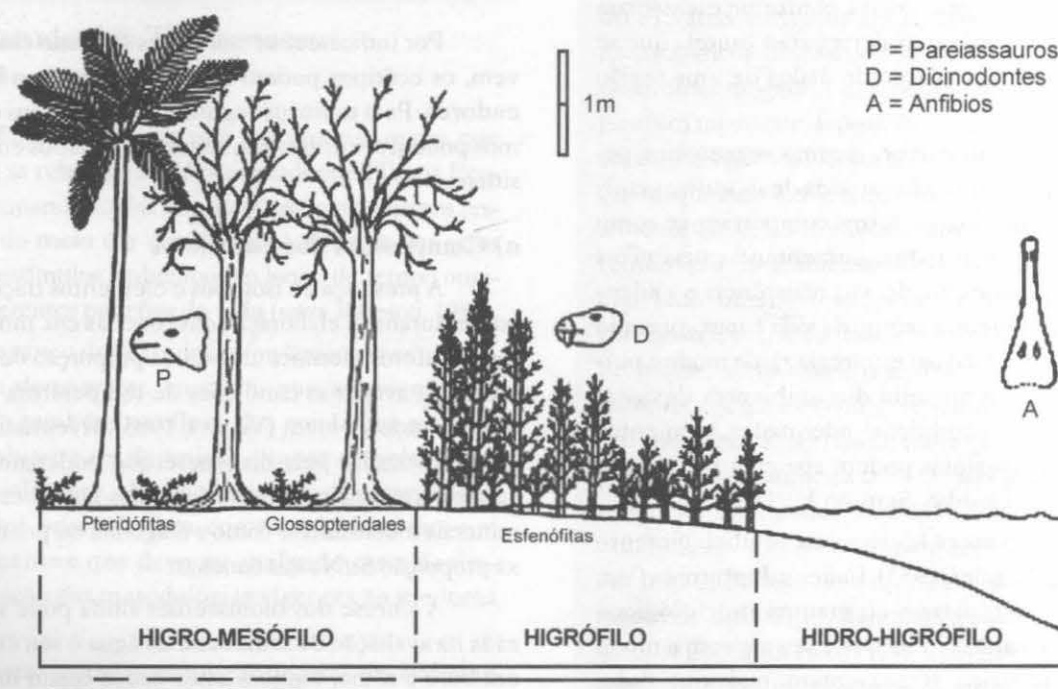


Figura 15.1 Reconstituição paleoambiental para o final do Permiano no Rio Grande do Sul (segundo Schwanke, 1998).

grandes novidades sobre o comportamento dos dinossauros foram obtidas nos últimos anos (Hutchinson & Garcia, 2002; Hutchinson & Gatesy, 2000).

A.2 Estrutura e dinâmica das populações biológicas

As espécies estão representadas no ambiente por um determinado número de indivíduos que irá variar ao longo do tempo, tanto em **abundância**, quanto em **estrutura**.

O estudo desta dinâmica é de fundamental importância para a Ecologia e, assim, para a Paleoecologia.

A **abundância** ou efetivo populacional de uma espécie é calculada através de censos que se ajustam a uma **função** potencial (como a seguir) ou exponencial.

$$X_t = r \cdot X_{t-1} \cdot (1 - X_{t-1}),$$

(onde X varia entre 0 e 1 e r é a taxa de reprodução). O número de indivíduos em cada momento depende dos que existiam previamente e de um coeficiente r (taxa de reprodução), que relaciona a taxa de mortalidade (q) e de natalidade (n). Este coeficiente é expresso por:

$$r = n - q$$

Se a natalidade é maior que a mortalidade ($n > q$), r será positivo e a população crescerá até alcançar um equilíbrio expresso por uma **assíntota**, já que na natureza as populações não podem crescer indefinidamente, sob pena de saturar o ambiente. Se, em contraposição r , for negativo, significando uma maior mortalidade ($n < q$), a população decresce. A taxa de r será sempre maior que 1, sob pena da espécie desaparecer.

O comportamento da **função** expressa acima é caótico determinista (May, 1991), ora se estabilizando em torno de um valor, ora oscilando entre dois valores, ou ainda, sem qualquer regulação, variando entre diferentes resultados, inclusive zero (algumas situações de aplicação destas equações são fornecidas por López-Martínez & Truyols Santoja, 1994).

Este processo é de grande significado biológico para aqueles que trabalham com o registro fóssil. Indica que apenas as populações com baixa taxa de reprodução têm um comportamento previsível, chegando a alcançar uma certa estabilidade numérica de seus efetivos. Já as com taxas mais significativas, sofrem alterações periódicas e, as com taxas elevadas, variam de forma aleatória, ora com fortes incrementos em número

(*flush*), ora com quedas bruscas (*crash*), mas sempre reguladas de modo determinístico.

Esta observação é de grande significado por indicar que a **abundância** pode ser controlada, não apenas pelo meio, mas também por fatores intrínsecos à dinâmica do sistema e dependentes das **condições iniciais**. Assim, as modificações climáticas ou ambientais tão investigadas em Ecologia e base de muitos trabalhos paleontológicos, passam a ter um papel menos relevante do que, até então suposto, no surgimento das **variações**. Coloca sob teste muitas das relações temporais feitas entre quedas e picos populacionais e mudanças nos ambientes pretéritos. Um grande número de trabalhos tem testado esta assertiva (Stanley, 1979; Gould, 1990; Zimmer, 1999), evidenciando o caráter potencialmente endógeno das variações populacionais.

Do mesmo modo, a **estrutura da população** pode variar com a época de amostragem, produzindo curvas bimodais de tamanho, em distintos períodos reprodutivos e estações (inverno/verão, seca/chuva).

Um fator importante para se conhecer a dinâmica de uma população é a possibilidade de avaliar a **idade dos indivíduos**, capaz de ser obtida entre os fósseis. Pode ser feita pela observação direta – anéis de crescimento dos troncos, linhas de crescimento nos corais, conchas, ossos, dentes, otólitos e escamas – ou indiretamente, através da erupção dentária em mamíferos, grau de mineralização dos esqueletos, número de câmaras nos cefalópodos e grau de fusão nas suturas cranianas dos vertebrados (López Martínez & Truyols Santoja, 1994).

A.3 Associações populacionais – as biofácies

O conjunto de fósseis em um determinado nível sedimentar – **biofácies** – é o instrumento para avaliar a população paleobiológica.

Para tanto, e mais uma vez, é importante uma análise prévia que identifique os processos tafonômicos envolvidos e capazes de modificar sua estrutura e dinâmica. O conjunto de restos acumulados pela ação de uma catástrofe, que aniquilou um grupo de organismos, é denominado de **associação catastrófica**, enquanto aquele composto pela acumulação gradativa de cadáveres, de seres mortos em distintos momentos, é uma **associação atricional** (do inglês, *attritional*).

Klein *et alii* (1997) e Holz *et alii* (1998), demonstraram a dificuldade em realizar um trabalho

paleoecológico com o primeiro tipo de assembléia. Em assembléias com conchas de invertebrados do Permiano da Bacia do Paraná, os processos tafonômicos envolvidos em sua formação impedem sua comparação com as populações originais, a não ser que se reconstituam os eventos deposicionais ocorridos.

A.4 Estratégias ecológicas

Na colonização de um novo ambiente, as populações podem utilizar dois tipos extremos de estratégia, com vários graus intermediários (Pianka, 1970). Enquanto algumas surgem de modo rápido, aumentam explosivamente de número e extinguem repentinamente, outras mantêm-se estáveis em número e composição ao longo do tempo, controlando sua densidade espacial (número de indivíduos/unidade de superfície ou volume) e demonstrando claramente uma regulação interna de seus elementos.

Das primeiras, diz-se que adotaram uma **estratégia r** (espécies **oportunistas**). Caracterizam ambientes instáveis, com oscilações acentuadas, sendo as primeiras a chegar aos ambientes devastados (pioneiras). No outro extremo, estão as que utilizam a **estratégia k** (espécies **reguladoras**), informadoras de ambientes estáveis, com variações periódicas e previsíveis.

A importância de inferir estes procedimentos, em uma sucessão paleobiológica, é detectar quais e de que tipo foram as mudanças ambientais ocorridas. Pela presença de cada uma destas estratégias, é possível avaliar alterações que fogem do caráter local ou populacional visto acima, permitindo inferir processos de efeito mais global e as mudanças que atingem o ecossistema como um todo.

Estratégias oportunistas têm sido registradas entre populações fósseis, tendo como causas o confinamento na bacia, a anoxia e a presença de ambientes abertos com condições inóspitas, como ocorreu, por exemplo, com as angiospermas, potencialmente colonizadoras dos ambientes tropicais submetidos a aridez do início do Cretáceo (Taylor & Taylor, 1993).

B. O estudo da Biologia dos Ecossistemas: *Sinecologia*

A intensa rede de relações com que é modernamente compreendida a vida (Capra, 1997), permite supor a possibilidade de que os fenômenos particulares

dos organismos encontrem explicações em âmbito mais amplo e vice-versa.

As comunidades interagem entre si e são, por seu turno, compostas por organismos que possuem relações mútuas, uma atitude que se repete num universo cada vez menor, em seus tecidos, células, moléculas e átomos, sem que limites muito precisos entre todos estes componentes possam ser estabelecidos. Apesar disso, algumas discontinuidades permanecem, tornando os grupamentos menos homogêneos e permitindo identificar os limites de contato e o local a que pertencem cada um dos elementos.

É esta característica que permite separar **formações** ou **biomas**, um conjunto de comunidades identificadas por seus biótipos e por variáveis do meio físico.

Valverde (1967), estudando taxocenoses de vertebrados terrestres modernos, mostrou que predadores e presas se estruturam por tamanho (o gráfico que expressa isto é um Cenograma), com os predadores ocupando o centro da distribuição das espécies segundo seu peso, e suas presas nos extremos, com tamanhos muito maiores ou muito menores. Concluiu que o estudo das espécies grandes permite estabelecer um retrato do desenvolvimento da comunidade e seu desaparecimento indicaria a deterioração do meio. Aplicado ao registro, este modelo de estrutura da comunidade pode ser muito valioso. Legendre (1986), trabalhando com comunidades de mamíferos do Terciário da Europa, observou uma mudança pronunciada nos tamanhos, na passagem Eoceno-Oligoceno. A curva, com pendente suave e com muitas espécies de tamanho intermediário, no primeiro período, mostra uma inclinação abrupta e o desaparecimento das formas de tamanho médio no Oligoceno. Também a mudança de hábito dos organismos, que inicialmente eram adaptados aos bosques tropicais e passaram a viver nas savanas áridas, coincide com o importante episódio de mudança climática do limite Eoceno-Oligoceno. Uma situação análoga foi encontrada no hemisfério sul (ver quadro), indicando que essa deterioração climática, durante o Terciário, foi um processo que atingiu o globo como um todo.

Dutra (1997), em levantamento realizado com paleofloras do hemisfério sul identificou uma queda na diversidade e equabilidade, coincidente com o limite Eoceno-Oligoceno. Esta crise biológica, manifestada por grupos inteiros de organismos nesta e em outras áreas do globo, tem sido

relacionada a uma diminuição pronunciada nas temperaturas no Atlântico Sul, graças ao início da formação da Corrente Circum-Antártica, quando se inicia o completo isolamento da Antártica numa posição polar.

A comparação da **estrutura trófica** entre distintos ecossistemas é outro modo de aplicar a Teoria Ecológica ao registro. Quanto maior o número de níveis tróficos, mais complexas são as relações e mais organizado o ecossistema. Agrupando-se os organismos pela estratégia que utilizam para obter o alimento – suspensívoros, detritívoros (sedimentívoros) ou microfitófagos e predadores ou macrófagos – é possível avaliar a complexidade e diversidade do sistema.

Nos ambientes continentais subaéreos a biomassa dos produtores primários costuma superar a dos secundários em mais de cem vezes – pirâmide trófica. Já nos aquáticos, é muito inferior, invertendo a pirâmide (Margalef, 1983). Isto se deve à quantidade de matéria orgânica assimilável pelos produtores secundários: alta nos meios marinhos (mais ou menos 2 kg por m²), menor nos meios lacustres (de 180 g a 1 kg) e quase desprezível nos ambientes terrestres, excetuados os solos húmicos.

A avaliação destes parâmetros é extremamente útil ao paleoecólogo.

B.1 Espectros de Diversidade

O desenvolvimento de um ecossistema pode ser medido pela distribuição de seus indivíduos segundo o número de espécies, ou seja, por sua **Diversidade Específica**. Daí pode ser retirado um grande número de informações que permitem um retrato da variedade de biótopos e níveis tróficos, impossível na simples contagem do número de espécies ou **Riqueza Específica**.

O método mais utilizado para aferir a diversidade é o **índice probabilístico de forma de Shannon-Weaver**, vantajoso por sua independência do tamanho da amostra e dos erros na identificação das espécies raras, além de atender à imprevisibilidade de comportamento inicial dos sistemas naturais (comportamento caótico).

É expresso pela fórmula,

$$H = \sum (n_i/N) * \log (n_i/N)$$

onde: n_i é o número de indivíduos de cada espécie e N é o número total de indivíduos da amostra.

Hoje existem programas de computador (Statistic, Systat) e livros básicos (por ex.: Krebs, 1986) que facilitam o cálculo deste e de outros índices estatísticos.

Embora não seja aconselhável comparar índices de diversidade específica entre fósseis e organismos modernos, mas apenas suas tendências gerais ou *climas*, este parâmetro pode ser utilizado na comparação entre duas assembléias fósseis de uma seção estratigráfica, ou entre duas localidades com estratos de idade comparável (Beerbower & Jordan, 1969).

B.2 Sucessão Ecológica

É o processo pelo qual um ecossistema se desenvolve. Permite mensurar sua complexidade trófica ou seu espectro de diversidade.

Numa etapa inicial da sucessão ecológica, o ecossistema compõe-se dos nutrientes básicos e é caracterizado por uma ou por poucas espécies que utilizam a estratégia *r*. Os fluxos de **matéria** são lentos (o alimento dura longos anos e se produz pouca biomassa), mas os fluxos de **energia** são rápidos. A constante renovação e a elevada produção anual por unidade de Biomassa produzem um **coeficiente P/B elevado**. Este caráter irá se modificar durante a sucessão ecológica.

Numa fase posterior, as espécies aumentam em número (aumentando a biomassa) e se organizam em níveis hierárquicos (produtores primários, secundários e decompositores), tornando o fluxo de matéria mais rápido mas, retardando os fluxos energéticos (a matéria fica mais tempo retida nos organismos) e diminuindo o coeficiente P/B. Aí domina a estratégia *k*, a retenção e a eficácia. Em ecossistemas modernos este processo é assimétrico, com uma fase de organização de caráter gradual e com desorganizações bruscas (Margalef, 1983).

Como vimos anteriormente com comunidades de vertebrados, um dos reflexos da maior organização é o aumento de tamanho dos organismos. Entre as formas de vida mais simples, os multicelulares cumprem o mesmo papel, indicando maior estabilidade e organização que os unicelulares.

Nas assembléias de icnofósseis, a maior complexidade é representada pela maior variedade de tipos e o aprofundamento dos traços no substrato, o *tiering*. O nú-

mero de *tiers* e a quantidade de bioturbação em cada um deles é diretamente proporcional ao grau de desenvolvimento das comunidades e à estabilidade do substrato (Bromley, 1996).

A idéia de que existiria um ponto máximo de desenvolvimento do ecossistema – **clímax** ou **comunidade clímax** –, a partir do qual este não poderia mais avançar não tem sido mais completamente aceita (Matteucci & Buzai, 1998).

C. Paleoecologia e a Reconstrução Paleoambiental

Para López Martínez & Truyols Santoja (1994) a Paleoecologia funciona, em grande parte das vezes, ao revés da Ecologia, partindo de dados isolados sobre os organismos e ambientes, para chegar à integração capaz de reconstruir as variáveis que governavam o meio.

Quando se deseja reconstruir os ambientes pretéritos, um dos passos iniciais é conhecer o modo como os ambientes físico e biótico se comportam na atualidade. Por isso, a **modelagem dos ecossistemas** recentes, com base nos bioindicadores e nas variáveis ambientais, constitui valioso instrumento.

Quando as relações e as variáveis são mais complexas, pode-se utilizar a **análise multivariada** (de componentes principais, por exemplo), em que cada espécie ou grupo de formas características de um biótopo é uma variável da análise, representada em cada localidade por sua **abundância relativa**. Através deste método é possível agrupar e distinguir locais, servindo tanto à comparação de assembléias preservadas em diferentes momentos em uma região, como em distintos locais, para uma mesma época. Um bom exemplo disto, é o trabalho realizado por Hill & Macphail (1983) com paleofloras do Oligoceno da Tasmânia.

A **análise do comportamento** e das **adaptações climáticas** de formas vivas relacionadas com os *taxa* fósseis (*nearest living relative method* – NLR) é outro método amplamente aplicado nas reconstituições paleoclimáticas e paleoambientais (Spicer in Briggs & Crowther, 1996). Para tanto, são observados os condicionantes que governam o crescimento de um grupo de elementos ou de um bioma vegetal moderno e procura-se aplicá-los às tafofloras de constituição taxonômica ou fisionômica similar. A título de ilustração é interessante observar a distribuição moderna de *Nothofagus*, a *faia* do hemisfério sul (*lengas*, *coiues* ou *robles* do Chile e da Argentina e os *black* e *silver beech* da

Australásia). Característica das regiões de climas microtêrmicos e de áreas tectonicamente ativas. O gênero foi utilizado por Dutra (1997) para sugerir uma origem do grupo em áreas do Continente Antártico e seu uso como bioindicador de zonas sujeitas a processos de subducção resultantes da separação do Gondwana.

Dados de fisionomia foliar podem ser usados em níveis mais antigos com igual propriedade. Rohn & Rösler (1989) sugeriram que o caráter denteado do bordo de algumas folhas de *Glossopteris* provenientes da Formação Rio do Rasto (Permiano superior) indicariam intervalos climáticos de maior seca, uma característica apoiada pelas fácies associadas.

Os métodos atualísticos se encontram, no entanto, sob teste. Se empregados sem bases sólidas, podem levar a interpretações errôneas ou incompletas, dado o grande número de fatores que caracterizam os ambientes e a possibilidade dos organismos modificarem suas adaptações ao longo do tempo, em função dos processos evolutivos. Isto é especialmente válido quando se trata de organismos mais antigos, onde faltam formas taxonomicamente relacionadas que permitam o estabelecimento das afinidades. Nestes casos é importante, como vimos no início deste capítulo, a associação entre as fácies sedimentares presentes e os restos fósseis associados, como fizeram Cazzulo-Klepzig *et alii* (1980) e Pasqualini *et alii* (1986), com restos de flora e invertebrados associados aos níveis com carvão do final do Paleozóico na Bacia do Paraná.

Outra ferramenta útil à modelagem dos eventos geológicos pretéritos e, assim, à reconstituição dos paleoambientes, é a observação dos efeitos da moderna configuração geográfica, climática e dos processos físicos sobre o planeta. Lavina *et alii* (1992) sugeriram que processos de ressurgência podem ter sido a causa da grande mortandade dos mesossaurídeos durante o Permiano no Rio Grande do Sul. A ação das marés, a presença de regimes climáticos monsonais (Parrish, 1990) e eventos catastróficos, como tempestades (Lavina *et alii*, 1992) e ondas *tsunamis*, têm sido testemunhados no registro.

O aprofundamento do estudo das regiões costeiras atuais, além disso, mostra uma complexidade muito maior para a interface mar-continente que os esquemas até então vigentes na literatura. O registro de ambientes de baía, mangues e marismas, pântanos e turfeiras, estuários, deltas, planícies de maré e *sabkhas*, sugerem que os ambientes transicionais devem ter sido

bem mais extensos no passado, como atestam as amplas plataformas rasas do Mesozóico.

D. Paleoecologia e a Reconstrução Paleogeográfica

Os requisitos paleoecológicos dos organismos são de grande aplicação ainda nas reconstruções paleogeográficas, quer através de organismos estenohalinos (como corais e equinodermados), que auxiliam a mapear as áreas cobertas pelo mar, quer pela incapacidade de outros, de atravessar barreiras aquáticas, indicando a existência de massas contínuas de terra (dinossauros e plantas, por exemplo).

Para tanto, é necessário estabelecer os limites de cada táxon – **fronteiras** – e destas entre si – as **barreiras**. Cadeias de montanhas, mares, termoclinas marinhas, espécies competidoras, são alguns exemplos de fatores limitantes à dispersão dos organismos no meio. Hoje já se sabe que, em ambos os hemisférios, as altas latitudes apresentam fronteiras bruscas, enquanto nas áreas mais quentes, os limites são difusos. A partir daí, acredita-se que nas zonas intertropicais predomina a competição entre os organismos, enquanto nas zonas temperadas são os fatores físicos que atuam na expansão ou retração dos grupos.

As **barreiras** não constituem, no entanto, um impeditivo completo à passagem dos organismos, podendo atuar como **filtros** que selecionam alguns grupos. Um dos exemplos mais conhecidos é a participação da América Central como elemento selecionador na migração de mamíferos entre as duas Américas durante a queda do nível do mar do final do Terciário (Stehli & Webb, 1985).

Espécies que utilizam estratégias *r* costumam caracterizar-se por uma maior capacidade dispersiva.

D.1 Modos de Dispersão

A **dispersão** é a potencialidade das espécies de estender sua área de distribuição, levando-as a colonizar novas regiões. Quando caracterizada por épocas cíclicas, denomina-se **migração**. Já a conquista de áreas mais amplas que aquelas que a mobilidade individual do organismo permite, dependendo, em grande parte, de estruturas reprodutivas (ovos, sementes) e formas juvenis (larvas ou embriões), é chamada de **disseminação**. Os elementos utilizados para isso, como grãos de pólen, sementes ou agentes móveis do

ambiente são chamados **diásporas**. Segundo suas diásporas, as espécies podem ser **anemófilas** ou **anemócoras**, quando são transportadas pelo vento; **anemohidrócoras**, quando flutuam em um meio aquoso, igualmente agitadas pelo vento; **hidrócoras**, quando disseminadas pela água, vertical ou horizontalmente; e, finalmente, **entomófilas** (transportadas por insetos) ou **zoócoras** (outros animais, inclusive o homem).

Na reconstituição paleogeográfica é fundamental estabelecer, previamente, se os organismos foram transportados antes (por suas diásporas) ou depois da morte (**necrocineses**) pelos agentes geodinâmicos, já que estes processos podem fazer com que os restos possam ser encontrados em áreas onde seus relacionados jamais existiram.

Esta constatação levou a uma aproximação entre a paleogeografia e a tafonomia, buscando reconstruções mais coerentes do passado. Os estudos tafonômicos permitem distinguir entre **taxa dêmicos**, que registram o local onde viviam e sua área de distribuição, e **adêmicos** (López Martínez & Tryouls Santoja, 1994). As entidades **adêmicas**, apesar de não poderem ser utilizadas para avaliar a distribuição pretérita dos grupos, podem muitas vezes ser a única maneira de determinar as vias de dispersão e, assim, para avaliar os sistemas de ventos e correntes pretéritos. Grãos de pólen de *Nothofagus*, por exemplo, foram encontrados na Lagoa dos Patos, no Sul do Brasil, cerca de 2.500 km de distância de seu local de vida (Argentina e Chile), informando sobre a direção preferencial dos ventos hoje em dia (S-SW) no cone Sul da América (Dra. M. L. Lorscheitter, informação verbal).

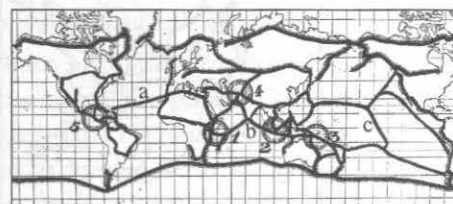
Como conclusão, é importante destacar que os aspectos aqui abordados ficaram longe de aprofundar o conhecimento paleoecológico, uma das áreas que maiores avanços tem apresentado e cuja contribuição é indispensável à ampliação dos conhecimentos paleontológicos e geológicos. Para aprofundar seu estudo e aplicação, sugere-se, especialmente, as obras de Dodd & Stanton Jr. (1981), Briggs & Crowther (1996) e Huntley *et alii* (1997).

Referência

- ABEL, O. 1935. *Vorzeitliche Lebensspuren*. Fisher, Jena. 644 p.
- BATESON, G. 1988. O padrão que une. In: CAPRA, F. (ed.). *Sabedoria Incomum: conversas com pessoas notáveis*. Ed. Cultrix, São Paulo p. 59-74.

PALEOBIOGEOGRAFIA

Valéria Gallo
Francisco Figueiredo



A Paleobiogeografia é o ramo da Paleontologia que lida com a distribuição de grupos de organismos representados exclusivamente por fósseis. A base conceitual é derivada da Biogeografia que, por sua vez, é a ciência que busca reconstruir os padrões de distribuição geográfica dos seres vivos e explicá-los segundo processos históricos subjacentes. As informações sobre distribuição geográfica aparecem condensadas na maioria dos trabalhos de Sistemática e são muitas vezes apresentadas em mapas.

O fato de toda espécie concentrar-se em uma área geográfica constitui um padrão biogeográfico particular. Algumas são mais restritas, adquirindo o *status* de relíquias biogeográficas, enquanto que outras apresentam ampla distribuição, sendo quase cosmopolitas. Isto indica maior ou menor grau de endemidade. Mas, afirmar que esta ou aquela espécie é endêmica não esclarece o fato dela estar onde está. Então, como explicar esse padrão? A Ecologia nos apresenta resposta estéril para a questão: a espécie está lá porque existem recursos que estão sendo utilizados por ela. Se ela não ocorre em outro lugar é porque lá não existem tais recursos. Em outras palavras, a Ecologia nos mostra porque dada espécie se mantém na sua área de distribuição.

O enfoque biogeográfico, em contraste com o ecológico, clama por explicações de larga escala tem-

poral e espacial para o desenvolvimento das biotas, tais como eventos eustáticos, tectônica de placas, grandes mudanças climáticas e de direção de correntes marinhas, todas de difícil detecção sob condições atuais. Estes grandes eventos fazem parte da história do *taxon*.

O ponto de partida para o estudo paleobiogeográfico é o reconhecimento de centros de endemismo, ou seja, coincidência detectada na sobreposição de áreas de distribuição de *taxa* não relacionados. Trata-se de um padrão compartilhado, portanto possibilita a realização de testes e geração de hipóteses por parte do paleobiogeógrafo (figura 16.1).

Já no século XVIII, o naturalista francês Georges Louis Leclerc de Buffon (1707-1788) havia chamado a atenção para o fato de que áreas com semelhantes condições ecológicas abrigam diferentes *taxa*. É o que hoje denominamos Lei de Buffon (Nelson, 1978) e que explica o endemismo e a disjunção geográfica. Em consequência dessa lei, uma distribuição geográfica congruente sugere causas históricas. Ou o grupo de organismos (populações, espécies, *taxa* supra-específicos) surgiu ali ou veio de outro lugar. No primeiro caso, se for uma espécie, implica em dizer que a especiação ocorreu lá. No segundo caso, houve dispersão e conseqüente colonização.

A Biogeografia, como considerada aqui, é a Biogeografia Histórica, que lida particularmente com a

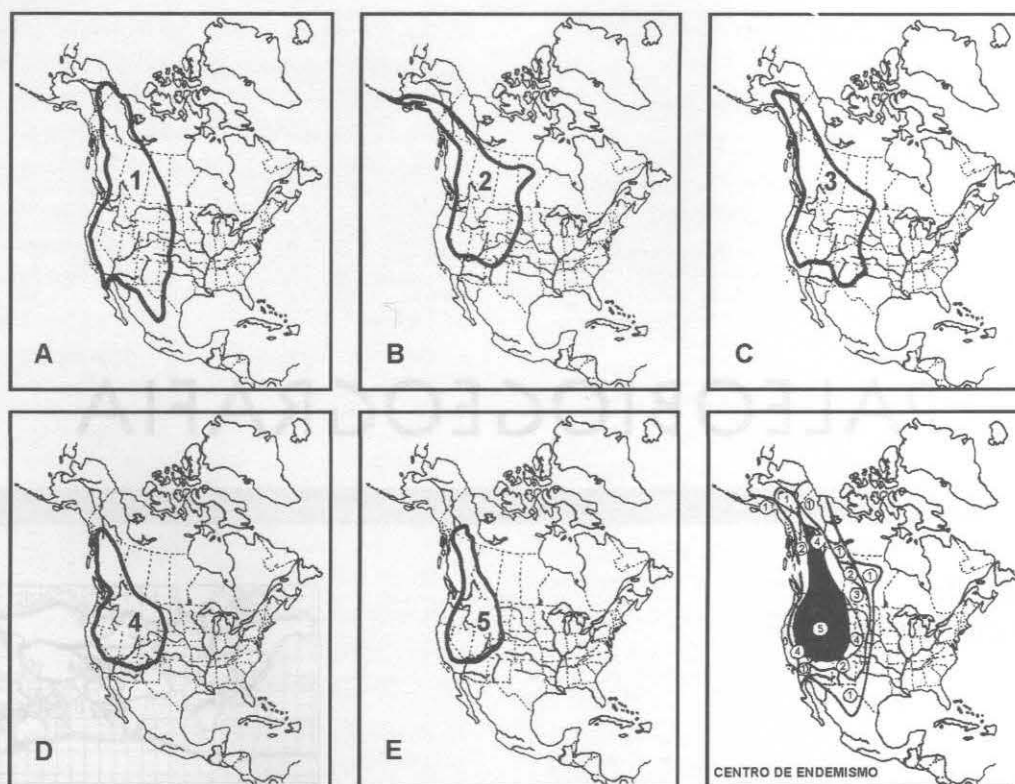


Figura 16.1 Quadros (A-E) mostrando áreas de distribuição de cinco espécies (1-5) norte-americanas de aves. No quadro inferior direito, observa-se o centro de endemismo resultante da superposição destas áreas (modificado de Udvardy, 1969).

reconstrução da história de áreas (centros) de endemismo com base na congruência de informação filogenética gerada por *taxa* não relacionados, mas que ocorrem nessas áreas (Morrone & Crisci, 1995). Os processos subjacentes levados em consideração são biológicos (especiação, dispersão, vicariância, extinção) ou geológicos (tectônica de placas, eustasia).

Figueiredo *et alii* (2001), ao lidarem com a distribuição paleogeográfica de peixes do Cretáceo Superior da Bacia de Pelotas (Sul do Brasil), mostraram a linha de raciocínio para a elaboração de hipótese dentro do contexto da Biogeografia Histórica, através de uma análise preliminar dos dados. Neste trabalho, os autores apontam evidências *a priori* de uma relação paleobiogeográfica entre sul do Brasil, norte da África e sul da Europa durante o Cretáceo com base na distribuição congruente (traço generalizado) de *taxa* marinhos de peixes enchodontídeos (*Rhabdichthys*), dercetídeos (*Rhynchodercetis*) e holocentrídeos primitivos (*Pelotius*). *A posteriori*, isso

poderia também indicar possíveis relações ecológicas pretéritas entre estes peixes demersais. Dentre estes *taxa*, o gênero monotípico *Rhabdichthys* apresenta ampla distribuição ao longo deste cinturão paleogeográfico, demonstrando ser um membro conservativo de Enchodontoidea, não afetado por eventos vicariantes sequenciais relacionados à história geológica do Mar de Tethys.

A Ecologia, que lida com atributos extrínsecos dos organismos e padrões atemporais (horizontais), pode ser incorporada posteriormente na análise biogeográfica, tendo como base o padrão biogeográfico (padrão vertical), passando a ser uma Ecologia Histórica (Brooks & McLennan, 1991).

Aspectos Conceituais e Históricos da Paleobiogeografia

O desenvolvimento do pensamento biogeográfico remonta à própria história da humanida-

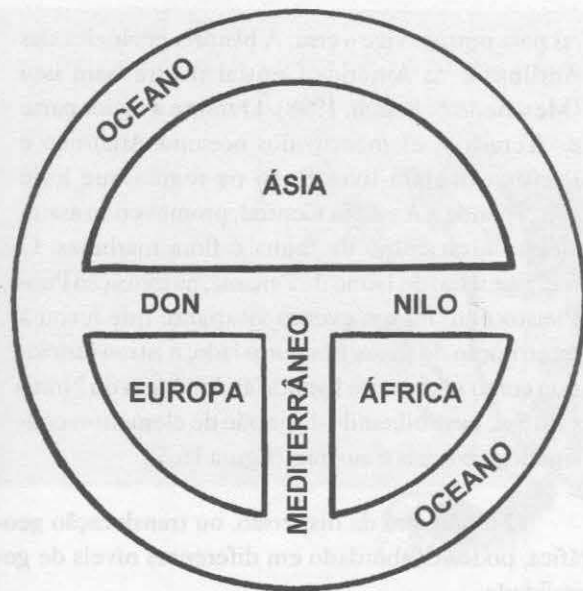


Figura 16.2 Mapa do tipo T-O segundo Zacarias Lílio, *Orbis Breviarum*, Florença, 1493.

de (Papavero *et alii*, 1995). Nos mapas do tipo T-O, do século XIII, há uma preocupação marcante com o registro gráfico de formas restritas a áreas geográficas pouco conhecidas (figura 16.2). Nesses mapas, os ramos do "T" correspondiam a grandes corpos d'água que dividiam a *terra habitabilis* (Ásia, Europa e África): mar Mediterrâneo, rio Nilo e rio Tanais (Don). De acordo com a cosmologia cristã, Jerusalém era o ponto central. O "O" correspondia ao limite do mundo conhecido, além do qual havia um imenso abismo celestial repleto de criaturas infernais.

Mas, foram as novidades obtidas durante o período das grandes navegações que trouxeram à tona o questionamento de muitos pontos sobre a distribuição dos seres vivos, antes inabaláveis, contidos nas Sagradas Escrituras. Várias espécies de plantas e animais, muito diferentes daquelas até então conhecidas na Europa, Ásia e África, separadas por imensas distâncias, por vezes oceânicas, foram identificadas sugerindo vários eventos de criação. E, para complicar ainda mais a situação, constatou-se a presença de populações humanas no Novo Mundo. Até então, era comum acreditar na existência do *ecúmeno*: Terra conhecida e habitada pelas diferentes populações humanas que teriam descendido diretamente de Adão e redimidas pela vinda do Cristo (Papavero *et alii*, 1995).

Foi o mito do dilúvio universal que mais inspirou o desenvolvimento do pensamento biogeográfico (Browne, 1983). Mesmo assim, o naturalista sueco Carolus Linnaeus (1707-1778), criacionista, não adotou literalmente a narrativa do dilúvio. Deu a esse mito uma nova leitura, postulando uma ilha paradisíaca primordial, situada nos trópicos, onde teria ocorrido um único evento de criação para todas as espécies (Nelson & Platnick, 1981). Essas estariam distribuídas na ilha segundo condições ecológicas particulares. Com o abaixamento do nível do mar, as espécies recém-criadas puderam se dispersar para outros locais da superfície terrestre com condições ecológicas similares e se instalar segundo suas preferências. Nesta interpretação estão implícitos dois conceitos que perduraram como única explicação plausível para padrões biogeográficos: centro de origem (ou de criação) e dispersão.

O botânico suíço Augustin Pyrame de Candolle (1778-1841) distinguiu com precisão Biogeografia Ecológica de Biogeografia Histórica. Além disso, ele dividiu a Terra em 20 diferentes províncias fitogeográficas, de acordo com o grau de endemidade e história dos diferentes grupos vegetais (Candolle, 1820).

No campo da Zoologia, Phillip L. Sclater (1829-1913) identificou padrões biogeográficos, dividindo a superfície terrestre em regiões zoogeográficas, com base na distribuição de grupos de aves (Sclater, 1858). Chamou a atenção para o fato de que não basta o reconhecimento dessas divisões; seria importante uma tentativa de explicá-las. No entanto, o que se viu desde então foi uma preocupação maior com a delimitação e subdivisão de regiões pelos naturalistas interessados em distribuição, com base nos seus grupos taxonômicos de estudo. Destaque é dado para Alfred Russel Wallace (1823-1913) que reuniu relevantes informações sobre a distribuição geográfica de vários animais, principalmente vertebrados terrestres, condensando-as em uma publicação que se tornou referência por muitos anos e que continha sua proposta de classificação zoogeográfica (Wallace, 1876).

Posteriormente, a comparação quantitativa de elementos da fauna e flora de determinadas áreas passou a empregar índices de similaridade, tais como: Jaccard, Simpson, Braun-Blanquet e Dice (Udvardy, 1969). Na prática, as áreas podiam ser reconhecidas tanto pela presença (*e.g.*, Neotropical), quanto pela escassez (ou ausência) de *taxa* endêmicos (*e.g.*, Neártica). Evidências empíricas se acumularam, mostrando que há grupos taxonômicos que podem ser encontrados em

mais de uma região, não respeitando barreiras climáticas ou fisiográficas.

Alguns trabalhos de cunho bioestratigráfico, por vezes, fazem referência à paleobiogeografia de determinados *taxa* utilizando análises quantitativas baseadas em similaridade para inferir a dinâmica da área de distribuição destes em um determinado período de tempo. Entretanto, na maioria das vezes, não há uma preocupação com a recuperação das relações históricas dos *taxa* e das áreas de endemismo. O enfoque é meramente descritivo no reconhecimento do padrão de distribuição. A determinação dos processos históricos subjacentes é feita de forma intuitiva, dependente da informação geológica. Por exemplo, Sato *et alii* (2002) apresentam uma "reconstrução paleobiogeográfica" para nanofósseis calcários durante o Plioceno Superior (cerca de 2,75 milhões de anos) no Oceano Pacífico, associando a mesma ao soerguimento do Istmo do Panamá. Embora esses organismos sejam uma ferramenta útil para datação e inferências paleoambientais, o uso isolado de determinado *taxon* em uma análise biogeográfica pode não refletir a história de áreas de distribuição.

ENFOQUES	BIOESTRATIGRAFIA	PALEOBIOGEOGRAFIA
Reconhecimento de <i>taxa</i>	por similaridade	por parentesco
Relação filogenética de <i>taxa</i>	irrelevante	relevante
Relações entre áreas de distribuição	horizontais (similaridade)	verticais (históricas)
Fóssil-guia	ferramenta básica para a datação	dependente de uma análise filogenética
Assembléia fossilífera do estrato	determinante na correlação estratigráfica	independente de concepção <i>a priori</i> (raciocínio circular)
Explicação do padrão de distribuição	dispersão (primária) vicariância (secundária)	vicariância (primária) dispersão (secundária)

Um conceito-chave em biogeografia é o de **área de distribuição**: uma determinada área geográfica ocupada por populações, espécies ou *taxa* supra-específicos (Cabrera & Willink, 1973). Os limites da área de distribuição são estabelecidos por barreiras físicas e/ou ecológicas. A dinâmica da área de distribuição depende da eficácia ou não do tipo de barreira. No caso da ineficiência dessa, o grupo de organismos tende a se expandir. Caso contrário, há retração da área de distribuição.

Uma barreira para determinado grupo de organismos pode funcionar como uma "ponte" natu-

ral para outro e vice-versa. A história geológica das Antilhas e da América Central ilustra bem isto (Meschede & Frisch, 1998). Durante a maior parte do Terciário, elementos dos oceanos Atlântico e Pacífico tiveram livre fluxo na região que hoje corresponde à América Central, promovendo assim amplo intercâmbio de fauna e flora marinhas. O soerguimento do Istmo do Panamá, na transição Plio-Pleistoceno, foi um evento vicariante que levou à interrupção do fluxo. Por outro lado, o istmo funcionou como uma ponte ligando as Américas do Norte e do Sul, possibilitando dispersão de elementos continentais boreais e austrais (figura 16.3).

O fenômeno da dispersão, ou translocação geográfica, pode ser abordado em diferentes níveis de generalidade:

a) **dispersão organísmica** (relativa aos mecanismos intrínsecos que permitem o espalhamento de um indivíduo em dada área devido a adaptações particulares);

b) **dispersão específica** (expansão da área de distribuição da espécie influenciada por eventos históricos de grande escala espacial, particularmente flutuações eustáticas, mudanças climáticas globais ou tectônica de placas);

c) **dispersão da biota** (ultrapassagem de extensas barreiras pré-existentes por elementos da biota). Com relação a este último item, muitos pesquisadores (por exemplo, Darlington Jr., 1957; George, 1962; Simpson, 1965), por não admitirem cientificamente a deriva continental, adotaram a dispersão saltatória como o único modo de explicar padrões biogeográficos de espécies e biotas a longa distância.

Partindo da premissa que dispersão é sempre uma realidade no nível de organismo, os biogeógrafos dispersionistas extrapolaram, idealizando **rotas de dispersão** intercontinentais e transoceânicas para as espécies recentes e extintas. Essa rota tem início no **centro de origem**, um local pontual na superfície terrestre no qual uma espécie ou *taxon* supra-específico supostamente teria se originado e posteriormente dispersado. O problema metodológico maior era a falta de critério e contradições na determinação desse centro de origem (Humphries, 1981).

O paleomastozoólogo George Gaylord Simpson (1902-1984) reconheceu três tipos de rotas de dispersão para grupos de espécies (Simpson, 1965), com base no grau de similaridade faunística:

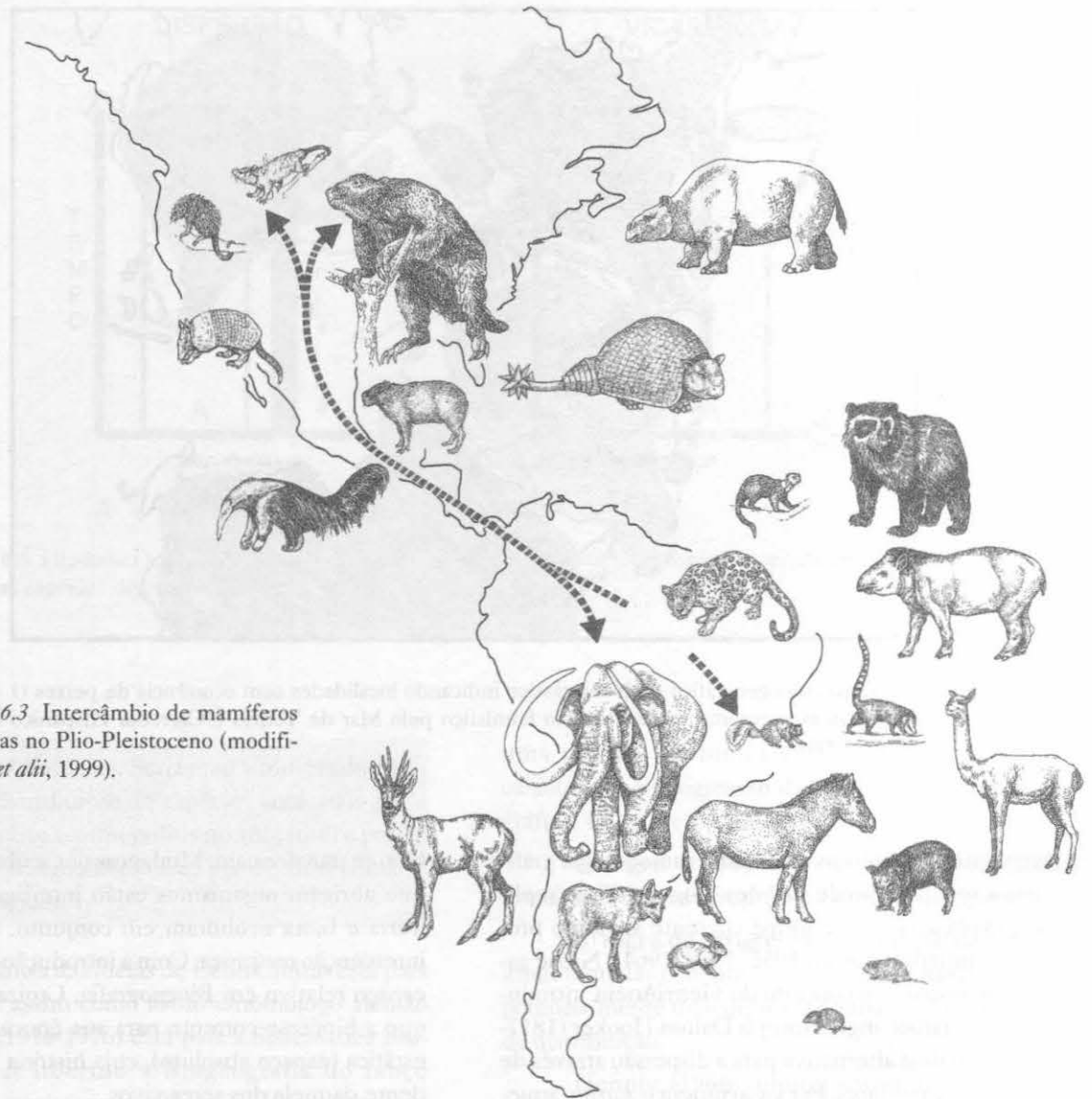


Figura 16.3 Intercâmbio de mamíferos entre as Américas no Plio-Pleistoceno (modificado de Pough *et alii*, 1999).

a) **corredor**: onde as condições ecológicas de cada extremidade da área de distribuição seriam similares, de forma que o livre fluxo seria favorecido ao longo dessa área, contribuindo para uma maior homogeneidade (alta similaridade);

b) **filtro**: onde a mescla de condições ecológicas favoráveis e desfavoráveis restringiria o livre fluxo e somente formas bem adaptadas teriam condições de alcançar os extremos, contribuindo para uma baixa similaridade;

c) **páreo** (*sweepstake route*): onde a distância e as condições ecológicas nas regiões intermediárias seriam muito restritivas, de modo que a chance de cruzar a(s) barreira(s) seria muito rara.

Arratia (1994) propôs a existência de uma possível conexão entre as paleoictiofaunas da Europa, América Central e América do Sul pelo Mar de Tethys durante o Neojurássico. Nesta época, teria se formado um corredor marinho, conhecido como "Corredor Hispânico ou Caribenho" (figura 16.4), entre o Oeste de Tethys e o Leste do Pacífico, por onde os peixes e outros organismos marinhos poderiam se deslocar. É provável, ainda, que outros corredores marinhos tenham surgido como consequência da separação do Gondwana e Laurásia.

Léon Croizat (1894-1982), botânico italiano, afirmou que a ponte entre Biologia e Geologia é a

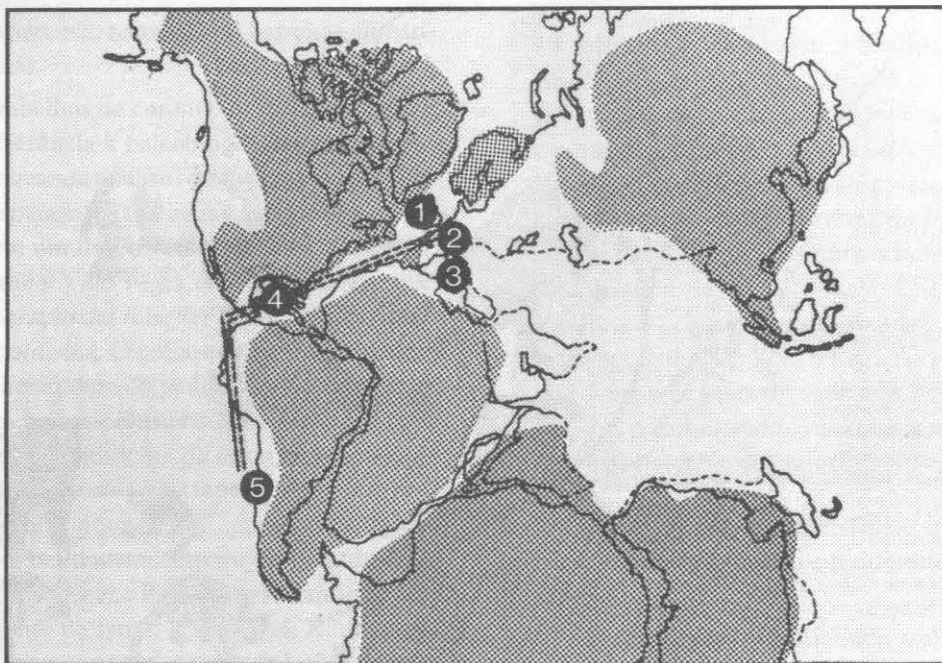


Figura 16.4 Mapa paleogeográfico do Neojurássico indicando localidades com ocorrência de peixes (1 - 5). Evidências geológicas e paleontológicas sugerem um intercâmbio faunístico pelo Mar de Tethys ("Corredor Hispânico ou Caribenho") (modificado de Arratia, 1994).

Biogeografia. Ele desenvolveu uma metodologia gráfica para a recuperação de padrões biogeográficos replicados, explicando-os de forma coerente segundo processos históricos (Croizat, 1952, 1958, 1964). Nesse aspecto, ele resgatou o conceito de **vicariância** introduzido pelo botânico inglês Joseph Dalton Hooker (1817-1911), como uma alternativa para a dispersão através de barreiras pré-existentes. Por **vicariância** (*vicarius*, aquele que substitui outro; *-antia*, sufixo que denota ação e efeito) entende-se o isolamento de grupos de organismos (populações, espécies e *taxa* supra-específicos) pelo aparecimento de uma barreira (física ou ecológica). Nesse caso, a barreira é da mesma idade dos grupos de organismos separados por ela (figura 16.5). A importância desse conceito é que se trata de um evento comum aos elementos de uma biota. Em consequência disso, hipóteses fundamentadas em vicariância (evento comum) seriam testáveis, enquanto que aquelas baseadas em dispersão aleatória (evento particular), não.

Para Croizat (1964), a evolução é constituída de três componentes: forma, espaço e tempo. Por forma, subentende-se todo e qualquer atributo intrínseco de um organismo. Esses atributos sofrem transformação ao longo do tempo (evolução biológica). Em contrapartida, as áreas onde esses organismos são encontrados tam-

bém se transformam. Mudanças nos atributos e nas áreas que abrigam organismos estão interligadas. Para ele, Terra e biota evoluíram em conjunto, em regime de intervenção recíproca. Com a introdução do conceito de espaço relativo em Biogeografia, Croizat pôs em cheque a hipótese corrente para sua época de uma Terra estática (espaço absoluto), cuja história seria independente daquela dos seres vivos.

Croizat (1958) reconheceu na história biogeográfica de um grupo de organismos duas fases: uma de mobilismo e outra de imobilismo. Na primeira, os organismos tenderiam a se espalhar por uma dada área geográfica até se depararem com barreiras restritivas. Nesse período, a área mantém-se estática. Na segunda fase, após a distribuição dos organismos ter se estabilizado, estes estariam dependentes da dinâmica da área (tectônica, mudança climática). A dispersão de uma espécie ou *taxon* supra-específico seria a do primeiro caso, ou seja, expansão da área de distribuição na ausência de uma barreira. Ele achava pouco provável que padrões biogeográficos de escala global fossem o resultado da convergência de rotas de dispersão de organismos com diferentes potenciais para ultrapassar

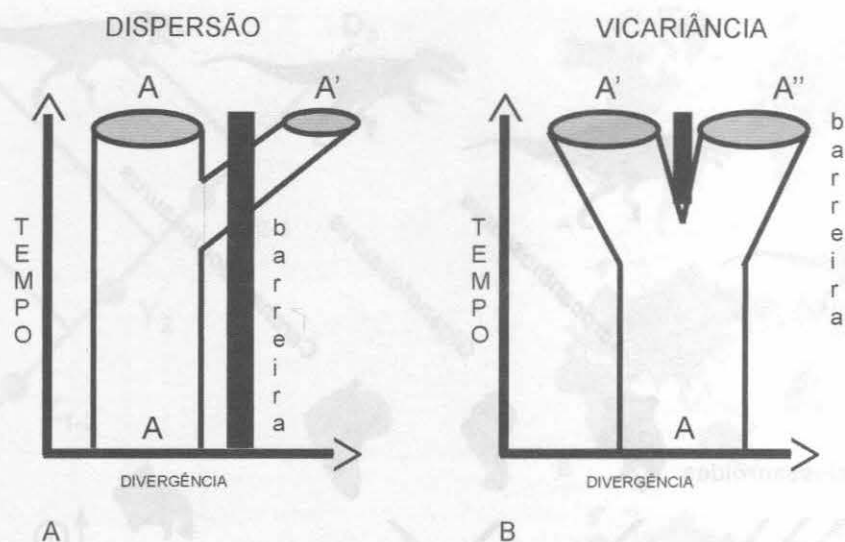


Figura 16.5 Hipóteses sobre a distribuição geográfica de espécies. Em A, a barreira é pré-existente; em B, a barreira é da mesma idade das espécies divergentes.

barreiras pré-existent. Seria mais simples admitir uma ampla distribuição de espécies ancestrais por uma extensa área (cosmopolitismo ancestral) e posterior fracionamento dessa área por eventos climáticos e geológicos.

A relevância das idéias de Léon Croizat está para a Biogeografia assim como as do entomólogo alemão Willi Hennig (1913-1976) está para a Sistemática Biológica. Croizat libertou a Biogeografia do ranço dispersionista, enquanto que Hennig (1966) libertou a Sistemática da busca por “elos perdidos”. A integração das idéias de Croizat com as de Hennig contribuiu para o desenvolvimento de uma Biogeografia Histórica com forte metodologia explícita (figura 16.6).

A seguir são apresentados e discutidos conceitos e métodos empregados em Biogeografia Histórica, com ênfase na Biogeografia por Vicariância, visando à sua aplicação em estudos paleontológicos.

Métodos em Biogeografia Histórica Aplicados em Paleontologia

Biogeografia Filogenética

Trata-se da primeira aplicação da Sistemática Filogenética à Biogeografia. Hennig (1966) postulou

uma relação sincrônica entre a transformação dos caracteres e a progressão das espécies no espaço geográfico. Os conceitos básicos são:

a) **regra do desvio** - em um par de espécies-irmãs, uma delas é sempre mais derivada do que a outra;

b) **regra da progressão** - de um par de espécies-irmãs (aquelas com maior grau de parentesco), a forma potencialmente mais derivada estaria na periferia da área de distribuição.

Hennig (1966) adotou o tipo de especiação, alopátrica por isolados periféricos como sendo o modo mais comum de especiação. Neste modo de especiação as populações isoladas e situadas na periferia da área de distribuição tendem a se diferenciar mais facilmente do que aquelas aglutinadas no centro.

Em linhas gerais o método da Biogeografia Filogenética consiste em (figura 16.7):

a) construir um cladograma para um grupo particular de organismos;

b) aplicar a regra do desvio e da progressão;

c) contrastar os dados com informação geológica para postular vicariância ou dispersão.

O principal implementador deste método foi Brundin (1966, 1981, 1988) que o denominou de Biogeografia Filogenética, adequando-o ao conceito de vicariância.

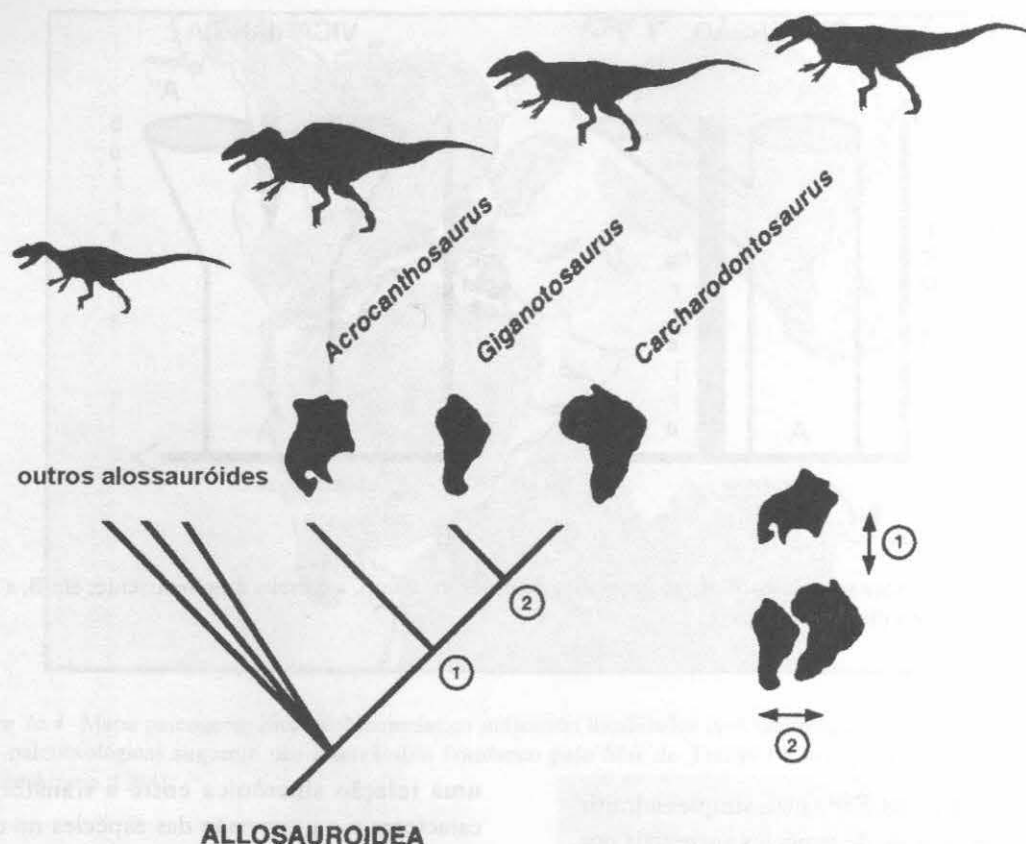


Figura 16.6 Relações filogenéticas de dinossauros alossauróides e história das suas áreas de distribuição. O evento 1 corresponde à separação de porções da Laurásia do Oeste do Gondwana; o evento 2 indica fragmentação posterior do Oeste do Gondwana em América do Sul e África [on line - http://cas.bellarmine.edu/tietjen/Ecology/evolution_of_dinosaurs.htm].

Pan-biogeografia

O método pan-biogeográfico foi desenvolvido por Croizat (1952, 1958, 1964) e consiste na ligação de localidades ou áreas de distribuição de um determinado *taxon*, através de linhas seguindo um critério de mínima distância. Essas linhas foram denominadas **traços individuais** e correspondem às coordenadas geográficas do *taxon* ou o local no espaço geográfico onde ocorreu a sua evolução. A coincidência de traços individuais de grupos não relacionados filogeneticamente corresponde a um **traço generalizado**. Isso implica em história comum (homologia espacial) determinada por vicariância (figura 16.8).

Os traços generalizados são orientados de modo a indicar uma sequência de eventos de vicariância, conforme os seguintes critérios (figura 16.9):

a) **centro de massa** (área com maior riqueza de espécies);

b) **linha de base** (principais aspectos geotectônicos que afetaram a história das áreas em questão);

c) **informação filogenética** (história evolutiva dos *taxa*).

A orientação com base no centro de massa é da área com maior número de *taxa* para outra com menor número até chegar naquela com o menor número de *taxa* possível.

Outros pan-biogeógrafos passaram a utilizar a informação filogenética sob a forma de cladogramas (Craw, 1988). Atentando para a topologia do cladograma e substituindo o *taxon* pela área onde ele ocorre, os *taxa* terminais mais derivados seriam aqueles localizados nas últimas áreas a sofrerem vicariância (figura 16.10).

Um conceito fundamental introduzido pela Pan-biogeografia foi o de **nó**. Esse corresponde a regiões de convergência de traços generalizados, sugerindo dentro

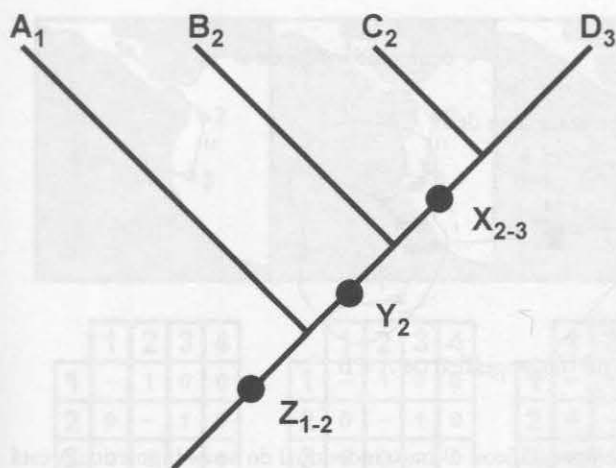


Figura 16.7 Cladograma taxon/área ilustrando a metodologia da Biogeografia Filogenética. A, B, C e D são espécies; 1, 2 e 3 são áreas; X, Y e Z são os ancestrais hipotéticos. Na topologia do cladograma, a espécie "A" (mais primitiva) estaria mais próxima do centro de origem, enquanto que a espécie "D" (mais derivada) estaria mais distante. Na reconstrução da área ancestral segue-se do extremo do cladograma em direção a sua base, determinando com isso a área de distribuição dos ancestrais hipotéticos a partir das áreas de distribuição dos descendentes. Se as áreas dos descendentes são diferentes, aquela dos ancestrais é o somatório delas. Comparando-se com a área do grupo-irmão, se esta for igual a uma das áreas que integram a área ancestral, a outra área, a diferente, é eliminada.

de um contexto geológico moderno áreas híbridas (compostas) ou de fusão de placas tectônicas.

A Pan-biogeografia possibilita um reconhecimento *a priori* de vários padrões congruentes de distribuição geográfica quando nenhuma análise filogenética achasse disponível (Morrone & Crisci, 1990). Além disso, tem se revelado útil no reconhecimento de áreas híbridas, ponto fraco da Biogeografia Cladística (Crisci & Morrone, 1992).

O método de Léon Croizat foi refinado por Page (1987) e Craw (1988). O primeiro autor apresentou o seguinte procedimento metodológico (figura 16.11):

- construir traços individuais para grupos monofiléticos;
- ligar as localidades seguindo o critério de distância mínima;
- orientar os traços individuais a partir de informação sobre a linha de base, relação filogenética ou centros de massa;

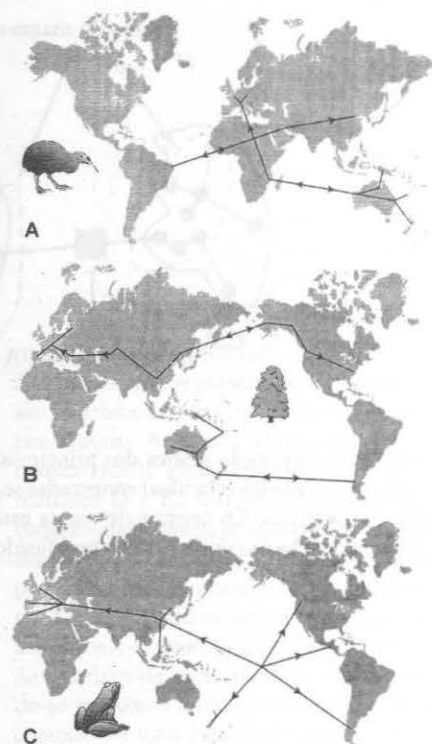


Figura 16.8 Traços generalizados para três distintos grupos de organismos. (A) Aves ratitas. (B) Fagáceas do gênero *Notophagus* (hemisfério sul) e *Fagus* (hemisfério norte). (C) Anfíbios do gênero *Leiopelma* e taxa afins (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

d) construir matrizes de conectividade para os traços individuais e para os traços em conjunto;

e) avaliar estatisticamente a congruência dos traços (alto índice de conectividade sugere a presença de nós);

f) construir matrizes de incidência;

g) indicar no mapa os traços generalizados, linhas de base, nós e centros de massa.

O método de Craw (1988) inclui as seguintes etapas:

a) construir traços individuais para grupos monofiléticos;

b) construir uma matriz do tipo áreas *versus* traços individuais (presença=1; ausência=0), sendo os traços tratados como caracteres para as áreas analisadas;

c) utilizar o programa PHYLIP (Felsenstein, 1986) para obter o maior "clique" (conjunto de traços individuais compatíveis) que será considerado como traço generalizado;

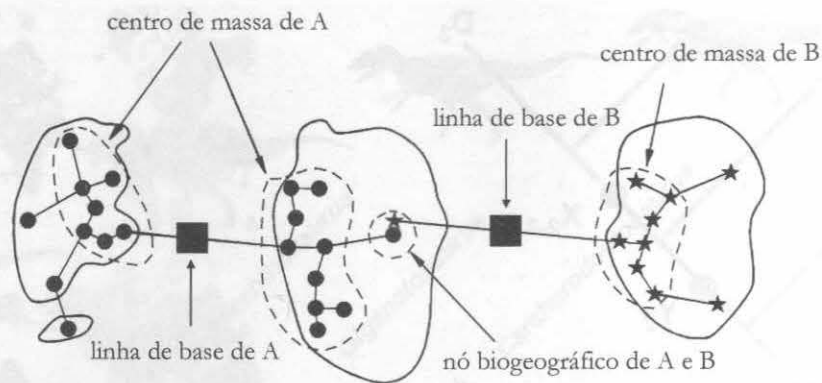


Figura 16.9 Exposição gráfica dos principais conceitos pan-biogeográficos. O traço individual do *taxon* hipotético A está representado por localidades (círculos) conectadas segundo o critério de mínima distância. No caso do *taxon* B, as localidades estão representadas por estrelas. Os centros de massa estão circunscritos por linhas tracejadas. As linhas de base representam bacias oceânicas separando blocos continentais (modificado de *Craw et alii*, 1999).

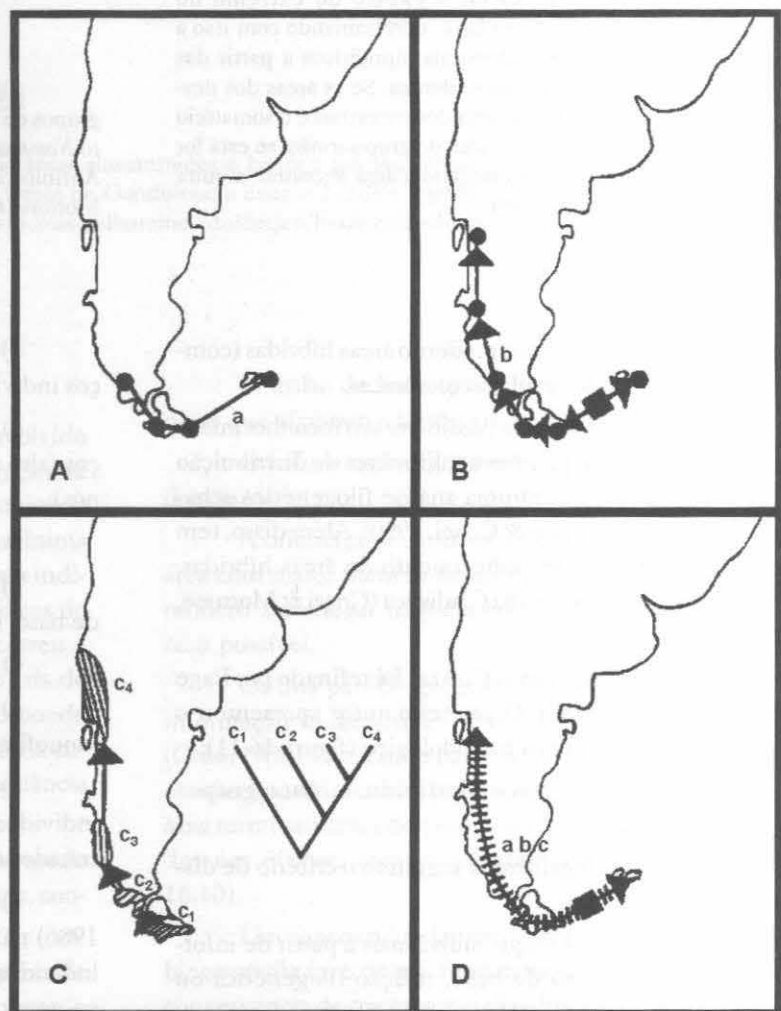


Figura 16.10 Orientação de traços e obtenção do traço generalizado. (A) Traço individual (a). (B) Traço individual (b) e sua orientação segundo uma linha de base. (C) Traço individual (c) e sua orientação segundo informação cladística. (D) Traço generalizado (a+b+c) obtido pela sobreposição dos traços individuais das figuras A-C (modificado de *Crisci & Morrone*, 1992).

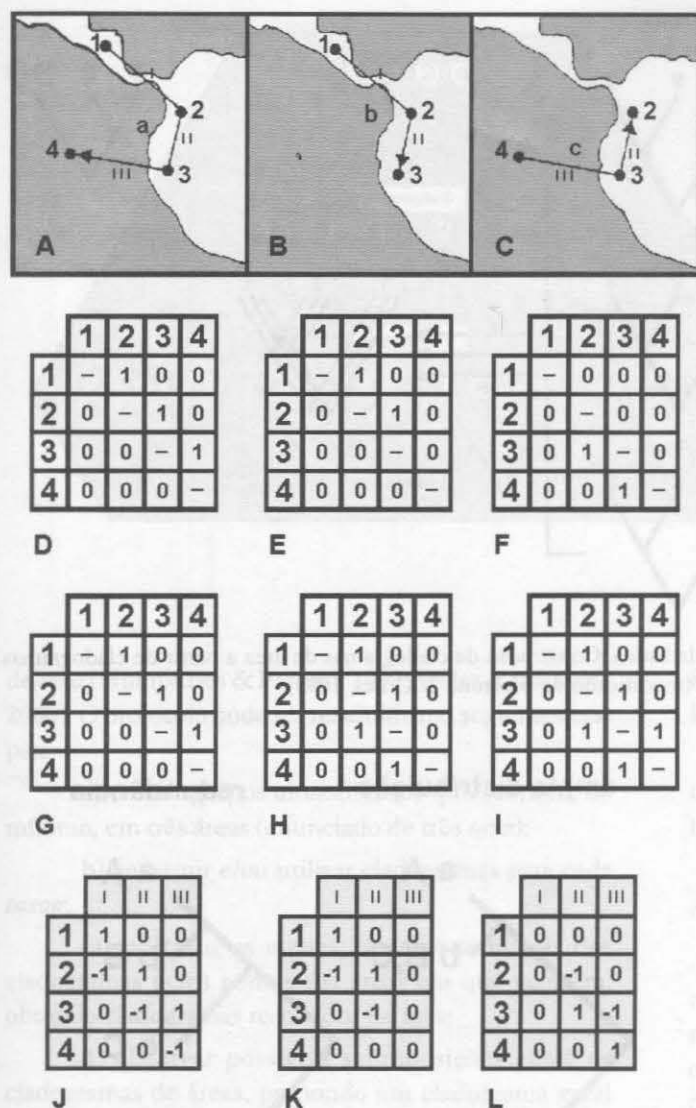


Figura 16.11 Traços individuais orientados, matrizes de conectividade e matrizes de incidência. As figuras A-C representam traços individuais; D-F são matrizes de conectividade correspondentes a estes traços. A figura G mostra uma matriz de conectividade global produzida da combinação das matrizes D e E. A figura H mostra uma matriz de conectividade global produzida da combinação das matrizes E e F. A figura I é uma matriz de conectividade produzida pela combinação das matrizes D-F. As figuras J-L são matrizes de incidência correspondentes aos traços A-C (modificado de Morrone & Crisci, 1990). As matrizes de conectividade são construídas levando-se em conta a relação entre as localidades. Se há conexão de uma localidade com a outra, coloca-se 1 (um), caso contrário, coloca-se 0 (zero). Uma vez determinada a orientação do traço, monta-se uma matriz de incidência que relaciona localidade, traço e orientação. Nessa matriz, coloca-se 1 para a localidade de onde sai o traço e -1 para a localidade que o recebe.

- d) avaliar estatisticamente o traço generalizado;
- e) identificar as linhas de base;
- f) plotar no mapa os traços generalizados, as linhas de base, os nós e os centros de massa.

Biogeografia Cladística

A idéia central da Biogeografia Cladística é a correspondência entre a história evolutiva dos *taxa* e das áreas onde eles são encontrados. Ao substituímos os *taxa* terminais (ou termos) de um cladograma de *taxa* pelas áreas onde estão distribuídos, obtemos o chamado **cladograma de área**. Este, da mesma forma que um traço individual no método pan-biogeográfico, ainda não nos permite afirmar se o pa-

drão recuperado deve-se à dispersão ou à vicariância. Quando há congruência na topologia de cladogramas de *taxa* não relacionados, mas que ocorrem nas mesmas áreas, inferimos um padrão comum explicado mais economicamente por vicariância. É o chamado **cladograma geral de área** (correspondente a um traço generalizado da Pan-biogeografia) e que reflete homologia biogeográfica (história comum) (figura 16.12).

Em uma reconstrução biogeográfica cladística, os seguintes casos podem ocorrer: condição trivial, ausência de informação sobre área, ampla distribuição e distribuição redundante (figura 16.13). *Taxa* com ampla distribuição e com distribuição redundante são decorrentes da falta de resposta a um evento vicariante (au-

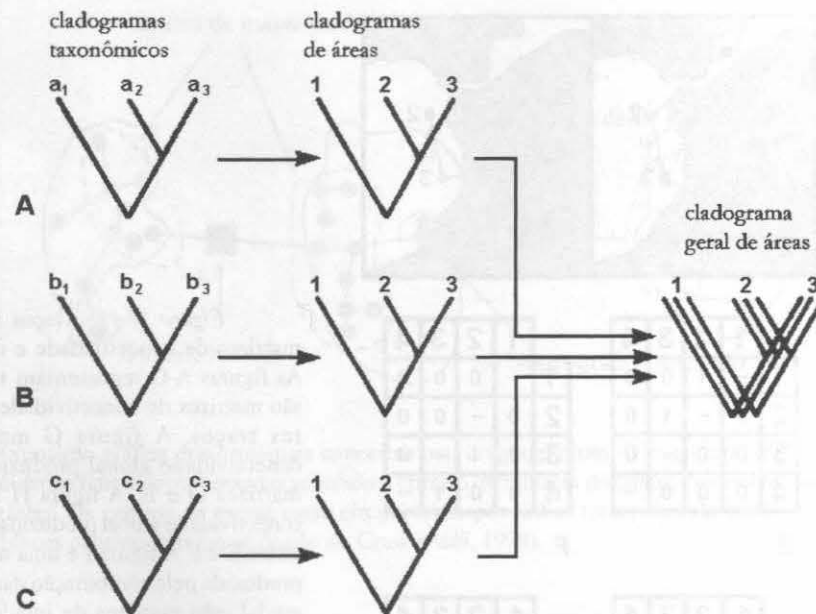


Figura 16.12 Etapas de uma análise biogeográfica cladística. Construção de cladogramas de área a partir de cladogramas taxonômicos e a derivação de um cladograma geral de áreas (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

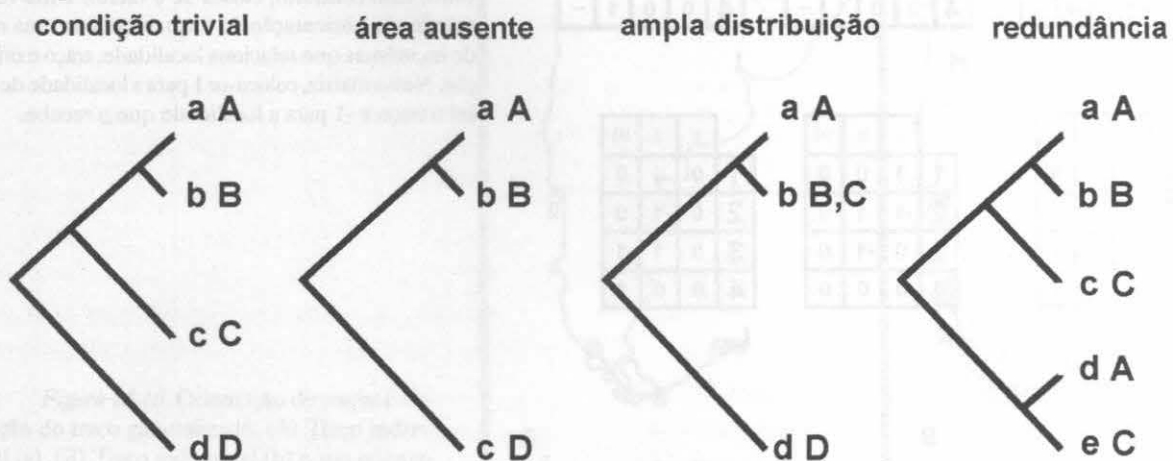


Figura 16.13 Cladogramas de áreas para quatro áreas de distribuição (A,B,C e D) a partir de quatro distintos cladogramas taxonômicos (a-d são *taxa*) (modificado de Espinoza & Llorente, 1991). A condição trivial verifica-se na correspondência direta entre um *taxon* e uma área. Os problemas que mascaram o padrão biogeográfico ocorrem quando: um *taxon* pode ter se extinguido em dada área e/ou não tivemos informação sobre ele naquela área por algum motivo (área ausente); um *taxon* pode ser encontrado em mais de uma área (ampla distribuição); mais de um *taxon* é encontrado em determinada área (redundância).

sência de especiação), extinção ou dispersão. São fontes de incongruências nos cladogramas de áreas.

Com a finalidade de solucionar particularmente esses problemas biogeográficos, sem ter que excluir dados ou assumir histórias múltiplas para as áreas, foram desenvolvidos procedimentos conhecidos como supo-

sições 0, 1 e 2 (Nelson & Platnick, 1981; Veller *et alii*, 1999, 2000) (figura 16.14).

Os princípios e métodos da escola de Biogeografia Cladística consistem, em síntese, na análise de padrões congruentes de distribuição geográfica a partir de cladogramas de área derivados de cladogramas

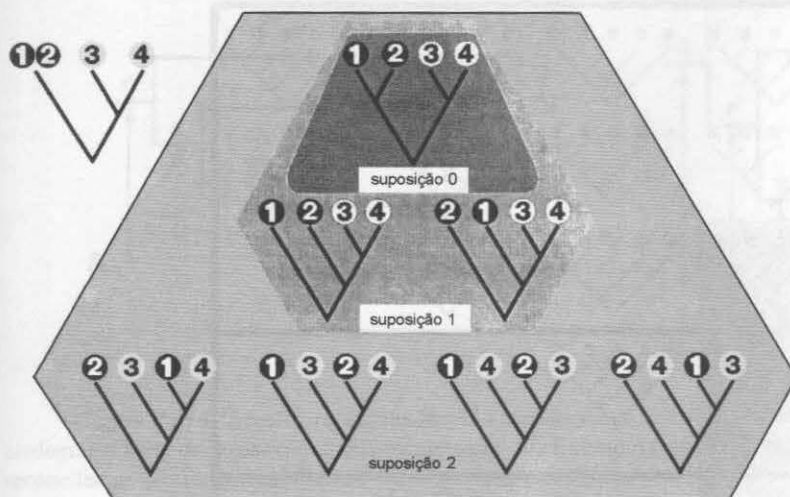


Figura 16.14 Representação gráfica das suposições 0, 1 e 2 aplicadas na resolução de cladograma com taxa de ampla distribuição nas áreas 1-2 (modificado de Morrone & Crisci, 1995). Na suposição 0, as áreas são monofiléticas com os taxa representando sinapomorfias e o padrão é explicado apenas por vicariância. Na suposição 1, as áreas podem ser mono- ou parafiléticas (o *taxon* amplamente distribuído pode ser, na verdade, mais de um), nesse último caso implica em dizer que os taxa se modificaram sequencialmente no cladograma e o padrão é explicado por vicariância ou extinção. Na suposição 2, as áreas podem ser mono-, para- e polifiléticas e a explicação para a distribuição pode ser por vicariância, extinção ou dispersão. Note que a suposição 2 inclui a 1 que, por sua vez, inclui a 0.

de taxa (Humphries & Parenti, 1999; Veller *et alii*, 1999, 2000). O protocolo pode ser resumido nas seguintes etapas:

- definir grupos monofiléticos que ocorram, no mínimo, em três áreas (enunciado de três taxa);
- construir e/ou utilizar cladogramas para cada *taxon*;
- substituir os nomes dos taxa terminais dos cladogramas pelos nomes das áreas em que ocorrem, obtendo cladogramas resolvidos de área;
- observar possíveis sobreposições entre os cladogramas de áreas, propondo um cladograma geral de áreas;
- sugerir processos para explicar o padrão biogeográfico obtido.

Da mesma forma que no cladismo atual, na Biogeografia Cladística existem métodos correntes que dão ênfase à recuperação de padrões e outros, à descrição dos processos. Mesmo dentro do conjunto de técnicas que buscam recuperar o padrão, temos critérios distintos utilizados para a escolha do cladograma geral de áreas (Veller *et alii*, 2000):

- compatibilidade:** interseção de distintos conjuntos de cladogramas de áreas aplicando as suposições 0, 1 e 2 (por exemplo, métodos de Análise de Componentes, de Enunciado de Três Áreas e de Árvores Reconciliadas);
- parcimônia:** escolha do cladograma geral de áreas utilizando-se um algoritmo de simplicidade e aplicando a suposição 0 (por exemplo, método de Análise

Parcimônica de Brooks e de Análise Parcimônica de Endemismos).

A seguir são apresentados os principais métodos de padrão e suas formas de lidar com os principais problemas paleobiogeográficos.

Análise de Componentes

A análise de componentes começa com cladogramas de áreas construídos para cada grupo monofilético estudado (figura 16.15). Os entrenós correspondem a hipóteses potenciais de relacionamento de áreas ancestrais, ou seja, **componentes**, e são representados, em geral, por números.

A quantificação da análise de componentes envolve as seguintes etapas:

- construir cladogramas de taxa;
- construir cladogramas de áreas;
- identificar os possíveis problemas biogeográficos;
- aplicar as suposições 0, 1 e 2;
- obter um cladograma geral de áreas com base na interseção dos conjuntos de cladogramas de áreas;
- gerar matriz do tipo componentes *versus* áreas;
- aplicar o **algoritmo de parcimônia de Wagner** (na qual a seqüência de transformação de caracteres é sempre aditiva e admite a reversibilidade da transformação, Kluge & Farris, 1969) ou analisar com algoritmo de compatibilidade (Zandee & Ross, 1987);

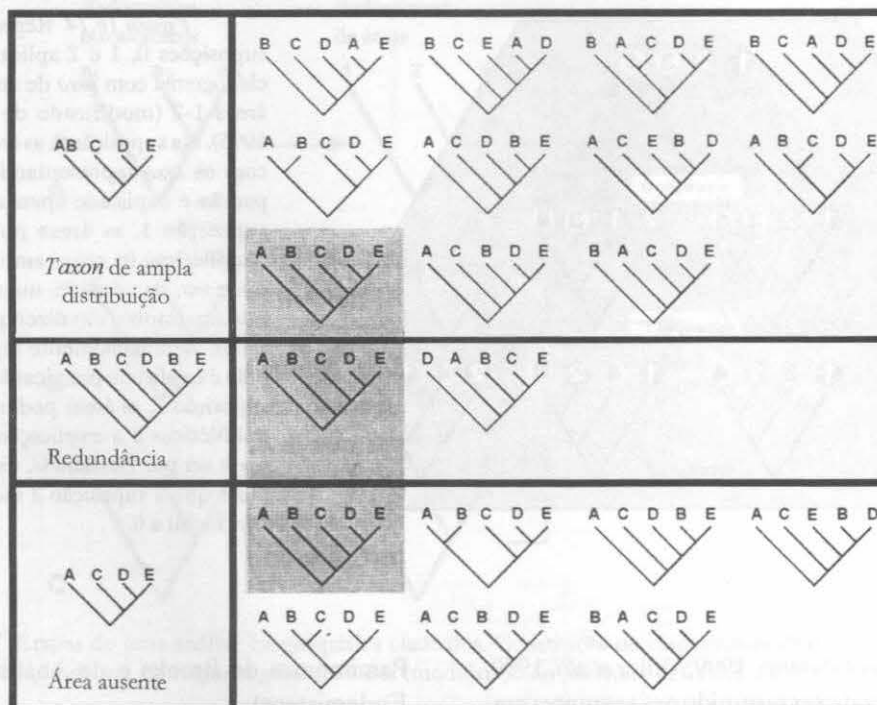


Figura 16.15 Aplicação da suposição 2 na escolha do cladograma geral de áreas a partir de cladogramas de áreas problemáticos (modificado de Morrone & Crisci, 1995). O cladograma geral de áreas (destacado em fundo cinza) é obtido a partir do clique, que corresponde ao conjunto de componentes mais freqüentes.

h) gerar cladograma(s) geral(is) de área(s);

i) no caso de haver múltiplos cladogramas de áreas, pode-se utilizar técnica de consenso (Kitching *et alii*, 1998) para reduzir o seu número.

A análise de parcimônia de Wagner (item g) pode ser feita com o auxílio do programa Hennig86 (Farris, 1988) e o algoritmo de compatibilidade (item g) pode ser implementado com o programa CAFCA (Zandee, 1991).

Os programas COMPONENT versões 1.5 e 2.0 (Page, 1989, 1993a, respectivamente) são os mais utilizados na análise de componentes. O COMPONENT 2.0 encontra-se disponível na Internet (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/cpw.html>).

Enunciado de Três Áreas

O enunciado de três áreas (TAS - "three-area statements", Nelson & Ladiges, 1991a) obedece o mesmo modelo conceitual do "three-taxon statements" utilizado no Cladismo Numérico (Nelson & Platnick, 1991) e consiste das seguintes etapas:

a) escolher cladogramas de *taxa*;

b) obter cladogramas de áreas para cada *taxon*;

c) construir uma matriz contendo enunciados de três áreas a partir dos cladogramas de áreas particulares;

d) utilizar o algoritmo de parcimônia.

O programa utilizado na criação da matriz é o TAS (Nelson & Ladiges, 1991b) e a análise pode ser feita com o programa Hennig86.

Árvores Reconciliadas

Uma metodologia ainda mais refinada na reconstrução paleobiogeográfica consiste na obtenção de árvores reconciliadas. Neste método, proposto por Page (1993b), o cladograma produzido para o primeiro *taxon* considerado é sobreposto ao de outros *taxa* encontrados nas áreas estudadas, visando à detecção de congruências. Este método objetiva reconciliar os distintos cladogramas de áreas, de modo a maximizar a história compartilhada entre os mesmos (figura 16.16).

As etapas são as seguintes:

a) selecionar cladogramas de *taxa* monofiléticos distribuídos nas áreas estudadas;

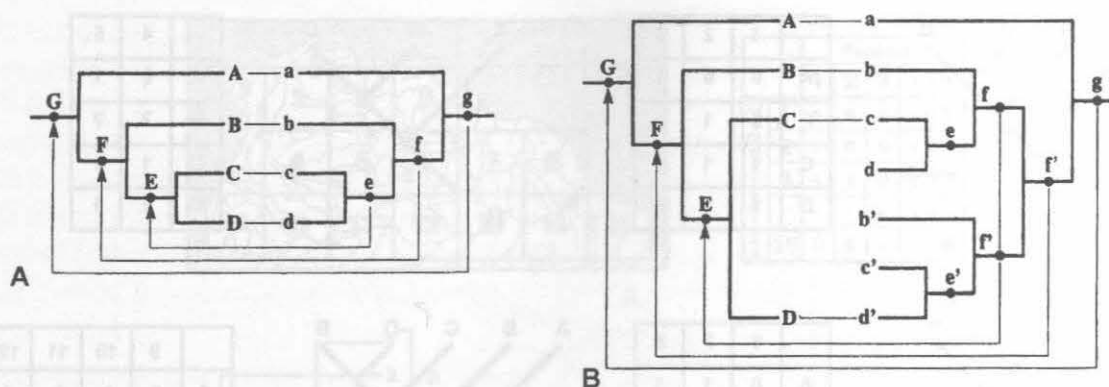


Figura 16.16 Árvore reconciliadas. (A) Reconciliação entre um cladograma de áreas (com letras minúsculas) e seu cladograma geral de áreas (com letras maiúsculas). (B) Exemplo mais complexo mostrando que uma duplicação é postulada para reconciliar as árvores (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

b) substituir nos cladogramas taxonômicos os *taxa* terminais pelas áreas onde eles ocorrem, produzindo cladogramas de áreas;

c) reconciliar os cladogramas particulares de áreas aplicando os seguintes critérios - Duplicações (número de vezes que se deve duplicar um clado), Folhas adicionadas [diferença no número de nós dos cladogramas (=itens de erro)], Perdas (número de nós "perdidos");

d) obter o cladograma geral de áreas que minimize tais critérios para o conjunto de cladogramas de áreas. Os resultados obtidos devem ser contrastados com hipóteses geológicas correntes sobre origem e evolução de bacias sedimentares e deriva continental.

O programa COMPONENT versão 2.0 (Page, 1993a) é o indicado para o processamento e análise dos dados paleobiogeográficos.

Análise Parcimonômica de Brooks

A Análise Parcimonômica de cladogramas do tipo *taxon/área*, correntemente designada como BPA ("Brooks Parsimony Analysis"), foi proposta por Wiley (1988), tendo como base as idéias originalmente desenvolvidas por Brooks (1985) em estudos de Ecologia Histórica, abordando as relações entre hospedeiro/parasita.

BPA é baseada na suposição 0, de forma que aceita as relações dos cladogramas originais de áreas. As áreas ocupadas por *taxa* com ampla distribuição geográfica indicam monofiletismo dessas áreas. Mas ao contrário da suposição 0, BPA considera áreas au-

sentes como não informativas ao invés de primitivamente ausentes.

Os procedimentos básicos da BPA consistem em (figura 16.17):

a) construir matrizes do tipo áreas *versus* componentes por codificação binária (presença/ausência), com base em todos os cladogramas de *taxa/áreas* levados em consideração;

b) aplicar o algoritmo de parcimônia de Wagner com o programa Hennig 86;

c) obter cladograma geral de áreas.

Análise Parcimonômica de Endemismos

O método foi proposto por Rosen (1988) em um contexto paleontológico. Permite analisar informação histórica contida na distribuição geográfica de grupos taxonômicos a partir de uma matriz do tipo *taxa versus áreas* (ou localidades). As áreas são tratadas como *taxa* e os *taxa* como caracteres. A raiz do cladograma é determinada em função de uma área hipotética codificada com zeros. Um algoritmo de parcimônia é empregado na construção de cladogramas de áreas (figura 16.18).

O método permite uma interpretação da história da ocupação da área por *taxa* ao longo do tempo geológico, mas ignora relações de parentesco entre os *taxa*.

Fósseis, Sistemática e Reconstrução Paleobiogeográfica

A importância dos fósseis em estudos de Biogeografia Histórica foi (e continua sendo) um tema

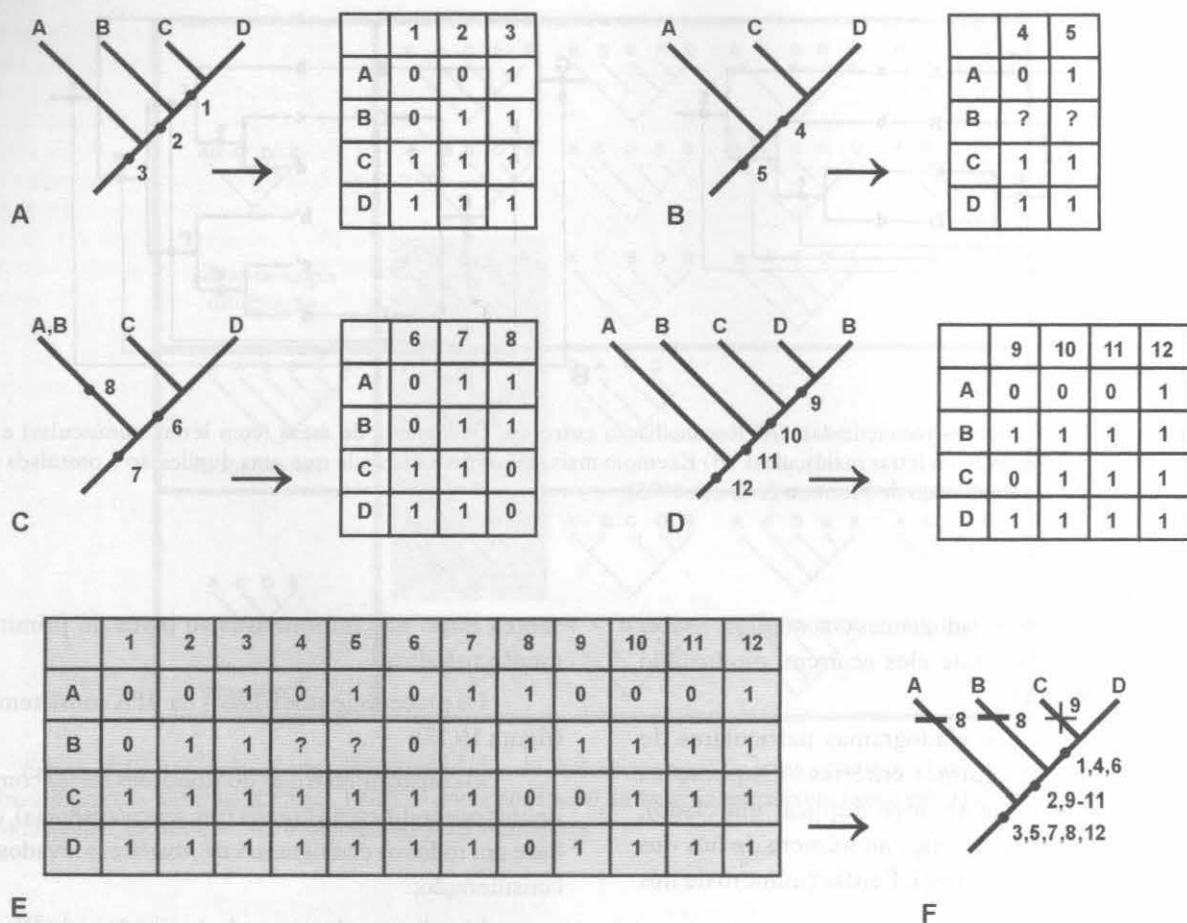


Figura 16.17 Análise Parcimoniosa de Brooks. (A) Cladograma de áreas completo. (B) Cladograma de áreas sem uma determinada área, condição indicada na matriz com uma marca de questão ("?"). (C) Cladograma de áreas com um *taxon* de ampla distribuição, presente em duas áreas (A e B). (D) Cladograma de áreas com uma distribuição redundante (dois *taxa* na área B). (E) Matriz geral de dados contendo áreas *versus* componentes. (F) Cladograma geral de áreas obtido da matriz geral de dados mediante a aplicação do algoritmo de parcimônia de Wagner (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

bastante debatido entre paleontólogos e neontólogos. De um lado, alguns pesquisadores, tais como Patterson (1981), postulam que dificilmente os fósseis mudariam substancialmente uma hipótese filogenética proposta com base apenas em *taxa* recentes. Já Grande (1985) aponta algumas contribuições relevantes dos fósseis na Sistemática e Biogeografia.

Os fósseis auxiliam na determinação da idade mínima de um *taxon*, ou seja, o seu registro mais antigo conhecido, podendo auxiliar na calibragem de eventos cladogenéticos (figura 16.19). Eles possibilitam também o reconhecimento de *taxa* afins que, dependendo do seu estado de preservação, podem gerar informações anatômicas (por exemplo, caracteres intermediários) e ecológicas complementares. Estes *taxa* adicionais po-

dem também ampliar o conhecimento sobre a extensão da área de distribuição.

O registro fóssil é sabidamente incompleto. Alguns organismos foram privilegiados em processos de fossilização em detrimento de outros, de modo que a história de um *taxon* e de sua área de distribuição será sempre parcialmente conhecida.

Um bom exemplo de aplicação da Sistemática e Biogeografia de grupos extintos como pré-requisito para a formulação de hipóteses paleogeográficas é apresentado por Corrêa de Vasconcellos (2000). Este autor utilizou corais rugosos bentônicos (não hermatípicos) encontrados no Carbonífero da Bacia do Amazonas para corroborar a presença de um mar epicontinental na região da atual Amazônia e uma

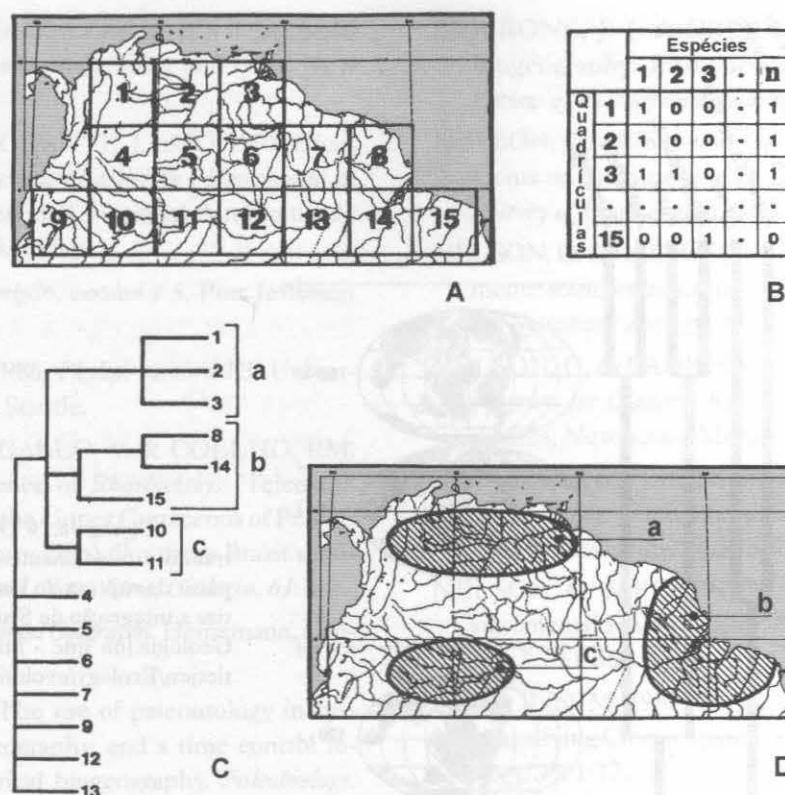


Figura 16.18 Análise Parcimonômica de Endemismos. (A) Mapa da região norte da América do Sul dividido em 15 quadrículas. (B) Matriz de dados mostrando espécies por quadrículas. (C) Cladograma das quadrículas obtidos por parcimônia de Wagner. (D) Reconstituição das áreas de endemismo (a-c) com base nos grupos do cladograma (segundo Morrone & Crisci, 1995).

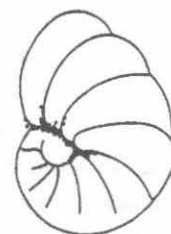
conexão marinha com a Laurásia. Até então, as evidências eram intuitivas e fundamentadas em dados paleoecológicos e geológicos.

Referências

- ARRATIA, G. 1994. Phylogenetic and paleogeographic relationships of the varasichthyid group (Teleostei) from the Late Jurassic of Central and South America. *Revista Geologica de Chile*, 21(1): 119-165.
- BROOKS, D.R. 1985. Historical Ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 660-680.
- BROOKS, D. R. & McLennan, D. 1991. *Phylogeny, Ecology and Behaviour*. University of Chicago Press, Chicago. 434 p.
- BROWNE, J. 1983. *The Secular Ark: Studies in the History of Biogeography*. Yale University Press, New Haven and London. 273 p.
- BRUNDIN, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance as evidenced by midges. *Kunglia Svenska Vetenskapakademiens Handlingar* (series 4), 11: 1-472.
- BRUNDIN, L. 1981. Croizat's panbiogeography versus phylogenetic biogeography. *Systematic Zoology*, 24: 94-158.
- BRUNDIN, L. 1988. Phylogenetic Biogeography. In: MYERS, A.A. & GILLER, P.S. (eds.). *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, London, p. 343-369.
- CABRERA, A.L. & WILLINK, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Organización de los Estados Americanos (OEA), Serie de Biología, Monogr. No. 13, Washington, D.C. 117 p.
- CANDOLLE, A.P. de 1820. *Essai élémentaire de géographie botanique*. In: Dictionnaire des Sciences Naturelles, vol. 18. Flevrault, Strasbourg.
- CORRÊA DE VASCONCELLOS, A. 2000. Bacia do Amazonas - Uma via marítima durante o Carbonífero

FORAMINÍFEROS

Claudia Gutterres Vilela



Os microfósseis são restos fossilizados de organismos invisíveis a olho nu, estudados com o auxílio de uma lupa ou microscópio. Vários especialistas consideram microfósseis apenas os indivíduos estudados por inteiro com a ajuda de um recurso óptico, outros incluem fragmentos de indivíduos macroscópicos, tais como dentes, espinhos e escamas, também no grupo dos microfósseis. A primeira definição é aqui reconhecida como a mais adequada, podendo-se encontrar neste grupo alguns protistas, artrópodes, esporos e grãos de pólen. Os microfósseis são encontrados em abundância em sedimentos marinhos, lacustres ou fluviais. O que se preserva destes organismos são suas carapaças e esqueletos formados de minerais, ou revestimentos orgânicos muito endurecidos. Entre os protistas destacam-se os foraminíferos, radiolários, diatomáceas, nanofósseis e dinoflagelados. No grupo dos artrópodes estão incluídos os ostracodes e conchostráceos. Os palinómorfs são estudados na Palinologia e destacam-se por apresentar uma característica comum, apesar de pertencerem a grupos taxonômicos bem distintos: possuem um revestimento orgânico muito resistente ao ataque de ácidos. Incluem os esporos, grãos de pólen, dinoflagelados, quitinozoários e acritarcas.

A abundância e larga distribuição geográfica dos microfósseis, bem como a rápida evolução através do

tempo geológico, permitem estudos bastante precisos, como a datação e correlação dos sedimentos. Para isto, determinam-se biozonas, que são caracterizadas pela ocorrência de um determinado fóssil ou grupo de fósseis em camadas de rochas sedimentares.

A determinação de paleoambientes pode ser bem detalhada com o estudo dos microfósseis. Eles indicam com precisão a profundidade, salinidade e temperatura, bem como a energia do meio, características do substrato e níveis de oxigênio, permitindo a reconstituição ambiental da área estudada.

Os microfósseis podem ser coletados em afloramentos ou em amostras de perfurações do subsolo através de testemunhadores, sendo fácil o seu manuseio e transporte. Em uma pequena amostra de sedimento pode existir um grande número de exemplares, tornando o seu estudo prático, confiável e eficaz.

Os microfósseis estudados nos próximos capítulo são protistas, isto é, unicelulares portadores de um núcleo individualizado (eucariotas). Os protistas são reconhecidos segundo o tipo de aparelho locomotor:

- foraminíferos – se locomovem através de prolongamentos citoplasmáticos chamados pseudópodes;

- radiolários – emitem pseudópodes finos e rígidos, chamados filópodes;
- diatomáceas – não possuem organela locomotora;
- nanofósseis – diminutas placas calcárias que constituem os cocolitoforídeos, os quais movem-se através de flagelos;
- tintinídeos e calpionelídeos – locomovem-se através de cílios.

Estes grupos de microfósseis apresentam diferenças bem pronunciadas, tais como a presença de pigmentos fotossintetizantes, que ocorrem nas diatomáceas e cocolitoforídeos, permitindo que eles realizem a fotossíntese. Diferenciam-se ainda pelos constituintes minerais de suas carapaças ou esqueletos. Neste capítulo serão abordados os foraminíferos.

Os foraminíferos são protistas bentônicos ou planctônicos que surgiram no Cambriano, portanto há cerca de 570 milhões de anos, e vivem até o Recente, sobretudo em ambientes marinhos. Possuem uma carapaça ou **teca** de forma variada, composta por carbonato de cálcio, aglutinada por partículas do sedimento em que vivem ou, mais raramente, orgânica ou silicosa. A teca é formada por uma ou várias **câmaras** que se intercomunicam através de uma ou mais aberturas, chamadas de **forâmen**.

Os foraminíferos bentônicos podem ser fixos ao substrato (sésseis) ou móveis (vágeis); epifaunais (vivem sobre os sedimentos) ou infaunais (vivem dentro dos sedimentos). Os móveis movimentam-se com a emissão dos pseudópodes. Estes são finos e anastomosados, apresentando uma textura granular. Para a sua alimentação, os foraminíferos emitem os pseudópodes para fora da carapaça formando uma rede para a captura de partículas de matéria orgânica, diatomáceas ou outros pequenos organismos. O alimento é absorvido através de correntes de protoplasma formadas desde os pseudópodes até o interior da teca. Para a excreção, o processo é inverso (Boersma, 1978). Os planctônicos podem migrar pela coluna d'água, provavelmente através de variações no conteúdo gasoso do seu protoplasma.

A reprodução dos foraminíferos pode ser assexual ou sexual, sendo que a assexual está sempre presente, e a sexual pode ocorrer ou não. Havendo os dois modos de reprodução, temos uma alternância de gerações assexual e sexual. Na fase assexual há a simples divisão de um indivíduo em vários. Estes crescem e os adultos, na fase sexual, produzem gametas biflagelados,

que se unem aos pares formando um ovo ou zigoto. O zigoto cresce originando um indivíduo que vai se reproduzir assexualmente, fechando-se o ciclo (figura 17.1).

Para o seu crescimento, os foraminíferos projetam uma parte do citoplasma para fora da última câmara através da abertura, como um molde onde se dará a adição de minerais para a formação da nova câmara. Este processo já foi acompanhado em laboratório, completando-se em quatro horas (Boersma, 1978).

Muitas vezes o crescimento da teca é feito em vários estágios que apresentam variações no enrolamento ou disposição das câmaras. Neste caso, formas jovens ou neânicas são bem diferentes de formas adultas (figura 17.2).

Pode-se observar a vital importância dos pseudópodes para os foraminíferos, não só para locomoção ou fixação, mas também para a alimentação, construção de sua teca e proteção. Através deles os foraminíferos interagem com o meio (Goldstein, 1999).

Composição e Morfologia

As tecas da grande maioria dos foraminíferos podem ser aglutinantes ou formadas por carbonato de cálcio, isto é, calcárias.

a) Aglutinantes (aglutinadas ou arenosas)

Podem aglutinar partículas variadas como grãos de areia, fragmentos calcários de outras carapaças ou conchas, e espículas de esponja, que são cimentadas sobre uma camada orgânica (figura 17.3).

b) Calcárias

São as mais comuns, formadas de minerais de carbonato de cálcio (principalmente calcita). Conforme a disposição dos cristais de calcita, as tecas calcárias podem ser microgranulares, lamelares ou porcelanosas (figura 17.3). Frequentemente, nas carapaças lamelares, a disposição orientada dos cristais de calcita (de maneira perpendicular à curvatura da teca) produz uma aparência hialina ou translúcida que, no entanto, pode ser mascarada pela presença de poros e ornamentos. Nas carapaças porcelanosas, os cristais de calcita possuem uma disposição aleatória, produzindo uma aparência de porcelana ou leitosa. Os foraminíferos do início do

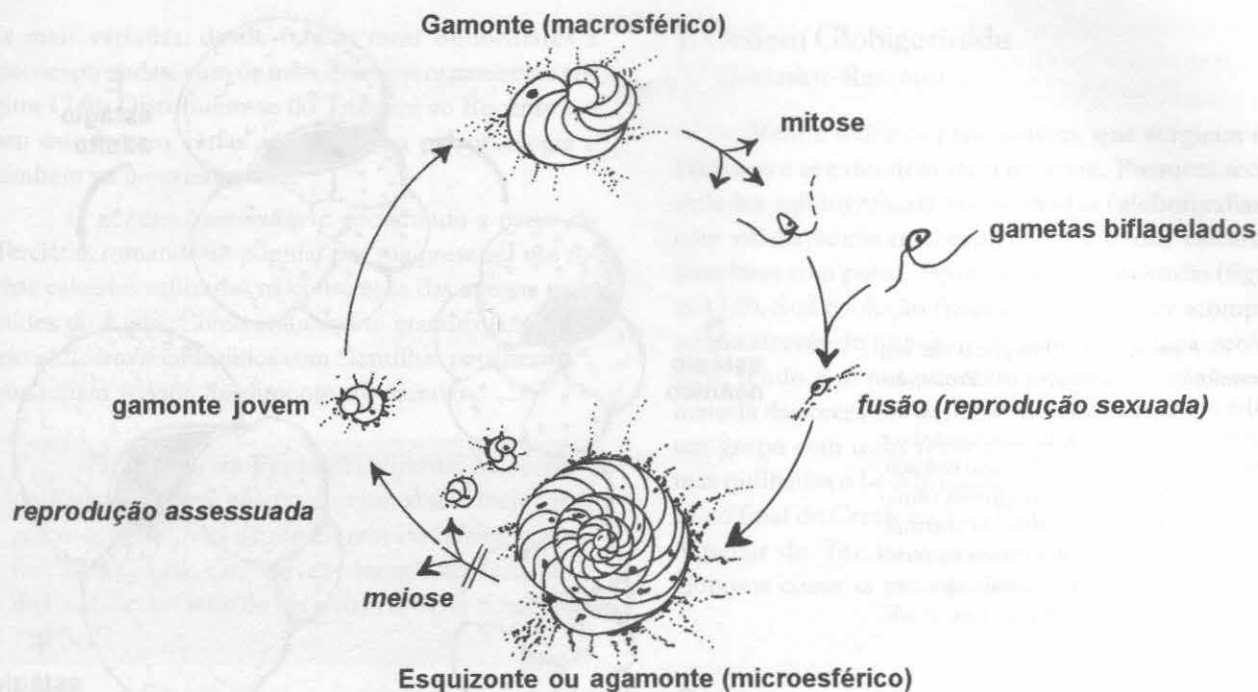


Figura 17.1 Reprodução dos foraminíferos: alternância de gerações sexual (forma macrosférica, prolóculo grande, menor número de câmaras) e assexual (forma microsferica, prolóculo pequeno, maior número de câmaras). Prolóculo: primeira câmara (modificado de Brasier, 1980).

Paleozóico possuíam apenas tecas aglutinantes. Mais tarde, durante o Paleozóico, surgiram as tecas microgranulares, características da extinta ordem Fusulinida, que podem ser consideradas como um elo entre os aglutinantes e os calcários lamelares ou porcelanosos (Boersma, 1978).

As carapaças dos foraminíferos podem ter inúmeras formas e apresentar vários elementos. As câmaras são limitadas por linhas de sutura. As aberturas podem ser simples ou múltiplas, através das quais ocorre a comunicação do organismo com o meio, servindo para alimentação, trocas gasosas e locomoção (figuras 17.4 e 17.5).

Segundo o número de câmaras, as tecas podem ser uniloculares, com uma só câmara, ou pluriloculares, com mais de uma câmara. Os foraminíferos pluriloculares podem ser retos ou enrolados, sendo que cada um dos tipos acima apresenta subdivisões (figura 17.6).

Classificação

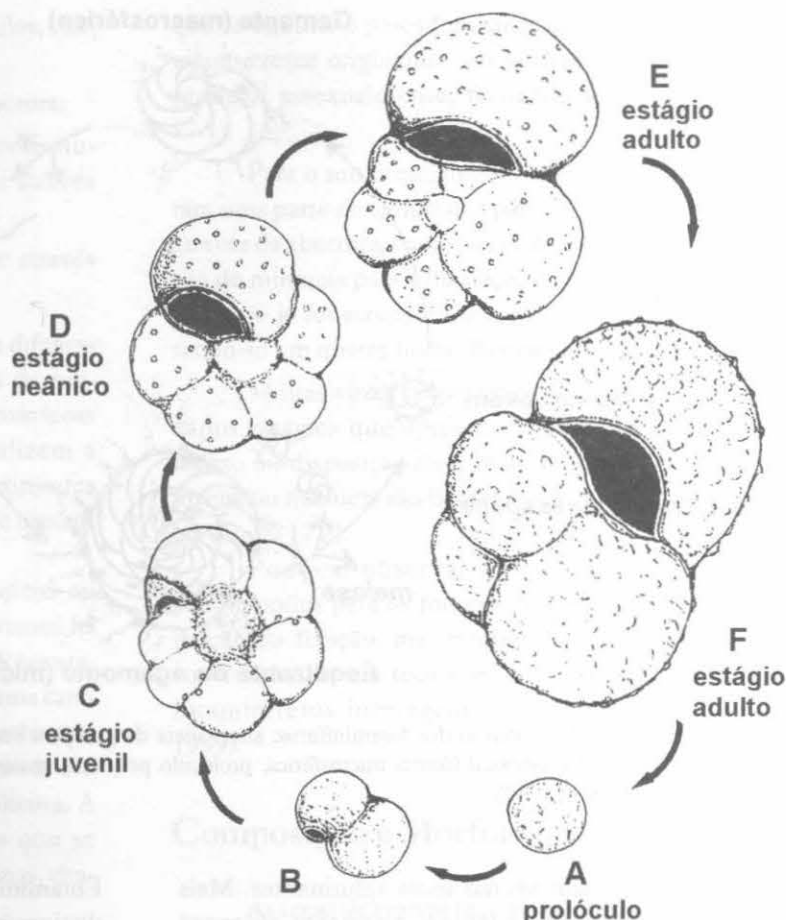
A classificação aqui adotada está descrita em Sen Gupta (1999). Os foraminíferos pertencem ao grupo informal dos protistas e estão reunidos na classe

Foraminifera. Esta classe inclui várias ordens que se distinguem, basicamente, por diferenças nos constituintes da teca, além de outras características como o hábito bentônico ou planctônico, o tipo de enrolamento das câmaras e a ocorrência no tempo geológico (Loeblich & Tappan, 1988).

A variedade de formas e estruturas da teca em geral e dos seus elementos torna a classificação dos foraminíferos muito complexa mas, ao mesmo tempo, facilita a distinção dos *taxa*. Para a determinação das famílias, gêneros e espécies leva-se em conta, por exemplo, o número e o formato das câmaras, as linhas de sutura, a forma, número e posição da(s) abertura(s) e os tipos de ornamentos.

Algumas dificuldades na sistemática dos foraminíferos podem surgir, como os estágios de crescimento da teca. Deste modo, formas jovens ou neônicas muitas vezes são bem diferentes de formas adultas, causando classificações em espécies distintas para estas formas (figura 17.2). A sinonímia, isto é, a denominação de várias espécies diferentes quando, na realidade, temos apenas uma, é um problema que deve ser considerado por todo pesquisador. Ao se "criar" uma espécie nova, o pesquisador atualmente deve realizar uma revisão exaustiva e minuciosa em busca de classificações já

Figura 17.2 Ontogenia de um foraminífero planctônico: (A) Prolóculo. (B) Adição da segunda câmara. (C) Estágio juvenil, câmaras de mesmo tamanho e enrolamento espiral. (D) Estágio neânico, aumento de tamanho das últimas câmaras, deslocamento da posição da abertura. (E e F) Estágios adultos, câmaras muito grandes, e paredes bem calcificadas e ornamentadas (modificado de Lee *et alii*, 1991).



existentes. O trabalho de se esclarecer sinonímias deve tornar-se mais importante que a determinação de novas espécies.

Abaixo relacionam-se as ordens mais numerosas, descritas de modo bem resumido.

Entre os aglutinantes citamos as seguintes ordens:

A. Ordem Textulariida

B. Ordem Lituolida

C. Ordem Trochamminida

Os foraminíferos aglutinantes surgiram no Cambriano e existem até o Holoceno, englobando desde formas aglutinantes simples e uniloculares, tubulares ou ramificadas até seres mais complexos, troco-espiralados (figura 17.7).

Entre os calcários citamos:

D. Ordem Miliolida

(Carbonífero–Recente)

Possuem paredes porcelanosas, e a maioria apresenta enrolamento miliolidiforme (figura 17.7).

E. Ordem Fusulinida

(Ordoviciano–Triássico)

Esta ordem possui importantes fósseis-guia durante o Paleozóico, principalmente no Carbonífero e no Permiano, em todos os continentes, exceto na Austrália e Antártida. Reúne foraminíferos bentônicos com tecas microgranulares que apresentam um enrolamento característico, formado por câmaras divididas em camaretas (figura 17.8).

No Brasil, na Formação Itaituba, Carbonífero da Bacia do Amazonas, ocorrem os gêneros *Fusulinella* e *Millerella*, fósseis-guia que dataram com precisão estas camadas (Petri, 1952; Savini & Altiner, 1989)

F. Ordem Lagenida

G. Ordem Buliminida

H. Ordem Rotaliida

Estas ordens englobam o maior número de gêneros. Possuem tecas calcárias lamelares e morfologias

as mais variadas, desde formas retas uniloculares a trocoespiraladas, com os mais diversos ornamentos (figura 17.9). Distribuem-se do Triássico ao Recente e o seu estudo tem várias aplicações na paleoecologia e também na bioestratigrafia.

O gênero *Nummulites* é encontrado a partir do Terciário, tornando-se popular por sua presença nas rochas calcárias utilizadas na construção das antigas pirâmides do Egito. Como eram muito grandes (centimétricos), foram confundidos com “lentilhas petrificadas”, que teriam servido de alimento aos escravos.

No Brasil, na Formação Pirabas, Mioceno do Estado do Pará, encontra-se em abundância um macro-foraminífero de até 20 mm de tamanho, da família Soritidae, também encontrado no Terciário do Caribe e do Golfo do México (Vicalvi & Ferreira, 1992).

I. Ordem Globigerinida

(Jurássico–Recente)

Reúne todos os planctônicos, que surgiram no Jurássico e se estendem até o Recente. Possuem tecas infladas (globigerinas) ou quilhadas (globorotalias), com enrolamento trocoespiralado, paredes calcárias lamelares com poros, espinhos, rugas e pústulas (figura 17.9). Sua evolução filogenética pode ser acompanhada através de linhagens ao longo do tempo geológico, sendo que nos períodos Jurássico e Cretáceo a maioria das tecas era bem diferente das atuais. Havia um grupo com tecas retas alongadas, bem como formas quilhadas e bem ornamentadas que extinguíram-se no final do Cretáceo e no Paleoceno (figura 17.10). A partir do Terciário predominaram planctônicos globosos como as globigerinas.

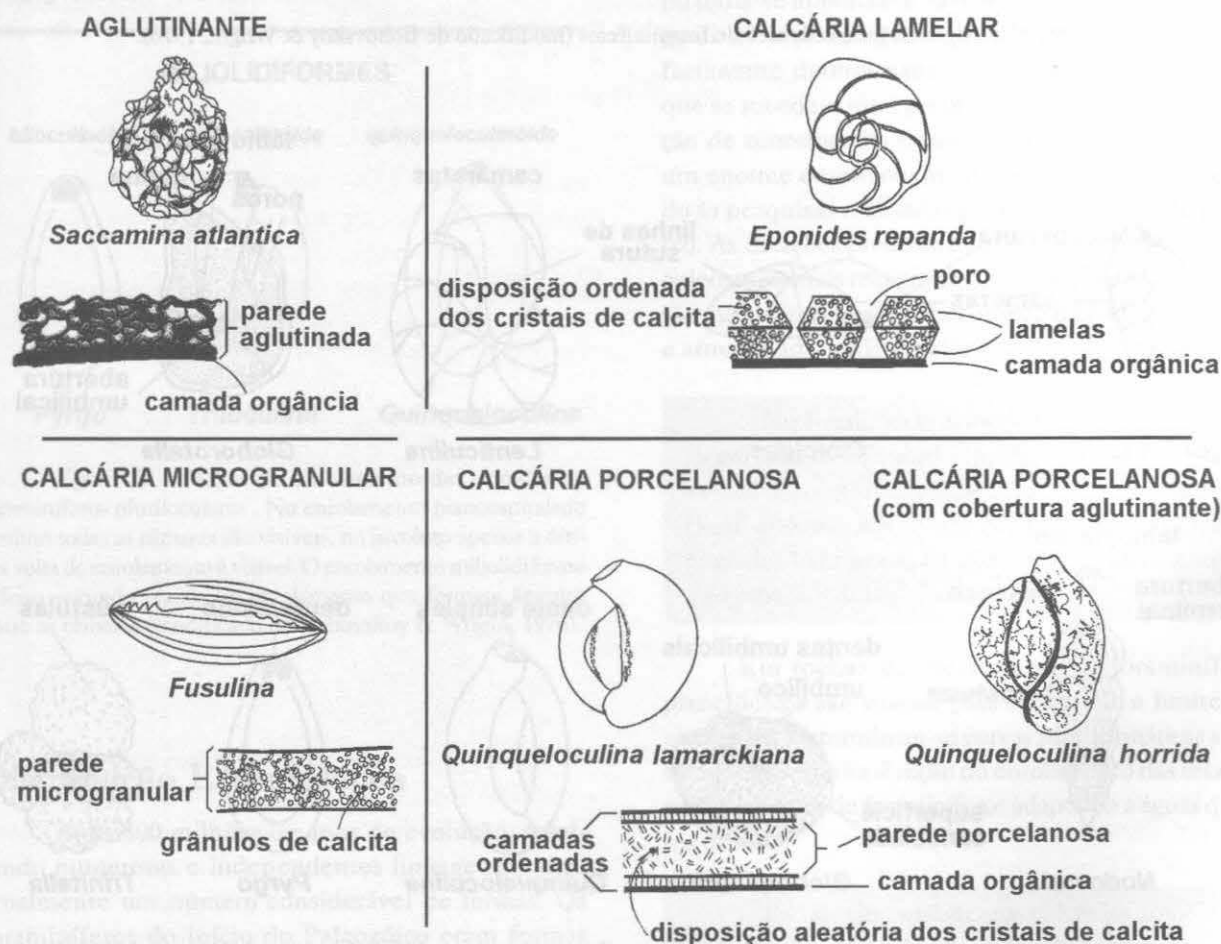


Figura 17.3 Constituição da teca de foraminíferos; estrutura interna das paredes (modificado de Brasier, 1980; Vilela, 1993).



Figura 17.4 Algumas formas da teca de foraminíferos (modificado de Boltovskoy & Wright, 1976).

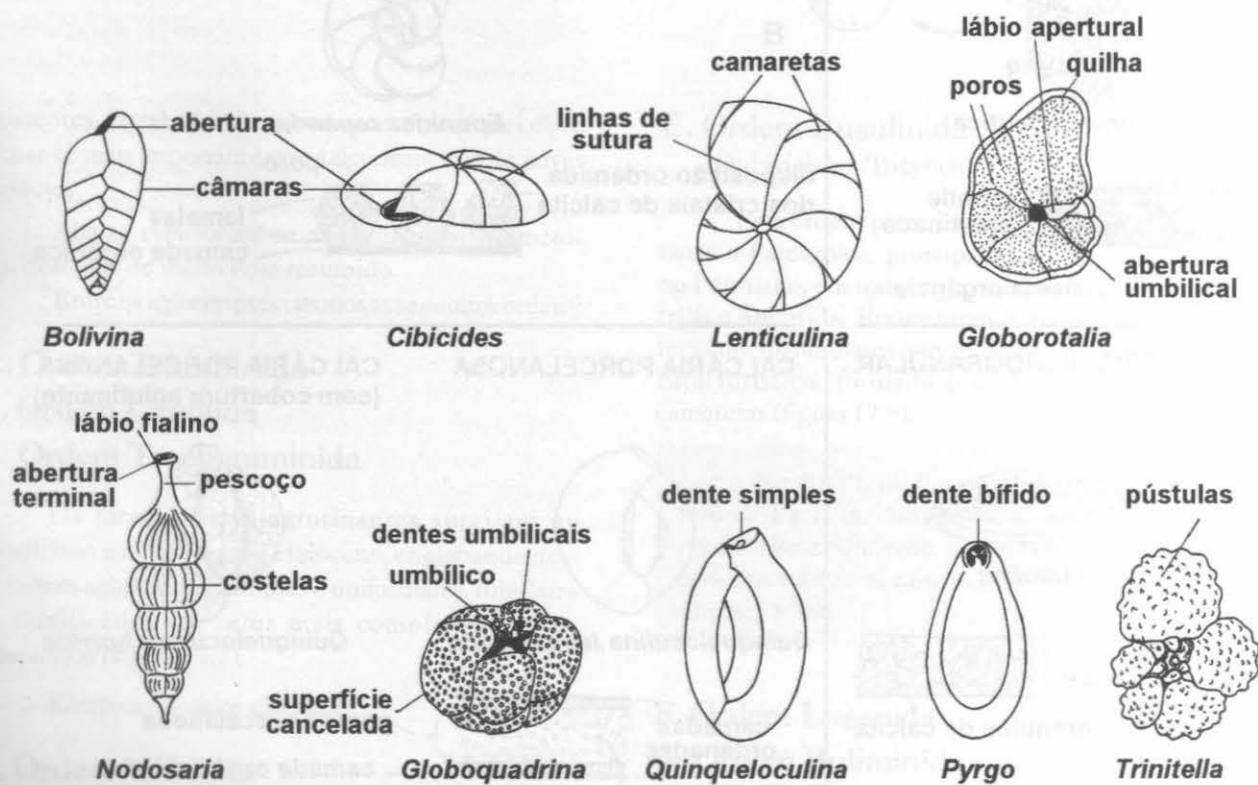


Figura 17.5 Elementos principais da teca de foraminíferos: câmaras, camaretas, linhas de sutura, abertura, umbílico. Ornamentos: quilhas, poros, costelas, pústulas. Estruturas da abertura: lábios apertural e fialino; dentes umbilicais, simples e bifido (modificado de Boltovskoy & Wright, 1976).

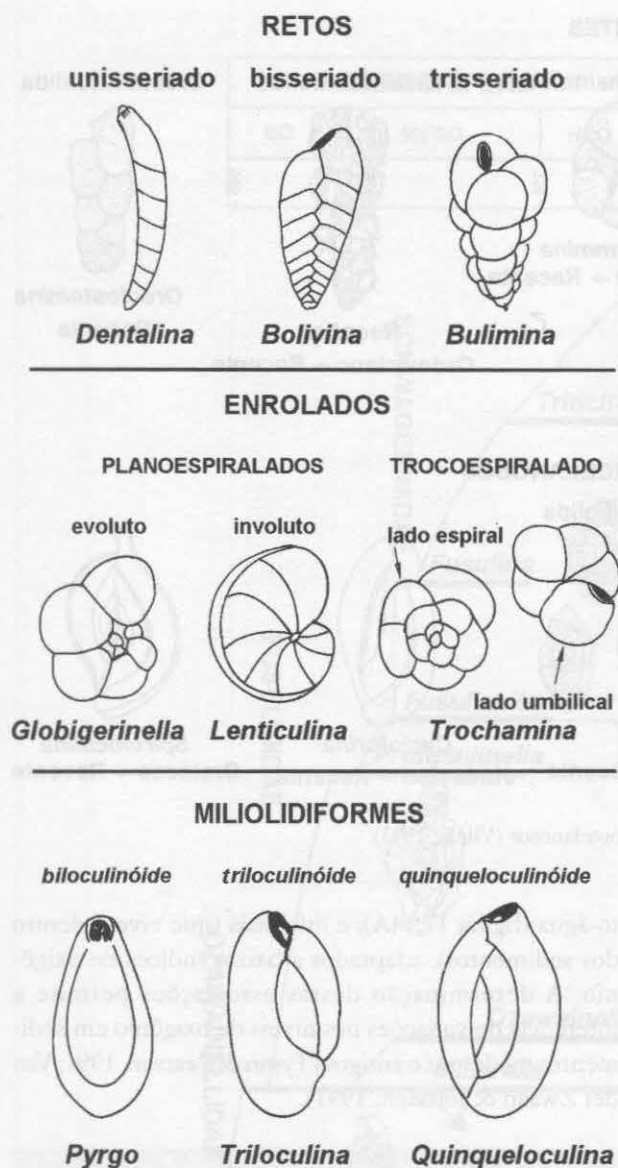


Figura 17.6 Tipos de enrolamento das câmaras de foraminíferos pluriloculares. No enrolamento planoespiralado evoluto todas as câmaras são visíveis, no involuto apenas a última volta do enrolamento é visível. O enrolamento miliolidiforme é feito segundo planos de enrolamento que formam ângulos entre as câmaras (modificado de Boltovskoy & Wright, 1976).

Distribuição Estratigráfica

Após 500 milhões de anos de evolução, resultando numerosas e independentes linhagens, existe atualmente um número considerável de formas. Os foraminíferos do início do Paleozóico eram formas simples, aglutinantes uniloculares com uma única abertura. Durante o Paleozóico, desenvolveram-se as ca-

rapaças microgranulares (ordem Fusulinida), que já apresentavam um alto grau de complexidade no enrolamento das câmaras, ao lado de aglutinantes mais complexos. Enquanto que os microgranulares extinguíram-se no Triássico, os aglutinantes existem até hoje, englobando um grande número de *taxa*. Durante o Paleozóico médio surgiram os primeiros calcários porcelanosos, pertencentes à ordem Miliolida, que se estendem até o Recente. Os calcários lamelares, que englobam várias ordens, apareceram no Permo-Triássico e ocorrem até o Recente. Todas essas formas eram bentônicas, pois os foraminíferos planctônicos (ordem Globigerinida), surgiram somente no Jurássico e vêm até o Recente (figura 17.11).

Aplicações

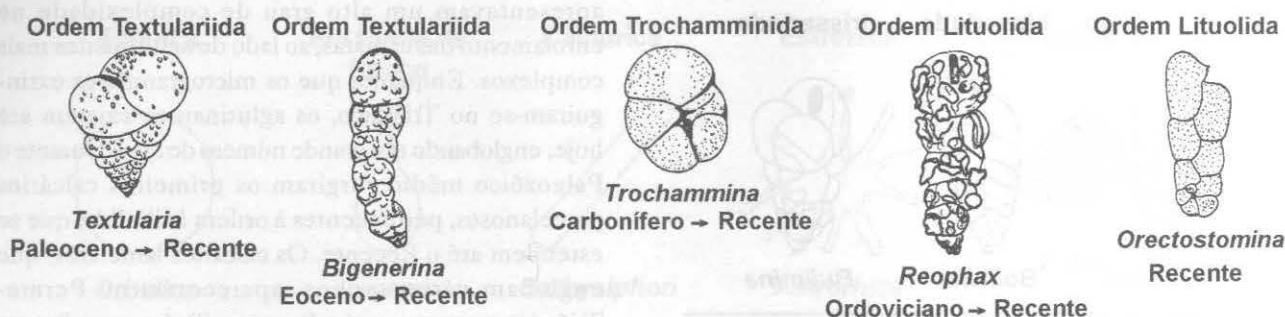
Os foraminíferos bentônicos são muito utilizados em datações de rochas do Paleozóico. Com o surgimento dos planctônicos a partir do Jurássico, este grupo torna-se importante na bioestratigrafia, devido à larga distribuição geográfica das espécies e às linhagens facilmente determinadas nas camadas estratigráficas que se sucedem num pacote sedimentar. A determinação de zoneamentos bioestratigráficos (biozonas) teve um enorme desenvolvimento em todo o mundo devido às pesquisas realizadas pelas companhias de petróleo. As datações precisas, bem como as determinações paleoambientais realizadas com base nos foraminíferos, são muito úteis no reconhecimento de rochas geradoras e armazenadoras de petróleo.

No Brasil, reconstituições paleogeográficas foram feitas com a ajuda dos foraminíferos em várias bacias costeiras como a de Sergipe-Alagoas (Koutsoukos *et alii*, 1993). Nesta bacia foram reconhecidas 16 biozonas de foraminíferos planctônicos e bentônicos durante o Cretáceo.

Em rochas do Pleistoceno, os foraminíferos planctônicos são usados para se definir o limite das glaciações. Determinam-se curvas paleoclimáticas a partir de mudanças na direção do enrolamento das tecas ou nas associações de foraminíferos adaptadas a águas quentes ou frias.

Estudos em sedimentos coletados através de testemunhos na plataforma e no talude do Rio Grande do Sul determinaram a construção de curvas

AGLUTINANTES



CALCÁRIOS PORCELANOSOS



Figura 17.7 Alguns gêneros de foraminíferos aglutinantes e porcelanosos (Vilela, 1993).

paleoclimáticas no Pleistoceno (figura 17.12), indicadas pela variação da microfauna de foraminíferos planctônicos e bentônicos (Vicalvi, 1977; Rodrigues & Carvalho, 1980).

O estudo da ecologia dos foraminíferos bentônicos atuais é muito importante para a determinação paleoambiental. As associações de foraminíferos são controladas pelas variações ambientais, tais como: profundidade, temperatura, salinidade, substrato, oxigênio e nutrientes. O estudo destas associações permite a criação de modelos de distribuição no Recente que podem ser adaptados a ambientes semelhantes do passado geológico (figura 17.13).

A morfologia dos foraminíferos bentônicos pode estar relacionada ao meio em que vivem, isto é, a sua posição epifaunal ou infaunal no sedimento, auxiliando na interpretação do ambiente (Corliss & Chen, 1988; Jorissen, 1999). Existe uma distribuição relacionada com níveis de oxigênio em substratos argilosos. Em sedimentos lamosos ricos em matéria orgânica os foraminíferos distribuem-se em microhabitats preferenciais. Formam-se associações de epifaunais, característicos de sedimentos oxigenados, na interface sedimen-

to-água (figura 17.14A); e infaunais (que vivem dentro dos sedimentos), adaptados a baixos índices de oxigênio. A determinação destas associações permite a inferência de variações nos níveis de oxigênio em sedimentos modernos e antigos (Tyson & Pearson, 1991; Van der Zwaan & Jorissen, 1991).

Na foz do rio Amazonas, em sedimentos lamosos muito fluidos da plataforma média (37 m de profundidade), encontramos uma associação epifaunal/infaunal rasa à superfície dos sedimentos, e nenhum exemplar em camadas mais profundas dos sedimentos (figura 17.14B). Estes resultados podem estar relacionados à dinâmica sedimentar (Vilela, 1993; Vilela, 1995).

As espécies de foraminíferos planctônicos também sofrem variações em relação à profundidade, temperatura e salinidade. No fundo dos oceanos, em regiões não sujeitas ao transporte por correntes, são encontradas as vasas de foraminíferos planctônicos, constituídas por milhões de carapaças que se depositam, vindas da massa d'água. Muitos sedimentos marinhos carbonáticos do Paleozóico e Mesozóico formaram-se a partir de vasas.

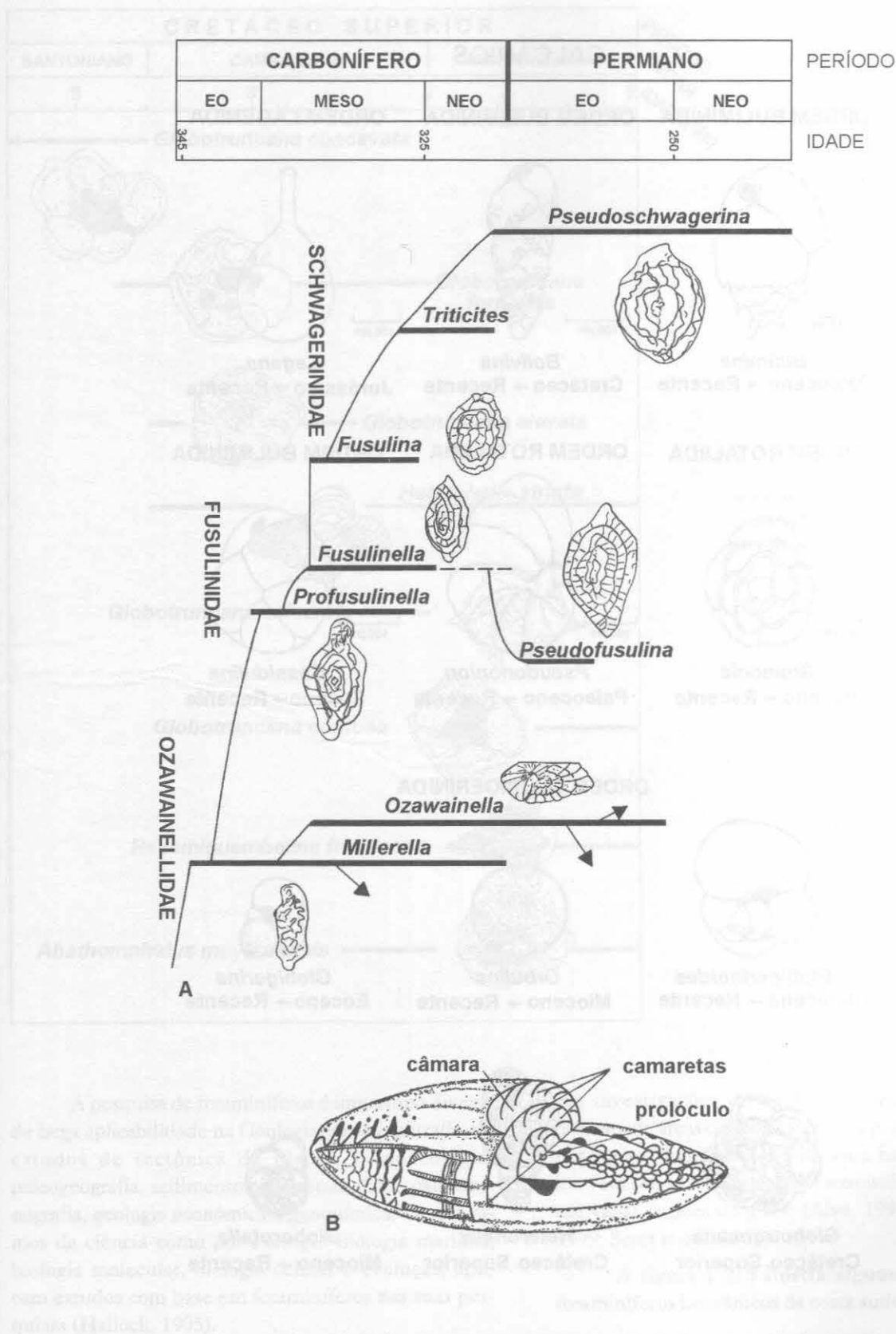
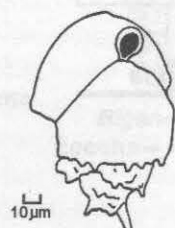


Figura 17.8 Ordem Fusulinida: (A) Relações filogenéticas de alguns gêneros de foraminíferos do Neopaleozóico (Boersma, 1978). (B) Esquema da teca, enrolamento planoespiralado fusiforme (Brasier, 1980).

CALCÁRIOS

ORDEM BULIMINIDA



Bulimina
Paleoceno → Recente

ORDEM BULIMINIDA



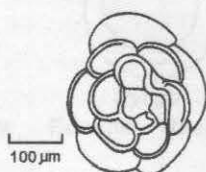
Bolivina
Cretáceo → Recente

ORDEM LAGENIDA



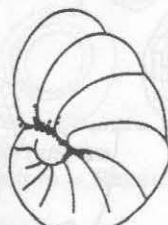
Lagena
Jurássico → Recente

ORDEM ROTALIIDA



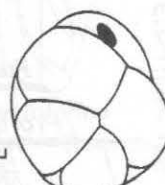
Ammonia
Mioceno → Recente

ORDEM ROTALIIDA



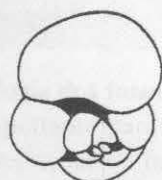
Pseudononion
Paleoceno → Recente

ORDEM BULIMINIDA

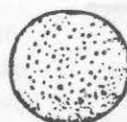


Cassidulina
Eoceno → Recente

ORDEM GLOBIGERINIDA



Globigerinoides
Oligoceno → Recente



Orbulina
Mioceno → Recente



Globigerina
Eoceno → Recente



Globotruncana
Cretáceo Superior



Heterohelix
Cretáceo Superior



Globorotalia
Mioceno → Recente

Figura 17.9 Alguns gêneros de foraminíferos calcários bentônicos (Vilela, 1993) e planctônicos, ordem Globigerinida (modificado de Brasier, 1980).

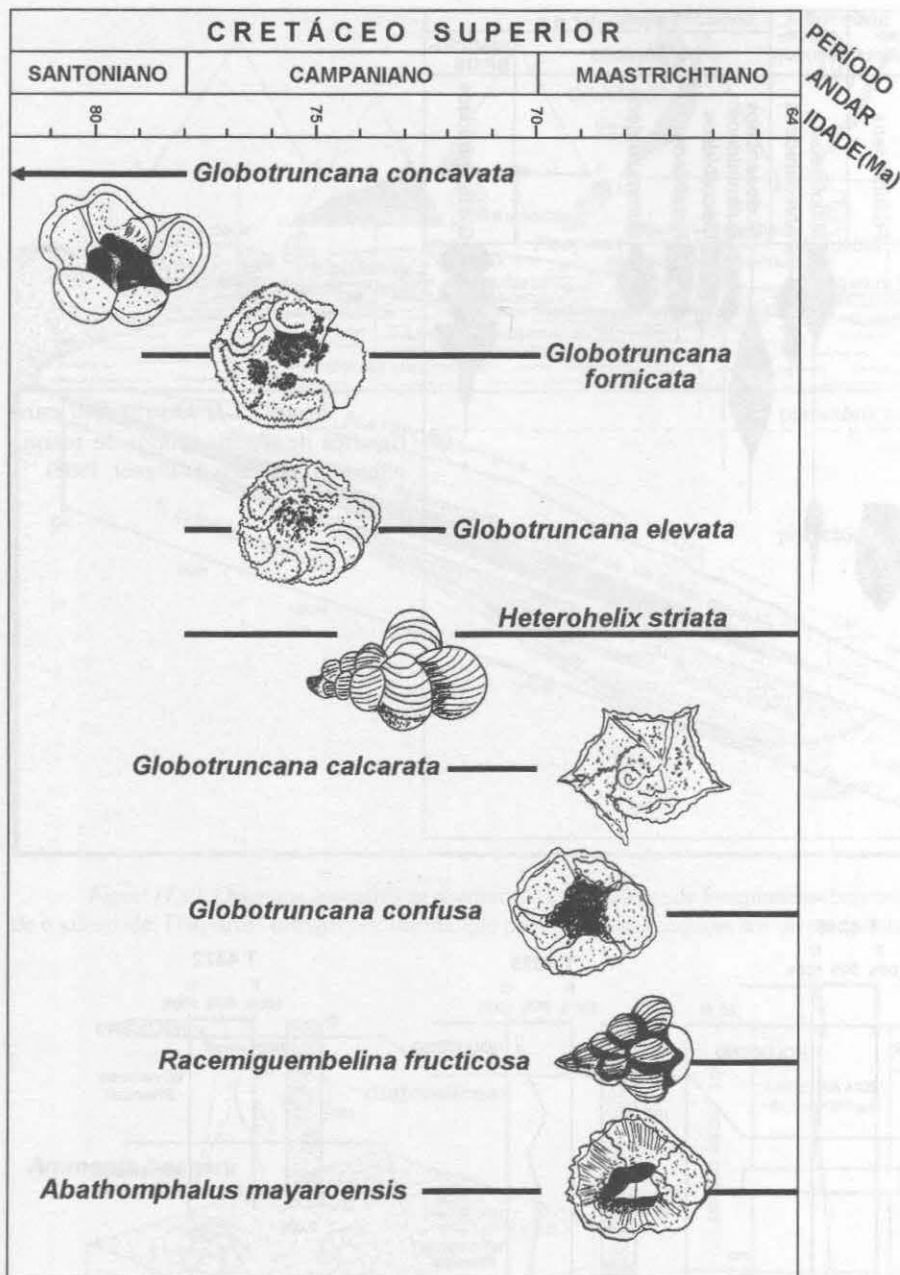


Figura 17.10 Distribuição estratigráfica de algumas espécies de foraminíferos planctônicos do Cretáceo (modificado de Boersma, 1978).

A pesquisa de foraminíferos é um campo diverso de larga aplicabilidade na Geologia, sendo utilizada em estudos de tectônica de placas, paleoecologia, paleogeografia, sedimentologia, estratigrafia, paleoceanografia, geologia econômica e geoquímica. Outros ramos da ciência como por exemplo biologia marinha, biologia molecular, biologia celular e evolução, aplicam estudos com base em foraminíferos nas suas pesquisas (Hallock, 1995).

A análise da variação das microfaunas em relação à modificação do ambiente tem uma aplicação prática

em investigações de cunho ecológico, no monitoramento de áreas costeiras sujeitas à poluição provocada por esgotos domésticos e industriais. Este tipo de trabalho vem sendo realizado com foraminíferos bentônicos em várias regiões do globo (Alve, 1995; Yanko *et alii*, 1999; Scott *et alii*, 2001).

*A figura 17.15 ilustra algumas espécies de foraminíferos bentônicos da costa sudeste brasileira.

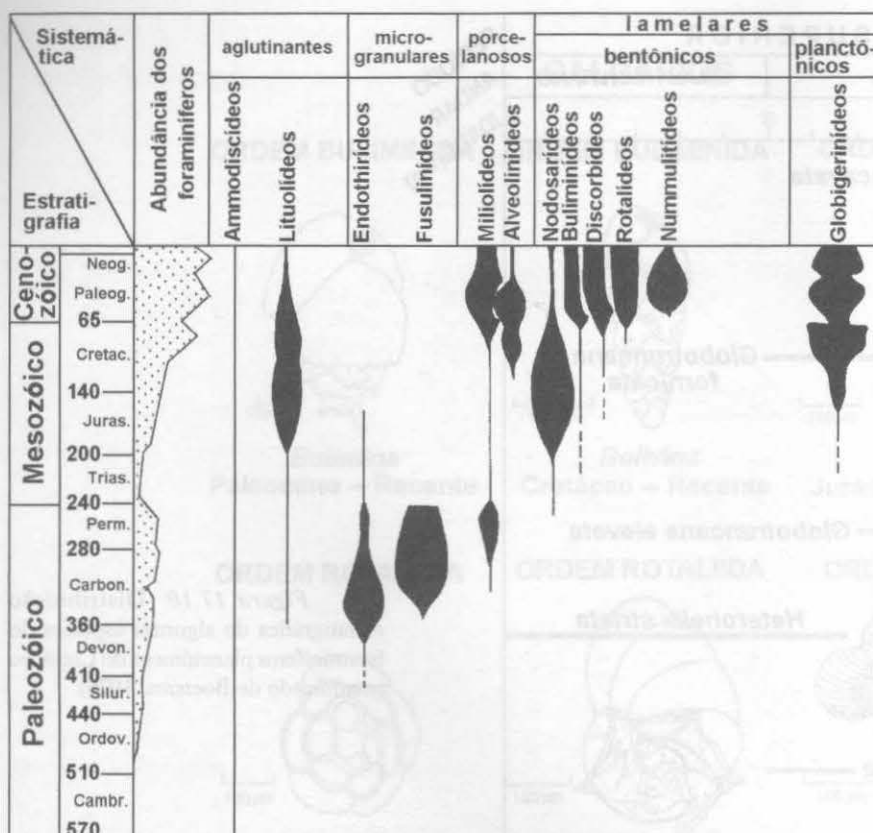


Figura 17.11 Distribuição estratigráfica de alguns grupos de foraminíferos (modificado de Bignot, 1988).

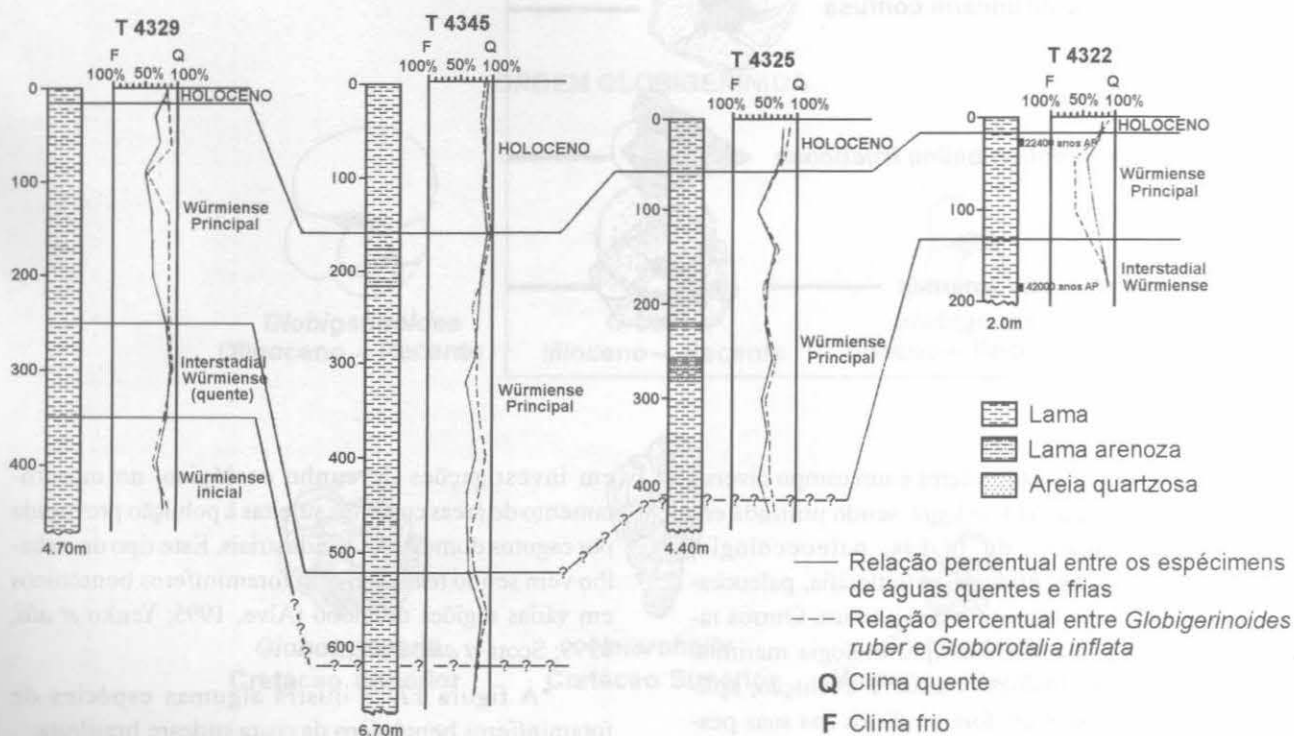


Figura 17.12 Curvas paleoclimáticas com base na variação de foraminíferos planctônicos em sedimentos pleistocênicos da plataforma e talude continental do sul do Brasil (modificado de Vicalvi, 1977).

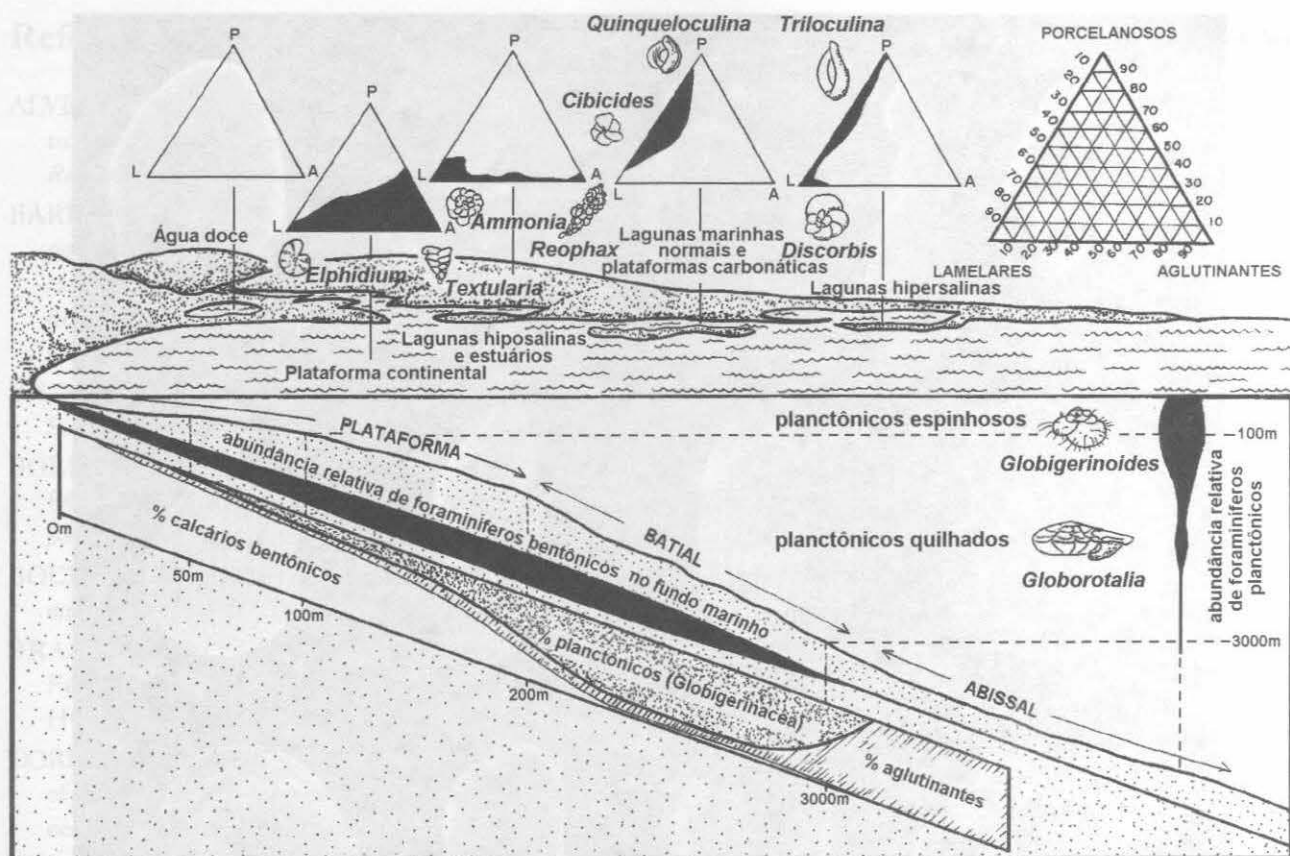


Figura 17.13 Diagrama ilustrativo da distribuição e abundância de foraminíferos bentônicos e planctônicos em relação à profundidade e salinidade. Diagramas triangulares: distribuição percentual das carapaças nos diversos ambientes (modificado de Brasier, 1980).

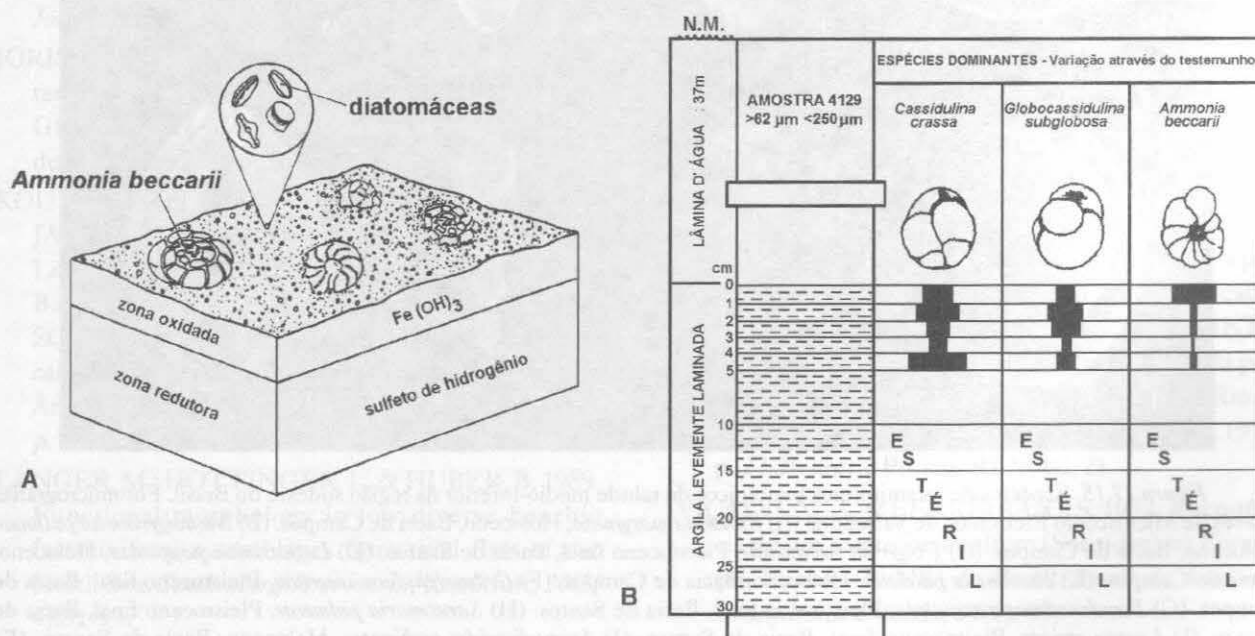


Figura 17.14 (A) *Ammonia beccarii* em seu modo de vida epifaunal alimentando-se de diatomáceas (modificado de Langer *et alii*, 1989). (B) Variação de abundância de espécies dominantes ao longo de um testemunho curto (*box-core*) na foz do Amazonas, plataforma média. N. M. = nível do mar (Vilela, 1993).

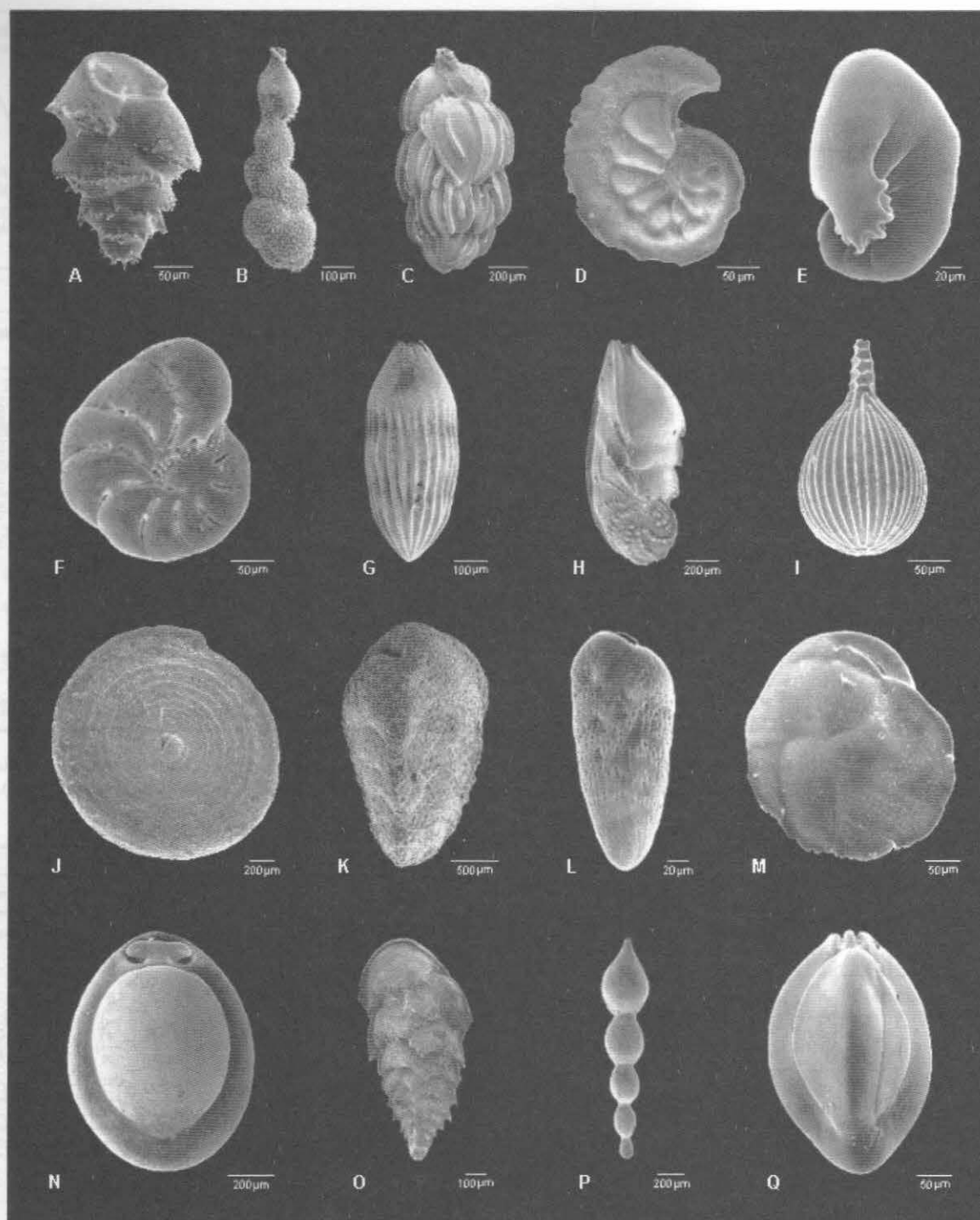


Figura 17.15 Espécies de foraminíferos bentônicos do talude médio-inferior da região sudeste do Brasil. Fotomicrografias através de Microscópio Eletrônico de Varredura: (A) *Bulimina marginata*, Holoceno, Bacia de Campos. (B) *Neouvigerina ampullacea*, Holoceno, Bacia de Campos. (C) *Uvigerina havanensis*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (D) *Laticarinina pauperata*, Holoceno, Bacia de Campos. (E) *Nonionella pulchella*, Holoceno, Bacia de Campos. (F) *Cribrorbulina incertum*, Pleistoceno final, Bacia de Campos. (G) *Pseudonodosaria comatula*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (H) *Saracenaria palmerae*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (I) *Lagena striata*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (J) *Ammodiscoides turbinatus*, Holoceno, Bacia de Santos. (K) *Pseudogaudryina atlantica*, Holoceno, Bacia de Santos. (L) *Bolivina lowmani*, Holoceno, Bacia de Campos. (M) *Cassidulina carinata*, Holoceno, Bacia de Santos. (N) *Pyrgo inornata*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (O) *Brizalina alata*, Holoceno, Bacia de Campos. (P) *Nodosaria radicola*, Holoceno, Bacia de Santos. (Q) *Triloculina tricarinata*, Pleistoceno final, Bacia de Campos (modificado de Barbosa, 2002).

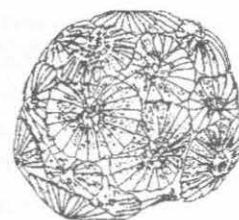
NANOFÓSSEIS CALCÁRIOS

Maria Dolores Wanderley

Os nanofósseis calcários foram descobertos por Ehrenberg (1836) em gessos da ilha de Rugen no Mar Báltico e recebem esse nome devido ao seu pequeno tamanho (entre 0,25 e 50 μ). Correspondem a minúsculas placas calcárias, inicialmente consideradas de origem inorgânica e que posteriormente chegou-se à conclusão serem restos de esqueletos, principalmente, de protistas cocolitoforídeos.

O esqueleto completo, chamado **cocosfera**, é formado por inúmeras plaquinhas justapostas e unidas por uma substância orgânica (figura 18.1). Quando o organismo morre, esse esqueleto se desintegra, liberando as minúsculas placas que vão se acumular no fundo oceânico. Em condições ambientais muito específicas, as plaquinhas permanecem unidas entre si após a morte do microorganismo, e a cocosfera se preserva no registro fóssil.

Além dos cocolitoforídeos, também são encontradas placas provenientes de outros grupos orgânicos (ex: dinoflagelados calcários) e de organismos *incertae sedis*. De um modo geral, estas placas são conhecidas como **nanolitos**, enquanto aquelas específicas dos cocolitoforídeos são chamadas de **cocolitos**. Apresentam aproximadamente o mesmo tamanho e são separadas da rocha matriz pelo mesmo processo. O termo nanoplâncton calcário abrange todos os nanolitos fósseis e atuais.



Os cocolitoforídeos são organismos unicelulares, fotossintéticos, biflagelados, que vivem, atualmente, principalmente nos oceanos. Durante o seu ciclo de vida apresentam fases alternadas com diferentes tipos de reprodução, hábitos e construção do esqueleto.

Muitas vezes, possuem uma fase bentônica, onde o organismo se reproduz por meiose, não apresenta mobilidade, é colonial ou filamentosos e seu esqueleto não apresenta cocolitos. Possuem também, muitas vezes, uma fase planctônica na qual o organismo geralmente se reproduz por mitose, é móvel, solitário e portador de cocolitos.

Podem também apresentar várias fases no ciclo vital, como por exemplo, *Emiliania huxleyi* que possui, no mínimo, três diferentes fases (Paasche & Klaveness, 1970).

Com relação à classificação geral dos cocolitoforídeos, a maioria dos autores tende a adotar as normas estabelecidas pelo Código Internacional de Nomenclatura Botânica. Isto acontece por serem organismos fotossintetizantes e possuírem os pigmentos clorofila *a* e *c*, betacaroteno, fucoxantina, diatoxantina e diadinoxantina, que dão uma coloração marrom-amarelada à célula. Estas características permitem aos botânicos classificá-los no reino Plantae juntamente com as algas crisófitas. Entretanto, de acordo com a classifica-

ção de Whittaker (1969), organismos que, além das citadas características, possuem flagelos e capacidade de ingerir partículas na ausência de luz, são classificados no reino Protista.

Morfologia

Os nanolitos são geralmente formados pela união de pequenos cristais calcínicos ou **cristalitos**, que formam uma complexa trama, visualizada apenas ao microscópio eletrônico de varredura (MEV). Da união dos cristalitos resultam as **unidades morfoestruturais básicas** de um nanolito, que podem ser reconhecidas ao microscópio óptico (MO). As unidades estruturais básicas de um nanolito variam de acordo com o tipo de nanolito. A seguir serão definidos e ilustrados os principais tipos de nanolitos de acordo com Siesser & Winter (1994), Perch-Nielsen (1985) e Romein (1979). Os principais tipos de nanolitos e suas unidades estruturais básicas podem ser observados na figura 18.1.

Asterolito – nanolito de simetria radial com formato de estrela ou roseta em vista planar. Ex: *Discoaster*.

Fasciculito – nanolito de contorno retangular ou trapezoidal em vista lateral. Ex: *Fasciculithus*.

Heliolito – nanolito circular em vista planar de contorno serrilhado ou irregular. Ex: *Heliolithus*.

Esfenolito – nanolito geralmente com coluna basal reduzida, sobreposta por um cone formado por ciclos básicos e por um espinho. Ex: *Sphenolithus*.

Lopadolito – nanolito em forma de cesta, copo ou vaso, com borda alta, aberta distalmente. Ex: *Scyphosphaera*.

Pentalito – nanolito formado por cinco cristais ou segmentos unidos para formar um pentágono. Ex: *Braarudosphaera*.

Placolito – nanolito constituído pela justaposição de duas placas: distal (convexa) e proximal (côncava), conectadas por uma coluna central. Ex: *Coccolithus*.

Prismatolito – nanolito poligonal sólido ou perfurado. A cocosfera comumente é preservada. Ex: *Thoracosphaera* (dinoflagelado calcáreo).

Rabdolito – nanolito com uma única placa apresentando longo processo central em forma de porrete. Ex: *Rhabdosphaera*.

Escafolito – nanolito em forma romboédrica apresentando ripas ou treliças paralelas na área central. Ex: *Anoplosolenia*.

Caliptrolito – nanolito (holococolito) em forma de cesta aberto proximalmente. Ex: *Homozygosphaera*.

Caneolito – nanolito em forma de disco ou bola com área central preenchida por ripas ou treliças. Ex: *Syracosphaera*.

Ceratolito – nanolito em forma de ferradura ou fúrcula. Ex: *Ceratolithus*.

Cribrilito – nanolito em forma de disco com área central apresentando numerosas perfurações. Ex: *Pontosphaera*.

Cirtolito – nanolito em forma de disco; convexo externamente, frequentemente com um processo central. Ex: *Discosphaera*.

Helicolito – nanolito apresentando borda marginal sobreposta e espiralada. Ex: *Helicosphaera*.

Classificação

A **classificação** sistemática dos nanolitos é geralmente realizada com base em características observáveis unicamente ao Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV). Já a **identificação** dos mesmos pode ser feita ao Microscópio Óptico (MO). Os critérios utilizados com maior frequência na classificação dos nanolitos são os seguintes: número, conformação, disposição e orientação dos cristalitos no nanolito. Para caracterização dos nanolitos a nível de família, alguns autores consideram as unidades morfoestruturais básicas e os respectivos padrões ópticos (extinção e cores de interferência). Nas definições genéricas são normalmente considerados a presença, o arranjo e a conformação das unidades morfoestruturais básicas. Nas caracterizações a nível específico são comumente utilizados critérios relativos à variação de formato e tamanho do nanolito, conformação da área central e tipo de ornamentação.

Quando observados ao microscópio óptico (MO), sob nicóis cruzados, os nanolitos apresentam largos setores exibindo cor de interferência e setores estreitos mostrando extinção. O comportamento das linhas de extinção são normalmente constantes a nível de família, gênero e espécie. Por esse motivo, estudos de identificação podem ser efetuados ao MO.

A utilização de métodos taxonômicos artificiais na classificação dos nanolitos é devida, entre outros fatores, ao polimorfismo observado na cocosfera de um mesmo indivíduo e devido também à possibilidade de variação da morfoestrutura do nanolito durante sucessivos ciclos de vida do microrganismo.

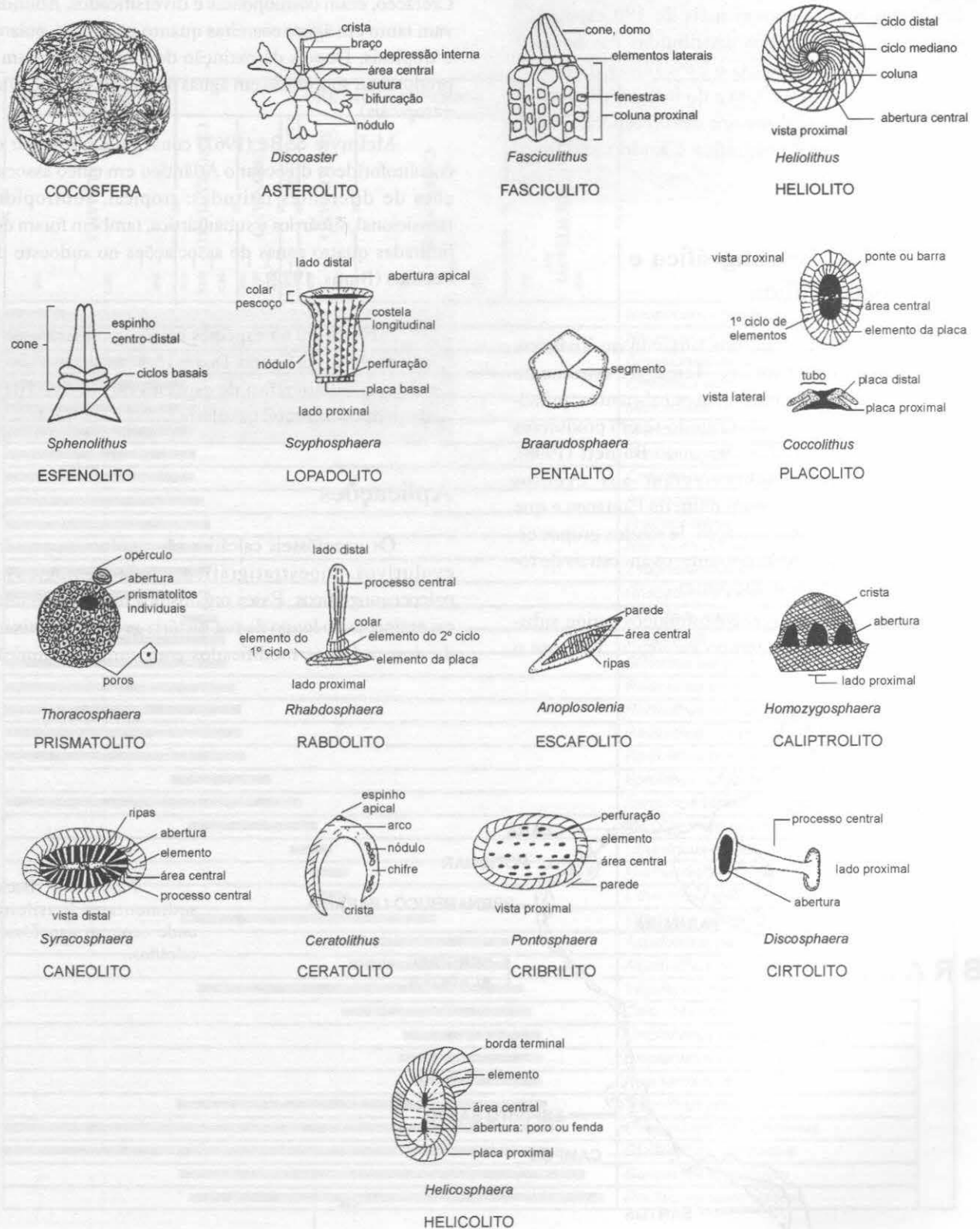


Figura 18.1 Cocosfera e principais tipos de nanolitos com suas unidades estruturais básicas (Siesser & Winter, 1994; Perch-Nielsen, 1985; Romein, 1979).

No Brasil ocorrem mais de 180 espécies de nanofósseis calcários distribuídas nas bacias sedimentares mesozóicas e cenozóicas da margem continental brasileira e do interior do continente (figura 18.2). A maioria dessas espécies tem ampla distribuição geográfica e muitas são formas guias.

Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica

Os nanofósseis calcários surgiram no Triássico, foram abundantes no Cretáceo, Terciário e atualmente os coccolitoforídeos são importantes habitantes, principalmente, dos oceanos, constituindo-se em produtores primários da cadeia trófica. Segundo Burnett (1998), apenas 17 gêneros sobreviveram aos eventos cataclísmicos que marcaram o fim do Cretáceo e que foram responsáveis pela extinção de muitos grupos orgânicos. Esses gêneros são portanto, os ancestrais de todas as formas cenozóicas e recentes.

A distribuição dos coccolitoforídeos variou substancialmente através do tempo geológico. Durante o

Cretáceo, eram cosmopolitas e diversificados. Abundavam tanto em águas costeiras quanto oceânicas, polares e tropicais. Depois da extinção do Cretáceo, vieram a predominar sobretudo em águas oceânicas (temperadas e tropicais).

McIntyre & Bé (1967) conseguiram agrupar os coccolitoforídeos do oceano Atlântico em cinco associações de diferentes latitudes: tropical, subtropical, transicional, subártica e subantártica; também foram delimitadas quatro zonas de associações no sudoeste do Pacífico (Burns, 1972).

No Brasil há espécies cretáceas, terciárias e quaternárias. As figuras 18.3 e 18.4 mostram a distribuição estratigráfica de espécies do Cretáceo da margem continental brasileira.

Aplicações

Os nanofósseis calcários são usados em estudos evolutivos, bioestratigráficos, paleoecológicos e paleoceanográficos. Esses organismos têm sofrido muitas extinções ao longo da sua história geológica, deixando descendentes modificados com curta distribuição



Figura 18.2 Bacias sedimentares brasileiras onde ocorrem nanofósseis calcários.

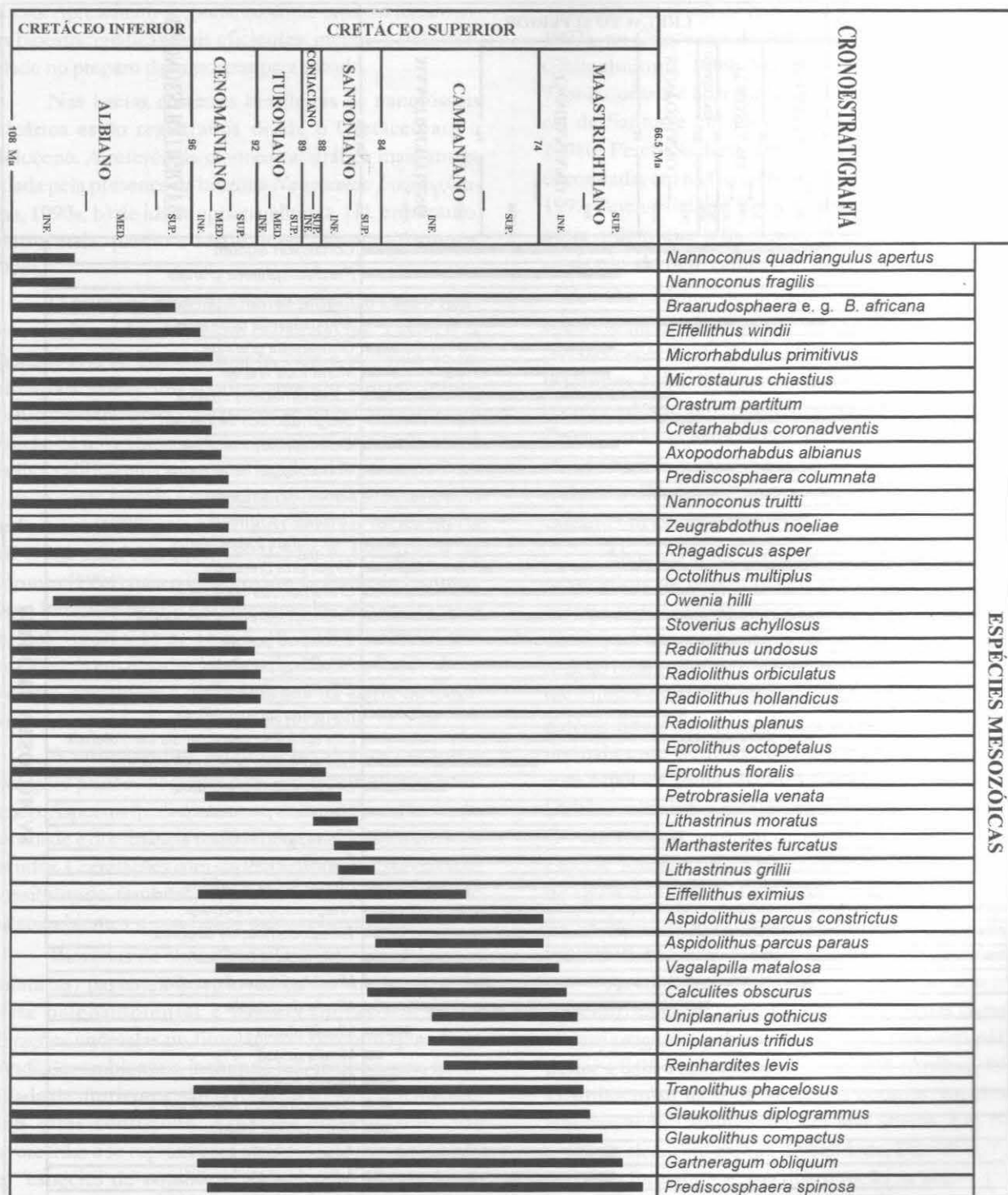


Figura 18.3 Distribuição cronoestratigráfica de espécies mesozóicas da margem continental brasileira segundo Antunes (1998), Wanderley (2001b) e Perch-Nielsen (1985).

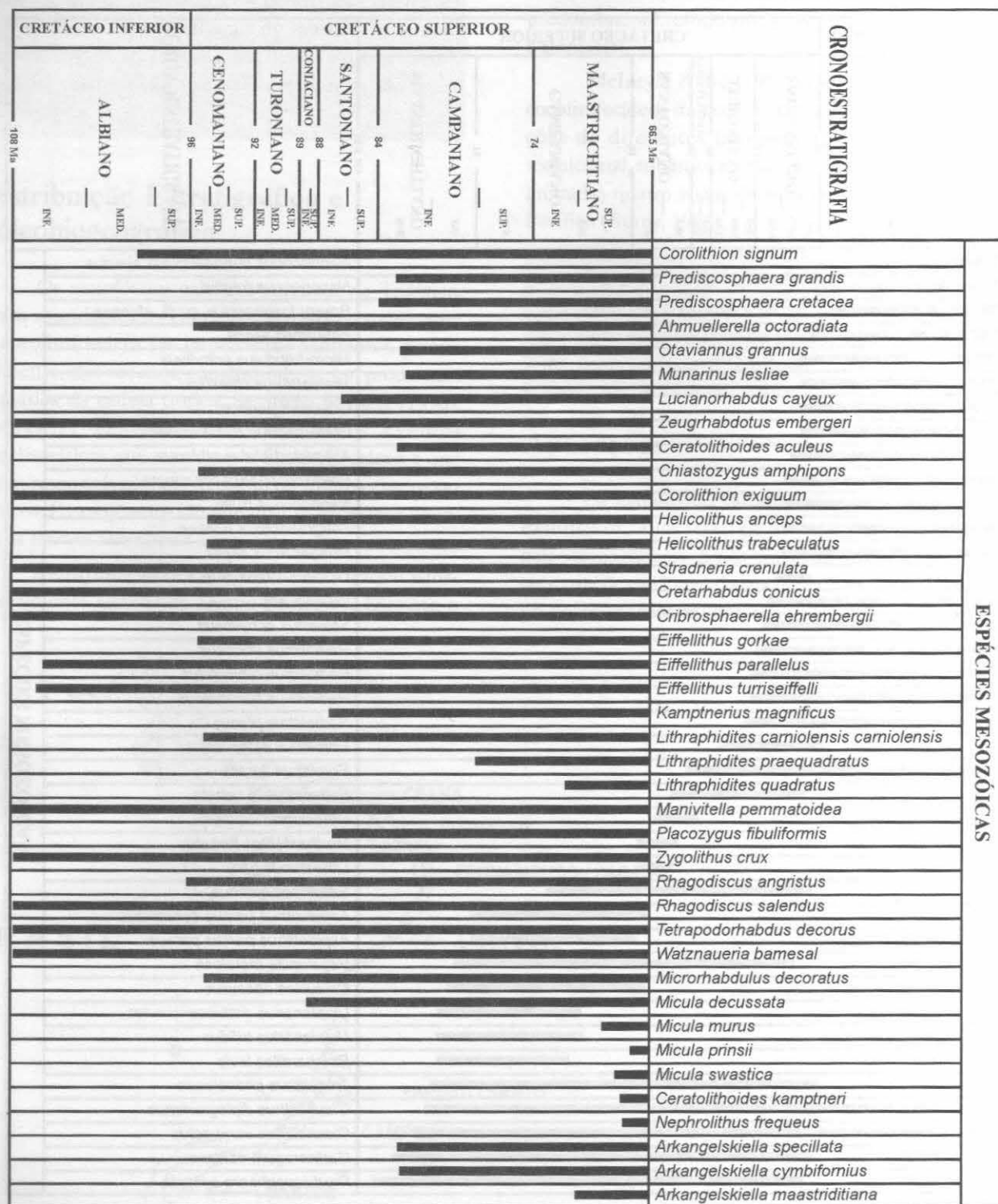


Figura 18.4 Distribuição cronoestratigráfica de espécies mesozóicas da margem continental brasileira segundo Antunes (1998), Wanderley (2001a) e Perch-Nielsen (1985).

temporal. A ampla distribuição geográfica e paleogeográfica das espécies nos oceanos atuais e do passado possibilitam correlações estratigráficas, inclusive a longas distâncias. Apresentam-se, portanto, como uma das ferramentas bioestratigráficas mais eficientes, inclusive pela facilidade no preparo das amostras para estudo.

Nas bacias costeiras brasileiras os nanofósseis calcários estão registrados desde o Cretáceo até o Holoceno. A referência cronoestratigráfica mais antiga é dada pela presença da biozona *Nannoconus fragilis* (Cunha, 1990a, b) de idade aptiana/albiana. Há, entretanto, controvérsia quanto a idade dessa biozona (Antunes, 1998).

O primeiro biozoneamento proposto para a margem continental brasileira foi elaborado por Troelsen & Quadros (1971). Posteriormente, com o acúmulo de informações, houve um aperfeiçoamento e maior refinamento bioestratigráfico do pacote sedimentar, com a proposição de novas biozonas, o suprimento de outras, e uma melhor calibragem cronoestratigráfica das mesmas. O resultado deste esforço é apresentado nos biozoneamentos de Antunes (1998) para o período Cretáceo; de Richter *et alii* (1993 *apud* Antunes, 1997) para o Terciário; e de Antunes (1994) para o Quaternário da Bacia de Campos. Estes biozoneamentos são apresentados, respectivamente, nas figuras 18.5, 18.6 e 18.7. A eficiência dos nanofósseis em estudos bioestratigráficos aplicados à exploração petrolífera é exemplificada na Bacia de Campos, maior produtora de petróleo no Brasil.

A utilização dos nanofósseis calcários em interpretações paleoecológicas e paleoceanográficas está avançando. Aspectos quali-quantitativos como abundância, diversidade e dominância estão sendo considerados em seus estudos. Correlações com dados de isótopos estáveis têm possibilitado também, avançar no conhecimento de paleoambientes e condições paleoceanográficas.

Biozonas de abundância (consideradas florações anômalas) passaram a ser investigadas sob o ponto de vista paleoambiental e paleoceanográfico. Essas florações anômalas no fitoplâncton ocorrem quando as condições ambientais, incluindo luz, temperatura, quantidade de nutrientes, são favoráveis ao seu crescimento. Sob estas condições "espécies oportunistas" são favorecidas e se reproduzem rapidamente se sobrepondo às "espécies de equilíbrio" (Cunha & Shimabukuro, 1997).

Florações anômalas também ocorreram no passado geológico mais distante: as espécies *Emiliania huxleyi* e *Florispheera profunda* se tornaram extraordinariamente abundantes no Pleistoceno se mantendo assim até os dias

atuais (Wanderley 2001a; Wanderley & Mc Manus, 2002; Wanderley *et alii*, 2002; Gartner, 1977; Antunes, 1994). Abundância de *Braarudosphaera* é observada no Turoniano da Bacia de Santos (Cunha & Shimabukuro, 1997), no Oligoceno do Atlântico Sul e outras regiões (Shimabukuro, 1994; Martini, 1971); abundância de *Thoracosphaera* é observada no Paleoceno Inferior da Bacia de Santos e em várias outras regiões (Wanderley, 2001b; Perch-Nielsen, 1985); vasas de *Nannoconus* são encontradas em rochas cretáceas (Cunha & Shimabukuro, 1997; Perch-Nielsen, 1985). Os fatores ambientais ou de outra ordem que influenciam essas florações anômalas ainda não são bem compreendidos.

Os padrões de distribuição biogeográfica dos cocólitos nos sedimentos recentes refletem a distribuição das espécies de cocólitoforídeos nas massas d'água (McIntyre & Bé, 1967) provando o rápido transporte dos cocólitos desde águas superficiais até o fundo oceânico. Desse modo, as associações presentes nos sedimentos são um bom registro das condições ambientais que controlam a distribuição e produção do nanoplâncton calcário em águas superficiais.

Algumas associações de cocólitoforídeos são características de determinadas faixas de temperatura e mesmo algumas espécies só estão presentes, em abundância, sob determinadas condições térmicas. O uso da relação quantitativa entre uma espécie de águas quentes e uma espécie de águas frias pode ajudar a estimar a paleotemperatura da massa d'água de uma dada região, normalmente de idade quaternária, pela comparação com espécies ainda viventes. Wanderley & Mc Manus (2002) analisaram a relação de isótopos estáveis de O^{18}/O^{16} em rochas contendo quantidades significativas da espécie *Rhabdosphaera clavigera*, espécie característica de águas tropicais. A figura 18.8 mostra a correlação entre os dados de abundância de *R. clavigera* e os dados isotópicos ao longo do perfil examinado.

As condições ambientais propícias ao desenvolvimento dos cocólitoforídeos atuais são águas claras, ricas em oxigênio, pobres em sais minerais, com pH superior a 8,05 e salinidade ideal de 35‰ (Arribas, 1976). Distribuem-se na zona fótica dos oceanos, estuários e lagoas, sendo abundantes em mar aberto. Em zonas tropicais alcançam grande diversidade. Devido ao fenômeno da fotossíntese, sua distribuição na massa d'água se dá principalmente onde há uma boa incidência luminosa. Na região subártica do oceano Pacífico estão restritamente presentes nos 50 metros superiores. Em zonas de temperatura moderada e zonas tropicais, são mais abundantes entre 50 e 100 metros da lâmina d'água.

ANDAR	Biozonas de nanofósseis para a margem continental brasileira		
	margem sudeste	margem equatorial	eventos biológicos
MAASTRICHTIANO	<i>A. cymbiformis</i> N-290	<i>A. cymbiformis</i> N-290	<i>A. cymbiformis</i> M. prinsii C. kamptneri M. murus
	<i>Arkhangelskiella</i> spp. N-290.3		<i>G. obliquum</i> <i>G. compactus</i> <i>G. diplogrammus</i> <i>R. levis</i>
	<i>R. levis</i> N-290.1		
CAMPANIANO	<i>U. trifidum</i>	N-280	<i>U. trifidum</i> <i>T. phacelosus</i> <i>A. parvus</i>
	<i>A. parvus</i>	N-270	<i>E. eximius</i> <i>R. anthophorus</i> <i>Q. trifidum</i>
	<i>E. eximius</i>	N-265	<i>Q. sissinghii</i>
	<i>Lithastrinus</i> spp. N-260	<i>L. grillii</i> N-260.9	<i>L. grillii</i> <i>M. furcatus</i> <i>A. parvus</i>
		<i>L. moratus</i> N-260.7	<i>L. moratus</i> <i>L. grillii</i> <i>Quadrum</i> spp. <i>E. floralis</i>
		<i>E. floralis</i> N-260.5	<i>M. decussata</i> <i>E. eptapetalus</i> <i>M. furcatus</i> <i>E. eptapetalus</i>
		<i>E. eptapetalus</i> N-260.4	<i>R. planus</i>
TURONIANO		<i>R. planus</i> N-260.3	<i>R. asper</i> <i>A. albianus</i> <i>C. kennedyi</i> <i>N. truitti</i>
CENOMANIANO		<i>A. albianus</i> N-260.1	
ALBIANO	<i>N. truitti</i> N-250	<i>B. ex gr B. africana</i> N-252	<i>B. ex gr B. africana</i>
		<i>N. fragilis</i> N-240	<i>N. fragilis</i>

└─ última ocorrência ─┘ primeira ocorrência ■ maior concentração

Figura 18.5 Biozoneamento de Antunes (1998) para o Cretáceo da margem continental brasileira.

IDADE		BIOZONAS			
QUAT.		N 720	<i>G. oceanica</i>		
		N 710	<i>P. lacunosa</i>	└ <i>P. lacunosa</i>	
PLIOCENO	NEO	N 670	<i>D. brouweri</i>	└ <i>D. brouweri</i>	
		N 660	<i>D. surculus</i>	└ <i>D. surculus</i>	
		EO	N 650	<i>R. pseudoumbilica</i>	└ <i>R. pseudoumbilica</i>
			N 640	<i>D. quinquaramus</i>	└ <i>D. quinquaramus</i>
MIOCENO	NEO	N 640	<i>D. neorectus</i>	└ <i>D. neorectus</i>	
		N 630	<i>D. hamatus</i>	└ <i>D. hamatus</i> └ <i>Micrantholithus</i> spp.	
	MESO	N 620	<i>D. kugleri</i>	└ <i>D. kugleri</i>	
		N590	<i>C. floridanus</i>	└ <i>C. floridanus</i>	
		N580	<i>S. heteromorphus</i>	└ <i>S. heteromorphus</i>	
		N570	<i>H. ampliaptera</i>	└ <i>H. ampliaptera</i>	
	EO	N560	<i>S. belemnus</i>	└ <i>S. belemnus</i>	
		N550	<i>T. carinatus</i>	└ <i>T. carinatus</i>	
		N547	<i>D. calculosus</i>	└ <i>D. calculosus</i>	
		N545	<i>H. recta</i>	└ <i>H. recta</i>	
		N540	<i>S. ciperoensis</i>	└ <i>S. ciperoensis</i>	
		N530	<i>S. predistentus</i>	└ <i>S. predistentus</i>	
OLIGOCENO	NEO	N520	<i>S. pseudoradians</i>	└ <i>S. pseudoradians</i>	
		N510	<i>R. umbilica</i>	└ <i>R. umbilica</i>	
	EO	N505	<i>E. formosa</i>	└ <i>E. formosa</i>	
		N470	<i>D. barbadiensis</i>	└ <i>D. barbadiensis</i>	
		N460	<i>M. procerus</i>	└ <i>M. procerus</i>	
EOCENO	NEO	N450	<i>C. grandis</i>	└ <i>C. grandis</i>	
		N447	<i>C. solitus</i>	└ <i>C. solitus</i>	
		N440	<i>C. gigas</i>	└ <i>C. gigas</i>	
	MESO	N437	<i>D. sublodoensis</i>	└ <i>D. sublodoensis</i>	
		N430	<i>D. lodoensis</i>	└ <i>D. lodoensis</i>	
		N420	<i>T. orthostylus</i>	└ <i>T. orthostylus</i>	
		N410	<i>T. bramlettei</i>	└ <i>T. bramlettei</i>	
PALEOCENO	NEO	N350	<i>F. tympaniformis</i>	└ <i>F. tympaniformis</i>	
		N340	<i>H. kleinpellii</i>	└ <i>H. kleinpellii</i>	
		N330	<i>F. janii</i>	└ <i>F. janii</i>	
	EO	N307	<i>L. duocavus</i>	└ <i>L. duocavus</i>	
		N305	<i>C. primus</i>	└ <i>C. primus</i>	

└ última ocorrência da espécie nominativa da zona

Figura 18.6 Biozoneamento de Richter *et alii* (1993 *apud* Antunes, 1997) para o Terciário da margem continental brasileira.

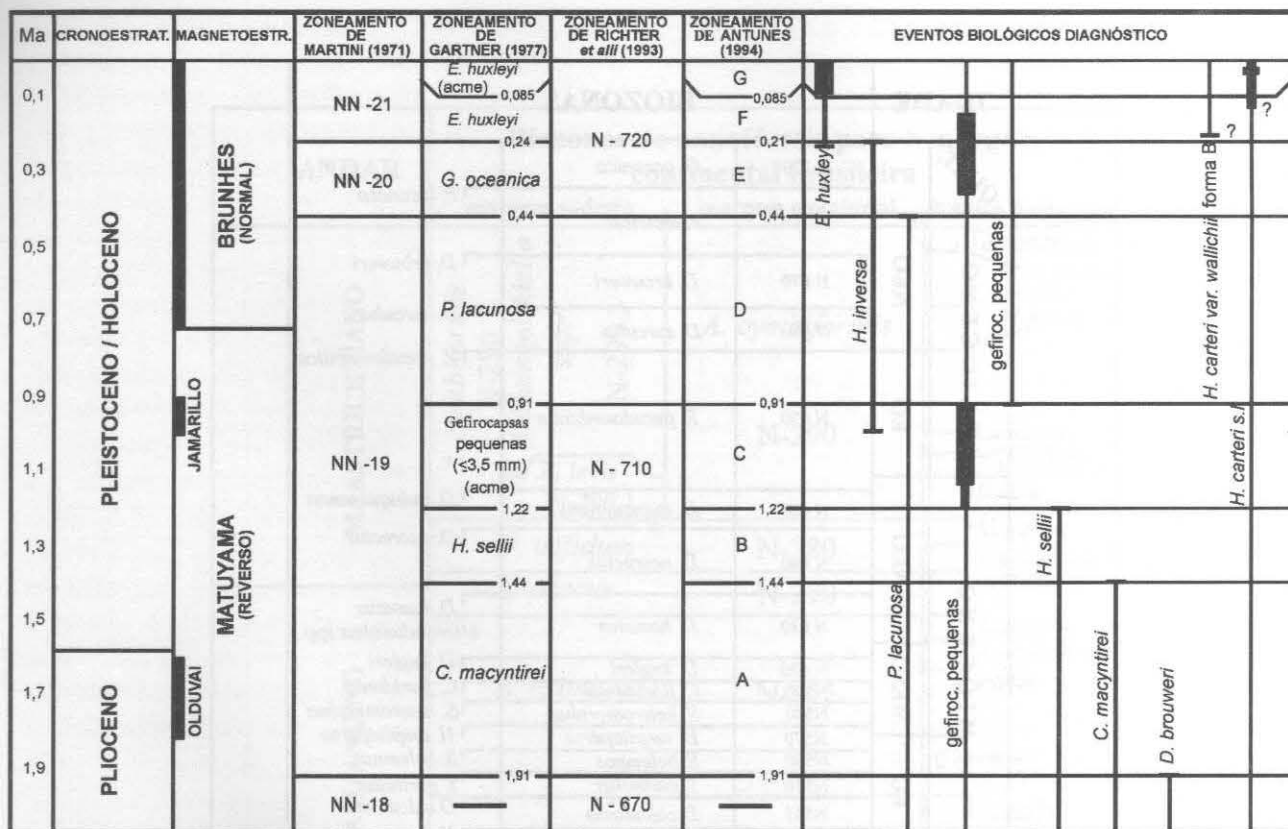


Figura 18.7 Biozoneamento de Antunes (1994) para o Quaternário da Bacia de Campos.

$\delta^{18}\text{O}$ x profundidade (—)
número de indivíduos de *R. clavigera* x profundidade (- - - -)

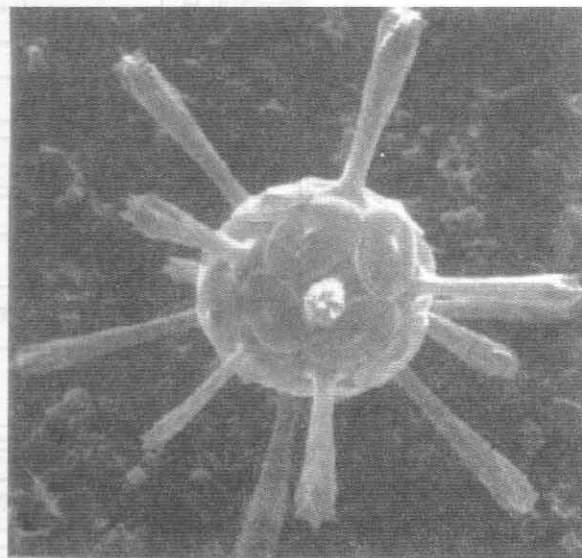
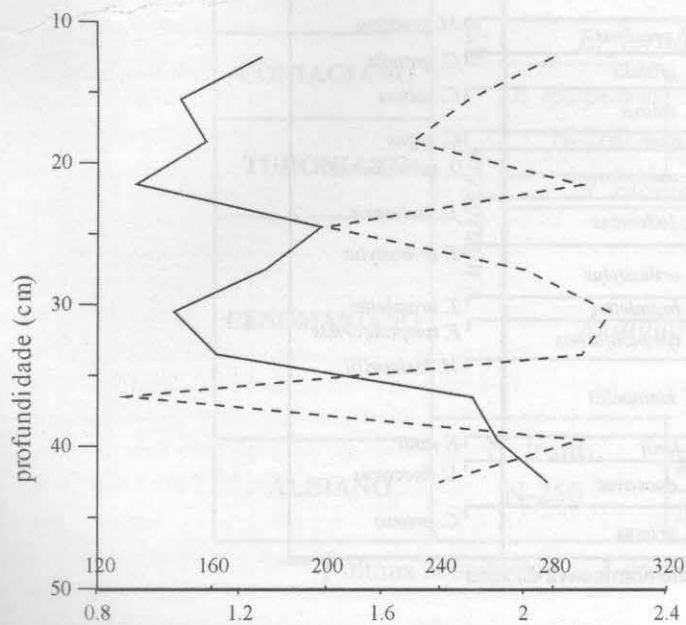
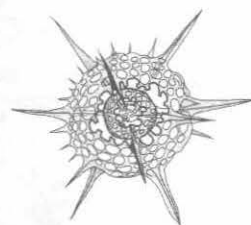


Figura 18.8 Correlação entre dados de abundância de *R. clavigera* (foto) e dados isotópicos ao longo do poço MC-58, Bacia de Santos.

RADIOLÁRIOS

Valesca Portilla Eilert
Simone Baecker-Fauth
Vladimir de Souza



Radiolários são microorganismos unicelulares, exclusivamente marinhos, holoplanctônicos, solitários ou coloniais. Pertencem à classe Actinopoda, a qual agrupa os organismos que diferenciam-se de todos os demais protistas pela presença de axópodes (pseudópodes rígidos) e de uma membrana capsular, que envolve o endoplasma, separando-o do ectoplasma. São conhecidos no registro fóssil através de seu endoesqueleto, constituído originalmente por sílica amorfa hidratada – opala ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$). Suas dimensões variam, em média, de 0,05 a 0,25 mm.

Vivem em mares e oceanos, em águas neríticas e oceânicas, desde a superfície até as profundidades abissais. Podem ser encontrados na região equatorial, distribuindo-se até as regiões polares. Inúmeras espécies apresentam preferências ecológicas bem definidas, o que as caracterizam como excelentes indicadoras de parâmetros ecológicos e hidrológicos, principalmente temperatura, salinidade, profundidade e fertilidade dos oceanos.

Os radiolários mais antigos foram encontrados em rochas do Cambriano Médio. Desde então muitas espécies sofreram evolução rápida e, por essa razão, hoje são reconhecidos importantes fósseis-guia para todos os períodos geológicos.

São especialmente utilizados para o estudo de depósitos de águas profundas (entre 600 e 2.000 m) e

ultraprofundas (acima de 2.000 m), pois, ao contrário dos microfósseis carbonáticos, seus esqueletos de opala ultrapassam a profundidade de compensação do carbonato de cálcio – CCD (atualmente, em média, de 4.000 a 4.500 m de lâmina d'água). Os principais depósitos ricos em radiolários são as vasas a radiolários, radiolaritos, *cherts*, diatomitos e folhelhos silicosos, embora também possam ser encontrados em siltitos, carbonatos, nódulos silicosos e fosfáticos.

A subclasse Radiolaria inclui as superordens Phaeodaria e Polycystina. O esqueleto dos Phaeodaria é formado por opala associada com matéria orgânica e, por esse motivo, raramente é preservado. Neste capítulo serão enfatizados os radiolários Polycystina, cujo esqueleto é formado por opala pura, em razão de seu predomínio no registro fóssil. Aproximadamente 8.000 espécies de radiolários Polycystina, agrupadas em cerca de 2.500 gêneros, já foram descritas e, a cada ano, novas espécies, gêneros e famílias são acrescentados ao registro fóssil do Fanerozoico.

Morfologia

A. Organização celular

O conhecimento atual sobre a biologia de radiolários ainda é restrito. Resultados de estudos inici-

ais, bem como novas descobertas, foram apresentados por Anderson (1983).

A célula dos radiolários (figura 19.1) é dividida em endoplasma e ectoplasma, através de uma membrana quitinosa ou pseudoquitinosa, geralmente pigmentada e perfurada, denominada membrana capsular. Essa membrana envolve o endoplasma, delimitando a cápsula central, onde se encontra o núcleo e

outras organelas. A cápsula central pode ser esférica, oval ou lobada, dependendo da espécie, e possui uma grande importância na regeneração celular dos radiolários, bem como na formação do esqueleto silicoso (Hollande & Enjume, 1960).

No endoplasma estão incluídos um ou vários núcleos, mitocôndrias, dictiossomas, retículo endoplasmático, gotas de lipídios, cristais (provavelmen-

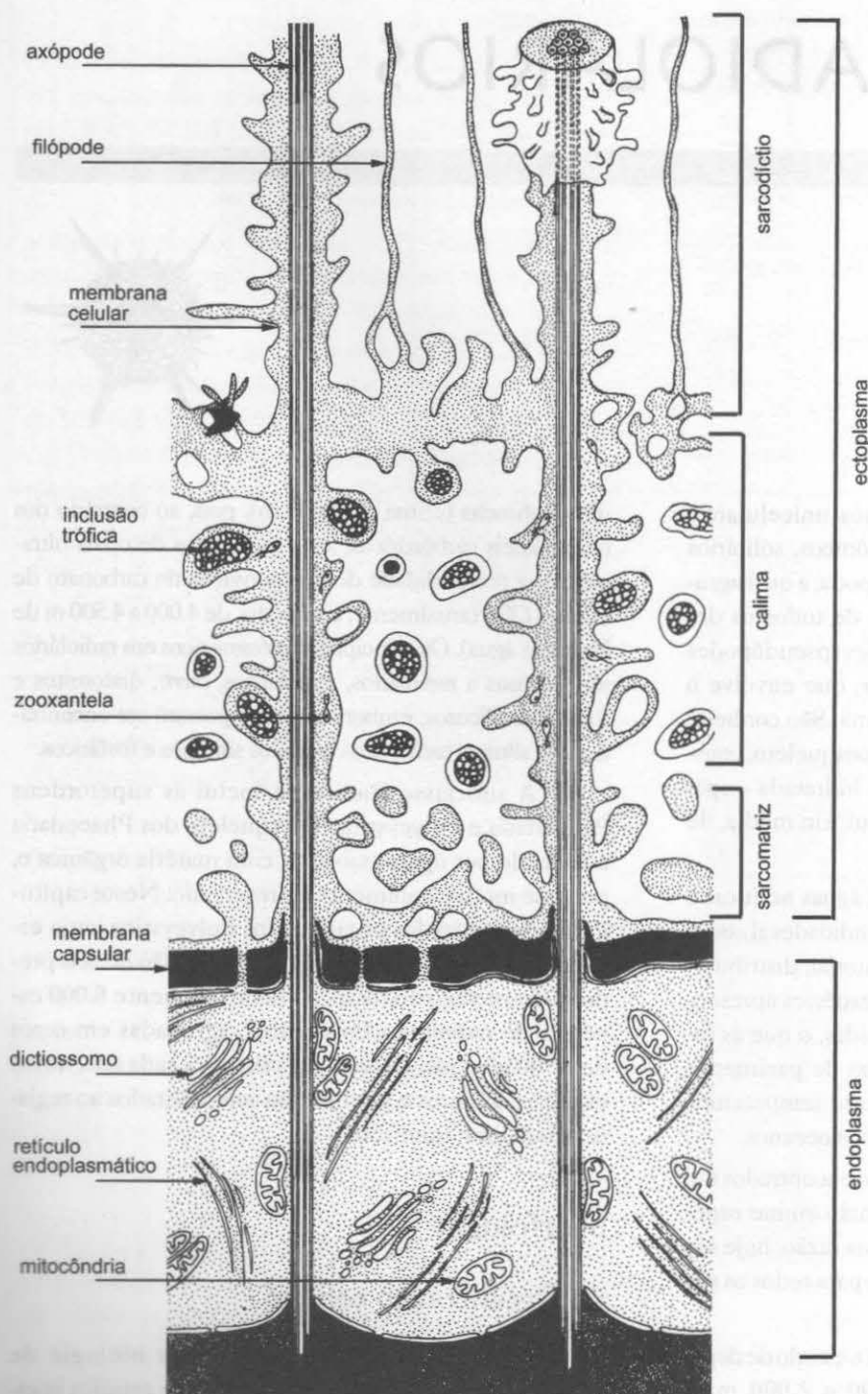


Figura 19.1 Morfologia da célula de um radiolário Polycystina em seção longitudinal. Modificado de Schaaf (1984).

te proteínas), bactérias e algas, além do axoplasto, do qual surgem os pseudópodes longos, delgados e rígidos chamados axópodes. A região extracapsular é constituída pelo ectoplasma, suas inclusões e pseudópodes. O ectoplasma tem um aspecto esponjoso em corte transversal, devido à presença de inúmeros vacúolos e, quando atingido, pode retrair-se formando uma delgada película em torno da membrana capsular. Em condições normais pode ser subdividido em três regiões distintas: a) sarcomatriz, região interna formada por citoplasma granular pigmentado; b) calima, zona mediana formada por citoplasma gelatinoso, com numerosos vacúolos digestivos e alvéolos abertos em contato direto com a água do mar, além de algas simbióticas; c) sarcodictio, camada delgada externa formada por citoplasma reticulado.

Os pseudópodes ou prolongamentos citoplasmáticos, podem ser de três tipos: filópodes, axópodes e axoflagelos. Os filópodes surgem da camada mais externa do ectoplasma e são projeções muito delgadas do citoplasma, com base muitas vezes anastomosada. São utilizados para imobilizar a presa e transportá-la até os vacúolos digestivos. Os axópodes são constituídos por um filamento axial rígido e revestidos pelo citoplasma. Têm a função de manter a posição dos radiolários na coluna d'água. Distribuem-se radialmente ou podem agrupar-se, originando os axoflagelos, que são utilizados para captura de presas. Tanto os filópodes quanto os axópodes podem retrair-se em condições de estresse ambiental e permanecer em torno da membrana capsular.

B. Esqueleto

O esqueleto dos Polycystina, muitas vezes também referido como concha, carapaça ou testa, é formado por sílica ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) extraída diretamente da água do mar pelo protista. Normalmente o citoplasma reveste todos os elementos do esqueleto quando o organismo está vivo, evitando o contato direto do mesmo com a água do mar e, dessa forma, impedindo a sua dissolução.

A estrutura esquelética dos radiolários é apresentada sob a forma de espinhos anastomosados, esferas simples perfuradas, elaboradas construções com várias esferas concêntricas ou estruturas cônicas multiloculares das quais podem surgir espinhos e vários tipos de apêndices, tais como asas, pés e tubos (figura 19.2).

Normalmente diferencia-se o esqueleto dos radiolários com base em sua simetria radial nas or-

dens Archaeospicularia, Spumellaria e Entactinaria e bilateral em Albaillellaria, Latentifistularia e Nassellaria.

O elemento esquelético mais simples é formado por um conjunto de barras e espinhos, denominado de espícula (figura 19.3a), que se diferencia das espículas de esponja por não possuir um canal central.

A parede do esqueleto pode ser de três tipos básicos (figura 19.4a): a) treliçada, quando formada por uma rede de barras delimitando poros; b) esponjosa, quando formada por um arranjo irregular de barras longas e curtas entrelaçadas em um padrão tridimensional; c) placa perfurada, quando apresenta poros pequenos distribuídos sem um arranjo específico.

A forma e o arranjo dos poros, sua ornamentação e a relação entre o seu diâmetro e a largura das barras interporos é normalmente constante para cada espécie sendo, portanto, um dos critérios adotados para a determinação taxonômica. No caso de espécies com parede esponjosa, nenhum padrão específico de poro pode ser reconhecido.

O esqueleto dos Spumellaria (figura 19.5) e Entactinaria é normalmente esférico. A forma externa dos Spumellaria varia de esférica a discoidal, podendo ser elipsoidal, espiralada ou prolongada em forma de braços esponjosos ou divididos em câmaras. Em geral apresentam várias conchas esféricas conectadas entre si através de barras radiais (duas extremidades fixas) que podem prolongar-se para o exterior da concha, originando os espinhos primários ou espinhos polares que apresentam uma extremidade fixa e a outra livre (figura 19.4b). Os espinhos não suportados por barras são chamados de espinhos secundários. A esfera mais interna é denominada microsfera. As demais esferas internas são referidas como conchas medulares e as externas, como conchas corticais.

A estrutura esquelética e a terminologia dos esqueletos dos Nassellaria (figura 19.3a, b e figura 19.6) são ainda mais complexas. Apresentam simetria bilateral, normalmente originando formas cônicas e segmentadas. O céfalo, único ou menor segmento do esqueleto, pode ser esférico, subesférico ou alongado, com ou sem espinhos e tubos, perfurado ou não. No seu interior fica localizada a espícula inicial, característica distintiva dos Nassellaria. A espícula inicial (figura 19.4a) é formada por uma barra mediana (BM), espinhos ímpares: apical (A), dorsal (D) e ventral (V), além de espinhos pares: espinhos laterais primários (L), espinhos laterais secun-

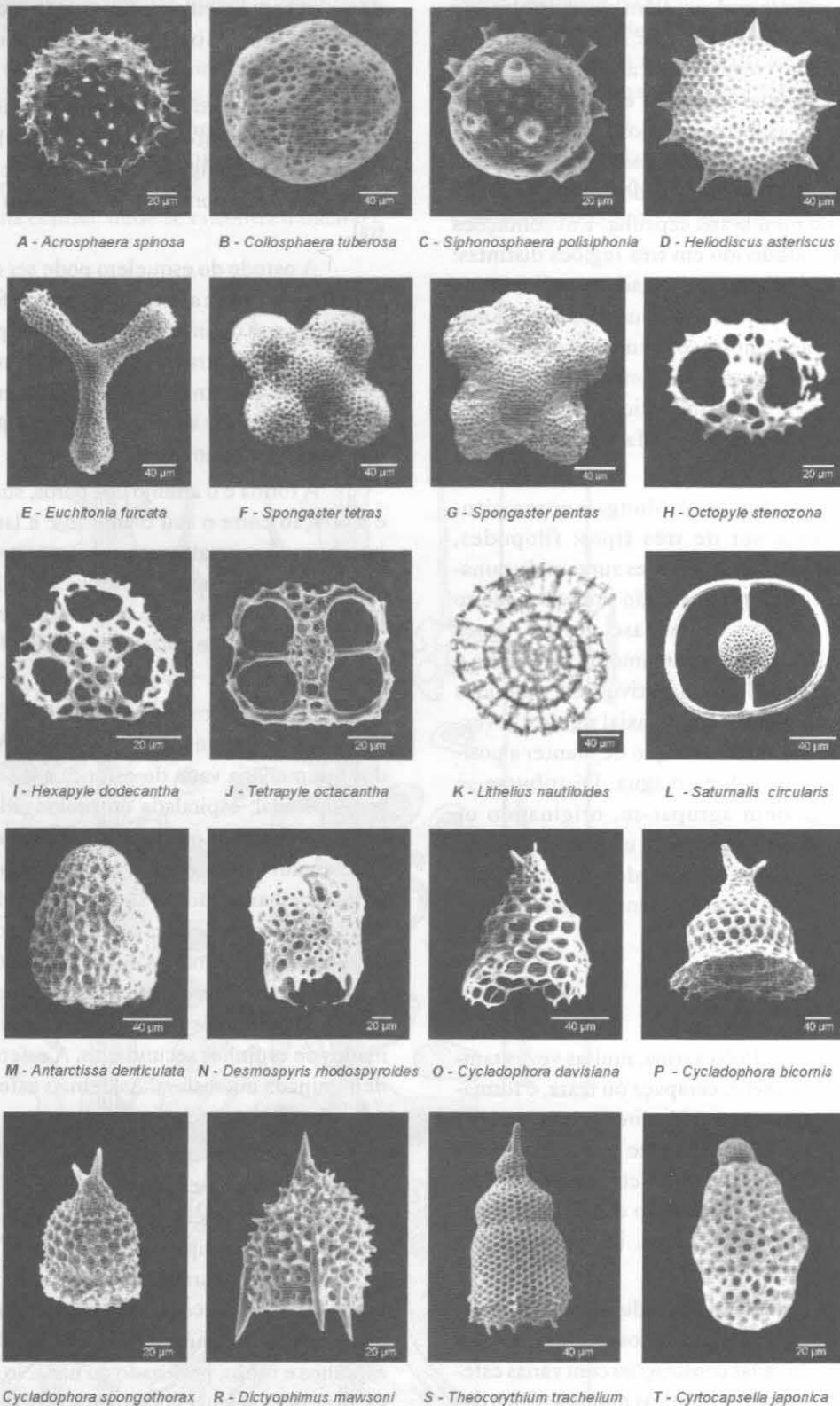


Figura 19.2 Exemplos da diversidade morfológica de radiolários Polycystina: Spumellaria (A-K), Entactinaria (L), Nassellaria (M-T).

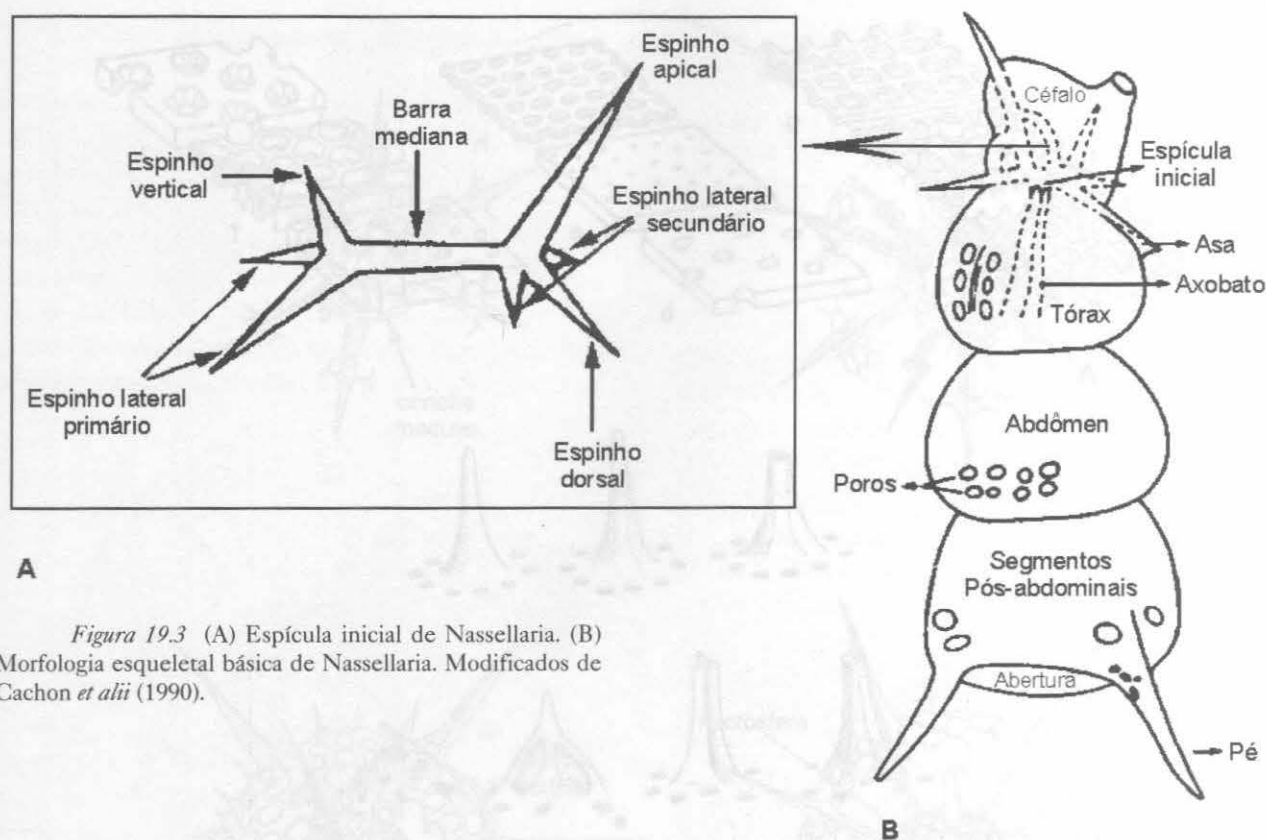


Figura 19.3 (A) Espícula inicial de Nassellaria. (B) Morfologia esquelética básica de Nassellaria. Modificados de Cachon *et alii* (1990).

dários (I) e, em alguns casos, um espinho ramificado, o axobato. Alguns espinhos podem unir-se nas extremidades e formar arcos ou anéis, dividindo o céfalo em unidades menores denominadas lobos cefálicos.

Entre o céfalo e o segundo segmento, o tórax, está localizada a constrição colar. O terceiro segmento, o abdômen, está separado do tórax através da constrição lombar. Todos os demais segmentos são denominados pós-abdominais. O segmento terminal pode apresentar uma abertura ou tubo basal não perfurado, com pequenas projeções ou dentes terminais. Espinhos projetando-se do tórax são denominados asas, enquanto que projeções a partir da parte distal do tórax, ou de qualquer segmento subsequente, são referidos como pés. A morfologia externa dos diversos segmentos ou do esqueleto completo tem importância taxonômica, assim como o tamanho, forma e distribuição geométrica dos poros nos segmentos.

Classificação

O sistema de classificação atual para radiolários Polycystina foi apresentado por De Wever *et alii* (2001)

e inclui seis ordens: Archaeospicularia, Latentifistularia, Albaillellaria, Entactinaria, Spumellaria e Nassellaria (figura 19.7).

Subclasse Radiolaria

Superordem Polycystina

Ordem Archaeospicularia (figura 19.7a)
(Cambriano Médio - Siluriano)

Radiolários cujo esqueleto consiste de um número indefinido de espículas de vários tipos, arranjadas em torno da cápsula central. As espículas podem estar isoladas, entrelaçadas ou fusionadas para formar uma concha esférica mais ou menos perfeita.

Ordem Latentifistularia (figura 19.7b)
(Carbonífero - Permiano)

Radiolários com um esqueleto inicial composto por uma microesfera central, oca, globular, heteropolar, com uma espícula deslocada do centro, que apresenta três, quatro ou mais espinhos. A concha cortical apresen-

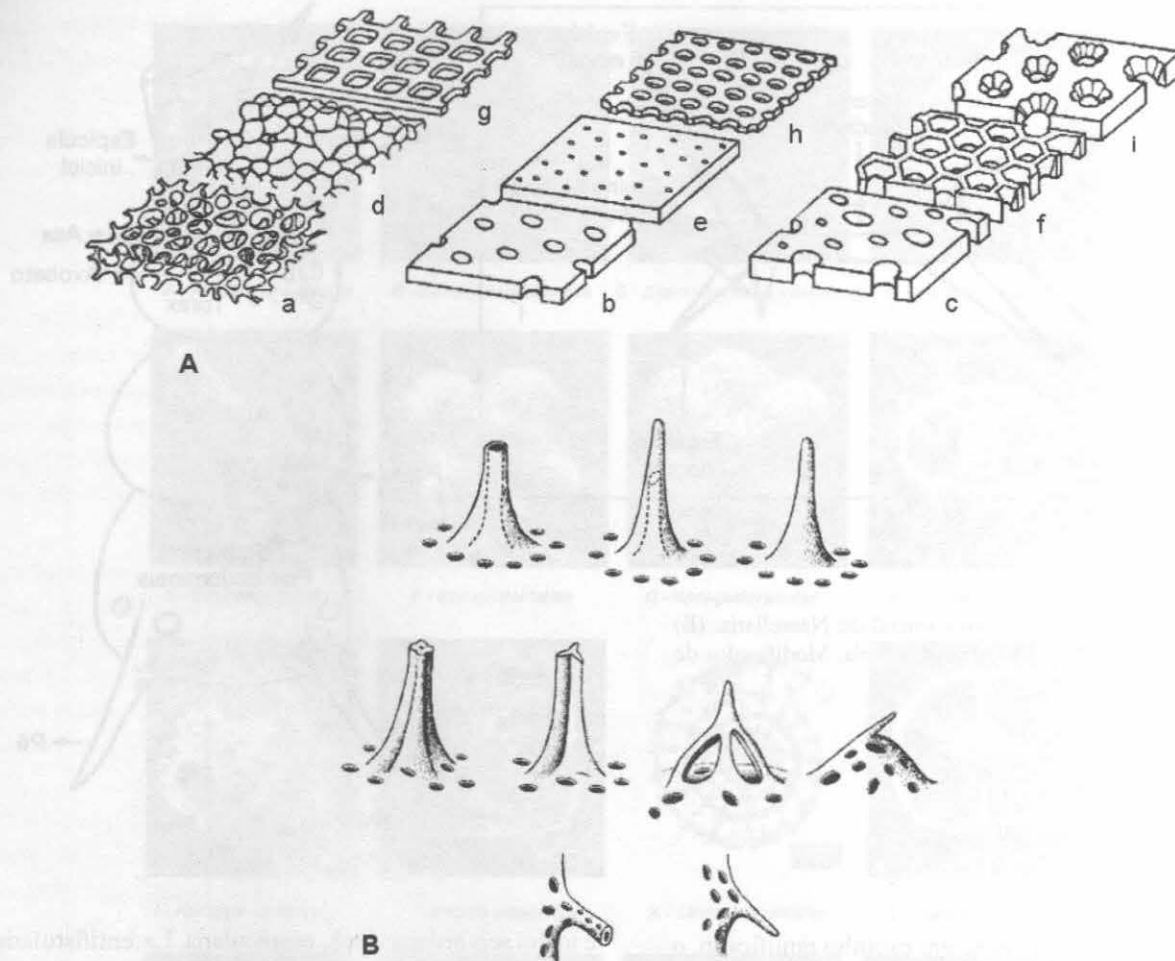


Figura 19.4 (A) Tipos diversos de paredes que constituem o esqueleto dos radiolários Polycystina: **treliçada** (f,g,h,i), **esponjosa** (a,d), **placa perfurada** (b,c,e). (B) Tipos diversos de espinhos de radiolários Polycystina. Modificados de Schaaf (1984).

ta três ou quatro braços desenvolvidos ao longo dos espinhos do esqueleto inicial, ou é triangular, tetraédrica ou globular, e composta de uma rede mais ou menos uniforme, disposta em diversas camadas ou em espirais.

Ordem Albaillellaria (figura 19.7c)

(Siluriano - Permiano)

Radiolários bilateralmente simétricos, caracterizados por um esqueleto inicial constituído por três barras interconectadas: duas barras curvas e uma reta, formando um triângulo.

Ordem Entactinaria (figura 19.7d)

(Ordoviciano - Recente)

Esqueleto inicial formado por uma espícula com um número variável de espinhos surgindo das duas ex-

tremidades da barra mediana ou a partir de um ponto central. Espinhos iguais ou desiguais, dispostos segundo padrões variados e normalmente separados em um grupo apical e um grupo basal. Concha normalmente presente, treliçada ou esponjosa, ou com uma combinação dos dois tipos; quando múltipla, está normalmente disposta de forma concêntrica, nunca ao longo de um eixo. Barra mediana ou espícula localizada no interior da concha mais interna, no centro ou deslocada para próximo da parede.

Ordem Spumellaria (figura 19.7e)

(Ordoviciano - Recente)

Radiolários normalmente solitários, excepcionalmente coloniais, com cápsula central simples, totalmente perfurada por numerosos poros de diâmetro reduzido. O esqueleto, sem espícula inicial, pode ser elipsoidal,

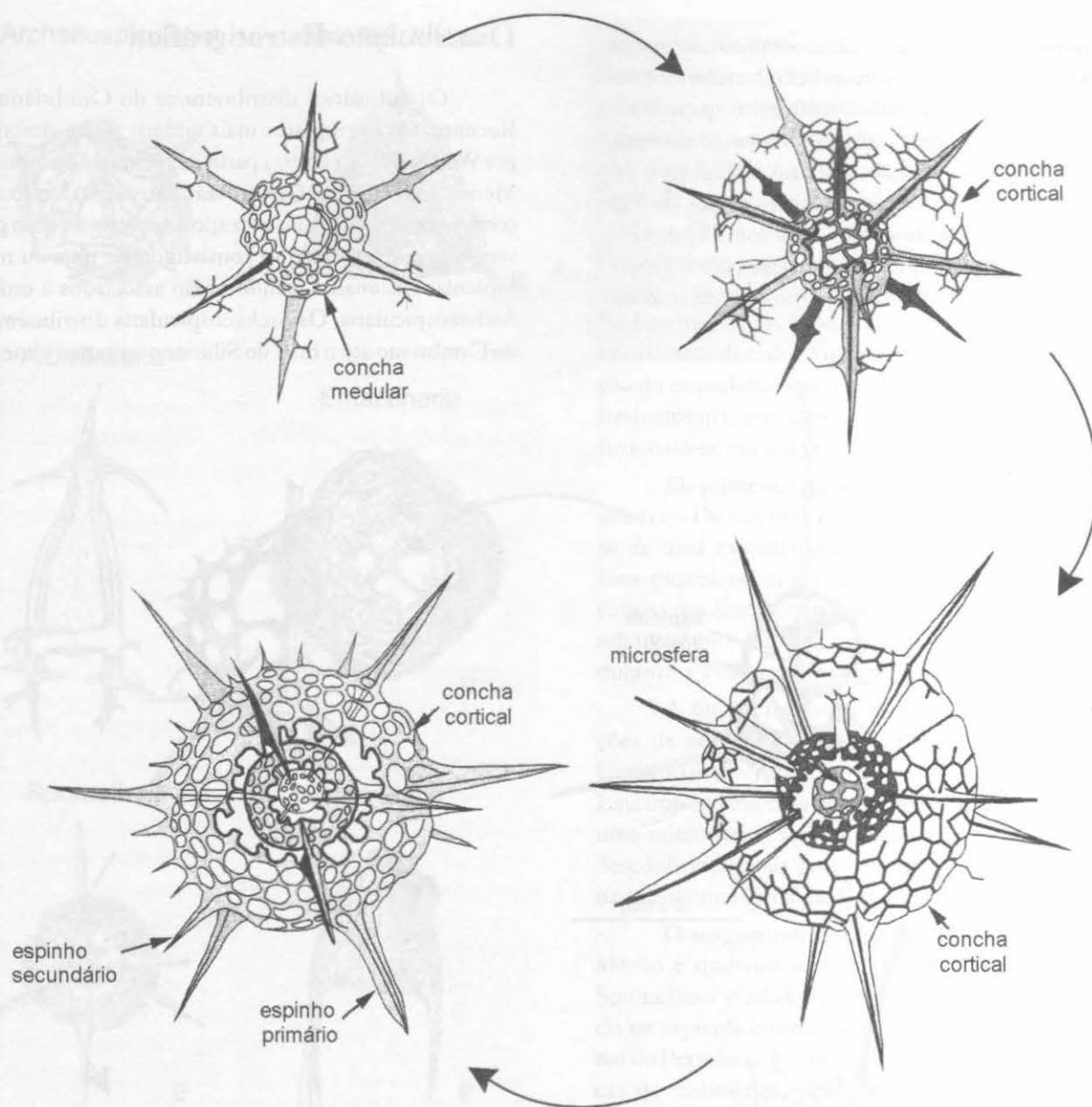


Figura 19.5 Etapas de crescimento do esqueleto de radiolários da ordem Spumellaria. Modificado de De Wever *et alii* (2001).

em forma de disco ou lenticular, treliçado ou esponjoso, disposto de forma irregular, concêntrica, ou em espiral. A primeira concha é geralmente homopolar.

Ordem Nassellaria (figura 19.7f)

(Devoniano – Recente, mas de acordo com alguns autores Triássico Inferior – Recente)

Radiolários solitários normalmente com cápsula central heteropolar, perfurada em um único pólo, e com um esqueleto com um ou mais segmentos alinhados ao

longo de um eixo, originado a partir de uma espícula inicial estruturalmente estável.

As primeiras descrições de Radiolaria foram publicadas no início do século XIX por Meyen (1834), a partir de organismos coletados no plâncton do Mar da China. Ehrenberg (1838) descreveu os primeiros radiolários fósseis em diatomitos do Eoceno-Oligoceno de Barbados e propôs o nome Polycystina para designá-los. Entretanto, a obra mais

importante do início do estudo sobre radiolários foi desenvolvida por Ernst Haeckel e contém três volumes, 1.800 páginas e 140 estampas. Essa monografia, realizada a partir de material coletado pelo navio oceanográfico *H.M.S. Challenger*, foi publicada em 1887. Apresenta descrições de 785 espécies novas de radiolários, bem como a proposta do primeiro sistema de classificação para o grupo, baseado exclusivamente na morfologia de seus esqueletos.

Distribuição Estratigráfica

Os radiolários distribuem-se do Cambriano ao Recente. Os exemplares mais antigos foram descritos por Won & Below (1999) a partir de rochas do Cambriano Médio, coletadas em Queensland, Austrália. De acordo com os autores, os esqueletos apresentavam-se bem preservados e diversificados, consistindo de uma ou mais espículas fusionadas, sendo então associados à ordem Archaeospicularia. Os Archaeospicularia distribuem-se do Cambriano até o final do Siluriano ou possivelmente

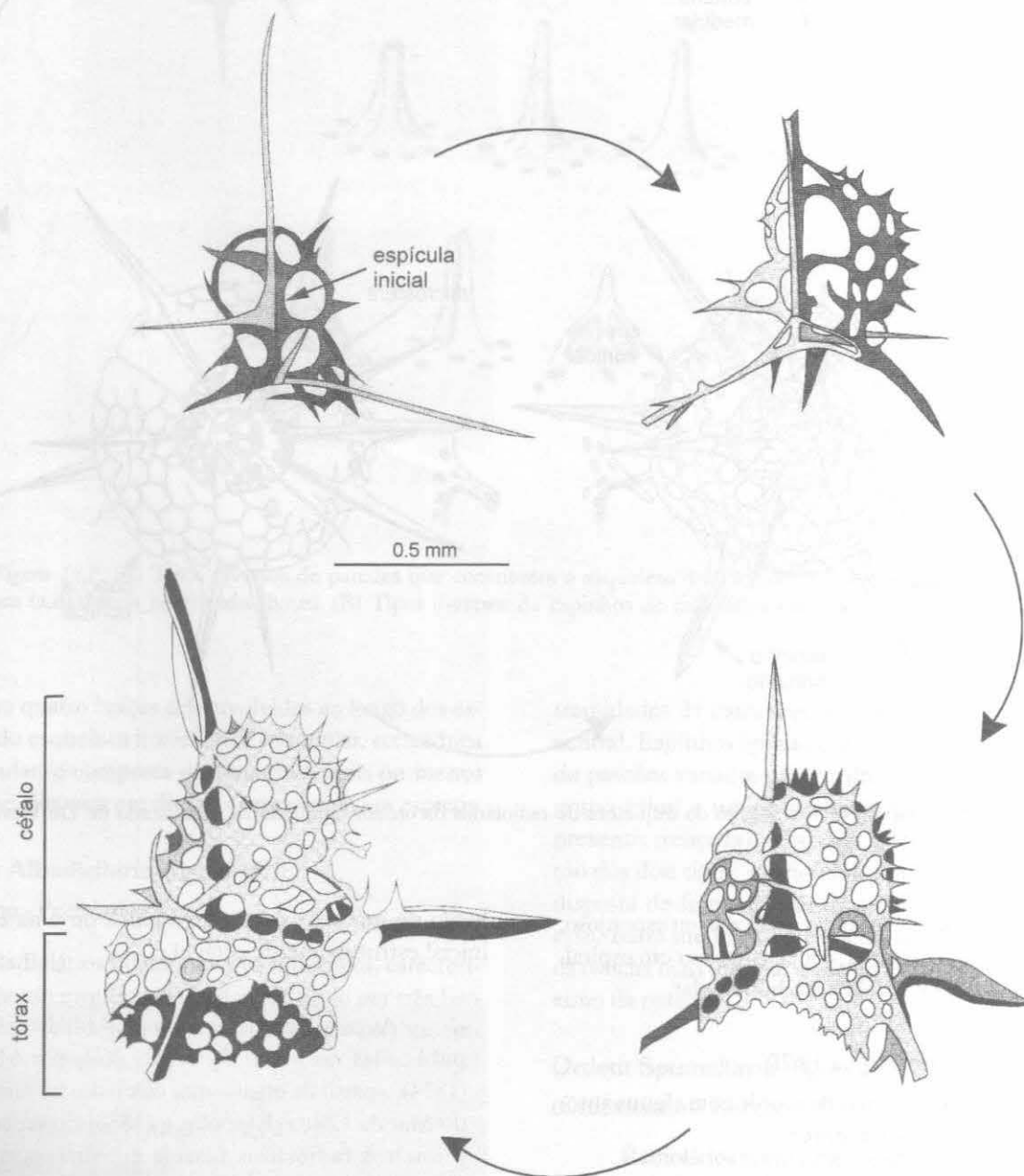


Figura 19.6 Etapas de crescimento do esqueleto de radiolários da ordem Nassellaria. Modificado de De Wever *et alii* (2001).

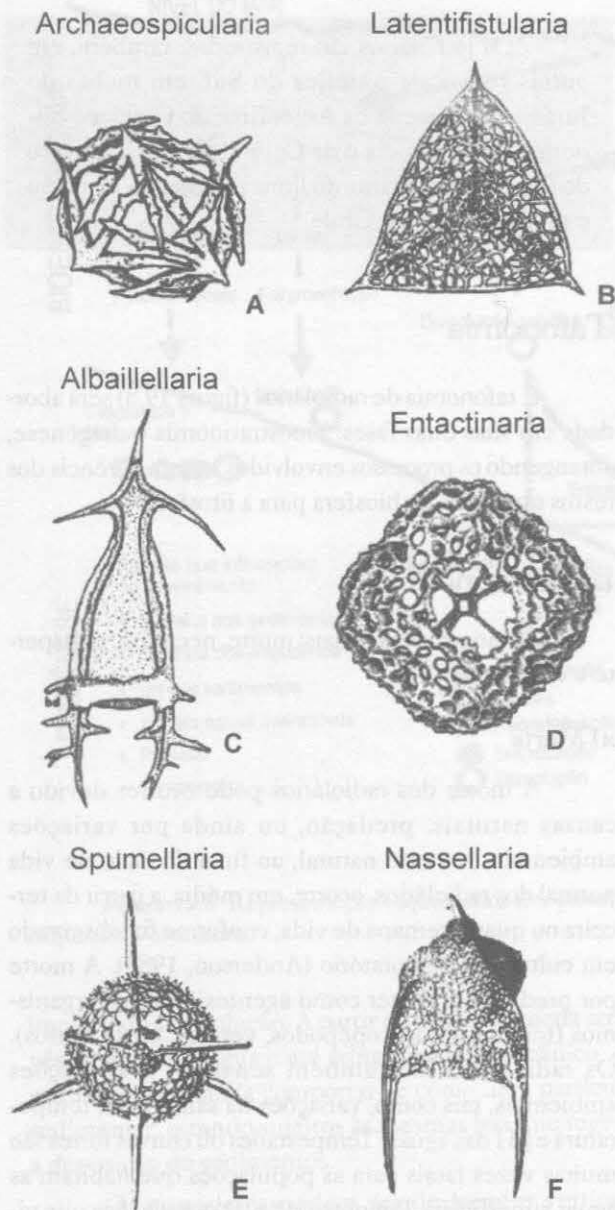


Figura 19.7 Morfologia básica de representantes das seis ordens de radiolários Polycystina. Modificado de De Wever *et alii* (2001).

até o início do Devoniano, quando teria ocorrido a extinção da ordem.

Durante o Paleozóico, a biodiversidade de radiolários aumentou consideravelmente e já existiam representantes de todas as seis ordens de Polycystina. No Cambriano apenas a família Echidninae (Archaeospicularia) esteve presente. Uma mudança marcante nas associações de radiolários observa-se no

início do Ordoviciano, com o surgimento dos primeiros representantes da ordem Entactinaria que passam a conviver com os Archaeospicularia. Os Entactinaria podem ter evoluído a partir dos Archaeospicularia, pela redução do número de espículas até restar apenas uma espícula em torno da qual desenvolvia-se uma concha esférica. Outra mudança na composição das associações de radiolários ocorreu durante o Siluriano inferior com o surgimento dos Albaillellaria e o desaparecimento dos Archaeospicularia. É possível que os Albaillellaria também descendam dos Archaeospicularia, a partir da redução do esqueleto espicular até uma estrutura composta basicamente por três barras que se interceptam e fusionam-se em um ponto.

Os primeiros representantes dos Nassellaria surgiram no Devoniano. Eram caracterizados pela presença de uma espícula inicial típica dos nasselários, mas seus esqueletos ainda apresentavam algumas características dos Entactinaria. A evolução dos Nassellaria foi relativamente lenta ao longo do Paleozóico e somente durante o Triássico surgiram as principais famílias.

A última mudança na composição das associações de radiolários do Paleozóico ocorreu durante o Carbonífero inferior com o surgimento dos Latentifistularia cujo esqueleto inicial era formado por uma microsfera e uma espícula. A sua origem ainda é desconhecida, mas provavelmente deve estar relacionada a alguma forma de Entactinaria.

O surgimento dos Spumellaria no Ordoviciano Médio é questionável. É possível que os primeiros Spumellaria verdadeiros, com uma microsfera e ausência de espícula interna, tenham surgido somente no final do Permiano. No entanto, muitas das formas esféricas de radiolários, previamente consideradas como espumelários, ainda apresentam vestígios de uma espícula interna, característica dos Entactinaria. Sendo assim, é provável que os Spumellaria tenham surgido somente no final do Paleozóico ou durante o Mesozóico.

No final do Paleozóico os últimos representantes das ordens Albaillellaria e Latentifistularia desapareceram totalmente. Entactinaria, Spumellaria e Nassellaria ultrapassaram as demais eras, distribuindo-se até o Recente.

No Mesozóico, as linhagens de radiolários já existentes originaram um número impressionante de novos morfotipos. Muitos outros grupos sofreram irradiação ou diversificaram-se. Possivelmente, a separação dos continentes e a formação de novos oceanos que determinaram o estabelecimento de novos padrões de circulação, contribuíram para o surgimento de novos nichos eco-

lógicos, favorecendo a diversificação dos organismos planctônicos. Pode-se dizer que o Mesozóico foi a era mais importante para a irradiação dos radiolários.

Os radiolários foram abundantes e apresentaram ampla distribuição em todo o Cenozóico, no entanto, comparativamente, sua diversidade foi reduzida. A fauna do Paleoceno difere daquela do Cretáceo Superior sendo mais semelhante à fauna do Neógeno. As faunas de radiolários do Eoceno e Oligoceno são bastante similares às associações do Neógeno, diferindo somente a nível genérico e específico. As associações de radiolários do Cenozóico apresentam as linhagens mais bem conhecidas devido a sua ampla distribuição, abundância em perfurações efetuadas em águas profundas e seu amplo uso em bioestratigrafia.

No Brasil os radiolários foram encontrados na Bacia de Pelotas (Pleistoceno-Holoceno, Kotzian, 1984; Kotzian & Eilert, 1985; Eilert, 1985, 1988; Kotzian *et alii*, 1987; Baecker-Fauth & Lemos (no prelo), Bacia de Campos (Cretáceo médio e Superior, Kotzian & Eilert, 1987; Strohschoen, 1995), Bacia Sanfranciscana (Cretáceo Inferior e médio, Kattah, 1992; Souza, 1993; Dias-Brito *et alii*, 1999), bacias de Barreirinhas, Cassiporé, Espírito Santo e Santos (Cretáceo médio, Dias-Brito, 1995); Bacia do Ceará (Cretáceo médio, Souza, 1995), Bacia de Sergipe-Alagoas (Cretáceo médio, Koutsoukos & Hart, 1990; Baecker-Fauth & Koutsoukos, 2002), além de uma suposta ocorrência em rochas do Permiano da Formação Irati, na Bacia do Paraná. Uma síntese sobre a ocorrência de radiolários nas bacias brasileiras foi apresentada por Eilert (2001).

Na maior parte desses estudos, os radiolários foram utilizados como indicadores de paleobatimetria, paleotemperatura e de padrões de paleocirculação oceânica. Além disso, bioeventos associados a vulcanismo foram identificados com base nesses microfósseis. Em todos esses aspectos ressalta-se a contribuição dos radiolários para a ampliação do conhecimento sobre a evolução geológica do oceano Atlântico Sul.

A descoberta de radiolários em delgadas camadas de *chert* do Cretáceo Inferior e médio da Bacia Sanfranciscana (MG), ainda é tema de debate entre micropaleontólogos e estratígrafos, pois representa uma sólida evidência de ambiente deposicional marinho na bacia, até então considerada como essencialmente continental.

Os radiolários são registrados, também, em outras bacias da América do Sul, em rochas do Jurássico e Eoceno da Argentina; do Cretáceo Superior da Venezuela e da Colômbia; do Cenozóico do Peru, do Permiano, do limite Cretáceo-Terciário e do Cenozóico do Chile.

Tafonomia

A tafonomia de radiolários (figura 19.8) será abordada em suas duas fases: bioestratinomia e diagênese, abrangendo os processos envolvidos na transferência dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera.

Bioestratinomia

Abrange várias etapas: morte, necrólise, transporte e deposição.

a) Morte

A morte dos radiolários pode ocorrer devido a causas naturais, predação, ou ainda por variações ambientais. A morte natural, ao final do ciclo de vida normal dos radiolários, ocorre, em média, a partir da terceira ou quarta semana de vida, conforme foi observado em culturas de laboratório (Anderson, 1983). A morte por predação pode ter como agentes diversos organismos (foraminíferos, copépodos, vermes, entre outros). Os radiolários são também sensíveis a alterações ambientais, tais como, variações na salinidade, temperatura e pH das águas. Tempestades ou chuvas fortes são muitas vezes fatais para as populações que habitam as águas superficiais. Por outro lado, as populações que vivem junto ao fundo oceânico podem ser afetadas pela redução da taxa de oxigênio dissolvido, resultante da ampliação da zona de oxigênio mínimo.

b) Transporte e Deposição

Após a morte natural, a célula decompõe-se e o esqueleto perde sua proteção. Normalmente a dissolução tem início quando o esqueleto entra em contato direto com as águas oceânicas. Por outro lado, se a morte ocorreu por predação, os esqueletos podem ser fragmentados e lançados diretamente na coluna d'água pelo predador ou então podem ser ingeridos e eliminados no interior de pelotas fecais. A sedimentação através de pelotas fecais favorece a preservação, pois reduz o tempo de permanência dos esqueletos na coluna d'água,

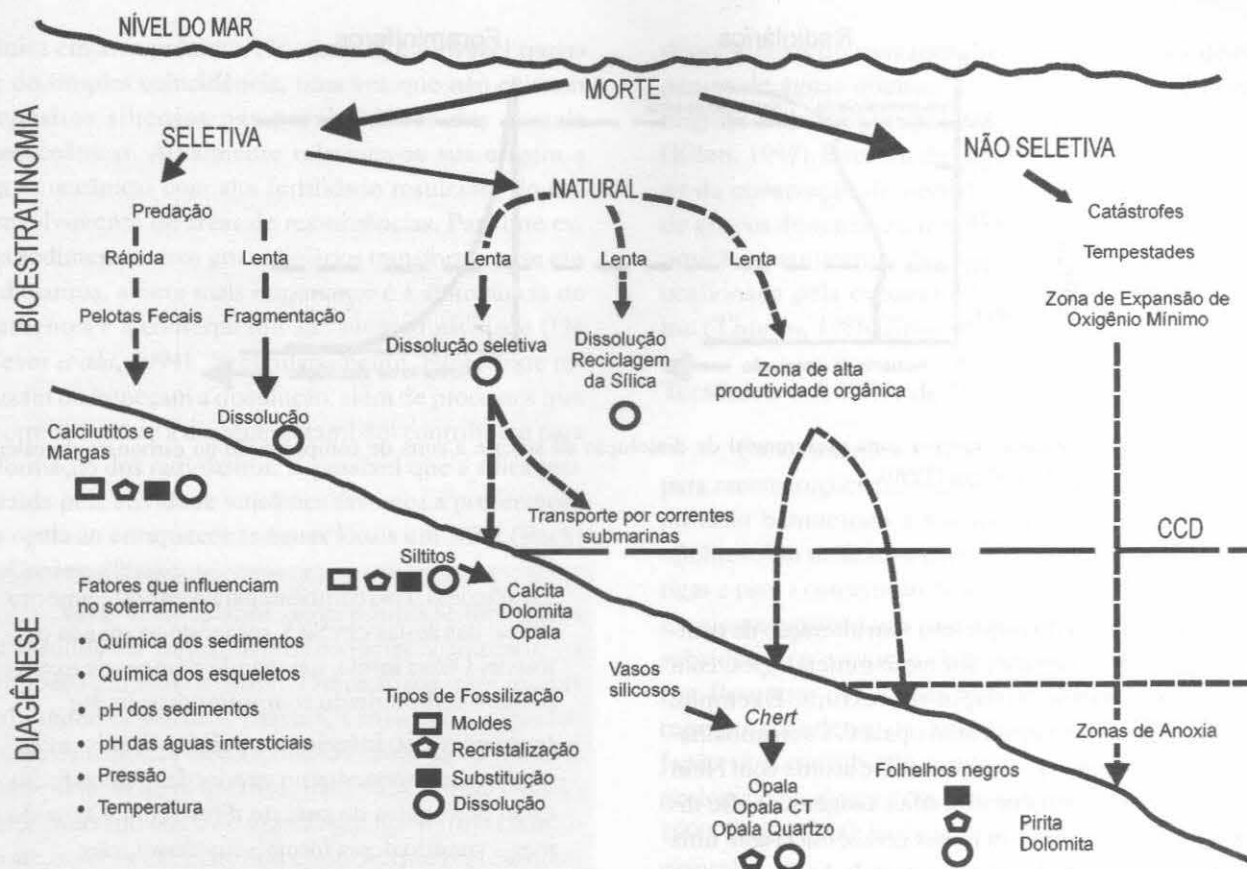


Figura 19.8 Representação esquemática dos principais processos tafonômicos e tipos de fossilização que atuam sobre os radiolários Polycystina.

impedindo a dissolução. A partir do início da queda através da coluna d'água e até atingir o fundo oceânico, os esqueletos passam a comportar-se como uma partícula sedimentar, estando sujeitos às mesmas leis que regem a deposição de sedimentos.

Os esqueletos podem ser deslocados verticalmente até o substrato ou transportados horizontalmente pela ação das correntes marinhas por centenas ou milhares de quilômetros. Dessa forma explica-se a ocorrência de elementos alóctones em muitas associações.

Os radiolários possuem zona preferencial de dissolução (figura 19.9) em águas superficiais, em torno dos 200 m superiores da lâmina d'água, mas não existe uma zona de compensação da sílica onde toda a sílica é dissolvida. A taxa de dissolução dos radiolários diminui com a profundidade, ao contrário dos microfósseis carbonáticos que se dissolvem mais efetivamente em águas mais profundas.

Após a deposição e o soterramento dos esqueletos, estes passam a sofrer a ação de pressão e temperaturas mais elevadas e iniciam-se os processos diagênicos.

Diagênese

Corresponde ao conjunto de modificações físicas e químicas que atuam nos esqueletos após a deposição e soterramento. Estes processos pós-deposicionais tendem a modificar total ou parcialmente a composição química e mineralógica dos esqueletos, por vezes alterando suas estruturas internas e externas, resultando em diferentes graus de preservação dos esqueletos.

a) Dissolução

Além da dissolução que ocorre na coluna d'água, em função da subsaturação das águas em sílica, ela também pode ocorrer na interface água-sedimento, bem como nos sedimentos superficiais. A dissolução pode ser total ou parcial, afetando os esqueletos mais frágeis. Nesses casos, os espaços previamente ocupados pelo esqueleto dos radiolários são frequentemente preenchidos por outros minerais quimicamente mais estáveis, formando moldes dos esqueletos originais.

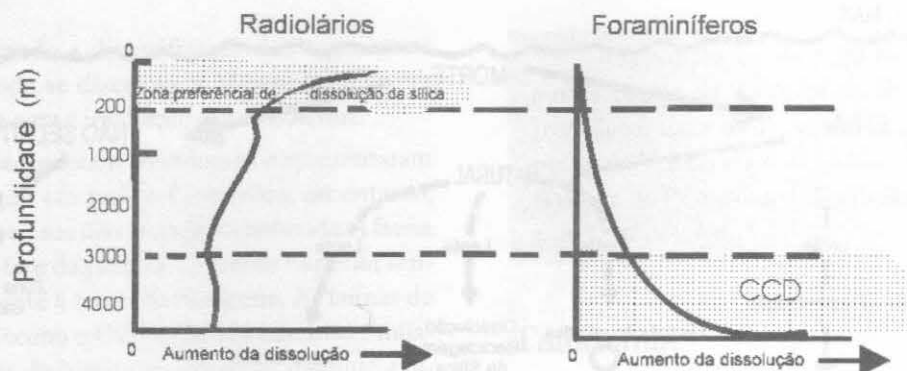


Figura 19.9 Relação entre a zona preferencial de dissolução da sílica e a zona de compensação do carbonato de cálcio (CCD). Modificado de Prothero (1990).

b) Recristalização

Preservação do esqueleto sem alteração da composição química, mas com alteração mineralógica, com pequena ou grande variação na textura. Exemplo: radiolários recristalizados como opala CT (cristobalita-tridimita desordenada) ou quartzo. De acordo com Hein (1987), durante a diagênese, a sílica biogênica sofre diversas transformações. Em linhas gerais, inicia com uma fase instável de sílica biogênica ou opala A (sílica amorfa hidratada) alterando-se para opala A' (sílica amorfa inorgânica), após para opala CT e, por último, para a fase estável de quartzo.

c) Substituição

Alteração da composição química e mineralógica. A sílica pode ser substituída por calcita, dolomita, pirita, zeolita, rodocrosita, clinoptilolita, esmectita, entre outros. Nas bacias marginais brasileiras frequentemente são encontrados radiolários substituídos por calcita, dolomita e pirita. Em geral, a substituição por calcita e dolomita não preserva os detalhes estruturais do esqueleto, resultando em fósseis com baixa qualidade de preservação, ao contrário daqueles substituídos por pirita.

Preservação dos Esqueletos

A fossilização dos esqueletos silicosos dos radiolários depende de diversos fatores que atuam ao longo de todo o processo tafonômico. A preservação é favorecida nas seguintes condições:

- **zonas de alta produtividade orgânica:** nessas áreas observa-se grande abundância de organismos. Após a morte, tem início a dissolução dos esquele-

tos silicosos. Isso contribui para o enriquecimento inicial das águas em SiO_2 , tornando-as menos corrosivas. Dessa forma, um grande número de exemplares é sedimentado sem sofrer dissolução;

- **transporte no interior de pelotas fecais:** os esqueletos transportados no interior das pelotas fecais estão protegidos do contato direto com a água do mar, evitando dessa forma a sua dissolução;
- **profundidades abaixo de 200 m:** a zona preferencial de dissolução da sílica localiza-se aproximadamente nessa profundidade, abaixo da qual a preservação dos esqueletos é favorecida;
- **dissolução seletiva:** os esqueletos mais robustos e com paredes mais espessas possuem maior potencial de preservação que os esqueletos mais frágeis;
- **zonas de anoxia:** nessas zonas há uma redução do pH, o que resulta na diminuição da solubilidade da sílica. Essas condições favorecem a preservação dos esqueletos silicosos, ao mesmo tempo em que intensificam a dissolução dos esqueletos carbonáticos. Bjørklund & De Ruiter (1987) relacionam a ocorrência de radiolários bem preservados com ambientes anóxicos.

Depósitos Silicosos

O acúmulo dos esqueletos de radiolários pode formar extensos depósitos silicosos com graus de litificação diversos, tais como vasas silicosas, radiolaritos, diatomitos e ftanitos. Antigamente associava-se a gênese desses depósitos com o vulcanismo submarino, pois em muitas ocorrências havia registro de atividade vul-

cânica em área próxima. No entanto, é provável tratar-se de simples coincidência, uma vez que não existem depósitos silicosos nas proximidades das dorsais mesoceânicas. Atualmente relaciona-se sua origem a águas oceânicas com alta fertilidade resultante do desenvolvimento de áreas de ressurgências. Para que esses sedimentos ricos em radiolários transformem-se em radiolaritos, o fator mais importante é a abundância de nutrientes e a conseqüente alta bioprodutividade (De Wever *et alii*, 1994). Secundariamente, fatores que reduzam ou impeçam a dissolução, além de processos que ocorrem durante a diagênese, também contribuem para a formação dos radiolaritos. É possível que a sílica produzida pela atividade vulcânica favoreça a preservação da opala ao enriquecer as águas locais em sílica (Racki & Cordey, 2000).

Vasas de radiolários são depósitos sedimentares inconsolidados formados por esqueletos silicosos, na proporção de 30 a 80%. Diatomitos são rochas sedimentares silicosas friáveis, consistindo especialmente de frústulas de diatomáceas marinhas com 5-15% de esqueletos de radiolários. Radiolaritos *sensu lato* são descritos como *cherts* de granulação muito fina contendo áreas claras circulares ou elípticas que representam esqueletos de radiolários recristalizados. Radiolaritos *sensu stricto* consistem de camadas de *cherts* vermelhos ou verdes, medidas em centímetros, alternando-se com camadas de folhelhos silicosos, medidas em milímetros. Ftanitos são *cherts* negros ricos em matéria orgânica, argilo-minerais ou fosfatos, cuja deposição está associada a eventos anóxicos marcados por variações importantes da fauna.

Os radiolários, portanto, podem ser encontrados em diversos tipos de sedimentos e rochas silicosas de granulação fina, bem como em rochas carbonáticas (calcários, margas e folhelhos). Também já foram registrados em concreções carbonáticas e nódulos fosfáticos.

Aplicações

Paleoecologia e Paleoceanografia

Os radiolários são excelentes indicadores de ambiente marinho, apresentando diversas associações de espécies características para massas d'água específicas. São utilizados na determinação de paleobatimetria, paleotemperatura, áreas de paleoressurgência e do alcance das paleocorrentes oceânicas (McMillen & Casey, 1978; Casey, 1993). Além

disso, através de suas reconhecidas associações de espécies de águas quentes e frias, pode-se determinar migrações das frentes polares para o norte e para o sul (Eilert, 1997). Eventos de anoxia foram inferidos a partir da observação de períodos de radiação e extinção de grupos de espécies, relacionados à variação da composição quantitativa das assembléias de radiolários, ocasionada pela expansão da zona de oxigênio mínimo (Thurow, 1986; Erbacher *et alii*, 1996).

Tectônica e Análise de Bacias

Os radiolaritos apresentam grande importância para reconstruções paleogeográficas devido ao seu significado batimétrico e sua freqüente associação com ofiolitos. São utilizados para datar crostas oceânicas antigas e para a construção de modelos geodinâmicos. São excelentes marcadores para a reconstituição da gênese, subsidência e evolução de margens continentais antigas. Pesquisas detalhadas com radiolários em *cherts* de terrenos complexos da Austrália, América do Norte e Japão têm contribuído muito para a compreensão da geologia e tectônica desses países (Aitchison & Flood, 1990; Blake, 2000; Kishida & Hisada, 1986, respectivamente).

Geologia Exploratória

Os radiolários são aplicados também à geologia do petróleo (Nakaseko, 1960; Blueford & Murchey, 1993) sendo utilizados para datação relativa de rochas, e como marcadores de bioeventos para correlações locais e regionais entre depósitos de águas profundas, onde os microfósseis carbonáticos raramente são preservados. Além disso, são excelentes indicadores paleobatimétricos e na estratigrafia de seqüências marcam episódios de inundação máxima. Na exploração mineral, há registros da utilização de radiolários para a identificação e acompanhamento da continuidade e extensão de mineralizações a ouro em camadas de rochas extremamente falhadas e, portanto, de difícil reconhecimento pelos métodos geológicos tradicionais (Mihalynuk & Cordey, 1997).

Bioestratigrafia

Radiolários constituem um dos poucos grupos de organismos microplancônicos que possuem um longo registro geológico, ocorrendo durante todo o Fanerozóico (Cambriano ao Recente). Além disso, apresentam ampla distribuição geográfica e um grande número de espécies (tanto fósseis como atuais) e sua depo-

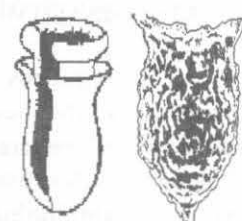
sição não é limitada pela profundidade. A partir de trabalhos de Riedel (1952, 1953) ficou evidenciado que os radiolários sofreram evolução relativamente rápida ao longo do tempo geológico. Isso possibilitou o reconhecimento de diversas espécies-guia a partir das quais foram propostos detalhados biozoneamentos ao longo do Fanerozóico, nas mais diversas áreas geográficas (Sanfilippo & Riedel, 1985).

Referências

- AITCHISON, J.C. & FLOOD, P. 1990. Early Carboniferous radiolarian age constrain the timing of sedimentation within the Anaiwan terrane, New England orogen, eastern Australia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 89(1): 1-19.
- ANDERSON, O. R. 1983. *Radiolaria*. Springer, New York. 355p.
- BAECKER-FAUTH, S. & LEMOS, V.B. O gênero *Stylatractus* Haeckel, 1887 (RADIOLARIA) em sedimentos do Pleistoceno superior - Holoceno da Margem Continental do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências* (no prelo).
- BAECKER-FAUTH, S. & KOUTSOUKOS, E.A.M. 2002. Os fósseis da bacia de Sergipe-Alagoas: os radiolários. *Phoenix*, 37: 1-2.
- BJØRKLUND, K.R. & DeRUITER, R. 1987. Radiolarian preservation in eastern Mediterranean anoxic sediments. *Marine Geology*, 75: 271-281.
- BLAKE, M.C. Jr. 2000. The role of radiolarian biostratigraphy in evolving plate tectonics models for the Franciscan Complex of North America. In: MEETING OF THE INTERNATIONAL ASSOCIATION OF RADIOLARIAN PALEONTOLOGISTS, 9. Blairsdon, California. *Abstracts*, p.18.
- BLUEFORD, J. & MURCHEY, B. 1993. Radiolaria in giant and subgiant fields of Asia, *Special Publication*, n.6, Nazarov Memorial Volume. Micropaleontology Press, Washington, D.C., 200 p.
- CACHON, J.C.; CACHON, M. & ESTER, K.W. 1990. Phylum Actinopoda. Classes Polycystina (= Radiolaria) and Phaeodaria. In: MARGULIS, L.; CORLISS, J.O.; MELKONIAN, M. & CHAPMAN, D. J. (eds.). *Handbook of Protozoists*. Jones and Bartlett Publishers, Boston, p. 334-379.
- CASEY, R.E. 1993. Radiolaria. In: LIPPS, J.H. (ed.). *Fossil Prokaryotes and Protists*. Blackwell, Cambridge, p. 249-322.
- DE WEVER, P.; AZEMA, J. & FOURCADE, E. 1994. Radiolaires et radiolarites production primaire, diagénese et paléogéographie. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration- Production Elf Aquitaine*, 18(1): 315-379.
- DE WEVER, P.; DUMITRICA, P.; CAULET, J.P.; NIGRINI, C. & CARIDROIT, M. 2001. *Radiolarians in the sedimentary record*. Gordon and Breach Science Publishers, Amsterdam. 533p.
- DIAS-BRITO, D.; PESSAGNO, Jr. & CASTRO, J. C. 1999. Novas considerações cronoestratigráficas sobre o sillexito a radiolários do sul da Bacia Sanfranciscana, Brasil, e a ocorrência de foraminíferos planctônicos nestes depósitos. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 5, UNESP, Rio Claro, *Boletim*, p. 567-575.
- EILERT, V. P. 1985. Ocorrência de Polycystina (Protozoa, Radiolaria) antárticos e subantárticos em sedimentos superficiais do Atlântico Sudoeste (31°-35° S; 45°-54° W). *Pesquisas*, 17: 151-67.
- EILERT, V. P. 1988. *Radiolários Polycystina (Família Collosphaeridae) em sedimentos pleisto- holocênicos da Margem Continental Sul-brasileira. Sistemática, Considerações gerais sobre Ecologia, Paleoecologia, Distribuição Geográfica e Geológica*. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 219p.
- EILERT, V.P. 1997. *Radiolários Polycystina em sedimentos do Neo-oligoceno ao Neopleistoceno, Atlântico Sul, ODP Leg 114 Site 704: Bioestratigrafia, a linhagem Eucyrtidium e o sinal Cycladophora davisiana*. Tese de Doutorado. Curso de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 252 p.
- EILERT, V.P. 2001. Polycystine radiolarians in Brazilian sedimentary basins: a synthesis on the current status. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2: 7-19.
- EHRENBERG, C. 1838. Über die Bildung der Kreidefelsen und des Kreidemergels durch unsichtbare Organismen. *Königliche Akademie der Wissenschaften zu Berlin Abhandlungen*, p. 59-147.
- ERBACHER, J.; THUROW, J. & LITCKE, R. 1996. Evolution patterns of Radiolaria and organic matter variations: a new approach to identify sea level

TINTINÍDEOS E CALPIONELÍDEOS

Maria Dolores Wanderley



TINTINÍDEOS

Os tintinídeos são protistas ciliados que possuem uma carapaça orgânica, muito delicada, constituída de proteínas e polissacarídeos, que pode ser reforçada pela aglutinação de pequenas partículas como cocolitos ou frústulas de diatomáceas. O tamanho da maioria varia de 120 a 200µm sendo os únicos representantes dos protistas ciliados que possuem interesse geológico.

Kamiyama & Ling (1984) afirmam que os tintinídeos são capazes de escolher a espécie de cocolitofoídeo para construir sua lórica. Neste grupo, a questão da aglutinação parece ser controlada pela atividade biológica e não apenas por uma função passiva e dependente da associação de cocolitofoídeos disponíveis na vizinhança imediata.

A maioria vive na zona fótica dos oceanos polares se alimentando do nanoplâncton fotossintetizante e nos oceanos tropicais e temperados, onde raramente são abundantes. Habitam também estuários e lagos e das 840 espécies conhecidas apenas 10 são de água doce. Em muitas amostras de tintinídeos atuais, o protoplasma do indivíduo dificilmente pode ser observado, pois é decomposto logo após a morte do organismo.

Podem apresentar *enquistamento*, o que corresponde a um período em que os processos vitais do

organismo ficam praticamente nulos e estes vão para o fundo do corpo aquoso. Tal fenômeno geralmente ocorre em condições adversas do meio. Quando as condições do ambiente se tornam favoráveis, ocorre o *excistamento* ou retorno à plena atividade vital.

Kamiyama *et alii* (1995) monitoraram o processo de *excistamento* de tintinídeos, encubando amostras de sedimento em água do mar filtrada e expondo-as à luz em diferentes profundidades. Eles observaram que o processo de *excistamento* é mais efetivo na parte da coluna d'água onde há uma maior intensidade luminosa, sugerindo influência nesse processo de fatores como profundidade, turbidez dos sedimentos mais superficiais e mistura vertical das águas.

Morfologia

A carapaça dos tintinídeos, também conhecida como lórica, apresenta forma variada, podendo ser globular, cônica, em forma de sino ou em forma de garrafa. Possui uma abertura na região oral e, na maioria das espécies, apresenta uma região aboral (oposta à oral) fechada. A morfologia dos tintinídeos fósseis é concebida a partir da observação de seções da lórica em lâminas delgadas. Estas seções, aleatoriamente orientadas, são posteriormente reconstituídas tridimensionalmente.

Geralmente, a lórica apresenta escultura em forma de espinhos, costelas, sulcos longitudinais, transversais, espiralados ou ainda, padrões reticulados ou fenestrados (figura 20.1).

Classificação

Brasier (1980) classifica os tintinídeos no reino Protista, filo Ciliophora, classe Ciliata, ordem Spirotrichida, subordem Tintinnina.

A taxonomia é baseada na forma, composição, estrutura da parede e escultura da lórica.

Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica

Os tintinídeos são registrados em estratos do Cambriano, Carbonífero, Permiano, Cretáceo Superior, Paleoceno, Mioceno e Plioceno (Tappan & Loeblich Jr., 1968). Algumas espécies com testa orgânica semelhantes a calpionelídeos, presentes no Siluriano, Triássico, Jurássico e Cretáceo, são possíveis tintinídeos fósseis (Visscher, 1970).

Ocorrem também no Holoceno, na zona fótica de todos os mares e oceanos onde em geral não são muito abundantes. Na Antártica ocorrem em grande quantidade sendo superados apenas pelas diatomáceas. Sassi & Melo (1986) estudaram o plâncton de águas superficiais da Antártica e registraram a presença de 13 espécies.

Aplicações

A sensibilidade dos tintinídeos à temperatura e salinidade permitiu o agrupamento de associações típicas de mares ártico, antártico, temperado, subtropical e tropical indicadoras de paleotemperatura.

Além de oceanos e mares, existem formas que habitam estuários e lagos com um total de 10 espécies vivendo em águas doces. Echols & Fowler (1973) têm investigado o potencial que algumas espécies de águas salobras apresentam para estudos de paleosalinidade e de ambientes marinhos proximais.

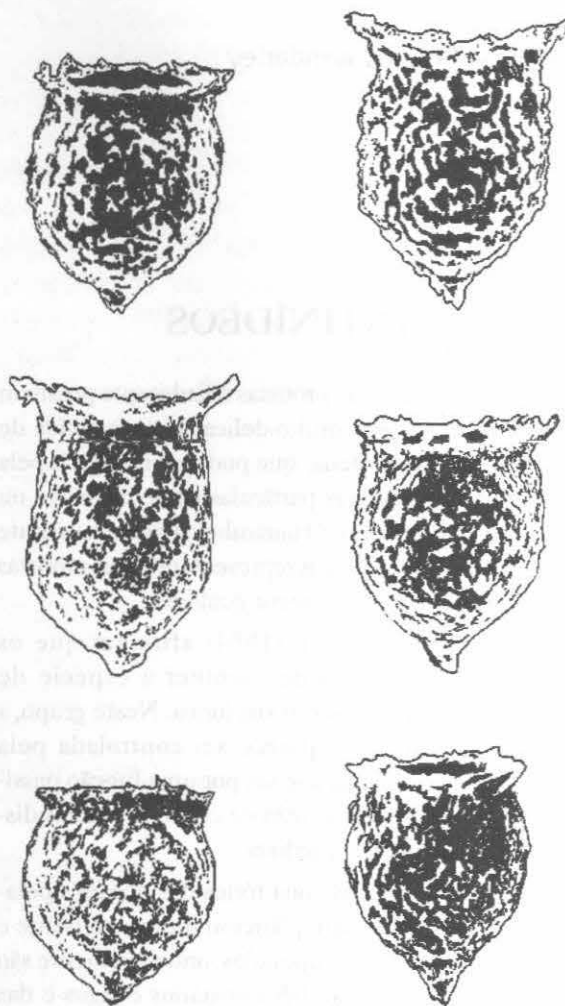
Referências

BRASIER, M.D. 1980. *Microfossils*. George Allen & Unwin, London. 193 p.

ECHOLS, R.J. & FOWLER, G.A. 1973. Agglutinated tintinnid loricae from some Recent and late Pleistocene shelf sediments. *Micropaleontology*, 19: 431-443.

KAMIYAMA, T. & LING, H.Y. 1984. Particle selectivity of pelagic tintinnid agglutination. *Marine Micropaleontology*, 9: 87-92.

KAMIYAMA, T.; ITAKURA, S. & NAGASAKI, K. 1995. Effects of irradiance on excystment of tintinnids from marine sediments. *Journal of Oceanography*, 51(5): 615-618.



Tintinopsis fimbriata

Figura 20.1 *Tintinopsis fimbriata*, tintinídeo vivente típico de ambientes proximais apresentando diferentes morfologias (modificado de Echols & Fowler, 1973).

- SASSI, R. & MELO, G.N. 1986. Tintinnina (Protozoa-Ciliophora-Oligothichida) from the First Brazilian Expedition to the Antarctic. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 58 (1): 63-83.
- TAPPAN, H. & LOEBLICH Jr., A.R. 1968. Lorica composition of modern and fossil tintinnida (Ciliate Protozoa), systematics, geological distribution and some new Tertiary taxa. *Journal of Paleontology*, 42:1378-1394.
- VISSCHER, H. 1970. On the occurrence of chitinoid loricas of Tintinnids in an early Triassic palynological assemblage from Kingscourt, Ireland. *Geological Survey of Ireland Bulletin*, 1: 61-64.

CALPIONELÍDEOS

Ao estudar as rochas calcárias do Jurássico dos Alpes, Lorenz (1902) notou a presença de diminutos organismos com uma carapaça calcária, axialmente simétrica, com forma semelhante a um sino e tamanho em torno de 0,05 mm. O autor citado denominou estes microrganismos de *Calpionella* e considerou-os como foraminíferos devido à sua semelhança superficial com os uniloculares da família Lagenidae.

Posteriormente, outros autores encontraram diferentes formas fósseis que guardam relações morfológicas com os *Calpionella*, na Espanha, nas ilhas Baleares ao Norte da África, nos Alpes, nos Cárpatos, Crimeia, Córsega, Cáucaso e Himalaia, sempre em calcários de textura muito fina, limitados ao Jurássico Superior e Cretáceo Inferior (Palacio & Bermudez, 1963). Sabe-se hoje que seu tamanho varia de 40 a 150µm e estão distribuídos mundialmente em rochas hemipelágicas do cinturão tetiano, sendo os únicos fósseis que permitem um zoneamento biocronológico tão preciso quanto o dos amonitas.

Não existem calpionelídeos atuais e sua posição sistemática é incerta. Alguns autores os relacionam aos tintinídeos, que são microfósseis orgânicos, o que resultou em muita confusão.

A composição química das carapaças tem sido objeto de discussão. Alguns autores acreditam que eram orgânicas e foram substituídas por calcita no processo de fossilização, outros crêem que eram originalmente calcários com a propriedade de aglutinar partículas exógenas com as quais reforçavam as carapaças, como em alguns tintinídeos atuais.

Morfologia

A testa dos calpionelídeos, também chamada de lórica, possui geralmente forma de sino, com um colar, normalmente sem escultura e com abertura. A abertura, situada na região oral, é sempre grande e o colar, também oral, apresenta forma variada e estrutura interna que pode ser diferente da parede da lórica. Em seções delgadas, a lórica aparece geralmente transparente (hialina) ou algumas vezes microgranular, opaca e amarronzada.

Como são estudados em lâminas delgadas, sua morfologia é concebida geralmente a partir de reconstituições de partes da carapaça vistas em seções (figura 20.2).

Classificação

Os calpionelídeos são considerados por Brasier (1980) como tintinídeos fósseis, devido à semelhança da forma de suas carapaças com as carapaças destes microrganismos. Apesar dos tintinídeos atuais não possuírem testas mineralizadas, alguns autores argumentam que ao se fossilizarem, estes organismos teriam sofrido mineralização do esqueleto.

A grande maioria das formas consideradas calpionelídeos possui testa mineralizada de natureza primária, que estavam, possivelmente, em contato direto com a célula viva na maior parte da sua superfície (Remane, 1978), o que não ocorre com os tintinídeos. Este fato indica que a mineralização das testas, possivelmente, não seria decorrente de processo de fossilização.

Os motivos acima mencionados levaram Remane (1978) a propor classificá-los como *incertae sedis*, agrupando-os na superfamília Calpionellidea com duas famílias: Calpionellidae e Colomiellidae.

A superfamília Calpionellidea é definida como organismos com lórica calcítica de simetria axial, com abertura oral sempre grande, circundada por colar oral de forma variada, cuja estrutura interna pode ser diferente da estrutura da parede da lórica.

A principal diferença entre as famílias Calpionellidae e Colomiellidae é que nestes, o colar é sempre mais longo que a lórica e pode ser constituído de várias peças separadas por finas suturas.

Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica

Os calpionelídeos são encontrados tipicamente em sedimentos pelágicos finos (depósitos de mar profundo)

do Jurássico Superior e Cretáceo Inferior. O grupo tem distribuição paleogeográfica muito ampla ocorrendo na província tetiana, desde o México, Cuba até o Iraque. Estão presentes no Cáucaso, Alpes, Apeninos, sul da França, Argélia, Tunísia e nas montanhas Bálticas da Espanha.

Família Calpionellidae



Calpionella alpina



Calpionella elliptica



Crassicollaria intermedia



Crassicollaria paeuvula



Calpionella darderi



Remaniella cadischiana



Calpionellopsis simplex



Calpionella oblonga



Tintinnopsella carpathica



Tintinnopsella longa



Lorenziella hungarica



Chitinoidella bermudezi



Chitinoidella boneti

Família Colomiellidae



Colomiella recta



Colomiella mexicana

Figura 20.2 Reconstituições de calpionelídeos a partir de diferentes seções da lórica (Remane, 1978).

Aplicações

Os calpionelídeos apresentam curta distribuição temporal, e ampla distribuição geográfica, sendo portanto, bons indicadores biocronoestratigráficos. São úteis na correlação de estratos, principalmente os da província tetiana.

Embora sejam organismos extintos, seu habitat e hábito podem ser reconstituídos, pois ocorrem tipicamente em calcários muito finos, margosos, pobres em fósseis bentônicos e ricos em fósseis planctônicos como radiolários e nanofósseis. Isto indica serem micro-organismos marinhos e planctônicos.

Referências

- BRASIER, M.D. 1980. *Microfossils*. George Allen & Unwin (Publishers) Ltda. London. 193p.
- LORENZ, T. 1902. Geologische Studien im Grenzgebiet zwischen helvetischer und ostalpiner Fazies. II. Die sudlich Rhatikon. *Ber. Naturf. Ges. Freiburg*, 12, p. 34-95, pl. 9.
- PALACIO, F. C. R. & BERMUDEZ, P. J. 1963. *Micropaleontologia General*. Gráficas Condal - Ediciones GEA, Barcelona. 808 p.
- REMANE, J. 1978. Calpionellids. In: HAQ, B.U. & BOERSMA, A. (eds.). *Introduction to Marine Micropaleontology*. New York. Amsterdam. Oxford. Elsevier Biomedical, p. 161-170.

As diatomáceas são algas unicelulares bentônicas ou planctônicas, encontradas em ambientes aquáticos, tanto marinhos, como de água doce. Estes microrganismos são incluídos entre os vegetais por possuírem plastos e serem autotróficos, sendo portanto, capazes de realizar a fotossíntese. Como precisam da luz para o seu metabolismo, habitam zonas óticas de oceanos, mares, lagos e rios. Podem ser encontradas também em ambientes hipersalinos e hipossalinos, em solos úmidos e pastos e vegetais cujas folhas (epífitas). Constituem a base da cadeia alimentar e, juntamente com os crustáceos e moluscos, formam a base da alimentação animal exporcionada pela produtividade marinha em muitos ecossistemas aquáticos. As diatomáceas servem de alimento a pequenos crustáceos e a larvas de invertebrados e peixes teleostei que, por sua vez, são alimentos invertebrados e vertebrados maiores.

Os nutrientes essenciais ao crescimento das diatomáceas são silício, nitrogênio, fósforo e carbono, que são absorvidos em abundância nos oceanos em regiões de ressurgência, onde as correntes marinhas profundas ascendem trazendo consigo os nutrientes do fundo, ou em regiões costeiras, que recebem nutrientes vindos do continente através de rios e estuários. Em outras condições, elas são muito comuns nestes ambientes.

As diatomáceas podem ser encontradas no sedimento e no meio líquido. As formas são representadas por uma série de indivíduos

que se diferenciam por tamanho, forma e ornamentação. Os indivíduos podem ser unicelulares ou agregados de células, formando cadeias ou colônias.

As diatomáceas são muito pequenas, geralmente de 2 a 100 micrômetros, sendo por isso, invisíveis a olho nu. São facilmente observadas com o auxílio de uma lupa binocular, que se vê com o auxílio de uma lâmina de microscópio.

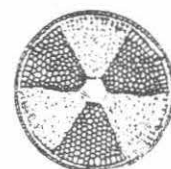
As diatomáceas são muito importantes na cadeia alimentar marinha, servindo de alimento para muitos organismos marinhos.

As diatomáceas são muito importantes na cadeia alimentar marinha, servindo de alimento para muitos organismos marinhos. Elas são muito importantes na cadeia alimentar marinha, servindo de alimento para muitos organismos marinhos. Elas são muito importantes na cadeia alimentar marinha, servindo de alimento para muitos organismos marinhos. Elas são muito importantes na cadeia alimentar marinha, servindo de alimento para muitos organismos marinhos.

A reprodução das diatomáceas é por meio de divisão celular, formando-se assim, novas células. Elas são muito importantes na cadeia alimentar marinha, servindo de alimento para muitos organismos marinhos.

DIATOMÁCEAS

Claudia Gutterres Vilela



As diatomáceas são algas unicelulares bentônicas ou planctônicas, encontradas em ambientes aquáticos, tanto marinhos como de água doce. Estes microorganismos são incluídos entre os vegetais por possuírem pigmentos fotossintetizantes, sendo portanto seres autótrofos capazes de realizar a fotossíntese. Como precisam da luz para o seu metabolismo, habitam a zona fótica de oceanos, mares, lagos e rios. Podem ser encontradas também em mangues hipersalinos e hiposalinos, em solos úmidos e presas a vegetais ou árvores (epífitas). Constituem a base da cadeia alimentar e, juntamente com os cocolitoforídeos e dinoflagelados, formam o fitoplâncton, sendo responsáveis pela produção primária em muitos ecossistemas aquáticos. As diatomáceas servem de alimento a pequenos crustáceos e a larvas de invertebrados e peixes (alevinos) que, por sua vez, vão alimentar invertebrados e vertebrados maiores.

Os nutrientes essenciais ao crescimento das diatomáceas são sílica, nitratos, fósforo e ferro, que são encontrados em abundância nos oceanos em regiões de ressurgência, onde as correntes marinhas profundas ascendem trazendo sedimentos do fundo, ou em regiões costeiras, que recebem nutrientes vindos do continente através de deltas e estuários. Em consequência, elas são muito comuns nestes ambientes.

As diatomáceas podem ser solitárias ou coloniais. As colônias são representadas por uma série de indivídu-

os que se organizam em cadeias, unidos por filamentos ou mucos. Os pigmentos fotossintetizantes são amarelados, pardo-amarelados ou castanhos, e estão contidos em grânulos do citoplasma, chamados cromoplastos ou cromatóforos.

As diatomáceas têm um revestimento celular silicoso delicado e transparente, chamado **frústula**, que é formada por duas valvas: a **epivalva** (maior) e a **hipovalva** (menor), que se articulam encaixando-se como uma caixinha de papelão com tampa (figura 21.1).

Análises do plâncton na plataforma continental norte brasileira, foz do rio Amazonas, indicaram uma alta produtividade nestas águas (Vilela, 1992). No entanto, poucas frústulas foram encontradas preservadas nos sedimentos, ao contrário de outros microorganismos como os foraminíferos, que ocorrem em abundância. O baixo potencial de preservação das diatomáceas deve-se ao ambiente de alta energia da plataforma amazônica, podendo ter havido transporte das frústulas, que são muito leves, pelas correntes que atuam nesta região.

A reprodução das diatomáceas é basicamente assexual, efetuando-se por simples divisão da célula-mãe em duas. No entanto, ocorre uma diminuição no

tamanho das células-filhas em cada geração, devido à separação das valvas (figura 21.1). Para que haja a restituição do tamanho normal da espécie, pode haver reprodução sexuada, com a formação de esporos – **auxósporos**, a partir das pequenas células formadas pela reprodução assexuada (Brasier, 1980; Burkle, 1978).

Surgiram no Cretáceo médio, expandindo-se até o Recente. Existe atualmente uma grande proporção de gêneros e espécies semelhantes a gêneros e espécies fósseis, o que facilita os estudos paleoambientais. Também o seu uso em zoneamentos bioestratigráficos tem se desenvolvido, principalmente através de pesquisas em oceano profundo.

Morfologia

A forma das diatomáceas é bastante variada. Sua parede celular silicosa lhe dá uma aparência vítrea, sendo que seu aspecto delicado aliado à variedade de for-

mas produz um dos mais belos efeitos visuais entre os microfósseis.

Como já foi visto acima, a frústula é formada pela **epivalva** e **hipovalva**, que articulam-se através da **cinta** ou **pleura**. Durante os processos de fossilização, as valvas freqüentemente se desarticulam, sendo raras as frústulas encontradas inteiras. A frústula pode ser recoberta por pequenos **pontos**, que são pequenas perfurações ou poros que servem de comunicação entre o protoplasma e o exterior. Uma sucessão de pontos arranjados em linha formam estrias, às vezes separadas por costelas. A morfologia das frústulas, as ornamentações descritas e ainda a presença de espinhos e filamentos são usados para a classificação das diatomáceas (figura 21.2).

Classificação

As diatomáceas pertencem ao reino Protista, divisão Chrysophyta, classe Bacillariophyceae. Existem

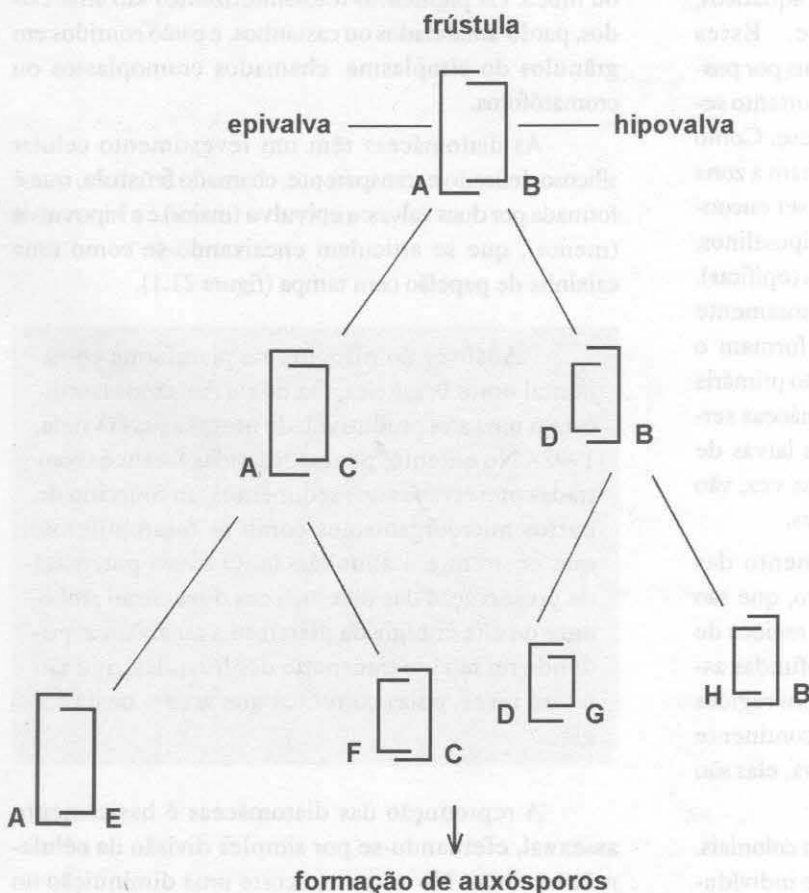


Figura 21.1 Esquema de uma frústula de diatomácea mostrando a articulação das valvas e a reprodução assexual por simples divisão celular. Notar a diminuição do tamanho das valvas nas células-filhas (modificado de Burkle, 1978).

duas formas básicas de diatomáceas, circular ou cêntrica e elíptica ou penada, que dividem a classe Bacillariophyceae em duas ordens, respectivamente: **Centrales** e **Pennales** (Hendey, 1971, Brasier, 1980).

A. Ordem Centrales

(Cretáceo–Recente)

Também chamadas diatomáceas cêntricas, possuem frústulas circulares, triangulares ou quadradas em

vista valvar (frontal), e retangulares ou ovaladas em vista pleural (da cinta). Possuem simetria radiada, com pequenos pontos, arranjados em estrias radiais (figura 21.2). A maioria é marinha planctônica, sendo encontradas tanto na plataforma continental quanto no oceano, ocorrendo mais raramente em água doce ou salobra. Podem ser solitárias ou coloniais, formando cadeias. Distribuem-se do Cretáceo ao Recente. As diatomáceas mais antigas conhecidas são cêntricas, pertencentes ao gênero *Coscinodiscus*. Foram encontradas em sedimentos do Cretáceo, embora existam ocorrências duvidosas no

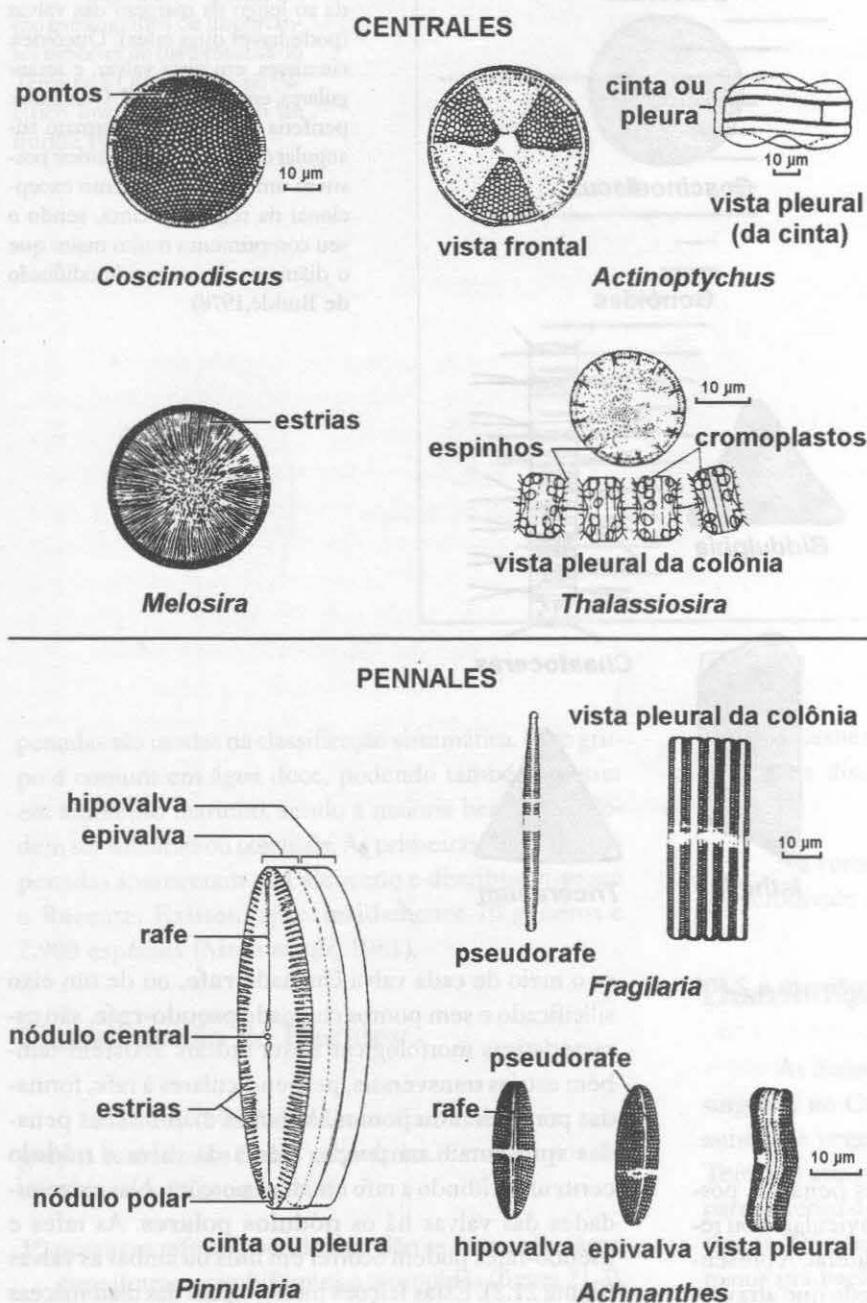


Figura 21.2 Morfologia básica de diatomáceas Centrales e Pennales, principais elementos e ornamentações, formas solitárias e coloniais (modificado de Brasier, 1980).

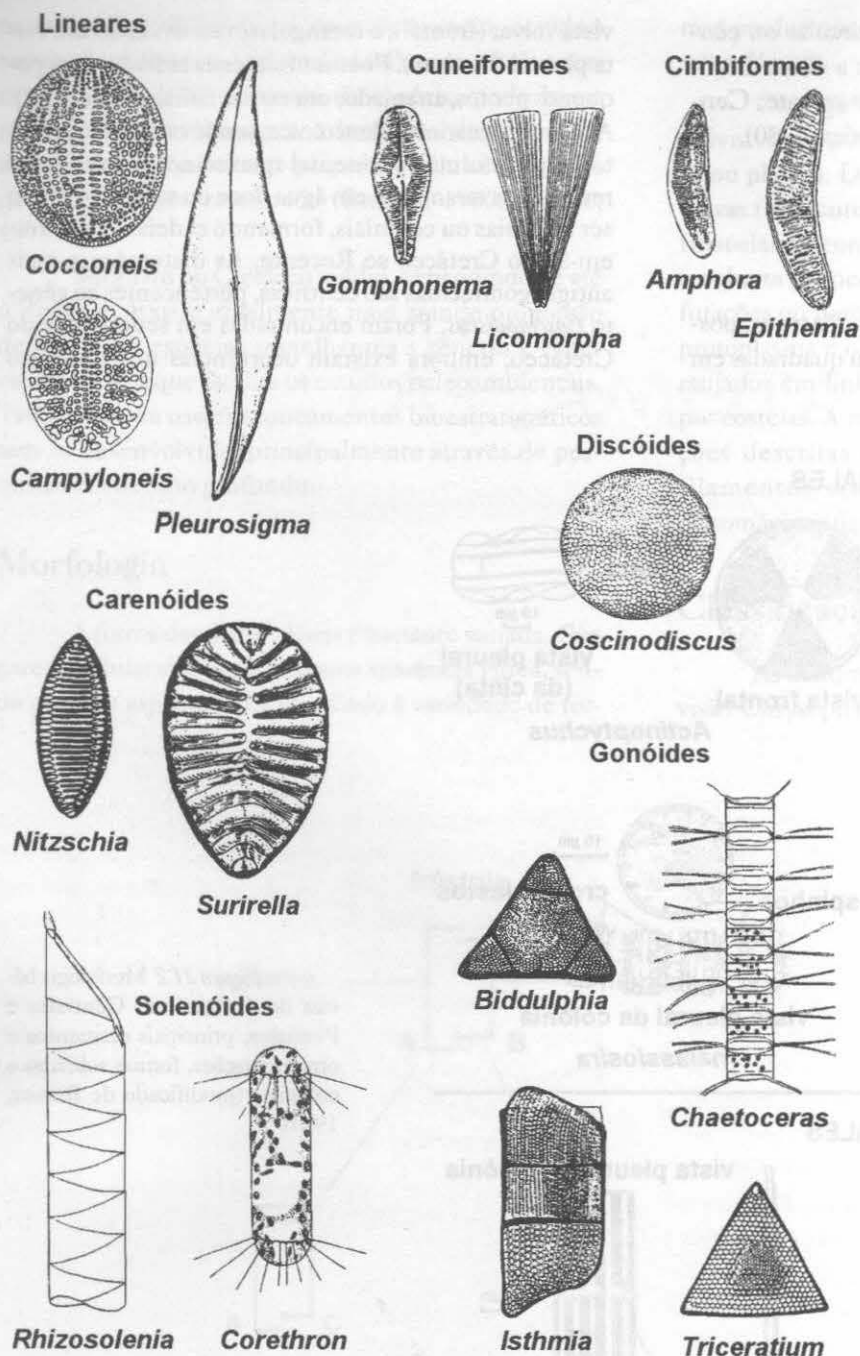


Figura 21.3 Classificação das diatomáceas em sete grupos morfológicos, segundo Hendey (1964). Lineares: possuem um eixo longitudinal. Cuneiformes: diferem das lineares pela simetria. Cimbiformes: também diferem das lineares pela simetria. Carenóides: variação quanto à posição da rafe, situada ao longo da margem das valvas (pode haver duas raves). Discóides: circulares, em vista valvar, e retangulares, em vista pleural. Gonóides: periferia angular, com formato triangular ou elíptico. Solenóides: possuem um desenvolvimento excepcional da região da cinta, sendo o seu comprimento muito maior que o diâmetro das valvas (modificado de Burkle, 1978).

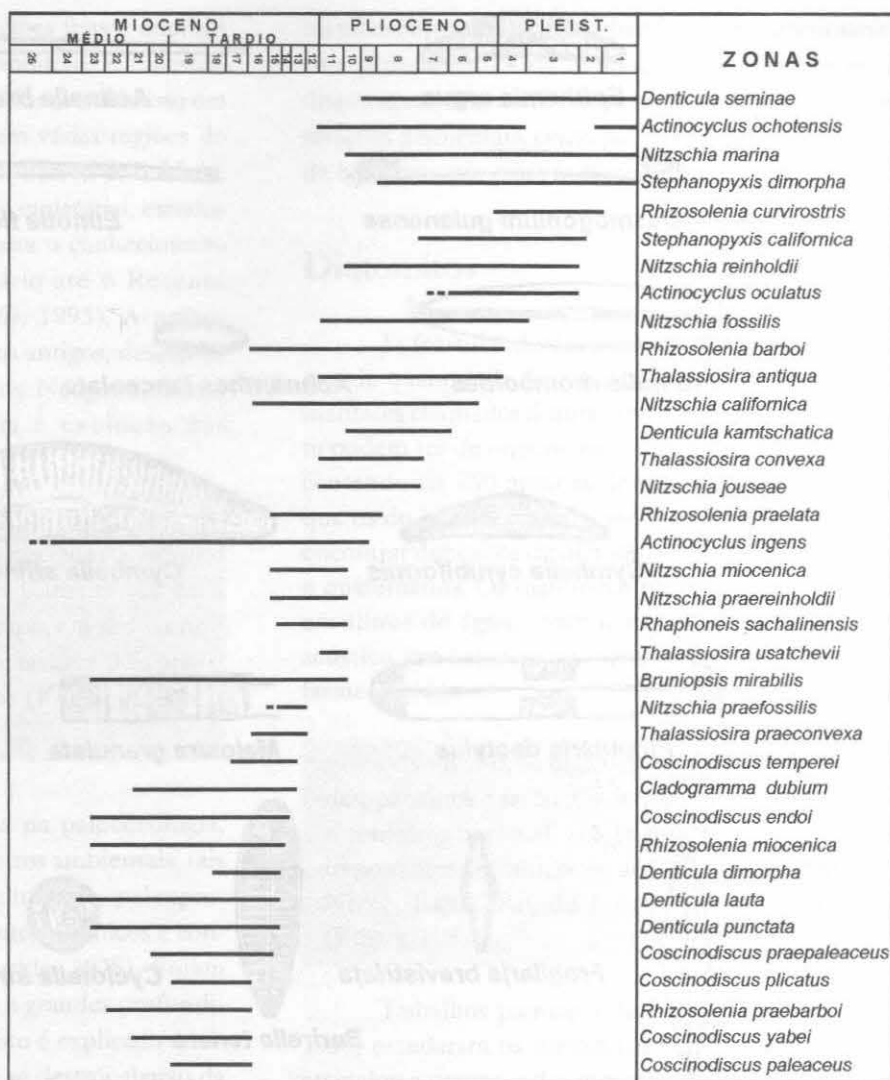
Jurássico. Compreendem cerca de 100 gêneros e 2.400 espécies (Moro *et alii*, 1981).

B. Ordem Pennales (Paleoceno–Recente)

Também chamadas diatomáceas penadas, possuem frústulas elípticas, peniformes, naviculares ou retangulares em vista valvar, e simetria bilateral. A presença de um sulco longitudinal não silicificado que atravessa

o meio de cada valva chamado **rafe**, ou de um eixo silicificado e sem pontos chamado **pseudo-rafe**, são características morfológicas desta ordem. Existem também estrias transversais, perpendiculares à rafe, formadas por fileiras de pontos. Algumas diatomáceas penadas apresentam na porção média da valva o **nódulo central** dividindo a rafe em duas porções. Nas extremidades das valvas há os **nódulos polares**. As raves e pseudo-raves podem ocorrer em uma ou ambas as valvas (figura 21.2). Estas feições morfológicas das diatomáceas

Figura 21.4 Distribuição estratigráfica de importantes espécies de diatomáceas do Terciário e Quaternário, no Pacífico norte (modificado de Burkle, 1978).



penadas são usadas na classificação sistemática. Este grupo é comum em água doce, podendo também ocorrer em ambiente marinho, sendo a maioria bentônica. Podem ser solitárias ou coloniais. As primeiras diatomáceas penadas apareceram no Paleoceno e distribuem-se até o Recente. Existem aproximadamente 70 gêneros e 2.900 espécies (Moro *et alii*, 1981).

Classificação de Hendey

Hendey (1964) dividiu as diatomáceas em sete grupos baseados na forma geométrica. Estes grupos são reunidos em duas categorias:

1ª) possuem rafe ou pseudorafe. São as formas lineares, cuneiformes, cimbiformes e carenóides (figura 21.3).

2ª) não possuem rafe ou pseudo-rafe. Compreende as formas discóides, gonióides e solenóides (figura 21.3).

Na verdade, a classificação morfológica de Hendey subdivide as diatomáceas em penadas e cêntricas.

Distribuição Estratigráfica

As diatomáceas mais antigas são as cêntricas, que surgiram no Cretáceo. A grande extinção de espécies animais e vegetais que aconteceu no limite Cretáceo/Terciário atingiu também as diatomáceas, com o desaparecimento de várias espécies cêntricas. Surgiram então, no Terciário, novas espécies cêntricas, ocorrendo a maior irradiação deste grupo. No Paleoceno surgiram

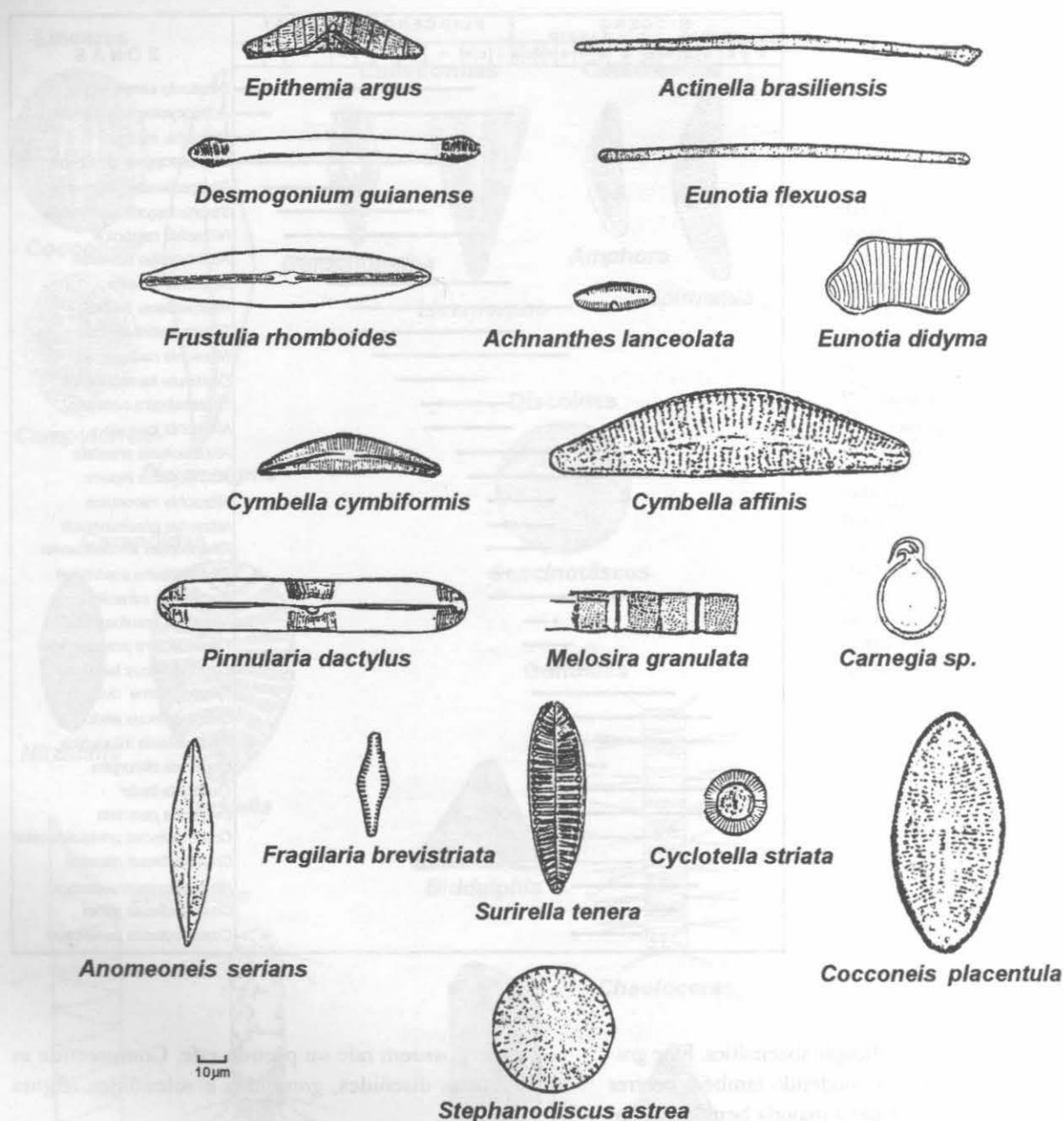


Figura 21.5 Diatomáceas comuns em diatomitos brasileiros (modificado de Moreira, 1975).

ainda as penadas que diversificaram-se gradualmente, existindo hoje em maior número. Houve uma estabilização do número de espécies cêntricas e um aumento de penadas em direção ao Recente, sendo que há atualmente uma expansão do grupo, comprovada pelo grande número de espécies viventes. Estas espécies atuais são principalmente formas delicadas de água doce, com baixo potencial de preservação (Burckle, 1978; Brasier, 1980).

Aplicações

O estudo das diatomáceas, como os radiolários, tomou um grande impulso com as pesquisas e coletas de testemunhos em oceano profundo em todo o globo, através do Deep Sea Drilling Project (DSDP) e do Ocean Drilling Program (ODP). As diatomáceas planctônicas têm sido muito utilizadas em bioestratigrafia devido a sua alta capacidade de dispersão geográfica,

correlacionando-se biozonas de regiões frias e quentes (Kanaya, 1971). Vários estudos evolutivos e bioestratigráficos (figura 21.4) foram realizados com sucesso em rochas do Mioceno ao Recente, em várias regiões do globo (Fenner, 1985; Barron, 1985; Barron & Baldauf, 1995). No Oceano Índico, na região equatorial, estudos paleoceanográficos contribuíram para o conhecimento das diatomáceas desde o Terciário até o Recente (Mikkelsen, 1990; Haslett *et alii*, 1995). A paleolimnologia, isto é, o estudo de lagos antigos, desenvolveu-se em seqüências de rochas do Neogeno, com a determinação da biocronologia e evolução das diatomáceas (Bradbury, 1988).

No Brasil, diatomáceas associadas a radio-lários foram documentadas pela primeira vez no Cretáceo médio da Bacia de Sergipe, em sedimentos pouco oxigenados, que teriam favorecido a preservação de organismos silicosos (Koutsoukos & Hart, 1990).

As diatomáceas são usadas na paleoecologia, como indicadores de vários parâmetros ambientais, tais como: paleotemperatura, paleosalinidade, paleopropriedade, paleocorrentes, elementos químicos e concentração de paleonutrientes (Burkle, 1978). Foram encontradas vasas de diatomáceas a grandes profundidades em ambiente marinho. Tal fato é explicado devido a sua carapaça silicosa, que não se destrói abaixo da profundidade de dissolução de carbonatos nos oceanos (CCD – Calcite Compensation Depth). Estudos com vasas do gênero *Ethmodiscus*, que foram depositadas no Atlântico equatorial durante máximos glaciais, indicaram mudanças climáticas em sedimentos do Plioceno e do Pleistoceno (Brasier, 1980).

Diatomáceas de sedimentos pleistocênicos da Formação Cananéia, na planície costeira paulista, possibilitaram o reconhecimento de paleoambientes litorâneos, estuarinos e de água doce (Suguio & Vildary, 1986).

As diatomáceas de água doce são usadas em estudos paleoclimáticos, bem como em monitoramentos ambientais de controle da poluição humana (Brasier, 1980). Os microfósseis em geral estão sendo cada vez mais utilizados no controle ambiental de regiões sujei-

tas a descargas de rejeitos industriais e de esgotos sanitários provenientes da ocupação urbana. Assim, as diatomáceas têm contribuído no monitoramento de alterações ambientais, como por exemplo na acidificação de lagos causada pelas indústrias (Dixit *et alii*, 1992).

Diatomitos

As frústulas de diatomáceas são acumuladas em grande quantidade formando extensos depósitos sedimentares chamados **diatomitos**. Estes sedimentos tanto podem ser de origem marinha quanto de água doce, contendo até 400 milhões de valvas por grama, sendo que os de origem marinha são mais espessos. Pode-se encontrar depósitos de diatomitos cretácicos, terciários e quaternários. Os diatomitos têm aplicação industrial em filtros de água, como material isolante térmico e acústico, em corantes, vernizes, solventes, e produtos farmacêuticos.

No Brasil, os diatomitos ocorrem nas baixadas, pântanos e no fundo de lagoas, em quase todo o território nacional, sendo que as reservas mais importantes encontram-se no Ceará, Rio Grande do Norte, Bahia, Rio de Janeiro e Santa Catarina (Kihara, 1982).

Trabalhos pioneiros de Fróes de Abreu (1935; 1939) estudaram os diatomitos brasileiros. Este autor assinalou a presença das mesmas espécies de diatomáceas em lagos e açudes do Nordeste e em lagos frios do Canadá e da Sibéria. Depósitos antigos de diatomáceas do gênero *Eunotia*, foram encontrados por ele no Nordeste, acima do nível do mar e das lagoas da região, podendo representar testemunhos de antigas camadas de épocas pré-holocênicas.

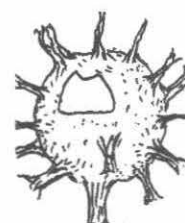
Moreira (1975) relacionou 166 espécies e 23 gêneros de diatomáceas nos diatomitos brasileiros. Concluiu que os diatomitos se formaram em ambiente de água doce, não havendo ingresso marinha durante a acumulação dos mesmos (figura 21.5).

Referências

- BARRON, J. 1985. Miocene to Holocene planktic diatoms. In: BOLLI, H.M.; SAUNDERS, J.B. & PERCH-NIELSEN, K. (eds.). *Plankton Stratigraphy*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 763-809.

DINOFLAGELADOS

Mitsuru Arai
Cecília Cunha Lana



Os dinoflagelados (do grego *dinos* = pião; *flagellates* = flagelados) são organismos unicelulares, eucariontes (possuidores de um núcleo envolvido por membrana), aquáticos e caracterizados pela presença do pigmento carotenóide peridina, típico deste grupo. Os organismos vivos ocasionalmente produzem **tecas** (estrutura envoltória da célula, celulósica e não fossilizável). Estas teclas apresentam tipicamente dois flagelos locomotores para movimentação na água, tendo núcleos celulares com apenas metade do número de cromossomos de gametas normais (célula **haplóide**), e se reproduzem assexuadamente em sucessivas divisões mitóticas. Em determinado momento do ciclo, as teclas haplóides fundem-se (reprodução sexuada) e formam uma célula **diplóide**, e, a partir daí, a teca celulósica cresce. Esta sucessão constitui a **fase móvel** (planozigoto) do ciclo vital (figura 22.1). Graças a uma adaptação evolutiva às condições ambientais adversas, algumas espécies são capazes de produzir **cistos** (fossilizáveis), que encerram o material celular, constituindo a **fase imóvel** (hipnozigoto) do ciclo. Após o encistamento, a parede celulósica se desagrega e o cisto é sedimentado ou ainda, em condições ambientais favoráveis, o protoplasma excista-se através de uma abertura chamada **arqueopilo**, e reinicia-se o ciclo com a formação de novas teclas móveis (Evitt, 1985). Em termos de hábito, apresentam-se como células individuais

ou coloniais, planctônicos ou bentônicos, móveis ou não, e podem ser livres, simbióticos ou parasitários. Podem ser ainda autotróficos (fotossintéticos) ou heterotróficos, cuja proporção entre espécies atuais conhecidas gira em torno de 1:1.

Morfologia

Os dinoflagelados fósseis (**dinocistos**) são estruturas muito pequenas, com dimensões de 5 a 200 μm na maioria das vezes. Sua composição química é variável – calcária, silicosa ou orgânica –, sendo dominante a última, constituída de **dinosporina**, composto orgânico similar à esporopolenina das exinas de esporos e grãos de pólen. Por esta razão, a grande maioria de dinoflagelados fósseis é estudada sob métodos paleopalinológicos. Morfologicamente muito variados, apresentam uma parede organizada em **paraplacas** cujo número e arranjo é conhecido como **paratabulação**, a qual reflete, em parte, a organização das placas das teclas celulósicas (**tabulação**). Para ser reconhecido como tal, um dinoflagelado ideal deve apresentar um **cíngulo** (“cintura” transversal), um **sulco** (depressão longitudinal da face ventral) e uma abertura (**arqueopilo**), elementos estes definidores da paratabulação (figura 22.2). Essencialmente, a presença destes elementos diferencia os

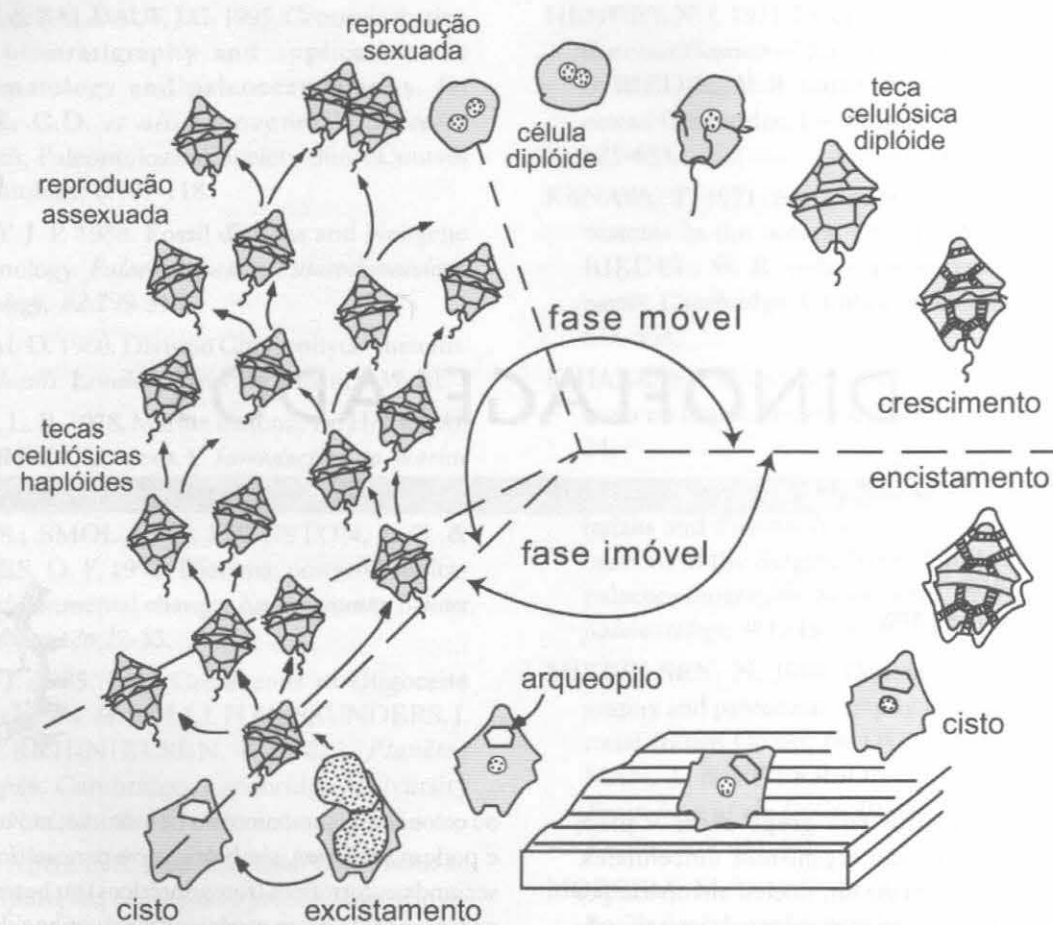


Figura 22.1 Ciclo de vida de dinoflagelados produtores de cistos (modificado de Evitt, 1985).

dinoflagelados dos **acritarcos**, organismos microfitoplanctônicos que existem desde o Proterozóico e que foram muito abundantes no Paleozóico. A característica primordial que diferencia o dinocisto dos demais palinórmorfos – possuidores de eixo e/ou plano de simetria – é a morfologia assimétrica. Assim, torna-se imprescindível, para o estudo da maioria dos dinoflagelados, a orientação que, na prática, se traduz pelo reconhecimento das partes superior (epiteca/epicisto) e inferior (hipoteca/hipocisto), das faces frontal (ventral) e traseira (dorsal) e dos lados direito e esquerdo (figura 22.2). Uma vez efetuada a orientação, pode-se proceder à identificação das séries de paraplacas. As séries recebem nomes de acordo com a localização em relação à cintura (cíngulo). Assim, as paraplacas formadoras da cintura constituem a Série Cingular; as que ficam imediatamente acima da cintura, a Série Pré-cingular; as que ficam imediatamente abai-

xo da cintura, a Série Pós-cingular. E, nas extremidades superior e inferior ficam respectivamente as séries Apical e Antapical. Entre as séries Apical e Pré-cingular, pode ocorrer ainda a Série Intercalar que caracteriza alguns *taxa*. Para sistematizar a identificação das paraplacas que compõe cada série, foram criados alguns sistemas de notação. O mais usado é o sistema introduzido por Kofoid (1909) que identifica as paraplacas da seguinte forma: **Série Apical** (Série '), **Série Intercalar** (Série a), **Série Pré-cingular** (Série "), **Série Cingular** (Série c), **Série Pós-cingular** (Série ""'), **Série Antapical** (Série """) e **Série Sulcal** (Série s). Assim, um dinoflagelado peridinióide típico – possuidor de tabulação similar à de *Peridinium* vivente – com 4 paraplacas apicais, 3 intercalares, 7 pré-cingulares, 6 cingulares, 5 pós-cingulares e 2 antapicais, teria a seguinte fórmula de paratabulação: 4', 3a, 7", 6c, 5""', 2""". Em cada série, a numeração das paraplacas se dá em ordem crescente no sentido anti-

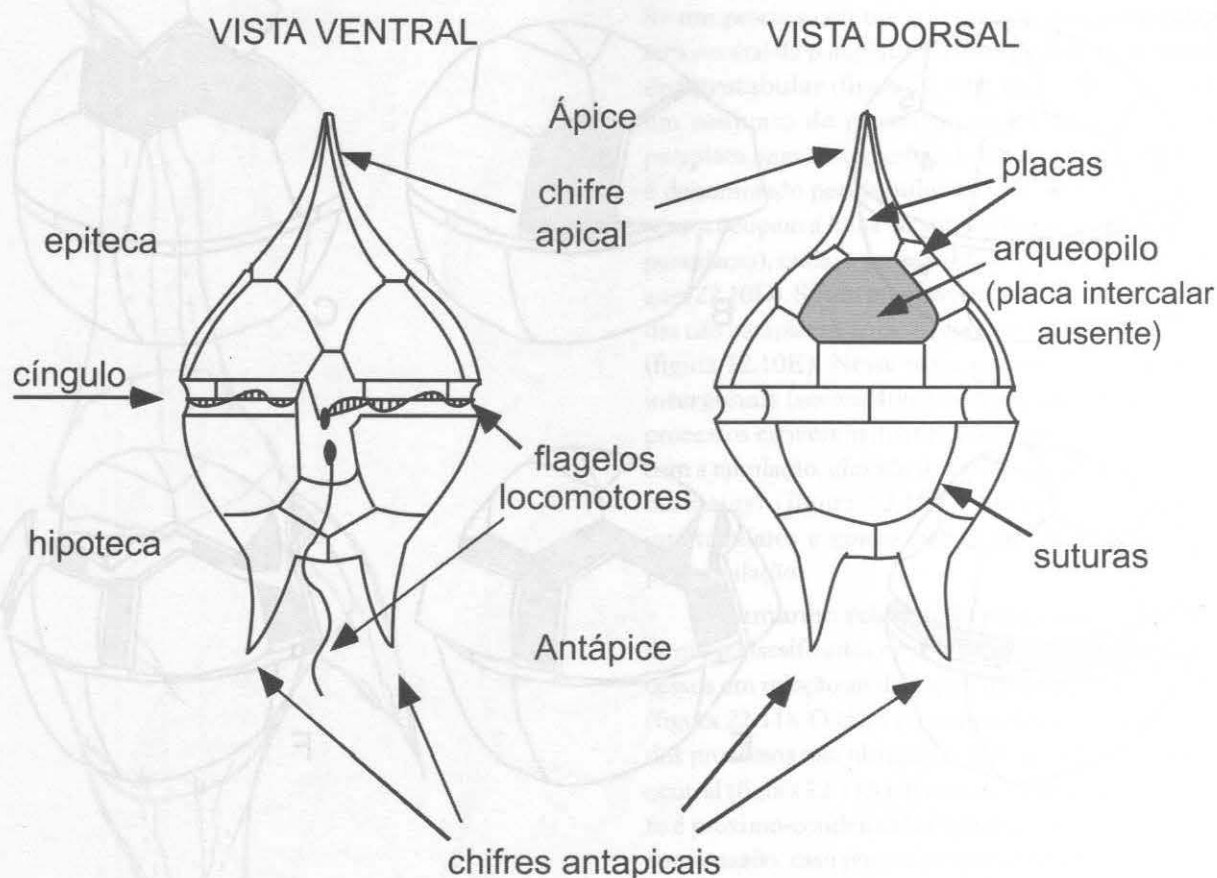


Figura 22.2 Principais feições da teca (vista ventral) e do cisto ideal correspondente (vista dorsal) de um dinoflagelado peridinióide.

horário (vista apical), a partir do meridiano sulcal (figura 22.3A, 3G).

Outras características morfológicas são também importantes para a classificação de dinocistos: tamanho e forma geral do cisto, tipo e forma de arqueopilo, tipo de processos (projeções), tamanho relativo dos processos, relação de parede, ornamentação de parede e detalhes no arranjo de algumas paraplacas.

Tamanho do cisto: pode ser pequeno ($< 50 \mu\text{m}$), mediano ou grande ($> 100 \mu\text{m}$), conforme o estabelecido por Stover & Evitt (1978). Muitas espécies apresentam tamanhos variáveis dentro de seu grupo taxonômico, mas alguns gêneros se caracterizam por possuir tamanhos sistematicamente grandes (*Odontochitina*, *Endoceratium* e *Fibrocysta*) ou pequenos (*Microdinium* e *Druggidium*) (figura 22.4).

Forma do cisto: existe uma gama muito grande de termos para descrever a forma de dinocistos (figuras

22.4, 5, 6 e 7). Os mais comuns são: esférico, subesférico (figura 22.6A), lenticular, discóide, oval (figura 22.5L), elipsóide (figura 22.6B), bicônico (figura 22.7D) e poliédrico. Alguns são fortemente achatados na direção dorso-ventral e exibem contornos bidimensionais bem característicos como: rombóide (*Charlesdowniea*, *Rhombodinium* (figura 22.6E), *Wetzelia* e *Wilsonidium*), pentagonal (*Lejeunecysta* (figura 22.6H), *Phelodinium* e *Palaeoperidinium*) ou triangular (*Trigonopyxidia* (figura 22.6D)). Existem ainda os termos peridinióide (figura 22.5C-K) e ceratióide (figura 22.4A, 6G), de conotação originalmente taxonômica, mas que são amplamente utilizados para caracterizar a forma do cisto, em função da semelhança com os gêneros vivos *Peridinium* e *Ceratium*, respectivamente.

Tipo de arqueopilo: o arqueopilo pode ser classificado basicamente pela série a que pertencem as paraplacas envolvidas: apical (figura 22.3C), pré-cingular

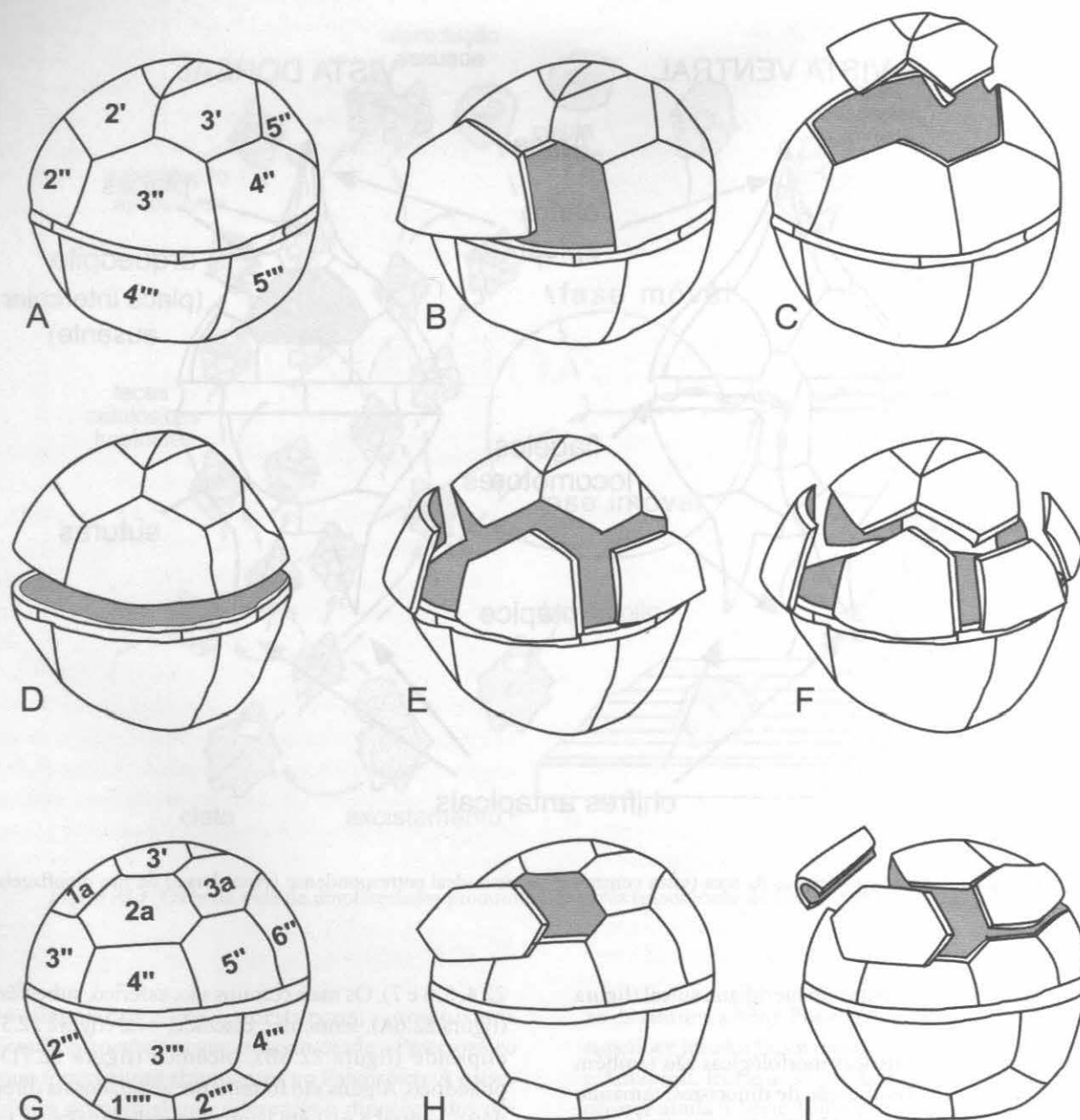


Figura 22.3 Tipos de paratabulação e arqueopilo: (A-F) Tabulação gonyaulacóide. (B) Arqueopilo pré-cingular simples (uma paraplaca). (C) Arqueopilo apical (quatro paraplacas). (D) Arqueopilo epicistal. (E) Arqueopilo pré-cingular composto (três paraplacas). (F) Arqueopilo pré-cingular composto (cinco paraplacas). (G-I) Tabulação peridinióide. (H) Arqueopilo intercalar (uma paraplaca). (I) Arqueopilo intercalar composto (três paraplacas).

(figura 22.3B, E, F) e intercalar (figura 22.3H, I). Pode ser classificado também pelo número de paraplacas envolvidas (simples ou composto). Em alguns taxa, todas as paraplacas do epicisto participam da formação do arqueopilo, constituindo o arqueopilo do tipo epicistal (figura 22.3D). A paraplaca ou o conjunto de paraplacas

que se destaca, formando o arqueopilo, chama-se opérculo.

Forma de arqueopilo: para o mesmo tipo de arqueopilo, podem ser aplicadas ainda algumas subdivisões baseadas na forma. Termos como omegaforme, tetaforme (ou omicroforme) e deltaforme, e prefixos

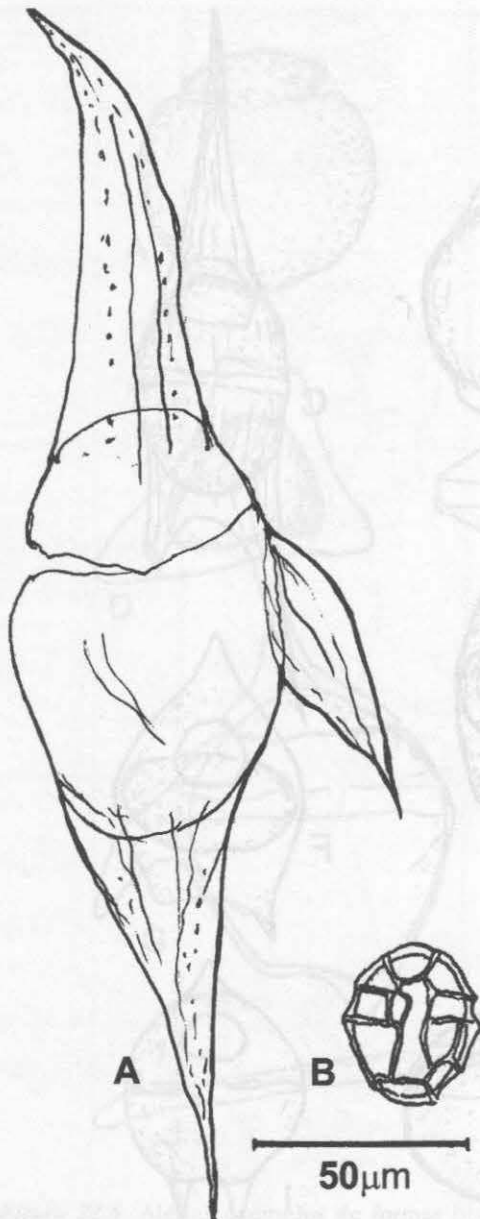


Figura 22.4 Exemplo de casos extremos de tamanhos de dinocistos: (A) *Odontochitina costata*. (B) *Microdinium ornatum*.

como esteno-, iso- e lati- (ou euri-), baseados em parâmetros geométricos, são amplamente utilizados na descrição de arqueopilos intercalares de dinoflagelados peridinióides (figura 22.8).

Tipo de processos: processos são projeções que se erguem a partir da parede do cisto e que alcançam a teca celulósica envolvente (figura 22.9). Os processos são classificados basicamente em função de suas posi-

ções em relação aos limites das paraplacas (figura 22.10). Se um processo ou um conjunto de processos ocupa a área central da paraplaca, então o processo é denominado **intratabular** (figura 22.10A, B). Se um processo ou um conjunto de processos ocupa a área interna da paraplaca, mas acompanhando a borda, então o processo é denominado **penitabular** (figura 22.10C). Se os processos ocupam a linha de sutura (linha limítrofe entre as paraplacas), então o processo é denominado **sutural** (figura 22.10D). Se um processo ocupa a área de intersecção das três paraplacas, então o processo é denominado **gonal** (figura 22.10E). Neste caso, podem ocorrer processos **intergonais** (secundários) ao longo da sutura. E, se os processos estiverem distribuídos sem nenhuma relação com a tabulação, eles são denominados **atabulares** (não tabulares) (figura 22.10F). Os processos suturais, intratabulares e gonais são os que refletem melhor a paratabulação.

Tamanho relativo de processos: os cistos podem ser classificados de acordo com o tamanho dos processos em relação ao diâmetro do corpo central do cisto (figura 22.11). O cisto é proximado, se o comprimento dos processos não ultrapassa 10% do diâmetro do corpo central (figura 22.11A). Estando entre 10% e 30%, o cisto é próximo-condensado (figura 22.11B, C). E, o cisto é condensado, caso possua processos maiores do que 30% do corpo central (figura 22.11D, E). Os cistos proximados provêm de encistamento sem contração do hipnozigoto, tendo sua parede formada praticamente em contato com a da teca (planozigoto). Neste caso, o cisto “herda” a morfologia da teca. Já no caso dos cistos condensados e próximo-condensados, ocorre contração do citoplasma do hipnozigoto, e o contato entre o cisto e a teca não é direto, estabelecendo-se apenas através dos processos que servem de calço para a centralização do cisto (figura 22.9).

Relação de parede: em termos de constituição de parede, os cistos podem ser basicamente **acavados** (não cavados) e **cavados**. Os cistos cavados possuem duas ou mais camadas na parede. A mais interna (endofragma) geralmente constitui o corpo central, e a mais externa (perifragma) corresponde à parede formada imediatamente sob a teca. Quando não se observa a separação das camadas, o cisto é acavado (figura 22.6C, H). A cavação pode ser contínua e envolvente. Neste caso, o cisto é considerado **circuncavado** (figura 22.5G, 6E). Se a cavação é localizada, o cisto pode receber outros adjetivos tais como: **epicavado** (cavação superior) (figura 22.5H, L), **hipocavado** (cavação inferior), **bicavado** (cavação nos dois extremos) (figura 22.5A, B, D, E),

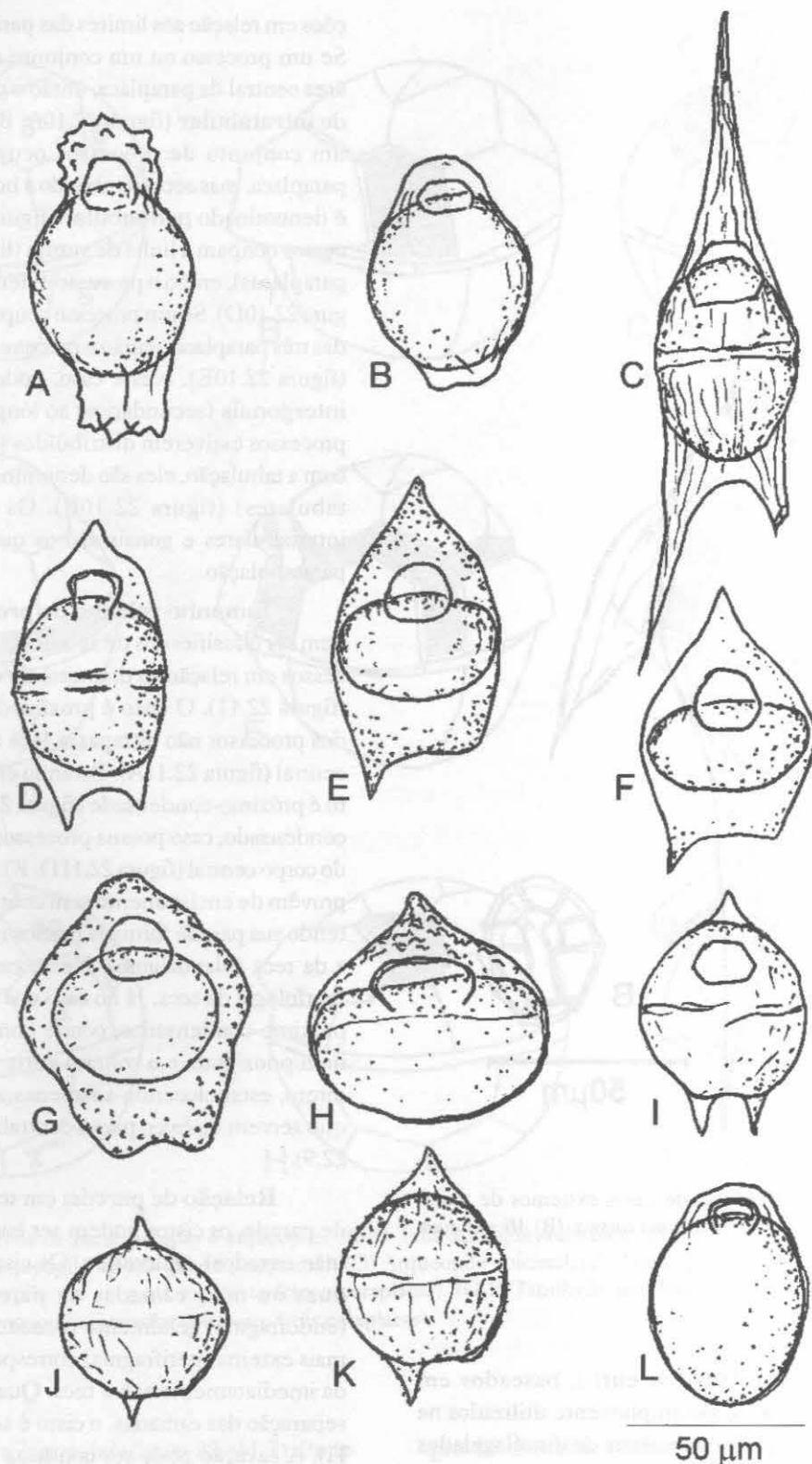


Figura 22.5 Alguns exemplos de espécies de peridinióides que ocorrem no Brasil (extraídos de Arai *et alii*, 2000): (A) *Amphidiadema denticulata*. (B) *Amphidiadema núcula*. (C) *Cerodinium diebelii*. (D) *Chatangiella* sp. (E) *Isabelidinium belfastense*. (F) *Isabelidinium glabrum*. (G) *Manumiella coronata*. (H) *Nelsoniella tuberculata*. (I) *Senegalinium bicavatum*. (J) *Subtilisphaera senegalensis*. (K) *Subtilisphaera scabrata*. (L) *Xenikoon australis*.

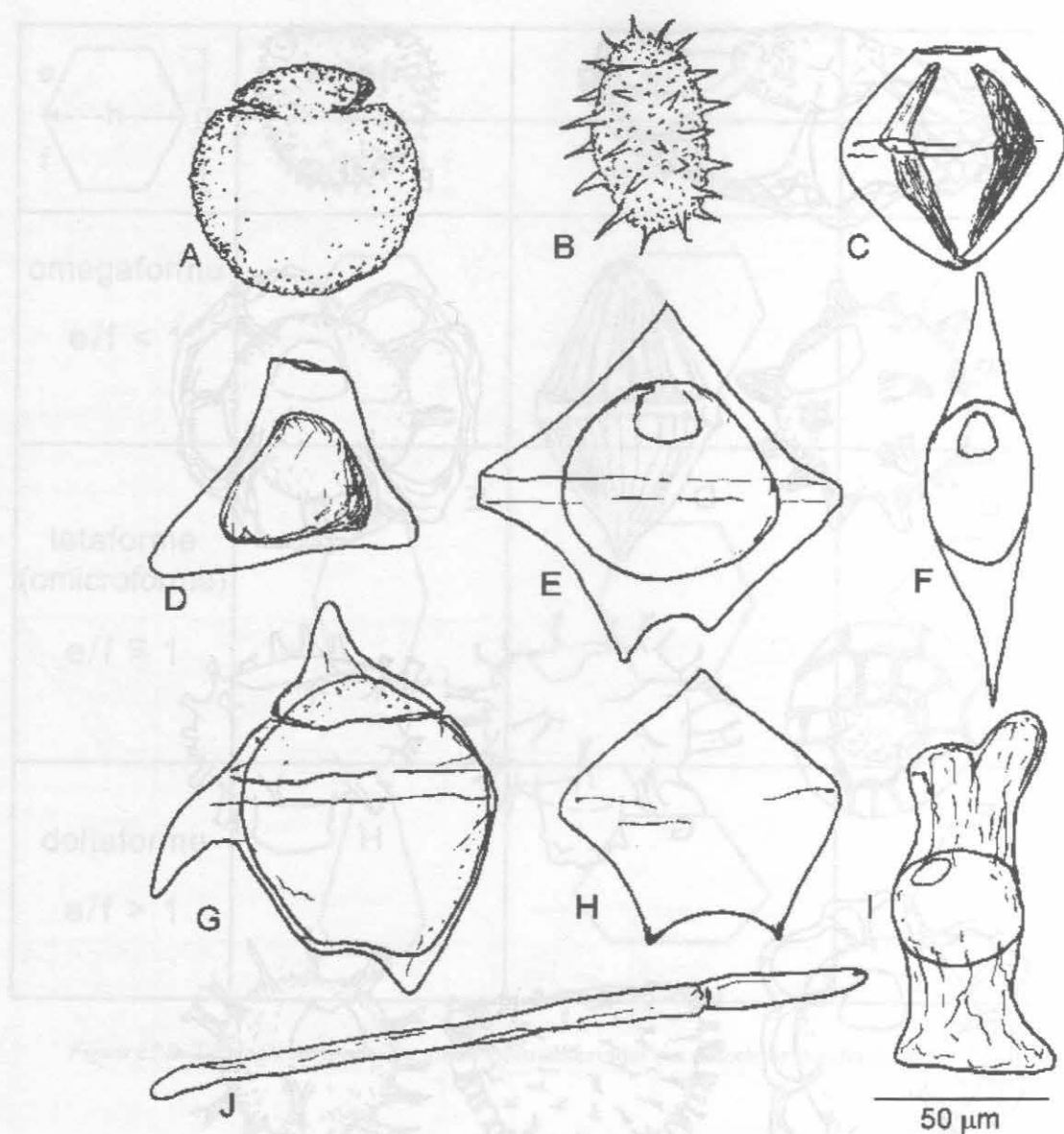


Figura 22.6 Alguns exemplos de formas bizarras de dinocistos que ocorrem no Brasil: (A) *Batiacasphaera*. (B) *Prolixosphaeridium*. (C) *Fromea*. (D) *Trigonopyxidina*. (E) *Rhombodinium*. (F) *Palaeocystodinium*. (G) *Endoceratium*. (H) *Lejeunecysta*. (I) *Codoniella*. (J) *Yolkinigymnium*.

cornucavado (cavação junto aos chifres) (figura 22.4A; 5C, I, J, K; 6F, G), **suturocavado** (cavação ao longo da sutura) e **apiculocavado** (cavação junto aos processos). Caso o cisto possua processos interligando as duas camadas, ele é denominado **holocavado**, e a camada externa recebe o nome de ectofragma. Quando ocorre a formação de arqueopilo na porção cavada do cisto, são produzidos dois opérculos: o endopérculo, no endofragma; e o periopérculo, no perifragma.

Ornamentação de parede (escultura): em termos de ornamentação, pode-se utilizar termos análogos

àqueles usados na descrição de esporos e grãos de pólen (capítulo de Paleopalínologia, neste volume). Assim, a parede, quando não é lisa, pode ser, por exemplo, escabrada, reticulada, espinhosa, verrugosa, rugulada, foveolada ou estriada. No caso de dinocistos, existe, às vezes, uma transição tênue e sutil entre a parede ornamentada por espinhos e aquela dotada de numerosos processos miúdos atabulares.

Detalhes específicos da paratabulação: entre diversos detalhes observáveis na paratabulação, os mais importantes são o arranjo na região ventral do epicisto e

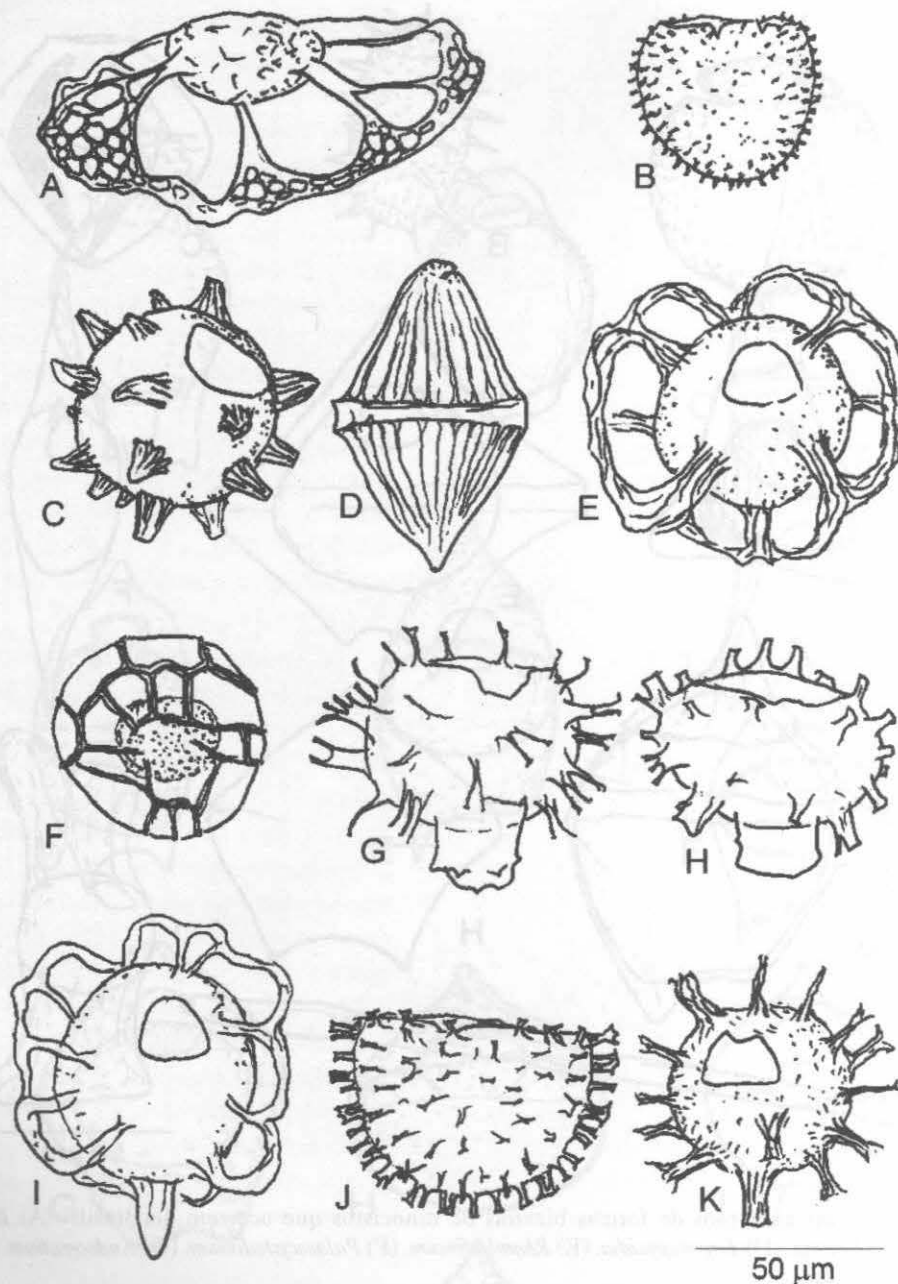


Figura 22.7 Outros exemplos de variações de formas entre dinocistos que ocorrem no Brasil (extraídos de Arai *et alii*, 2000): (A) *Balteocysta*. (B) *Circulodinium*. (C) *Conosphaeridium*. (D) *Dinogymnium*. (E) *Disphaerogena*. (F) *Endoscrinium*. (G-H) *Florentinia*. (I) *Gordiacysta*. (J) *Heterosphaeridium*. (K) *Walvisia*.

a posição relativa entre as paraplacas pré-cingulares e pós-cingulares na face dorsal, ambos critérios importantes na classificação de cistos gonyaulacóides. O arranjo ventral pode ser classificado em dois tipos: o tipo **S** (paraplaca apical 4' em contato com o parassulco) e o tipo **L** (sem o contato entre a paraplaca apical 4' e o parassulco). Já a posição relativa das paraplacas em vista

dorsal define a torção que pode ser **neutral** (paraplaca pré-cingular 3" alinhada em relação à pós-cingular 4""), **dextrogira** (paraplaca pré-cingular 3" deslocada à direita em relação à pós-cingular 4"" ou **sinistrogira** (paraplaca pré-cingular 3" deslocada à esquerda em relação à pós-cingular 4"").

	esteno -	iso -	huri - (lati -)
	$g/h > 1$	$g/h \approx 1$	$g/h < 1$
omegaforme $e/f < 1$			
tetaforme (omicroforme) $e/f \approx 1$			
deltaforme $e/f > 1$			

Figura 22.8 Tipologia de formas de arqueopilos observadas em dinocistos peridinióides.

Classificação

Por apresentarem tanto características animais (locomoção), quanto vegetais (parede celulósica e presença de pigmentos fotossintéticos), estes organismos foram reivindicados por zoólogos e botânicos até 1890, quando então passaram a ser classificados, em termos de nomenclatura sistemática, segundo o Código Internacional de Nomenclatura Botânica (C.I.N.B.), no Reino Vegetal. Entretanto, como proposto recentemente por Fensome *et alii* (1993), os dinoflagelados pertencem ao reino Protista, divisão Dinoflagellata, que por sua vez se divide em duas subdivisões (Dinokaryota e Syndinea), sendo a primeira (Dinokaryota) possuidora de quatro classes (Dinophyceae, Blastodiniphyceae, Noctiluciphyceae e uma classe indeterminada). Destas, apenas

a classe Dinophyceae, subdividida em 13 ordens – Gymnodiniales, Ptychodiscales, Suessiales, Gonyaulacales, Peridinales, Nannoceratopsiales, Dinophysiales, Prorocentrales, Desmocapsales, Phytodiniales e Thoracosphaerales, além de duas indeterminadas –, interessa aos estudos paleontológicos, pois nela se encontram todos os dinoflagelados produtores de cistos fossilizáveis.

Dos grupos taxonômicos sustentados pela classificação de Fensome *et alii* (1993), a família Arpyloraceae (subdivisão, classe e ordem indeterminadas) deixou de ser adotada, pois, segundo Le Hérisse *et alii* (2000), o taxon *Arpylorus antiquus* não pertence aos dinoflagelados.

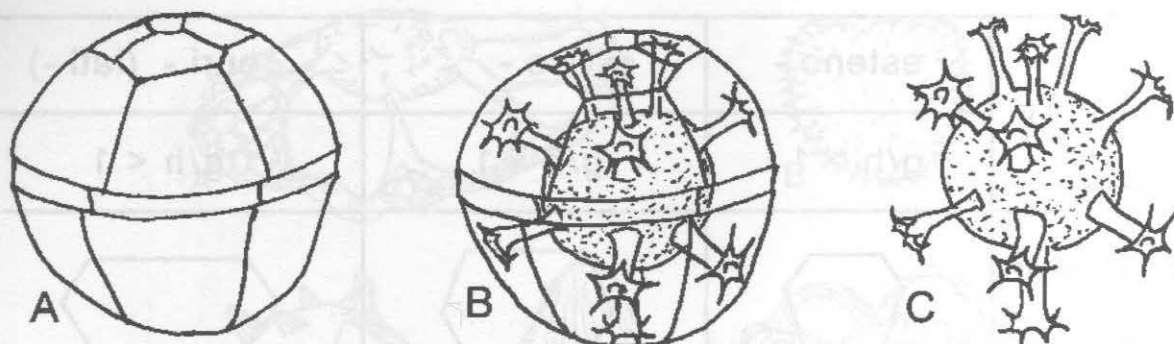


Figura 22.9 Esquema mostrando o mecanismo de formação de um cisto condensado a partir de uma teca gonyaulacóide: (A) Teca móvel. (B) Encistamento. (C) Cisto fossilizável.

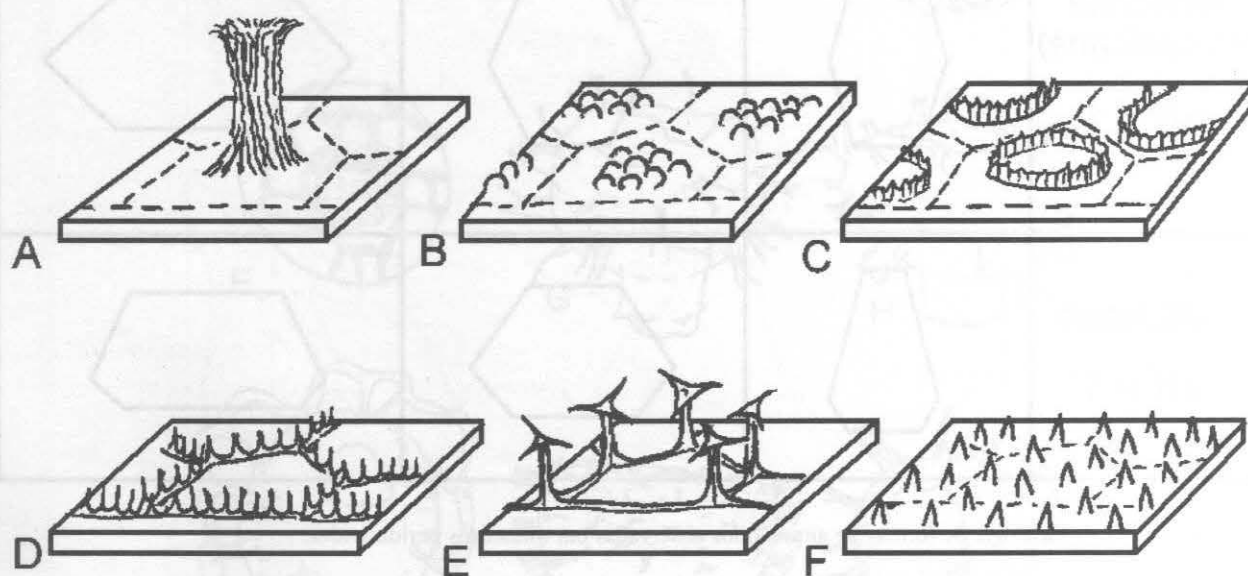


Figura 22.10 Tipos principais de processos: (A) Processo intratabular fibroso. (B) Processos verrugosos intratabulares. (C) Processo penitabular. (D) Processos suturais. (E) Processos gonais. (F) Processos atabulares.

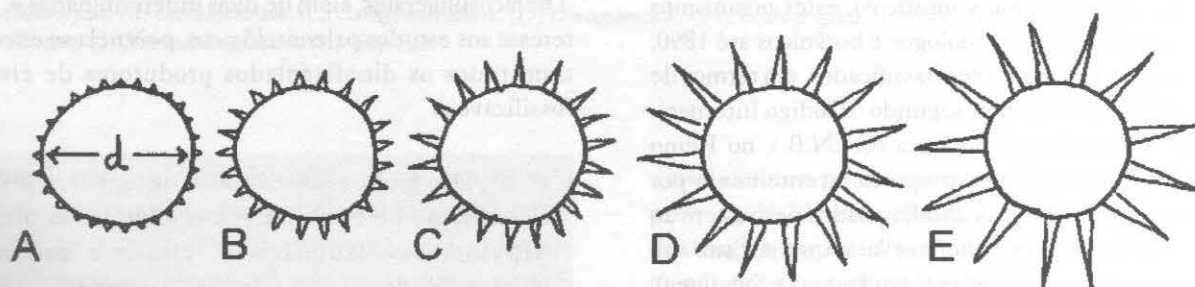


Figura 22.11 Definição dos cistos proximado, próximo-condensado e condensado: (A) Cisto proximado (processos < 0,1d). (B-C) Cisto próximo-condensado (0,1d < processos < 0,3d). (D-E) Cisto condensado (processos > 0,3d).

A. Ordem Gymnodiniales

A.1 Família Gymnodiniaceae

Não tem registro fóssil, mas, tendo em vista a existência de algumas espécies viventes produtoras de cisto, não se descarta a possibilidade de ocorrerem fósseis desta família.

A.2 Família Polykrikaceae

Cistos de espécies desta família são registrados comumente em sedimentos quaternários. Cistos atribuíveis ao gênero *Polykrikos* ocorrem esporadicamente também no Cretáceo Superior.

A.3 Família Warnowiaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

A.4 Família Actiniscaceae

Não tem cisto de parede orgânica; existem, no entanto, espécies fósseis representadas exclusivamente por esqueletos silicosos, abundantes no Terciário.

A.5 Família Dicroerismaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

B. Ordem Ptychodiscales

B.1 Família Brachydiniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

B.2 Família Amphitholaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

B.3 Família Ptychodiscaceae

Das duas subfamílias existentes (Ptychodiscoideae e Dinogymnioideae), apenas a segunda é fóssil, sendo representada por espécies do grupo *Dinogymnium*, exclusivo do Cretáceo Superior (figura 22.12).

Os gêneros *Alisogymnium*, *Amphigymnium*, *Dinogymnium* (figura 22.7D) e *Yolkinigymnium* (figu-

ra 22.6J), pertencentes ao grupo *Dinogymnium*, constituem fósseis-guias importantes do final do Cretáceo, extinguindo-se ou no decorrer do Maastrichtiano, ou no limite Cretáceo – Terciário. Ocorrem em todas as bacias marinhas cretáceas do Brasil.

C. Ordem Suessiales

Grupo fóssil exclusivo do Triássico Superior – Jurássico Inferior (figura 22.12), contendo duas famílias (Symbiodiniaceae e Suessiaceae). Não tem registro no Brasil.

D. Ordem Gonyaulacales

D.1 Família Shublikodiniaceae

Grupo fóssil exclusivo do Triássico-Jurássico Inferior (figura 22.12); sem registro conhecido no Brasil.

D.2 Família Mancodiniaceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico Inferior a Médio (figura 22.12); sem registro conhecido no Brasil.

D.3 Família Cladopyxiaceae

Tem cerca de 20 gêneros distribuídos do Jurássico ao Recente.

No momento, os gêneros *Walvisia* e *Microdinium* são os únicos da família Cladopyxiaceae registrados no Brasil. Mas, há expectativa de que outros *taxa* do Cretáceo (*Gillinia* e *Histiocysta*) e do Paleoceno (*Cladopyxidium*, *Fibradinium*, *Glyphanodinium* e *Subtilidinium*) venham a ser encontrados nas bacias brasileiras.

D.4 Família Scriniocassiaceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico Inferior a Médio (figura 22.12); sem registro conhecido no Brasil.

D.5 Família Lotharingiaceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico Inferior a Médio; sem registro conhecido no Brasil.

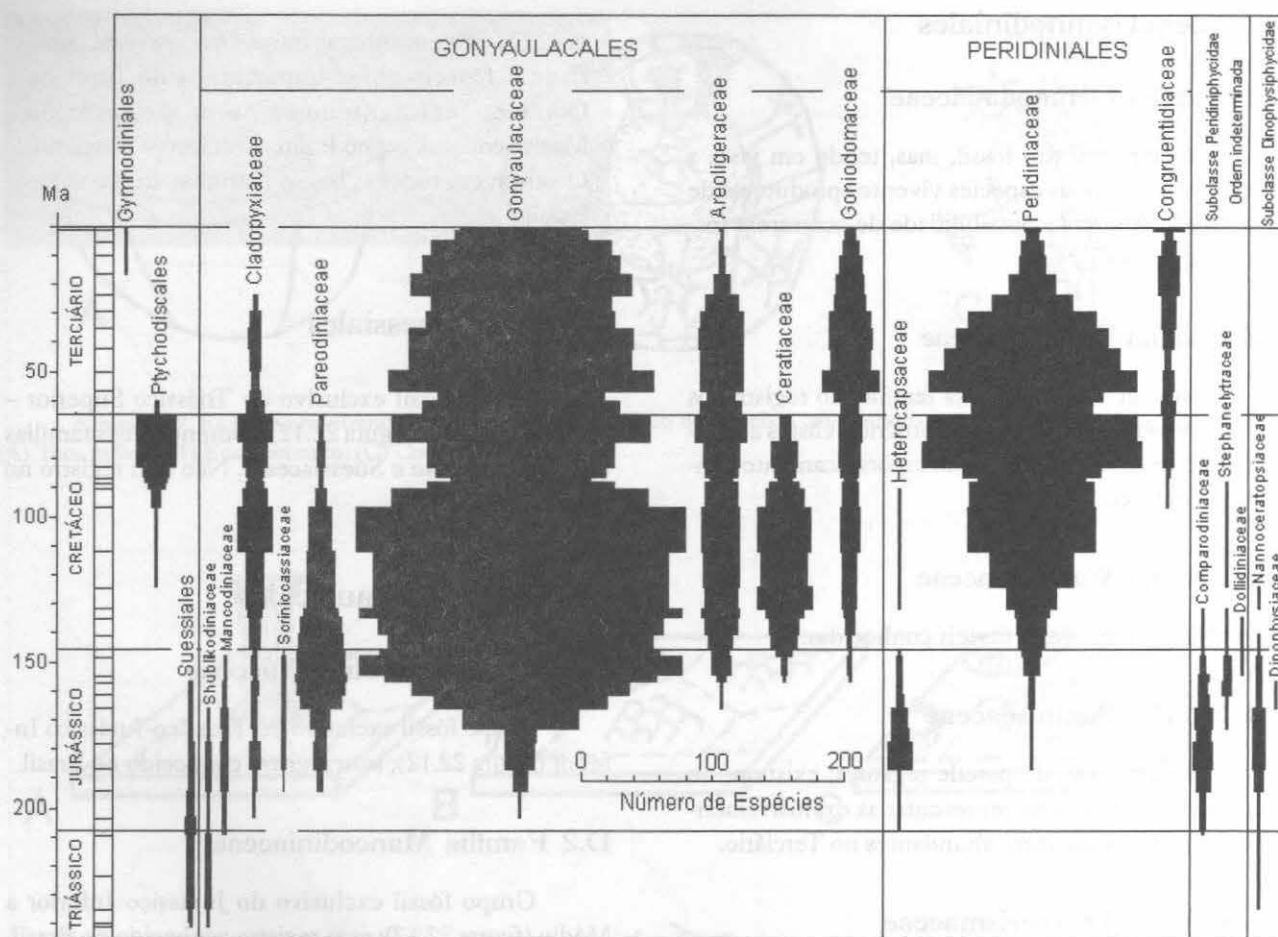


Figura 22.12 Variação da diversidade em famílias de dinoflagelados ao longo do tempo geológico (MacRae, 2002 a). Obs.: O diagrama apresenta algumas divergências em relação ao trabalho de Fensome *et alii* (1993), mas serve para explicar as principais tendências.

D.6 Família Pareodiniaceae

A maioria dos *taxa* desta família é exclusiva do Jurássico-Cretáceo Inferior.

A família Pareodiniaceae não tem registro conhecido no Brasil, mas, como a amplitude estratigráfica da sua espécie-tipo (*Pareodinia ceratophora*) estende-se até o Albiano (Williams & Bujak, 1985), não se descarta a possibilidade de ter ocorrência em bacias brasileiras.

D.7 Família Gonyaulacaceae

É a maior família de dinoflagelado (figura 22.12), contendo cerca de 170 gêneros, distribuídos em quatro subfamílias – Leptodiniioideae, Cribroperidiniioideae, Gonyaulacoideae e uma subfamília indeterminada.

D.7.1 Subfamília Leptodiniioideae

Grupo exclusivamente fóssil, abrangendo 41 gêneros distribuídos no intervalo Jurássico – Terciário. No Brasil, conhecem-se *Leptodinium*, *Conosphaeridium*, *Endoscrinium*, *Kleithriasphaeridium*, *Litosphaeridium*, *Oligosphaeridium* e *Tehamadinium*, no Cretáceo; e *Enneadocysta* e *Systematophora*, no Terciário.

D.7.2 Subfamília Cribroperidiniioideae

Abrange 33 gêneros distribuídos no intervalo Jurássico – Recente. No Brasil, conhecem-se *Apteodinium*, *Florentinia*, *Hapsocysta* e *Kallosphaeridium*, no Cretáceo; e *Achilleodinium*, *Carpatella*, *Cordosphaeridium*, *Damassadinium*, *Diphyes*, *Hystriocholpoma*, *Lingulodinium*, *Muratodinium*, *Samlandia* e *Thalassiphora*, no Terciário. O gênero-tipo *Cribroperidinium* é encontrado tanto no Cretáceo como no Terciário.

D.7.3 Subfamília Gonyaulacoideae

Abrange 31 gêneros distribuídos no intervalo Jurássico – Recente. No Brasil, conhecem-se *Gonyaulacysta*, *Hystriosphæropsis* e *Pterodinium*, no Cretáceo; e *Impagidinium* e *Pentadinium*, no Terciário. Os gêneros *Achomosphaera*, *Cannosphaeropsis*, *Hafniasphaera*, *Nematosphaeropsis* e *Spiniferites* são encontrados tanto no Cretáceo como no Terciário. *Impagidinium* e *Spiniferites* são freqüentes também em sedimentos quaternários.

D.7.4 Subfamília indeterminada (Família Gonyaulacaceae)

Neste agrupamento foram incluídos nada menos que 65 gêneros do intervalo Jurássico – Terciário, sendo a maioria de atribuição duvidosa. Desses, conhecem-se, no Brasil, *Callaiosphaeridium*, *Cometodinium*, *Coronifera*, *Escharisphaeridia*, *Gordiacysta*, *Hystrihodinium*, *Hystriosphærina*, *Kiokansium*, *Pervosphaeridium*, *Protoellipsodinium* e *Trichodinium*, no Cretáceo; e *Fibrocysta* e *Melitasphaeridium*, no Terciário.

D.8 Família Ceratocoryaceae

Contém apenas dois gêneros (*Ceratocorys* e *Maghrebinia*). O primeiro, vivente, não tem cisto. Já o segundo, monoespecífico (*Maghrebinia perforata*), é fóssil do Cretáceo e pode ocorrer no Brasil.

D.9 Família Areoligeraceae

Grupo exclusivamente fóssil, presente no intervalo Jurássico Superior – Mioceno (Terciário) (figura 22.12); tem 19 gêneros conhecidos.

Existem 11 gêneros de Areoligeraceae já registrados no Brasil: *Areoligera*, *Adnatosphaeridium*, *Canningia*, *Chiropteridium*, *Circulodinium*, *Cyclonephelium*, *Glaphyrocysta*, *Membranophoridium*, *Palynodinium*, *Schematophora* e *Senoniasphaera*, todos estratigraficamente importantes.

D.10 Família Ceratiaceae

Contém 13 gêneros, sendo a maioria absoluta fóssil, apesar do gênero-tipo (*Ceratium*) ser vivente. Ocorre desde o final do Jurássico, e desaparece virtualmente no final do Cretáceo, não se registrando no Terciário

(figura 22.12). Os gêneros cretáceos (*Endoceratium*, *Muderongia*, *Odontochitina*, *Pseudoceratium* e *Xenascus*) são bem conhecidos e estratigraficamente importantes no Brasil.

D.11 Família Goniodomaceae

Contém poucos gêneros (cerca de 15 gêneros fósseis, distribuídos em quatro subfamílias – Goniodomaceae, Helgolandinoideae, Pyrodinioideae e Gambierdiscoideae).

D.11.1 Subfamília Goniodomaceae

Contém três gêneros, sendo *Heteraulacysta* seu único representante fóssil que ocorre exclusivamente no Terciário.

D.11.2 Subfamília Helgolandinoideae

Contém quatro gêneros, sendo *Tuberculodinium* seu único representante fóssil que ocorre do Terciário (Oligoceno) ao Quaternário. O gênero vivente *Pyrophacus* produz cisto idêntico ao *Tuberculodinium*.

D.11.3. Subfamília Pyrodinioideae

Grupo constituído principalmente por fósseis, sendo o gênero-tipo *Pyrodinium* o único vivente. Dos 10 gêneros pertencentes a esta subfamília, conhecem-se cinco no Brasil – *Alisocysta*, *Dinopterygium*, *Homotryblum*, *Hystriosphæridium* e *Polysphaeridium* –, sendo *Alisocysta* e *Homotryblum* exclusivos do Terciário. Já os gêneros *Dinopterygium* e *Hystriosphæridium* são mais comuns no Cretáceo. *Polysphaeridium*, que é idêntico ao cisto de *Pyrodinium*, ocorre do Eoceno ao Recente.

A família Goniodomaceae está bem representada na seção miocênica do Grupo Barreiras que contém *Polysphaeridium* e *Tuberculodinium*, além de outros gêneros de outras famílias (*Hystrihokolpoma*, *Lingulodinium*, *Operculodinium* e *Spiniferites*) (Arai, 1997).

D.11.4 Subfamília Gambierdiscoideae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

D.12 Família Pyrocystaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

D.13 Família Heterodiniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

D.14 Família Crypthecodiniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

D.15 Família indeterminada (ordem Gonyaulacales, subordem indeterminada)

Contém cerca de 80 gêneros fósseis. Destes, pelo menos 14 já foram registrados no Brasil: *Atopodinium*, *Balteocysta*, *Batiacasphaera*, *Caligodinium*, *Cassiculosphaeridia*, *Chlamydothorella*, *Codoniella*, *Dapsilidinium*, *Exochosphaeridium*, *Flamingoia*, *Heterosphaeridium*, *Trigonopyxidina*, *Tanyosphaeridium* e *Xiphophoridium*.

E. Ordem Peridiniales

E.1 Família Heterocapsaceae

Contém 9 gêneros, todos jurássicos, com exceção de *Heterocapsa* (vivente) e *Angustidinium* (Albiano, Cretáceo).

E.2 Família Glenodiniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

E.3 Família Peridiniaceae

É a segunda maior família de dinoflagelado (figura 22.12), contendo 86 gêneros, distribuídos em oito subfamílias – Palaeoperidinioideae, Deflandreoideae, Calciodinelloideae, Ovoidinioideae, Wetzelielloideae, Lithoperidinioideae, Peridinioideae e uma subfamília indeterminada.

E.3.1 Subfamília Palaeoperidinioideae

Contém cerca de 20 gêneros distribuídos no intervalo Jurássico – Quaternário. No Brasil, são conhecidos os gêneros *Palaeoperidinium*, *Ginginodinium*, *Palaeohystrichophora* e *Subtilisphaera*. São cretáceos, com exceção do primeiro que é conhecido também no Terciário.

E.3.2 Subfamília Deflandreoideae

É a maior subfamília da família Peridiniaceae, contendo 35 gêneros. É exclusivamente fóssil, ocor-

rendo sobretudo no intervalo Cretáceo Superior – Paleogeno. No Brasil, conhecem-se *Alterbidinium*, *Amphidiadema*, *Andalusiella*, *Chatangiella*, *Eurydinium*, *Isabelidinium*, *Nelsoniella*, *Satyrodinium*, *Senegalinium*, *Spinidinium*, *Vozzhennikovia* e *Xenikoon*, no Cretáceo; e *Cerodinium*, *Deflandrea*, *Manumiella*, *Palaeocystodinium* e *Trithyrodinium*, tanto no Cretáceo, como no Terciário.

A subfamília Deflandreoideae contém vários fósseis-guias importantes do Cretáceo Superior, sendo destaques as espécies *Isabelidinium cooksoniae* e *Nelsoniella aceras* que respectivamente marcam biozonas no Campano-maastrichtiano (Lana & Roesner, 2002) e Campano-santoniano (Arai & Botelho, 1996).

E.3.3 Subfamília Calciodinelloideae

É representada por cistos calcários que aparecem normalmente em lâminas petrográficas de calcilutitos. Mundialmente, ocorre no intervalo Cretáceo – Recente. No Brasil, é particularmente frequente no Cretáceo médio (Albo-cenomaniano) (Dias-Brito, 1995).

E.3.4 Subfamília Ovoidinioideae

Contém cerca de 15 gêneros do intervalo Cretáceo – Paleogeno. No Brasil, conhecem-se *Ascodinium*, *Craspedodinium*, *Leberidocysta* e *Ovoidinium*, todos do Cretáceo.

E.3.5 Subfamília Wetzelielloideae

Grupo exclusivamente fóssil, característico do Paleogeno. Contém sete gêneros – *Apectodinium*, *Charlesdownia*, *Dracodinium*, *Kisselovia*, *Rhombodinium*, *Wetzeliella* e *Wilsonidium* –, todos presentes no Brasil.

E.3.6 Subfamília Lithoperidinioideae

É representada por cistos silicosos; conhecem-se apenas dois gêneros do Terciário – *Jusella* e *Lithoperidinium*.

E.3.7 Subfamília Peridinioideae

Grupo representado por dinoflagelados viventes de água doce, cujos raros cistos são conhecidos de sedimentos quaternários; contém quatro gêneros: *Durinskia*, *Kansodinium*, *Kryptoperidinium* e *Peridinium*.

E.3.8 Subfamília indeterminada (família Peridiniaceae)

Este agrupamento reúne seis gêneros – *Maduradinium*, *Morkallacysta*, *Muiradinium*, *Pentapharsodinium*, *Talimudinium* e *Zhongyuandinium* – que ocorrem no intervalo Cretáceo – Recente. Nenhum deles foi registrado no Brasil.

E.4 Família Congruentidiaceae

Tem duas subfamílias (Congruentidioideae e Diplopsalioideae).

E.4.1 Subfamília Congruentidioideae

Contém cerca de 20 gêneros e ocorre do Cretáceo Superior ao Recente (figura 22.12). No Brasil, conhecem-se *Lejeunecysta*, *Phelodinium* e *Selenopemphix*, comuns no Cenozóico. *Phelodinium* é registrado também no Cretáceo.

E.4.2 Subfamília Diplopsalioideae

Contém 11 gêneros, todos holocênicos, e a maioria vivente.

E.5 Família Podolampaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

E.6 Família indeterminada (ordem Peridinales, subordem Peridiniineae)

Este grupo contém quatro gêneros – *Amphidiniopsis* (vivente), *Bellatudinium* (Cretáceo Superior e Eoceno), *Octodinium* (Eoceno) e *Umbodinium* (Albiano) – que, embora não tenham registros até o momento, podem ocorrer no Brasil.

F. Ordem indeterminada (classe Dinophyceae, subclasse Peridiniphyceidae)

F.1 Família Comparodiniaceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico-Cretáceo Inferior (figura 22.12), contendo apenas dois gêneros (*Vakvaedinium* e *Biorbifera*); sem registro conhecido no Brasil.

F.2 Família Oxytoxaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

F.3 Família Stephanelytraceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico; sem registro no Brasil.

F.4 Família Dollidiniaceae

Grupo fóssil, contendo apenas dois gêneros (*Dollidinium* e *Horologinella*); sem registro conhecido no Brasil. Os materiais típicos dos dois gêneros provêm do Jurássico/ Cretáceo Inferior, mas, como existem espécies de *Horologinella* descritas no Cretáceo-Terciário, não se descarta a possibilidade desta família vir a ser registrada em bacias brasileiras.

F.5 Família indeterminada

Tem 34 gêneros distribuídos do Triássico ao Recente; nenhum deles é conhecido no Brasil, mas, potencialmente, podem ocorrer *Apiculadinium*, *Lunatadinium*, *Palaeoglenodinium*, *Palaeotetradinium*, *Pseudostephodinium* e *Stenopyxinium*, no Cretáceo; e *Mikropithon*, *Palaeohystrichodinium*, *Pseudodeflandrea* e *Pseudokomewuia*, no Terciário.

G. Ordem Nannoceratopsiales

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico, contendo apenas uma família (Nannoceratopsiaceae). Não tem registro no Brasil.

H. Ordem Dinophysiales

H.1 Família Amphisoleniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

H.2 Família Oxyphysiaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

H.3 Família Dinophysaceae

Contém sobretudo espécies viventes sem cistos. Apenas o gênero *Ternia* do Jurássico Médio é seu representante fóssil. Outro candidato para esta família é o gênero *Paleodinoophys* do Devoniano, o qual Williams *et alii* (1998) considerou como taxon problemático. De qualquer modo, nenhum desses gêneros é registrado no Brasil.

I. Ordem Prorocentrales

Grupo sem representação fóssil.

J. Ordem Desmocapsales

Grupo sem representação fóssil.

K. Ordem Phytodinales

Grupo sem representação fóssil.

L. Ordem Thoracosphaerales

Contém apenas uma família (Thoracosphaeraceae) representada exclusivamente por espécies com teca calcária. *Thoracosphaera* é comum no Recente, mas,

segundo Jafar (1979), seus registros mais antigos podem remontar ao Triássico.

Devido a seu tamanho e sua composição química, *Thoracosphaera* vem sendo estudada nas preparações de nanofósseis calcários. No Brasil, é observado frequentemente no Quaternário e na adjacência do limite Cretáceo-Terciário.

M. Ordem indeterminada (Classe Dinophyceae, Subclasse indeterminada)

M.1 Família indeterminada

Contém cerca de 10 gêneros, incluindo viventes e fósseis registrados no Jurássico-Cretáceo. No Brasil, o único representante conhecido desta ordem é o gênero *Prolixosphaeridium*, observado em sedimentos cretáceos.

Chave de Identificação das Famílias e Subfamílias de Dinoflagelados Fósseis que Ocorrem no Brasil

Este item foi inspirado na chave de identificação das famílias botânicas publicada por Joly (1977). A presente chave é constituída por 10 tópicos numerados em negrito. Cada tópico contém número variável de parágrafos que, quando não terminam em nome de família ou subfamília, terminam em outro número em negrito que indica o próximo tópico a ser consultado. Evidentemente, a pesquisa termina ao chegar a nome de família ou subfamília.

A chave foi elaborada para servir aos pesquisadores dedicados ao estudo de materiais brasileiros. Assim, não fazem parte da chave as famílias que não ocorrem nas bacias brasileiras.

Divisão Dinoflagellata

Subdivisão Dinokaryota

Classe Dinophyceae

- 1**
 - a) Cisto orgânico – **2**
 - b) Constituição calcária – **9**
 - c) Constituição silicosa – **10**
- 2**
 - a) Paratabulação gonyaulacóide (6 paraplacas pré-cingulares, 6 pós-cingulares e 1 antapical; arranjo assimétrico das paraplacas apicais) – **3**
 - b) Paratabulação peridinióide (7 paraplacas pré-cingulares, 5 pós-cingulares e 2 antapicais) – **6**
 - c) Paratabulação não gonyaulacóide, nem peridinióide – **8**
- 3**
 - a) Cisto com hipocisto muito maior que epicisto.

Família Cladopyxiaceae
 - b) Cisto ovóide alongado com chifre apical e arqueopilo intercalar composto.

Família Pareodiniaceae
 - c) Cisto com sulco centralizado, sem compressão dorso-ventral.

Família Gonyaulacaceae – **5**

- d) Cisto com sulco descentralizado à esquerda, com acentuada compressão dorso-ventral.
Família *Areoligeraceae*
- e) Cisto com paraplacas 4" e 5" fundidas; torção dextrogira acentuada (*Maghrebinia*).
Família *Ceratocoryaceae*
- f) Cisto ceratióide com sulco descentralizado à esquerda, compressão dorso-ventral; tem pelo menos três chifres.
Família *Ceratiaceae*
- g) Cisto que não se enquadra em nenhuma das famílias acima – 4
- 4 a) Cisto sem compressão, com paraplaca sulcal posterior deslocada à direita.
Família *Goniodomaceae*, Subfamília *Goniodomoideae*
- b) Cisto com arqueopilo antapical (*Tuberculodinium*).
Família *Goniodomaceae*, Subfamília *Helgolandinioideae*
- c) Cisto com paraplaca sulcal posterior centralizada.
Família *Goniodomaceae*, Subfamília *Pyrodinioideae*
- d) Cisto que não se enquadra em nenhuma das subfamílias acima.
Ordem *Gonyaulacales*, Família indeterminada
- 5 a) Cisto com arranjo ventral do tipo L e torção neutral a sinistrogira.
Subfamília *Leptodinioideae*
- b) Cisto com arranjo ventral do tipo L e torção dextrogira.
Subfamília *Cribroperidinioideae*
- c) Cisto com arranjo ventral do tipo S.
Subfamília *Gonyaulacoideae*
- d) Cisto que não se enquadra em nenhuma das subfamílias (a, b, c).
Subfamília indeterminada
- 6 a) Cisto com 5 paraplacas apicais.
Família *Heterocapsaceae*
- b) Cisto com 4 a 6 paraplacas cingulares; sutura cingular presente também na face dorsal.
Família *Peridiniaceae* – 7
- c) Cisto com 3 paraplacas cingulares; sutura cingular ausente na face dorsal.
Família *Congruentidiaceae*
- d) Cisto que não se enquadra em nenhuma das famílias (a, b, c).
Ordem *Peridinales*, Família indeterminada
- 7 a) Cavação incipiente; arqueopilo composto (intercalar + pré-cingular).
Subfamília *Palaeoperidinioideae*
- b) Arqueopilo intercalar com paraplaca 2a hexagonal.
Subfamília *Deflandreoideae*
- c) Arqueopilo apical composto com participação de pelo menos uma paraplaca intercalar.
Subfamília *Ovoidinioideae*

d) Cisto rombóide a pentagonal com arqueopilo quadrilateral.

Subfamília *Wetzelioideae*

8 a) Cisto multicelado.

Família *Polykrikaceae*

b) Cisto bicônico, ovóide ou elipsóide alongado; paracíngulo conspicuo; arqueopilo apical minúsculo, às vezes indistinto.

Família *Ptychodiscaceae*

c) Cisto que não se enquadra em nenhuma das famílias acima (a, b).

Família indeterminada (Subclasse indeterminada, Ordem indeterminada)

9 a) Cisto calcário peridinióide.

Família *Peridiniaceae*, Subfamília *Calciodinelloideae*

b) Teca esférica pequena (nanofóssil calcário).

Família *Thoracosphaeraceae*

10 a) Cisto silicoso.

Família *Peridiniaceae*, Subfamília *Lithoperidinioideae*

b) Endoesqueleto silicoso.

Família *Actiniscaceae*

Distribuição Estratigráfica

No mundo, dinoflagelados fósseis ocorrem desde o Triássico Superior. A partir do Jurássico Superior, o grupo apresenta uma notável diversificação, atingindo máximos no Cretáceo e Paleogeno e diminuindo significativamente em direção ao Quaternário e Recente (figura 22.13). Atualmente, apenas cerca de 10% dos dinoflagelados vivos, todos marinhos, produzem cistos fossilizáveis.

As bacias sedimentares brasileiras, por terem passado pela fase geocrática – caracterizada pela predominância de terras emersas e sedimentação continental – no tempo compreendido entre o Neotriássico e o Eocretáceo, não possuem espécies de dinoflagelados exclusivos dessa idade. Associações palinológicas ricas em dinocistos passam a ocorrer somente a partir do Cretáceo médio, mais precisamente a partir do Aptiano. O registro brasileiro mais antigo de dinocisto provém do Aptiano inferior da Bacia de Almada (Lana & Pedrão, 2000a,b). No final do Aptiano, ocorreram freqüentes florações de dinoflagelados, cujos registros constituem a Ecozona *Subtilisphaera*, caracterizada pela associação microfiteoplânctônica de alta densidade e baixa diversidade (Regali, 1989; Arai *et alii*, 1994; Antonioli & Arai, 2002). Mas, é a partir do Albiano, quando ocorreu a ins-

talação definitiva do Oceano Atlântico ao largo do atual território brasileiro, que os dinoflagelados passam a ser elementos conspicuamente presentes nos sedimentos das bacias da margem continental.

Ecologia

Dentre as espécies de dinoflagelados atuais, 90% são marinhas, constituindo cerca de 20% do fitoplâncton marinho (Monteil *et alii*, 1993). São particularmente abundantes em alguns oceanos (*e.g.*, Mar Vermelho e Oceano Índico), onde podem perfazer 70% do fitoplâncton. Como produtores primários, representam um importante componente da base da cadeia alimentar marinha.

Os dinoflagelados são organismos termófilos. Para a maioria das espécies viventes, a isoterma 15–16 °C é uma fronteira de distribuição geográfica. São notadamente mais abundantes e diversificados nas águas tropicais, mornas, do que nas temperadas (Wall *et alii*, 1977). Podem ser distinguidas espécies cosmopolitas, temperadas, tropicais e intertropicais, cujas distribuições são controladas pelas grandes faixas de isothermas latitudinais. Espécies cosmopolitas latitudinais não são representadas apenas por espécies oceânicas planctônicas,

mas incluem formas neríticas e bentônicas, de distribuição circungal. Esta distribuição geral latitudinal pode ser afetada por fatores como a atuação de grandes correntes oceânicas superficiais (correntes do Brasil e do Golfo) e por ressurgências de águas frias em áreas tropicais (Masure, 1991).

Dinoflagelados são encontrados nos mais diversos meios, de marinhos (desde ambientes transicionais – lagunares e estuarinos –, costeiros, até oceânicos) a continentais de águas doces (fluviais e lacustres). E, mesmo as águas intersticiais de areias de praia e até a neve podem conter alguns espécimes. Entretanto, é no plâncton marinho que se encontra seu domínio principal, desenvolvendo-se preferencialmente em ambientes neríticos de baixas a médias latitudes, onde fatores como disponibilidade de nutrientes, oxigenação, luminosidade, temperatura e salinidade são mais favoráveis aos seus ciclos vitais (Wall *et alii*, 1977).

Espécies oceânicas vivem em concentrações de sais entre 20‰ e 30‰, e raramente em concentrações superiores a 40‰. A produtividade de dinoflagelados é fortemente inibida em ambientes de baixa salinidade, existindo, no entanto, espécies eurihalinas tolerantes a grandes oscilações de salinidade, típicas de ambientes costeiros (lagunares e estuarinos), onde as salinidades podem variar entre extremos de 4‰ a 64‰ (Masure, 1991). Ambientes hipersalinos (> 70‰) também podem abrigar algumas poucas espécies, como relatado por Morzadec-Kerfourn (1983). No Brasil, temos o exemplo da Lagoa Vermelha (Estado do Rio de Janeiro) que ostenta dinoflagelados, apesar de suas águas tornarem-se hipersalinas em estações menos chuvosas.

Os dinoflagelados atuais são abundantes na zona fótica, onde apresentam seu estágio móvel. Concentram-se preferencialmente em profundidades entre 20 e 70 m em águas claras e nos primeiros 10 m em condições de águas turvas. A turbidez das águas inibe a produtividade dos dinoflagelados. Espécies umbrícolas podem viver abaixo de 70 m de profundidade. Em geral dinoflagelados são capazes de realizar migrações verticais importantes, segundo ritmos circadianos, mesmo em ambientes sob forte ação de marés.

Os dinoflagelados, como os demais componentes do fitoplâncton, são fortemente dependentes das quantidades de nitratos e fosfatos dissolvidos, sendo a ausência destes últimos um fator limitante ao seu de-

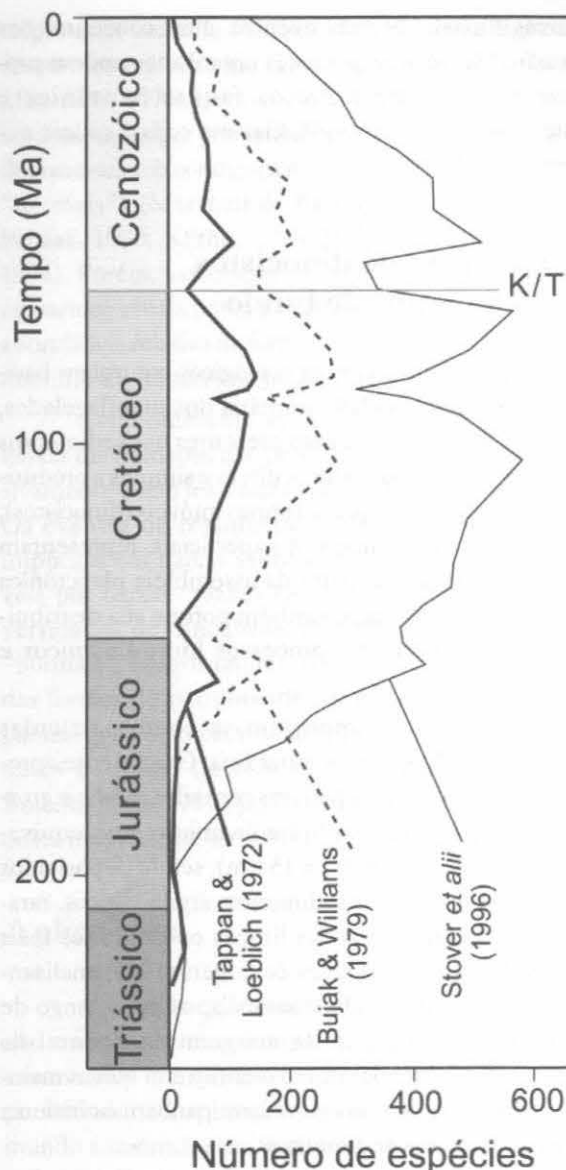


Figura 22.13 Variação do número de espécies de dinoflagelados ao longo do tempo geológico (MacRae, 2002 b). Observar nítida tendência de declínio no Cenozóico.

senvolvimento. Aportes superficiais de nutrientes, via descargas fluviais ou via ressurgências, que reciclam nutrientes depositados no fundo, provocam explosões das populações fitoplanctônicas.

As chamadas “marés vermelhas” constituem geralmente explosões populacionais (*blooms*) – até 20 milhões de células por litro –, muitas vezes monoespecíficas. *Blooms* de dinoflagelados são particularmente frequentes em regiões costeiras abrigadas (baías, enseadas e golfos) de águas quentes e calmas, sob

influxos fluviais. Nesses eventos, altas concentrações de toxinas secretadas por estes organismos podem provocar mortandade entre as faunas bentônica e planctônica, com conseqüências em toda a cadeia alimentar.

Distribuição de dinocistos em sedimentos de fundo

Enquanto os fatores ecológicos controlam basicamente a produtividade primária dos dinoflagelados, as quantidades de dinocistos presentes nos sedimentos não refletem de uma maneira direta e simples a produtividade. Primeiro, porque as formas imóveis (dinocistos), encontradas nos sedimentos superficiais, representam apenas uma pequena parte da assembléia planctônica vivente na zona fótica, e também porque sua distribuição é dependente dos processos hidrodinâmicos e sedimentares.

Dinocistos comportam-se como partículas sedimentares de granulometria fina. Geralmente apresentam dimensões compatíveis com silte médio a grosso (16–62 μm), mas são hidrodinamicamente equivalentes a silte fino a argila (= 15 μm), sendo depositados preferencialmente em sedimentos argilo-silticos, raramente ocorrendo em areias limpas ou depósitos mais grossos (Dale, 1976). Davey & Rogers (1975) analisando sedimentos de fundo atuais, dispostos ao longo de um perfil costa–talude da margem continental da Namíbia (Sudoeste da África), verificaram que as maiores abundâncias de dinocistos acompanham os maiores teores de lama nos sedimentos.

Estudos de abundâncias absolutas (expressas em número de cistos por cm^3 ou grama de sedimento) de dinocistos nos sedimentos marinhos mostram uma relação do aumento das concentrações com o perfil batimétrico “proximal–distal” (*inshore–offshore*), refletindo basicamente uma conjunção das condições de aumento de salinidade com a diminuição da diluição siliciclástica (Muller, 1959; Balch *et alii*, 1983). Este aumento é notável ao longo da plataforma, desde as áreas estuarinas/costeiras até atingir concentrações máximas na plataforma externa e na parte superior do talude continental. Após estes máximos, as concentrações decaem significativamente com a continuação do aumento batimétrico e da distância da linha de costa (Davey & Rogers, 1975). Mas esta relação não ocorre necessariamente de uma maneira linear, sendo afetada por fatores como eventos sazonais de ressurgência, mudanças nos

padrões de circulação de correntes marinhas, retrabalhamento de sedimentos, entre outros.

Composição das assembléias de dinocistos e as implicações ambientais

Variações latitudinais das distribuições de dinocistos refletem as grandes faixas climáticas globais. Estudos de sedimentos de fundo atuais do oceano Atlântico Norte permitiram o reconhecimento de distintas assembléias de dinocistos, controladas pelas diferentes faixas latitudinais e condições climáticas (Wall *et alii*, 1977; Harland, 1983; Turon, 1984). Estes estudos, que compararam faixas latitudinais notadamente distintas (águas frias, de regiões temperadas; e águas quentes, de regiões tropicais) demonstraram que a temperatura das águas superficiais é um fator fundamental na distribuição qualitativa dos dinocistos nos sedimentos.

Wall *et alii* (1977) observaram uma estreita coincidência entre as posições nas quais ocorrem importantes modificações nas assembléias de dinocistos dos sedimentos de fundo e os “limites” dos padrões de circulação atuantes nas águas superficiais. Estes “limites hidrodinâmicos” geralmente são marcados por descontinuidades de temperatura e salinidade e representariam grosseiramente o “afloramento” das termoclinas e haloclinas, nas áreas plataformais. Estas variações nos padrões de salinidade e temperatura, ao longo do gradiente *inshore–offshore*, teriam um efeito direto nas comunidades fitoplanctônicas, com reflexos nas composições das assembléias de fundo. Os dois principais limites a afetarem a distribuição de dinocistos seriam aqueles que separam corpos d’água estuarinos de neríticos, e neríticos das águas oceânicas (Wall *et alii*, 1977). De acordo com Tyson (1995), a posição aproximada destes limites pode ser relativamente estável durante significativos intervalos de tempo, conduzindo a um provincialismo microflorístico/faunístico persistente, afetado apenas por fatores como variações climáticas, variações do nível do mar e da topografia submarina.

Morfologia dos cistos e interpretações ambientais

A relação entre morfologia dos cistos e sua distribuição geográfica, utilizada por diversos autores para interpretações de variações ambientais é um assunto ainda controverso. Segundo Morzadec-Kerfourn (1983),

não existe nenhuma ligação aparente entre morfologia dos cistos e sua posição geográfica. Dale (1983) afirma que as distribuições observadas entre os cistos atuais não fornecem evidências que suportem a concepção de que morfologias dos cistos sejam funcionais. O gênero atual encistante *Impagidinium* apresenta uma distribuição tipicamente oceânica e caracteriza-se por sua morfologia proximada. No entanto, existe uma generalização entre os palinólogos, de que formas de parede espessa, com processos curtos ou proximadas, seriam indicativas de ambientes litorâneos (ou proximais) enquanto abundâncias de cistos condensados (com processos longos e maior fluatibilidade) de paredes finas e mais delicadas caracterizariam ambientes marinhos abertos, neríticos a oceânicos (Scull *et alii*, 1966; Davey, 1970; Davey & Rogers, 1975; Sarjeant *et alii*, 1987; Tyson, 1989, entre outros). Mesmo que esta generalização seja procedente, e as formas condensadas particularmente tenham uma distribuição seletiva, é questionável se esta seleção resulta simplesmente de processos hidrodinâmicos ou é um reflexo de morfologias funcionais entre os dinoflagelados encistantes (Tyson, 1995).

Harland (1973) introduziu o uso da *Gonyaulacacean ratio* (razão entre as diversidades específicas de morfotipos gonyaulacóides-G e de peridinióides-P ou “razão Gonyaulacóide”), como um “possível guia” para indicar variações de salinidade e proximidade da linha de costa. Esta razão baseia-se no número de espécies destes grupos, e não no número de indivíduos dos mesmos. Nos sedimentos modernos esta razão aumenta de cerca de 0,5 a 18, dos sedimentos litorâneos aos sedimentos marinhos abertos.

A razão P (peridinióides)/G (gonyaulacóides), baseada no número de indivíduos destes dois grupos pode ser útil em interpretações ambientais, como demonstrado por Powell *et alii* (1990) no estudo de sedimentos quaternários do talude da costa do Peru. Os autores mostraram uma correlação positiva entre aumentos desta razão e aumentos na intensidade da ressurgência, o que já havia sido observado por Wall *et alii* (1977). Formas peridinióides seriam particularmente favorecidas em águas mais frias ascendentes nos fenômenos de ressurgência, e esta relação pode ser explicada pelo fato destas formas serem heterotróficas, seja saprófitas ou predadoras de diatomáceas, cuja produtividade é intensa nestes eventos (Powell *et alii*, 1990; Marret, 1994).

No registro sedimentar, assembléias dominadas por formas peridinióides, que em geral apresentam baixas diversidades específicas, têm sido usualmente in-

terpretadas como indicativas de ambientes lagunares, estuarinos ou salobros (Downie *et alii*, 1971; Jain & Millepied, 1975; Leckie *et alii*, 1990), enquanto aquelas dominadas por gonyaulacóides representariam fácies depositadas sob condições marinhas normais (salinidades “normais”) (Marshall & Batten, 1988; Courtinat & Schaaf, 1990; Köthe, 1990; Wilpshaar & Leereveld, 1994). Porém, associações de dinocistos de ambientes estuarinos atuais podem apresentar tanto aumentos na abundância relativa de formas peridinióides, quanto predominio de formas gonyaulacóides (Tyson, 1995).

Evidentemente as “razões Gonyaulacóides” e baixas diversidades não podem ser interpretadas exclusivamente como resultantes de variações de salinidades. Os eventos de ressurgência, que absolutamente não implicam em baixas salinidades, podem ser responsáveis por baixas “razões Gonyaulacóides” e baixas diversidades de dinocistos, mesmo em áreas marinhas “normais”. Outros fatores, como destruição das delicadas formas de peridinióides durante o processamento palinológico ou o provincialismo existente entre os gêneros do grupo (Lentin & Williams, 1980; Lana & Botelho Neto, 1989), poderiam responder por variações desta natureza, observadas nas associações fósseis.

Aplicações

Apesar de existirem alguns dinocistos de origem não marinha, é em seções marinhas que os dinocistos são encontrados em quantidade e diversidade apreciáveis, permitindo sua aplicação regular. Sua importância no mundo aumentou significativamente após a crise de petróleo da década de 1970, quando o preço majorado do “ouro negro” motivou a exploração, antes antieconômica, de muitas das bacias sedimentares submersas (*offshore*), onde predominam os sedimentos marinhos. Os dinoflagelados têm a vantagem de serem ecologicamente menos exigentes do que nanofósseis (cocolitoforídeos) e a maioria dos foraminíferos de testa calcária, sendo capazes de marcar sua presença mesmo em ambientes marinhos incipientes (Arai & Coimbra 1990; Arai *et alii*, 1994; Lana & Pedrão, 2000 a,b; Pedrão & Lana, 2000; Antonioli, 2001; Carvalho, 2001; Antonioli & Arai, 2002).

No mundo, o acúmulo de dados oriundos de poucos exploratórios de petróleo fez com que, a partir de 1980, passassem a ser produzidos esquemas consistentes de zoneamento bioestratigráfico baseados em dinocistos (Williams & Bujak, 1985; Helby *et alii*, 1987; Powell, 1992), trabalhos estes hoje considerados clássi-

cos. No Brasil, embora algumas aplicações bioestratigráficas de dinoflagelados tenham sido ensaiadas antes (Regali, 1971, 1980; Regali *et alii*, 1974 a,b), a proposição de esquemas baseados exclusivamente em dinoflagelados aconteceu somente a partir de 1990 (Arai, 1992, 1994; Arai & Botelho, 1996; Lana, 1997; Lana & Roesner, 2002; Lana *et alii*, 2002; Sarkis *et alii*, 2002).

A rápida evolução morfológica dos cistos de dinoflagelados, aliada ao hábito planctônico de seus genitores e às distribuições frequentemente cosmopolitas de espécies com eventos de surgimento e extinção bem conhecidos, confere ao grupo um excelente potencial biocronoestratigráfico. E, de fato, a maior aplicação de dinoflagelados fósseis pré-quadernários é a bioestratigrafia.

Com o amadurecimento de esquemas bioestratigráficos, as análises estratigráficas integra-

das com incorporação maciça de dados baseados em dinoflagelados vêm se tornando cada vez mais frequentes.

Outra aplicação é a interpretação paleoambiental baseada em determinadas espécies ou associações de *taxa* capazes de indicar condições paleoecológicas específicas. A determinação de "ecogrupos-guias" ainda é incipiente no Terciário e no Cretáceo, mas algumas tentativas concretas já vêm sendo realizadas (Köthe, 1990; Lana, 1998) (figuras 22.14 e 15).

Já no Quaternário, e sobretudo no Recente, o estudo de dinocistos tem importância capital na investigação dos ecossistemas marinhos. Entre as linhas de pesquisa mais importantes da atualidade, podemos citar: (1) o controle da presença de dinocistos na água de lastro dos navios; e (2) o monitoramento de dinocistos presentes em sedimentos de fundo nas áreas com propensão à ocorrência de maré-vermelha. A primeira vem ganhando importância, pois, hoje, é sabido que as águas trans-

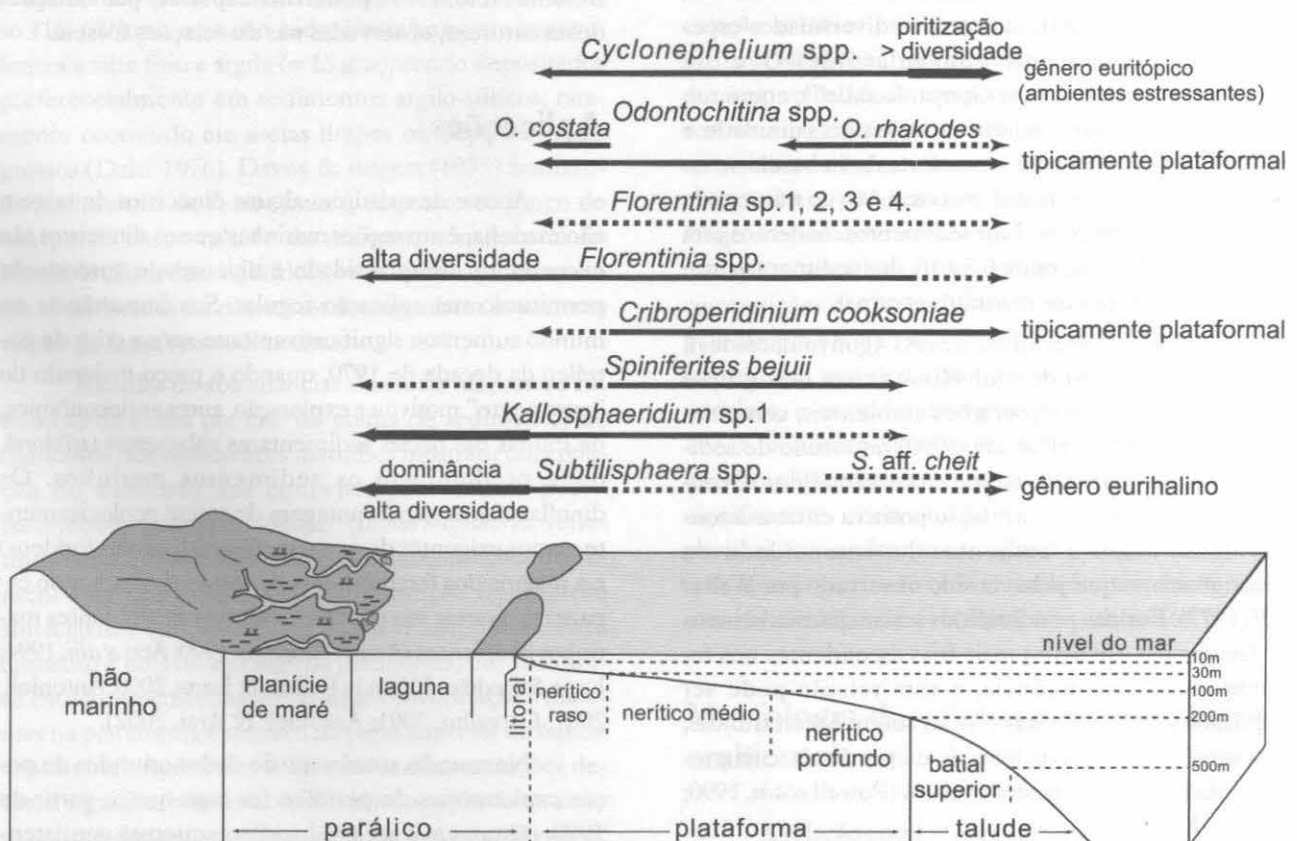


Figura 22.14 Distribuição dos dinocistos do Cenomaniano superior da Bacia Potiguar ao longo de um perfil deposicional proximal - distal (modificado de Lana, 1998).

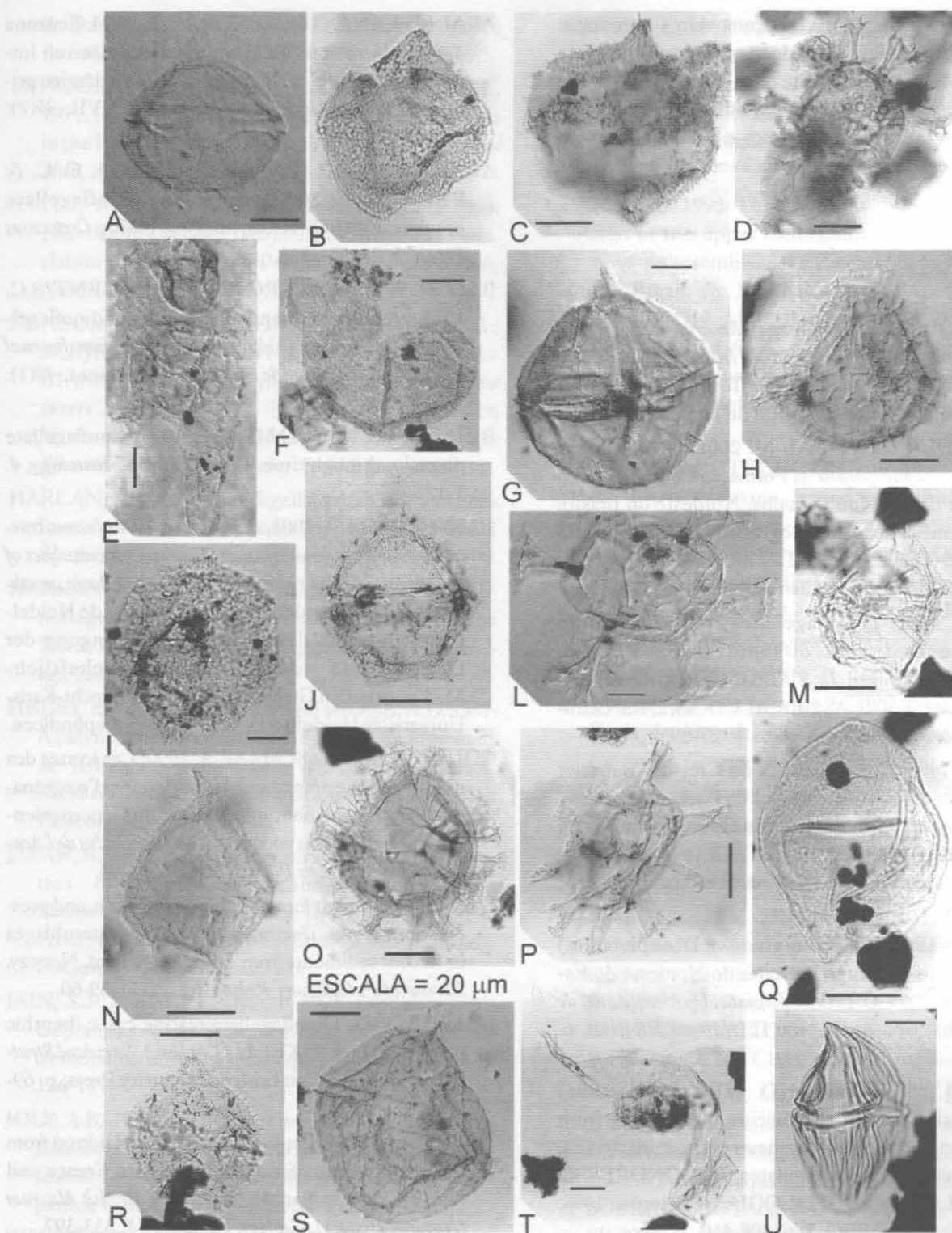


Figura 22.15 Dinocistos do Cretáceo marinho das bacias do Ceará e Potiguar (Lana & Roesner, 2002), sendo muitos deles ecoespécies-guias utilizadas por Lana (1997, 1998): (A) *Subtilisphaera senegalensis*. (B,C) *Pseudoceratium anaphrisum*. (D) *Oligosphaeridium albertense*. (E) *Muderongia* cf. *pariata*. (F) *Kallosphaeridium* sp. 1. (G) *Cribroperidinium cooksoniae*. (H) *Spiniferites bejuii*. (I) *Cyclonephelium vannophorum*. (J) *Subtilisphaera* aff. *cheit*. (L) *Oligosphaeridium pulcherrimum*. (M) *Spinidinium* sp. (N) *Subtilisphaera cheit*. (O) *Nematosphaeropsis* "grandis". (P) *Kleithrisphaeridium* aff. *loffrense*. (Q) *Isabelidium* cf. *cooksoniae*. (R) *Spinidinium echinoideum*. (S) *Cribroperidinium* cf. *wetzelli*. (T) *Yolkinigymnium lanceolatum*. (U) *Dinogymnium acuminatum*

portadas em cascos de navios promovem a introdução accidental de espécies alienígenas, causando efeitos imprevisíveis, muitas vezes catastróficos, no ecossistema; e a segunda, porque a maré-vermelha causa prejuízos incalculáveis à pesca e à aquicultura, e o monitoramento pode auxiliar na execução de medidas preventivas.

Referências

- ANTONIOLI, L. 2001. *Estudo Palinocronoestratigráfico da Formação Codó - Cretáceo Inferior do Nordeste Brasileiro*. Rio de Janeiro-RJ. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. 265 p.
- ANTONIOLI, L. & ARAI, M. 2002. O registro da Ecozona *Subtilisphaera* na Formação Codó (Cretáceo Inferior da Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil): seu significado paleogeográfico. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, São Pedro-SP, 2002. *Boletim*. Rio Claro, UNESP, p.25-30.
- ARAI, M. 1992. Dinoflagellates from the middle Cretaceous in the offshore Campos Basin, southeastern Brazil. In: SIMPÓSIO SOBRE AS BACIAS CRETÁCIAS BRASILEIRAS, 2, Rio Claro-SP, 1992. *Resumos Expandidos*, p. 27-29.
- ARAI, M. 1994. Dinoflagelados do Cretáceo Superior (Turoniano – Maastrichtiano) da Bacia de Campos, plataforma continental do Sudeste Brasileiro. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 3, Rio Claro-SP, 1994. *Boletim*. Rio Claro, UNESP, p.59-61.
- ARAI, M. 1997. Dinoflagelados (Dinophyceae) miocênicos do Grupo Barreiras do Nordeste do Estado do Pará (Brasil). *Revista Universidade de Guarulhos, Geociências*, Ano II (Número Especial), p. 98-106.
- ARAI, M. & BOTELHO NETO, J. 1996. Biostratigraphy of the marine Cretaceous from Brazilian southern and southeastern marginal basins, based on fossil dinoflagellates. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 39. Salvador, 1996. *Anais*. Salvador, SBG, 7, p. 408-410.
- ARAI, M. & COIMBRA, J.C. 1990. Análise paleoecológica do registro das primeiras ingressões marinhas na Formação Santana (Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe). In: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1, Crato, 1990. *Atas*, p. 225-239.
- ARAI, M.; LANA, C.C. & PEDRÃO, E. 1994. Ecozona *Subtilisphaera* spp.: Registro eocretáceo de um importante episódio ecológico do Oceano Atlântico primitivo. *Acta Geológica Leopoldensia*, v. XVII, 39(2): 521-538.
- ARAI, M.; BOTELHO NETO, J.; LANA, C. C. & PEDRÃO, E. 2000. Cretaceous dinoflagellate provincialism in Brazilian marginal basins. *Cretaceous Research*, 21: 351-366.
- BALCH, W.M.; REID, P.C. & SURREY-GENT, S.C. 1983. Spatial and temporal variability of dinoflagellate abundance in a tidal estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Supplement, 40(1): 244-261.
- BUJAK, J.P. & WILLIAMS, G.L. 1979. Dinoflagellate diversity through time. *Marine Micropaleontology*, 4: 1-12.
- CARVALHO, M. A. 2001. *Paleoenvironmental reconstruction based on palynological and palynofacies analyses of the Aptian – Albian succession in the Sergipe Basin, northeastern Brazil*. Heidelberg, Universidade de Heidelberg, (Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Naturwissenschaftlich-Mathematischen Gesamtfakultät der Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg), 150p., 6 est., 4 apêndices.
- COURTINAT, B. & SCHAAF, A. 1990. Les kystes des dinoflagellés enregistrent les variations d'oxygénation dans la zone photique. Les cas du Cénomanién-Turonien du bassin vocotien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 311(6): 699-704.
- DALE, B. 1976. Cyst formation, sedimentation, and preservation factors affecting dinoflagellate assemblages in Recent sediments from Tondhelmsfjord, Norway. *Review of Paleobotany Palynology*, 22(1): 39-60.
- DALE, B. 1983. Dinoflagellate resting cysts: 'benthic plankton'. In: FRYXELL, G.A. (ed.). *Survival Strategies of the Algae*. Cambridge University Press, p. 69-136.
- DAVEY, R.J. 1970. Non-calcareous microplankton from the Cenomanian of England, northern France and North America, Part II. *Bulletin of British Museum (Natural History), Geology*, London, 18: 333-397.
- DAVEY, R.J. & ROGERS, J. 1975. Palynomorph distribution in Recent offshore sediments along two traverses off South West Africa. *Marine Geology*, 18: 213-225.
- DIAS BRITO, D. 1995. *Calcisferas e microfácies em rochas carbonáticas pelágicas mesocretáceas*. Porto Alegre, Tese